

SER  
DMS  
S931

NO. 426

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

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

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 426	60 S.
----------------------------	--------	---------	-------

RSC

CANADA INSTITUTE FOR ST. I.  
N.R.C.C.  
JAN 24 1990

INSTITUT C.N.R. Q.  
STUTTGART CANADIEN DE 1/1 S.T.  
1988

## Das Tragsystem der Krododile – eine biomechanische und phylogenetische Analyse

The Carrying System of Crocodylians –  
a Biomechanical and Phylogenetical Analysis

Von Eberhard Frey, Tübingen

Mit 28 Abbildungen

### Summary

- The flexibility of the cartilaginous costosternal apparatus and the mobility of the ossa pubis against the pelvis make it improbable that the hypothetical vertebral column of the trunk of crocodylians is braced ventrally by tensile elements.
- Based on these anatomical facts (FREY 1988), on the observation of living animals, and on flexibility experiments with freshly dead animals a dorsal self-carrying system is assumed, in which the backbone of the trunk, the epaxial musculature and the paravertebral shield form a functional unit.
- The paravertebral shield restricts the mobility of the total system.
- When the trunk is raised above the ground, the vaulted backbone is kept under tension by means of the epaxial muscles. The tendons of the m. (musculus) multifidus, the m. spinalis and the m. articulospinalis, covered with tonical muscle fibers brace the two parasagittal rows of osteoderms crosswise against the vertebral column.
- As the connection between the osteoderms of the paravertebral shield and the spinal processes is relatively immobile, the interosteodermal ligaments are stressed by shearing forces. The interosteodermal joints functionally can be regarded as accessory vertebral joints.
- The tension in the interosteodermal ligaments presumably is influenced by the epaxial muscles via their origins on the osteoderms of the paravertebral shield.
- The vertebral column of the trunk is extended, when the epaxial muscle masses contract synchronously. According to observations on living animals the dorsum never gets concave through muscle activity.
- Ventral flexion of the vertebral column of the trunk is only possible, if the costosternal apparatus is stabilized by the m. capiti-sternalis and the ossa pubis are stabilized by the m. ilioischio-caudalis. The tension in the muscles mentioned is brought about by a dorsal flexion of neck and tail.
- The strong myosepta of the m. iliocostalis, which are attached to the lateral margin of the paravertebral shield are responsible for the transmission of force on the interosteodermal ligaments and the osteoderms of the paravertebral shield.

