

## Baupläne für Riesen

Funktionelle Anatomie der Sauropoden und die Neurekonstruktion der Dinosaurierskelette vom Tendaguru-Berg (Tansania) im Museum für Naturkunde

Die Sauropoden brachen alle Rekorde. *Brachiosaurus*, wie auch die anderen im neu gestalteten Sauriersaal des Museums für Naturkunde präsentierten Tendaguru-Sauropoden, waren zu Lebzeiten das Produkt einer bereits 70 Millionen Jahre andauernden eigenständigen Evolution dieser Gruppe pflanzenfressender Dinosaurier, welche noch für weitere 80 Millionen Jahre die absoluten Giganten unter allen Landtieren in der Geschichte der Erde hervorbringen sollte. – Die Sauropoden übertrafen sowohl die größten Säugetiere als auch andere Dinosaurier in ihrer Masse um eine Zehnerpotenz (Abb. 1), und manche Arten haben womöglich bis zu 100 Tonnen auf die Waage gebracht. Der Gigantismus der Sauropoden ging einher mit einer Vielzahl an physiologischen, anatomischen und ökologischen Anpassungen, die ihr Leben als Riesen erst ermöglichten. Welche dies waren, wie sie entstanden sind und wie die Sauropoden als Giganten funktionieren, soll die DFG-Forscherguppe 533 »Biology of the sauropod dinosaurs« klären, die Anfang 2004 unter der Leitung von Prof. Martin Sander von der Universität Bonn ins Leben gerufen wurde, und an der das Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin beteiligt ist. Das aus dieser Forschung zu erwartende tiefer gehende Verständnis der Biologie und Ökologie dieser Tiere wird unser Wissen darüber erweitern, welche Extremformen terrestrische Ökosysteme und die in ihnen wirkenden Phänotypen annehmen können, und unter welchen Umständen dies möglich ist. Wie alle historischen Forschungsdisziplinen liefert die Paläontologie über das Verständnis der Vergangenheit somit einen Beitrag zum Verständnis der Gegenwart.

Ein Schlüssel unter anderen für das Verständnis der Biologie der Sauropoden ist die evolutionäre Geschichte ihres Körperbaus. Wie waren die Vorfahren der Sauropoden gebaut, und wie konnten sie ihre Anatomie so verändern, um die Grundlage für den Riesenzuwachs zu schaffen? Unter welchen zeitlichen und ökologischen Rahmenbedingungen fand diese Entwicklung statt? Mit diesen Fragen beschäftigt sich als Teil der Forschergruppe 533 die Nachwuchsgruppe »Evolution of the sauropod bauplan« unter der Leitung von Dr. Oliver Rauhut, welche an der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie in München und am Museum für Naturkunde in Berlin angesiedelt ist. Zwei Doktoranden, Regina Fechner von der LMU München und der Autor, konzentrieren sich dabei insbesondere auf die Evolution der Gliedmaßen, da diese als Stütz- und Fortbewegungsorgane insbesondere an den Gigantismus angepasst werden mussten. Ein Beispiel dieser Forschung soll in den beiden folgenden Abschnitten gegeben werden.

Dinosaurier gehören zur Großgruppe der Archosauria, die heute noch durch die Krokodile und Vögel vertreten ist. Neben biomechanischen und funktionsmorphologischen Analysen sowie Analogieschlüssen aus lebenden Formen mit zumindest entfernt ähnlicher Konstruktion (vor allem graviportalen Säugetieren wie den Elefanten) können auch anatomische Untersuchungen an lebenden Archosauriern Hinweise auf die Anatomie ausgestorbener Formen bieten, besonders in Bezug auf nicht erhaltenes Weichgewebe wie der Muskulatur. Mit Hilfe einer Methodologie, die als »Extant Phylogenetic Bracket« bezeichnet wird, lassen sich



Abb. 1  
Der Gigantismus der Sauropoden anschaulich gemacht am Vergleich der Vorderextremität von *Argentinosaurus* mit R. Fechner.



aufgrund von eindeutig identifizierbaren Spuren, die Muskeln auf Knochen hinterlassen (sogenannten osteologischen Korrelaten), Teile der ursprünglichen Muskulatur des letzten gemeinsamen Vorfahren von Vogel und Krokodil rekonstruieren. Von diesem Punkt ausgehend lassen sich dann Änderungen verfolgen, die untergegangene Entwicklungswege, wie in diesem Fall die Sauropoden, durchgemacht haben.