ANALYZED

9.17.60/c

- Forces acting on the musculature of the body wall are transmitted to the paravertebral shield by means of the fascia lumbodorsalis.
- The epaxial musculature does not only brace and move the carrying system but also keeps the distance between the processus transversi and the distal parts of the paravertebral shield constant. The sutures between the proximal and distal osteoderms of the paravertebral shield are bending zones.
- During high walk the vertebral column of the tail in its proximal part is held by the m. mutifidus and the m. spinalis. The distal part of the tail is supported by the ground.
- The vertebral column of neck and prothorax is suspended by means of the m. serratus and the mm. rhomboidei. The two muscles together with the m. iliocostalis act as tensile girdles for these two regions of the backbone.
- The paired chain of cervical ribs ventrally to the vertebral column of the neck forms a pressure resistant system, which stabilizes the spine of the neck together with the epaxial cervical muscle masses. The first three vertebrae are fused to a nearly immobile unit by means of the elongated first pair of cervical ribs.
- The neck is relatively stiff. It can be moved as a whole against the prothorax, as the hindmost pair of cervical ribs does not form any joints as the anterior ones do.
- The carrying system of the crocodylian trunk resembles a vaulted "box-girder bridge", the upper and lower carrier of which is braced crosswise. Both carriers are stressed by compression, as they are fixed between the girdles. The "bridge" consists of single double-T-elements, which are connected flexibly. This constructional principle is called "self-carrying double-T-construction".
- The self-carrying double-T-construction of the crocodylians is compared to the constructional principles of other terrestrial tetrapods, which also show an improved type of locomotion.
- For the reconstruction of the phylogeny of the Crocodylia (Protosuchia + "Mesosuchia" + Eusuchia) the method according to HENNIG (1950) is used. Fossil groups are also integrated in this reconstruction.
- From the functional analysis (chapter 4.) follow 16 characters typical for the carrying system of the Eusuchia. For the interpretation of the fossil record mainly the hard parts are important. Some soft parts, however, can be reconstructed on the basis of the hard parts.
- The 16 characters are fused to complexes, which are tested in respect to their condition in the groundplan of Crocodylia and Eusuchia.
- The morphology of the paravertebral shield of the geologically oldest and most completely preserved morphospecies of the Crocodylia, the Triassic land crocodile *Protosuchus richardsoni* and the Jurassic marine crocodile *Steneosaurus bollensis* is described and functionally interpreted.
- The carrying system of *Protosuchus* is specialized for a fast terrestrial locomotion; lateral undulations of the body are nearly prevented.
- The carrying system of *Steneosaurus* allows lateral undulations in the lumbal and tail region necessary for long distance swimming. However, it is most likely useless for a long distance terrestrial locomotion.
- Thus the carrying systems of these two Crocodylia are somewhat derived in respect to the groundplan of the Crocodylia.
- The carrying system of the Eusuchia is also derived. It allows both horizontal and lateral flexions of the body. Thus aquatic and terrestrial locomotion is possible. The paravertebral shield consists of four longitudinal rows; interosteodermal peg joints are missing.
- The paravertebral shield of *Gavialis gangeticus* is different to that of all recent Eusuchia: It lacks the osteoderms of the accessorial rows.
- The ontogeny of the paravertebral shield shows that a tetraserial paravertebral shield with one accessorial scute row on either side and the reduction of interosteodermal peg joints probably are apomorphies in the groundplan of the Eusuchia.
- The fossil crocodylian *Bernissartia fagesii* has a tetraserial dorsal shield, the parasagittal osteoderms of which are very broad, double-keeled and lack any peg joint. This is evidence that these parasagittal osteoderms are homologons to the paravertebral shield of the Eusuchia and that the lateral osteoderms of *Bernissartia* are homologons to the accessorial rows of the Eusuchia.

– *Bernissartia* is closer to the groundplan of the Eusuchia as *Gavialis* in respect to the morphology of the paravertebral shield. The lack of accessorial rows is an autapomorphy of the gavials.

– Form and function of the paravertebral shield of the representative of the groundplan of the Crocodylia is reconstructed.

– The representative of the groundplan mostly was a terrestrial crocodile. It was more terrestrial than *Steneosaurus* and the Eusuchia. Contrary to *Protosuchus*, however, it was able to swim.

### Zusammenfassung

– Die Biegsamkeit des knorpeligen Costosternalapparates und die Beweglichkeit der Ossa pubis gegen das Becken machen eine ventrale Zugverspannung der kyphotisch getragenen Rumpfwirbelsäule der Krokodile unwahrscheinlich.

– Auf der Grundlage dieser anatomischen Tatsachen (FREY 1988) und mit Hilfe von Lebendbeobachtungen und Biegeversuchen an toten Krokodilen wird ein dorsales selbsttragendes System vermutet, in dem die Rumpfwirbelsäule, die epaxiale Muskulatur und der Paravertebralschild eine funktionelle Einheit bilden.

– Der Paravertebralschild limitiert die Beweglichkeit des Gesamtsystems.

– Der Wirbelsäulenbogen wird durch die epaxiale Muskulatur gespannt, wenn der Rumpf über den Boden gestemmt wird. Die mit tonischen Muskelfasern besetzten Sehnen des M. (Musculus) multifidus, des M. spinalis und des M. articulospinalis verspannen dabei die beiden parasagittalen Osteodermen-Längsreihen des Rumpfes kreuzweise gegen die Wirbelsäule.

– Da die Verbindung zwischen den Paravertebralschild-Osteodermen und den Dornfortsätzen verhältnismäßig unbeweglich ist, wird der interosteodermale Bandapparat auf Schub belastet. Die interosteodermalen Gelenke können funktionell als akzessorische Wirbelgelenke betrachtet werden.

– Die epaxiale Muskulatur beeinflusst wahrscheinlich über ihren Ursprung an den Gürtel-ligamenten den Spannungszustand in den interosteodermalen Bandapparaten.

– Die synchrone Kontraktion der epaxialen Muskelmassen führt zur Extension der Rumpfwirbelsäule. Nach Lebendbeobachtungen wird dabei niemals durch aktive Bewegung eine konkave Rückenlinie erreicht.