Als Ergebnis dieser Arbeit zeichnet sich eine modifizierte Vorstellung von der Evolution der Sauropoden ab. Während momentan die Lehrmeinung verbreitet ist, dass alle Dinosaurier ursprünglich von huhnartigen, vollständig biped (zweibeinig) laufenden Vorfahren abstammen (Abb. 3) und alle quadrupeden Dinosaurier wie Stegosaurier, Ankylosaurier und auch Sauropoden nur sekundär wieder zur vierfüßigen Lebensweise übergegangen waren, stellte sich bei einer kritischen Überprüfung die Beweislage dafür als ziemlich schwach heraus. So sind Reste der Vorderextremität bei den unmittelbaren Vorfahren der Dinosaurier entweder nicht erhalten oder ihre Zuordnung zu diesen Tieren kann angezweifelt werden. Alle Dinosaurier besitzen zwar Laufanpassungen im Hinterbein und ein etwa auf die Hälfte der Hinterbeinlänge verkürztes Vorderbein. Im Gegensatz zu den Raubsauriern spezialisieren sich die Hände jedoch bei den übrigen Dinosauriergruppen nicht stark auf eine Greiffunktion, die Knochen der Vorderextremitäten bleiben zumindest bei basalen Formen relativ kräftig, und der Rumpf bleibt im Verhältnis zu den Beinen relativ lang, so dass auch die verkürzten Arme noch auf den Boden reichen und zur Fortbewegung genutzt werden konnten. Dafür spricht auch die Rekonstruktion der Muskulatur bei den frühen Vorfahren der Sauropoden (den sogenannten »Prosauropoden« aus der Oberen Trias vor 210 Millionen Jahren): Während bei diesen Formen das



Vorderseite, was schließlich zu verschiedenen Funktionswechseln innerhalb der Muskulatur führte. Die ehemaligen Adduktoren des Oberarms wurden zu Protraktoren, während der große Brustmuskel seine Bedeutung bei der Lokomotion verlor und an den Triiceps-Komplex abgab (Abb. 4), welcher vom Schulterblatt zum Ellbogen zog. Simultan dazu baute sich auch das Ellbogengelenk so um, dass auch bei senkrechter Stellung des Oberarms die Hand weiterhin proniert werden konnte. Erste Anzeichen dieses Umbaus sind bei einigen großen Prosauropoden zu finden, und frühe Sauropoden zeigen noch Spuren der primitiven Anatomie. Doch bislang zeigen die Fossilien – wie bei den meisten großen Wechseln im Körperbau – keinen lückenlosen Übergang. Dieser Übergang muss daher wohl relativ schnell vonstatten gegangen sein, etwa zur Zeit der Wende von der Trias- zur Jurazeit vor 200 Millionen Jahren.

*Abb. 2*  
Der primitive, unterjurassische Sauropode Kotasaurus im B. M. Birla Science Centre, Hyderabad, Indien. Länge der Skelettrekonstruktion ca. 18 m, es wurden jedoch auch Reste weit größerer Exemplare gefunden.

Hinterbein noch nicht vollständig auf einen parasagittalen Gang (mit einem senkrecht unter dem Körper stehenden Bein) angepasst war, blieben die Adduktoren, Protraktoren und Retraktoren des Oberarms besonders kräftig ausgebildet, was auf eine noch immer wichtige Rolle des Arms bei der Stützung und Lokomotion der Tiere hindeutet. Anpassungen an Bipedie sind bei keinem Dinosaurier zu leugnen und vermutlich wurde diese Fortbewegungsart für höhere Geschwindigkeiten, wie z.B. bei der Flucht eingesetzt. Jedoch scheint es nun so, dass sowohl die Prosauropoden als auch möglicherweise die Vorfahren der Stegosaurier und Ankylosaurier ihre Fähigkeit zur vierfüßigen Fortbewegung nie verloren haben. Somit liegt der Schlüssel zur Entstehung der Sauropoden nicht, wie allgemein angenommen, im »Niederlassen« auf die Vorderbeine, sondern in der Optimierung eines ursprünglichen vierfüßigen Gangs auf eine graviportale Lebensweise, einhergehend mit dem Verlust der Fähigkeit zum bipeden Laufen.

Als weitere wichtige Faktoren dieses Wandels sind neben der Perfektion der parasagittalen Haltung der Beine auch die Verlängerung des Halses und die Stabilisierung des Rumpfes durch eine rigide Leichtbauweise der Rückenwirbel zu nennen. Auf diese Weise konnten die Sauropoden die Tragkraft ihrer Wirbelsäule sowie ihren Fressradius maximieren und gleichzeitig ihr Gewicht relativ gering halten. Im weiteren Verlauf der Evolution der Sauropoden kam es zu zusätzlichen Modifikationen der Gliedmaßen. Hierbei traten vor allem die Entwicklung der Hand zu einer röhrenförmigen Stützstruktur und die eines Polsters aus Bindegewebe auf der Fußsohle hervor, was beides zu einem optimalen Ableiten der bei der Fortbewegung auftretenden Kräfte führte. Damit waren wesentliche anatomische Voraussetzungen für den Riesenvuchs geschaffen.

*Abb. 3*  
Hand des primitiven, zwei-beinigen Dinosauriers Herrerasaurus auf der Hand des Autors bei einer Untersuchung von Originalfossilien in Argentinien.

Dieser Umbau umfasste insbesondere die Stellung des Oberarms. Ähnlich wie Krokodile und primitive, eierlegende Säugetiere konnten Prosauropoden ihre Hände nur bei etwas abgespreizten Oberarmen auf den Boden bringen, da die Form von Schulter- und Ellbogengelenk keine parasagittale Haltung des Oberarmknochens (Humerus) bei gleichzeitiger Drehung der Handfläche zum Boden zuließ (Pronation). Als die Prosauropoden im Verlaufe der Obertrias an Größe zunahm, entwickelte sich, durch Veränderungen im Schultergürtel, die Voraussetzung für eine optimalere, senkrechte Haltung des Humerus, in dem das Schultergelenk von einer mehr seitlichen in eine mehr nach unten offene Orientierung wechselte. Gleichzeitig rotierte der Ansatzpunkt der vorderen Schultermuskeln von der Unterseite des Schultergürtels auf die





**Abb. 5**  
 Bedeutung der Tendaguru-Sammlung für das Verständnis der Ausbreitungsgeschichte der Dinosaurier. Dargestellt werden bislang bekannte Dinosaurierlagerstätten aus dem Oberen Jura (vor 150 Millionen Jahren) und die Zusammensetzung ihrer Faunen. Gestrichelte Linien zeigen einen Austausch von Faunenelementen an, der deutlich vor dem Beginn des Oberjura stattgefunden haben muss. Dinosaurier unterteilen sich in zwei Hauptgruppen, die pflanzenfressenden Ornithischier und die Saurischier, die die Sauropoden und die räuberischen Theropoden umfassen. Aus letzteren gingen spätestens im Oberjura die Vögel hervor.  
 (Kartengrundlage: Ron Blakey)

**Paläobiogeographie der Tendaguru-Dinosaurier**

Zur Zeit des Oberen Jura hatten sich die Sauropoden in zwei Hauptlinien aufgespalten, die als Diplodocoidea und Macronaria bezeichnet werden. Zu ersteren gehören die schlanker gebauten Formen mit stark verlängerten Schwänzen wie *Dicraeosaurus* und *Diplodocus*, während die zweite Gruppe am Tendaguru durch die riesenhaften Formen *Brachiosaurus* und *Janenschia* repräsentiert ist. Der in der Ausstellung



*Diplodocus* (Museum für Naturkunde)

gezeigte *Diplodocus* lebte zwar zur gleichen Zeit, war aber auf Nordamerika beschränkt. In der Tendaguru-Fauna selbst existierte jedoch eine nah verwandte Gattung namens *Tornieria*, die etwas robuster gebaut war und somit eher an den ebenfalls aus Nordamerika stammenden *Apatosaurus* (»Brontosaurus«) erinnerte. Diese nahe Verwandtschaft ist einigermaßen erstaunlich, da im Oberen Jura die Südkontinente (Gondwana) von den Nordkontinenten (Laurasia) schon mindestens 12 Millionen Jahre lang getrennt waren und bislang keine weiteren Vertreter dieser Familie auf den Südkontinenten gefunden wurden (Abb. 5). Auch andere Tendaguru-Dinosaurier haben Gegenstücke im Oberjura von Nordamerika, so etwa der zweibeinige Pflanzenfresser *Dysalotosaurus* aus der Gruppe der Ornithopoden, dessen amerikanischer Verwandter als *Dryosaurus* bekannt ist, und *Brachiosaurus* selbst. Interessanterweise haben die übrigen Tendaguru-Formen nicht mehr viel mit der nordamerikanischen Fauna gemeinsam: Dicraeosaurier wie *Dicraeosaurus* feh-