– Ventralflexionen der Rumpfwirbelsäule durch die Kontraktion des M. rectus abdominis können nur dann erfolgen, wenn der Costosternalapparat durch den M. capiti-sternalis und die Ossa pubis durch den M. ilioischio-caudalis stabilisiert werden. Die Spannung der beiden genannten Muskeln geschieht durch die Dorsalflexion von Hals und Schwanz.

– Die Rippen übertragen über die derben Myosepten des M. iliocostalis, die am lateralen Rande des Paravertebralschildes aufgehängt sind, Kräfte auf die interosteodermalen Bandapparate und die Paravertebralschild-Osteoderme.

– Kräfte, die auf die Rumpfwandmuskulatur wirken, werden über die Fascia lumbodorsalis auf den Paravertebralschild übertragen.

– Die epaxiale Muskulatur dient nicht nur der Verspannung und der Bewegung des Tragsystems, sondern wirkt auch als Abstandhalter zwischen den Processus transversi und den distalen Bereichen des Paravertebralschildes. Die Nähte zwischen den medialen und lateralen Paravertebralschild-Osteodermen sind Soll-Knickungszonen.

– Beim Stemmgang wird die Schwanzwirbelsäule in ihrem proximalen Bereich durch den M. multifidus und den M. spinalis getragen. Die distale Hälfte des Schwanzes liegt dem Boden auf.

– Die Hals- und Prothoracalwirbelsäule ist mit dem Komplex des M. serratus und den Mm. rhomboidei am Schultergürtel aufgehängt. Beide Muskelgruppen wirken zusammen mit dem M. iliocostalis als Zugterge für die beiden Wirbelsäulenbereiche.

– Die paarige Kette der längsorientierten Halsrippen bildet ventral der Halswirbelsäule ein druckbelastbares System, das zusammen mit der epaxialen Halsmuskulatur die Halswirbelsäule stabilisiert. Die drei ersten Wirbel sind durch das stark verlängerte erste Halsrippenpaar zu einer fast unbeweglichen Einheit verbunden.

– Der Hals ist in sich relativ steif. Er kann als Ganzes gegen den Prothorax bewegt werden, weil die beiden caudal gelegenen Halsrippenpaare nicht so eng aneinanderstoßen, wie die cranial gelegenen.

– Das Rumpftragssystem des Krokodile erinnert an eine gewölbte „Fachwerkbrücke“, deren Ober- und Unterzug kreuzverspannt sind. Beide Züge sind druckbelastet, weil sie zwischen den Gürteln eingespannt sind. Die „Brücke“ besteht aus einzelnen Doppel-T-Elementen, die beweglich miteinander verbunden sind. Das Konstruktionsprinzip wird als „selbsttragende Doppel-T-Konstruktion“ bezeichnet.

– Die selbsttragende Doppel-T-Konstruktion der Krokodile wird mit den Konstruktionsprinzipien anderer Landtetrapoden verglichen, die sich ebenfalls mit freigetragener Rumpfwirbelsäule fortbewegen.

– Die phylogenetische Methode nach HENNIG (1950) wird zur Untersuchung der Stammesgeschichte der Crocodylia (Protosuchia + „Mesosuchia“ + Eusuchia) herangezogen, wobei fossile Gruppen mitberücksichtigt werden.

– Aus der Funktionsanalyse (Kapitel 4.) ergeben sich 16 Merkmale, die das Tragsystem der Eusuchia charakterisieren. Für die Interpretation des Fossilberichtes sind hauptsächlich die Hartteilmerkmale maßgebend. Einige Weichteilmerkmale können jedoch aufgrund von Hartteilmerkmalen rekonstruiert werden.

– Die 16 Merkmale werden zu Komplexen zusammengefaßt und auf ihren Zustand im Grundplan der Crocodylia und der Eusuchia untersucht und bewertet.

– Die Morphologie des Paravertebralschildes der beiden geologisch ältesten und vollständig erhaltenen Morphospecies der Crocodylia, des triassischen Landkrokodils *Protosuchus richardsoni* und des jurassischen Meereskrokodils *Steneosaurus bollensis*, wird beschrieben und funktionell interpretiert.