*Brachiosaurus* (Hennings, Museum für Naturkunde) len auf der Nordhalbkugel vollständig, während Titanosaurier wie *Janenschia* ansonsten nur noch in China gefunden wurden. Der Stegosaurier *Kentrosaurus* ist ebenfalls näher mit chinesischen Formen verwandt als mit dem nordamerikanischen *Stegosaurus*. Auch die am Tendaguru gefundenen Raubsaurier sind wahrscheinlich frühe Vertreter von rein auf die Südkontinente beschränkten Gruppen, den Abelisauriern (*Elaphrosaurus*) und den Carcharodontosauriern. Letztere



*Kentrosaurus* (Buddensieg, Museum für Naturkunde)

sind mit den nördlichen Allosauriern verwandt, weshalb stellvertretend für diese großen Räuber, von denen am Tendaguru nur spärliche Reste gefunden wurden, ein Skelett von *Allosaurus* in die Ausstellung mit aufgenommen wurde. Die Beziehungen zwischen den nördlichen und südlichen Entwicklungslinien, ihre jeweilige Verbreitung und der Zeitpunkt ihrer Trennung sind nach wie vor Gegenstand der aktuellen Forschung und nur durch weitere Funde vor allem in anderen Bereichen Gondwanas aufzuklären.



*Dicraeosaurus* (Museum für Naturkunde)

fen, und schon unterjurassische Formen scheinen teilweise Längen von 25 m erreicht zu haben (Abb. 2).

Im Laufe des Jura folgte dann eine adaptive Radiation der Sauropoden, die eine Vielzahl verschiedenartiger Formen hervorbrachte. Zu jener Zeit zerfiel auch der Superkontinent Pangäa zunehmend in kleinere Landmassen, eine Entwicklung, die anders als noch zu Beginn der Dinosaurierzeit zu regional unterschiedlichen Dinosaurierfaunen führte. Eine solch vielgestaltige Fauna aus dem Oberen Jura (vor 150 Millionen Jahren) wurde von den deutschen Paläontologen Eberhard Fraas, Werner Janensch und Edwin Hennig zu Beginn des 20. Jahrhunderts an der berühmten ostafrikanischen Fundstätte Tendaguru (Tansania) aufgetan. Im Rahmen einer vierjährigen Grabungsexpedition wurden unter der Leitung von Janensch vom Museum für Naturkunde ungefähr 250 t Fossilmaterial nach Berlin gebracht. Die auf dieser Sammlung beruhende Ausstellung im Sauriersaal des Museums ist nicht nur aufgrund der rekordverdächtigen Dimensionen der zugrunde liegenden Expedition einmalig, sondern ist auch in anderer Beziehung besonders: Tendaguru ist bislang die einzige gut bearbeitete Fundstelle einer Dinosaurierfauna aus dem Oberen Jura der Südhalbkugel (s. Infobox, Abb. 5). Dadurch sind nicht nur viele der Tendaguru-Saurier nur von dort bekannt, sondern es ist auch möglich, in der neuen Ausstellung eine ganze untergegangene oberjurassische Lebensgemeinschaft zu zeigen. Damit hebt sich die Ausstellung des Museums für Naturkunde von anderen Dinosaurierausstellungen ab, die oftmals Zusammenstellungen nicht zusammengehöriger Arten aus den verschiedensten Zeiten und Orten präsentieren. Durch den zeitgleichen Neuaufbau der Sauropoden-Skelette des Museums für Naturkunde mit den Forschungen