– Das Tragsystem von *Protosuchus* ist auf eine schnelle terrestrische Lokomotion spezialisiert; es verhindert laterale Undulationen des Körpers.

– Das Tragsystem von *Steneosaurus* läßt die laterale Undulation von Lendenregion und Schwanz zu, die für ein ausdauerndes Schwimmen im offenen Meer notwendig ist; es ist aber wahrscheinlich für eine ausdauernde Landlokomotion ungeeignet.

– Die Tragsysteme dieser beiden Crocodylia weisen also gegenüber dem Grundplan der Crocodylia bereits abgeleitete Züge auf.

– Das Tragsystem der Eusuchia ist ebenfalls abgeleitet. Es läßt horizontale und vertikale Biegungen des Körpers zu; Schwimmen und Laufen sind also möglich. Der Paravertebralschild ist vierreihig und interosteodermale Zapfengelenke fehlen.

– Der Paravertebralschild von *Gavialis gangeticus* weicht in seiner Morphologie von dem aller anderen rezenten Eusuchia ab: Die Osteoderme der akzessorischen Längsreihen fehlen.

– Die Ontogenie des Paravertebralschildes zeigt, daß ein vierreihiger Paravertebralschild mit jederseits einer akzessorischen Längsreihe von Osteodermen und die Reduktion der Gelenkzapfen vermutlich Apomorphien im Grundplan der Eusuchia sind.

– Das fossile Kreide-Krokodil *Bernissartia fagesii* besitzt einen vierreihigen Paravertebralschild, dessen parasagittale Osteodermen-Längsreihen aus sehr breiten, doppelt gekielten Osteodermen bestehen, die keine Gelenkzapfen tragen. Dies deutet darauf hin, daß diese parasagittalen Osteodermen-Längsreihen dem Paravertebralschild der Eusuchia homolog und die lateralen Osteodermen-Längsreihen von *Bernissartia* den akzessorischen Osteodermenreihen der Eusuchia homolog sind.

– *Bernissartia* steht bezüglich der Paravertebralschild-Morphologie dem Grundplan der Eusuchia näher als *Gavialis*. Das Fehlen der akzessorischen Osteodermen-Längsreihen ist eine Autapomorphie der Gaviale.

– Bau und Funktion des Paravertebralschildes des Grundplanvertreters der Crocodylia werden rekonstruiert.

– Der Grundplanvertreter der Crocodylia war ein überwiegend terrestrisches Krokodil. Es lebte stärker landbezogen als *Steneosaurus* und die Eusuchier, konnte aber im Gegensatz zu *Protosuchus* schwimmen.

## Inhalt

1. Einleitung	6
2. Material, Methoden, Abkürzungen und Danksagung	13
2.1. Schwerpunktbestimmung	13
2.2. Passive Beweglichkeit	13
2.3. Fossilien	13
2.4. Abkürzungen	13
2.5. Danksagung	14
3. Biomechanik des Krokodilrumpfes bei der Landlokomotion	15
3.1. Das Tragsystem des Krokodilrumpfes bei der terrestrischen Lokomotion – ein biomechanisches Modell	15
3.1.1. Die Begrenzung der Beweglichkeit des Rumpfes durch den Paravertebralschild	16
3.1.2. Funktionsweise der Muskulatur im Tragsystem der Krokodile	17
3.1.3. Aufhängung der Rippen und der Rumpfwandmuskulatur	19
3.2. Funktionsmorphologie des Schwanzes	23
3.3. Funktionsmorphologie der Halswirbelsäule	23
3.4. Das Konstruktionsprinzip	27
3.5. Das Konstruktionsprinzip der Krokodile im Vergleich mit demjenigen anderer terrestrischer Großtetrapoden	29
3.5.1. Die Bogen-Sehnen-Konstruktion	29
3.5.2. Die Schalenkonstruktion	31
3.5.3. Versteifung der Wirbelsäule durch die Modifikation der intervertebralen Gelenke	31
3.5.4. Die selbsttragende Doppel-T-Konstruktion	32
3.6. Offene Fragen	33
4. Das Tragsystem der Krokodile unter stammesgeschichtlichen Aspekten	34
4.1. Das Tragsystem fossiler Krokodile unter funktionsmorphologischen und phylogenetischen Aspekten	35
4.1.1. Die Beurteilung der Merkmale des Tragsystems der Eusuchia bezüglich ihrer Bedeutung für den Grundplan der Crocodylia (Protosuchia + „Mesosuchia“ + Eusuchia) und der Eusuchia	35
4.1.2. Die Tragsysteme von <i>Protosuchus</i> und <i>Steneosaurus</i>	38
4.2. Das Tragsystem der Eusuchia – eine Autapomorphie?	49
4.3. Paravertebralschild und Lebensweise des Grundplanvertreters der Crocodylia (Protosuchia + „Mesosuchia“ + Eusuchia)	51
5. Zusammenfassung	53
6. Literatur	55

## 1. Einleitung

"Wie musikalisch wär's am Nil,  
Wenn singen könnt' das Krokodill."  
Wilhelm BUSCH

Heute kann es als bewiesen gelten, daß Krokodile nicht singen können, sondern nur brüllen, fauchen und quaken. BUSCHs Wunschvorstellung wird sich also niemals erfüllen, doch sind über Krokodile in der älteren Literatur unglaubliche Geschichten zu lesen wie z.B. die folgende:

"Auf einer seiner Reisen störte mein Freund Penney ein Krokodil auf, welches sich in einem großen theils mit dürrem Laube ausgefüllten Regenstrome versteckt hatte. Bei der Ankunft der Berittenen entfloh es und eilte schnurstracks dem anderthalb Meilen entfernten Strome zu, so eilig und rasch, daß man es mit den schnellsten Reitkamelen nicht einholen konnte." (BREHM 1869, Band 5, zitiert nach der Faksimileausgabe von 1979: 65.)

Daß BREHM (1869) mit seiner dramatischen Schilderung über die terrestrische Lokomotion eines Nilkrokodils (*Crocodylus niloticus* Laurenti 1768) nicht ganz unrecht hatte, zeigen andere Berichte über die ungewöhnlichen Fähigkeiten der Krokodile zu Lande; ungewöhnlich deshalb, weil die Tiere überwiegend aquatisch lebende Raubtiere sind.

HANCOCK (1830) und VOELTZKOW (1902) beobachteten Krokodile im Freiland (*C. niloticus*) und fanden heraus, daß die Tiere nachts weite Strecken über Land wandern und dort auch Beute machen. Diese Beobachtung wird von GUGGISBERG (1972), WERMUTH (1974), POOLEY (1982) und WEBB & GANS (1982) bestätigt.

Der erste, der die Bewegungsart der Krokodile analysierte und beschrieb, war der Paläontologe v. HUENE (1913). Er unterschied an den Zootieren, die ihm zur Beobachtung zur Verfügung standen, zwei Gangarten: das Kriechen und das Schreiten. Die ersten durchgezeichneten Filmsequenzen wurden von SCHAEFFER (1941) publiziert, und KNÜSEL (1944) sowie KÄLIN & KNÜSEL (1944) veröffentlichten umfassende Studien zur terrestrischen Lokomotion an Gefangenschaftstieren, die ebenfalls auf Auswertung von Filmaufnahmen (KÄLIN 1959) beruhen.

Weil das Schreiten der Krokodile nach der Auffassung von KÄLIN & KNÜSEL (1944) anders als das der Mammalia abläuft, führen die Autoren dafür den Begriff "Kriechschreiten" ein, während das Kriechen als "Schreitkriechen" bezeichnet wird.

BRINKMAN (1980) liefert auf der Grundlage röntgenkinematographischer Aufnahmen eine hervorragende Analyse des Bewegungsablaufes der Hinterextremität von *Caiman sclerops* Schmidt 1928 (= *crocodilus* L. 1758). Er nennt die schreitende Lokomotionsform kurz und prägnant "high walk" und das Kriechen "sprawling". Von anderen Autoren aus dem angelsächsischen Sprachraum wird häufig der Begriff "high walk" durch "semi-improved gait" ersetzt (CHARIG 1957, 1972, KEMP 1978, NORMAN 1985). Ich werde für die lacertoide Lokomotionsform der Krokodile den Begriff "Spreizgang" verwenden und für die mammaloide in Anlehnung an STARCK (1982) den Begriff "Stemmgang". Beide Begriffe wurden gewählt, um die Extremitätenposition bei den beiden langsamen Gangarten der Krokodile mit einem unkomplizierten Wort zu charakterisieren.