zum Körperbau und Lokomotion der Tiere bot sich außerdem die einmalige Gelegenheit, aus neuen Forschungsarbeiten gewonnene theoretische Erkenntnisse, wie die oben beispielhaft aufgeführten, direkt in die Montagen für die neue Ausstellung mit einfließen zu lassen und somit »experimentell« zu überprüfen. Die stammesgeschichtliche Entwicklung des Körperbaus bestimmt nämlich den Verlauf der rekonstruierten Muskelzüge, die Position und Ausdehnung knorpeliger, nicht erhaltener Elemente sowie die Orientierung der einzelnen Knochen und der sie verbindenden Gelenke. Während diese Erkenntnisse (nicht zuletzt aufgrund der Größe der Tiere) vor allem durch detaillierte Untersuchungen an Einzelknochen gewonnen wurden, war es durch den Neuaufbau in den Ausstellungen möglich, unsere Schlussfolgerungen am kompletten Tier in drei Dimensionen zu überprüfen und entsprechend zu verfeinern. Dadurch sind ab Juli 2007 in der Invalidenstraße 43 die weltweit modernsten Skelettrekonstruktionen dieser faszinierenden Dinosauriergruppe zu bewundern, für die alle aktuellen Erkenntnisse zur Anatomie, Bein- und Halsstellung, Biomechanik sowie Lebensweise dieser Tiere berücksichtigt wurden. Die Berliner Sauropoden wirken dadurch sehr viel wirklichkeitstreuer und lebens echter als in der alten Ausstellung, die auf dem Wissensstand des Jahres 1930 beruhte. Es wird nun der realistische Eindruck von aktiven, kompetitiven Lebewesen vermittelt, die an ihre damalige Umwelt hervorragend angepasst waren und die die verschiedenen zur Verfügung stehenden Ressourcen optimal nutzten.

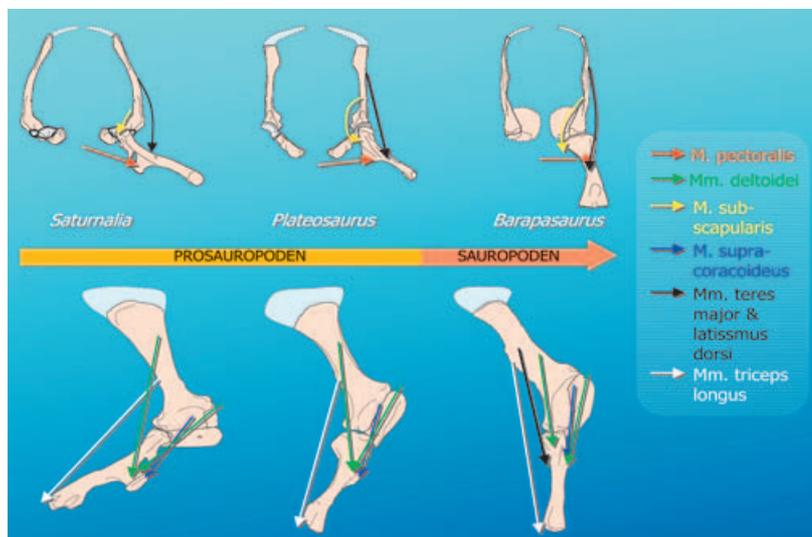
**Weiterführende Literatur**

Curry Rogers, K. / Wilson, J. A. (eds) (2005): The Sauropods: Evolution and Paleobiology. University of California Press, Berkeley, 349 pp.

Maier, G. (2003): African Dinosaurs Unearthed: The Tendaguru Expeditions. Indiana University Press, Bloomington, 512 pp.

Weishampel, D. B. / Dodson, P. / Osmolska, H. (eds) (2004): The Dinosauria, 2nd edition. University of California Press, Berkeley, 861 pp.

Abb. 4  
Beispiel zur Evolution von Schultergürtel und Oberarm der Sauropoden. Oben Ansicht von hinten, unten Ansicht von der Seite. (Erläuterungen siehe Text)



**Dipl.-Geol. Kristian Remes**  
Jg. 1978. Studium der Geologie-Paläontologie an der Freien Universität Berlin, Diplom 2004. Seither wissenschaftlicher Mitarbeiter am Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin sowie an der Bayerischen Staatssammlung für Geologie und Paläontologie in München. Promotion voraussichtlich Mitte 2007 an der Ludwig-Maximilians-Universität München.  
Forschungsschwerpunkte: Anatomie, Taxonomie, Funktionsmorphologie und Paläobiogeographie von Dinosauriern, speziell Sauropodomorpha und basale Saurischia.

**Kontakt**  
Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin  
Invalidenstr. 43  
D-10115 Berlin  
Tel.: +49 30 2093-7410  
Fax: +49 30 2093-8565  
E-Mail: kristian.remes@museum.hu-berlin.de