Neben den langsamen Gangarten können Krokodile - wie BREHM (1869) bereits wußte - an Land auch hohe Geschwindigkeiten erreichen. Erst ein Jahrhundert nach BREHM, nämlich 1961 wird das Geheimnis um die schnellen Krokodile durch COTT gelüftet. COTT (1961) schildert neben dem Spreiz- und dem Stemmgang erstmals den Galopp und als zweiter, nach den kurzen Ausführungen BREDER's (1946), den sogenannten "belly run", eine Fortbewegungsweise, die COTT (1961) sogar photographisch belegt hat. Den Begriff "belly run" finde ich so gelungen, daß ich ihn nicht übersetzen werde. Beide Lokomotionsformen sind, wie GUGGISBERG (1972) bestätigt, Fluchtverhaltensweisen.

Erste Filmaufnahmen vom Krokodilsgalopp gelangen ZUG (1974), der leider nur Durchzeichnungen veröffentlicht. WEBB & GANS (1982) dagegen zeigen auf hervorragenden Serienphotographien den Bewegungsablauf am Galopp des Australischen Süßwasserkrokodils (*Crocodylus johnstoni* Krefft 1873).

Während der Galopp bisher ausschließlich aus Freilandbeobachtungen bekannt wurde, hat jeder, der sich mit in Gefangenschaft lebenden Tieren beschäftigt, mindestens einmal die enorme Sprungkraft der Tiere erleben dürfen. Wissenschaftliche Beschreibungen dieser oft recht unangenehmen - wenn auch bewundernswerten - Eigenschaft der Tiere finden sich bei v. HUENE (1913), POOLEY & GANS (1976) und WEBB & GANS (1982). Das Grabverhalten wurde von McILHENNY (1934), DERANIYAGALA (1936), COTT (1961), KUSHLAN (1974), HUNT (1975), POOLEY & GANS (1976) und POOLEY (1982) im Rahmen von Brutpflegebeobachtungen eingehend beschrieben.

Bei den genannten Untersuchungen liegen zwar detaillierte Beschreibungen der Bewegungsart der Extremitäten während der terrestrischen Lokomotion vor, doch über die Bewegungen des Körperstammes sind die Aussagen - wenn überhaupt vorhanden - sehr allgemein. Aufgrund der vielen Photodokumente in einzelnen Arbeiten ist jedoch die folgende kurze Analyse über die Gangarten der Krokodile möglich:

**Der Spreizgang (sprawling):** Der stark an die Landlokomotion großer Eidechsen (z.B. *Varanus*) erinnernde Spreizgang wird von den Krokodilen an Land nur zum Zurücklegen sehr kurzer Distanzen eingesetzt. Die Fortbewegungsgeschwindigkeit ist gering. Zwei unterschiedliche Spreizgangmethoden können beobachtet werden: der aufliegende und der abgestemmte Spreizgang.

Beim aufliegenden Spreizgang liegt die gesamte Ventralfläche des Krokodilrumpfes dem Boden auf. Die Extremitäten leisten keinerlei Tragearbeit und fungieren nur als Vorschuborgane (pusher). Die Wirbelsäule bildet zwischen den Gürteln einen flachen, nach dorsal gerichteten Bogen, der auf den Eingeweiden ruht. Der Scheitel dieses Bogens befindet sich im Lendenbereich.

Beim abgestemmtten Spreizgang hängt der Rumpf frei zwischen den nach lateral abg gespreizten Extremitäten, die nun Trage- und Vortriebsarbeit leisten. Die freigetragene Achse ist belastet und wird in einem dorsal konvexem Bogen getragen, der seinen Scheitel kurz vor dem Becken hat (vergleiche Abb. 1). Die Wirbelsäule steht also offenbar unter Spannung, denn bei Waranen, die sich in der gleichen Gangart fortbewegen, ist die Rückenlinie gerade oder hängt zwischen den Gürteln leicht durch.

Eine Sonderform des aufliegenden Spreizganges ist der von BREDER (1946) und COTT (1961) beschriebene "belly run". Der "belly run" ist ein Fluchtverhalten, das die Krokodile dann zeigen, wenn sie von relativ steilen Uferböschungen aus auf schnellstem Wege das Wasser erreichen wollen. Auf dem Bauche liegend rutschen die Tiere die Böschung hinunter, wobei sie den Körper durch kräftige Stöße mit den seitlich abg gespreizten Hinterextremitäten beschleunigen. Die Vorderextremitäten werden angelegt.

**Der Stemmgang (high walk, semi-improved gait):** Die bei Krokodilen am häufigsten zu beobachtende Form der terrestrischen Lokomotion ist der Stemmgang (Abb. 1), bei dem der Bauch weit über dem Boden getragen wird. Im Stemmgang erreichen die Tiere beachtliche Geschwindigkeiten und können damit große Distanzen zurücklegen (COTT 1961, GUGGISBERG 1972).

Während des Stemmganges bringt das Krokodil seine Extremitäten unter den Körper (v. HUENE 1913, SCHAEFFER 1941, BRINKMAN 1980). Ähnlich wie beim Spreizgang wird die Rumpfwirbelsäule beim Stemmgang im dorsal konvexen Bogen getragen. Laterale Undulationen des Rumpfes sind weitgehend unterdrückt; das Becken kippt nur leicht auf die Seite der entlasteten Extremität.

Die Halswirbelsäule ist ähnlich wie bei den Säugetieren lordotisch gebogen (vergleiche z.B. KUMMER 1959). Diese Lordose geht im Schulterbereich in eine Kyphose über, deren Scheitel dem Becken genähert etwa bei Thoracalwirbel XII

liegt. Dieser kyphotische Rumpfwirbelsäulenbogen trägt das Gewicht der Eingeweide zwischen den Gürteln, während die Halswirbelsäule den schweren Schädel frei trägt. Beim Stemmgang muß die Rumpfwirbelsäule also wie beim abgestemmtten Spreizgang gespannt werden, um ein Durchhängen zu verhindern, wie es bei den großen Waranen zu beobachten ist. Dieses Spannen der Wirbelsäule ist besonders wichtig bei schnelleren Gangarten und bei Sprüngen, bei denen die Wirbelsäule extrem belastet wird. POOLEY & GANS (1976) stellten fest, daß hohe Geschwindigkeiten im Stemmgang auch bei der terrestrischen Jagd nach Beute und nicht nur auf der Flucht erreicht werden. Eigene, an *Osteolaemus tetraspis* Cope 1861 durchgeführte Beobachtungen in Gefangenschaft bestätigen dies.

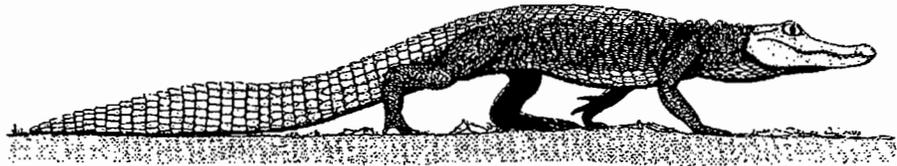


Abb. 1. *Alligator mississippiensis* während des Stemmganges. Zu beachten ist die bogenförmige Krümmung des Rückens zwischen den Gürteln. Der Scheitel des Bogens befindet sich dicht vor dem Becken. (Gezeichnet nach einer Photographie in REINECK & HOWARD 1978: 11, Abb. 2.)

**Der Galopp:** Die schnellste Gangart, die bei Krokodilen je beobachtet wurde, ist der Galopp (Abb. 2), der bislang nur für *C. johnstoni* und *C. niloticus* bildlich dokumentiert ist (COTT 1961, GUGGISBERG 1972, ZUG 1974, WEBB & GANS 1982). COTT berichtet auch von galoppierenden Jungtieren von *Crocodylus porosus* Schneider 1801. Niemals wurde diese Gangart bei Tieren, die größer als zwei Meter waren, beobachtet. Beim Galopp wird der Kopf hoch erhoben und das vordere Extremitätenpaar arbeitet synchron gegen das hintere. Die Schrittweite wird durch Flexion und Extension der Lumbalwirbelsäule vergrößert. Bei der Flexion werden die hinteren Extremitäten lateral an den vorderen vorbeigeführt und in Höhe des Schultergürtels aufgesetzt (Abb. 2A). Nach Photosequenzen von WEBB & GANS (1982) befindet sich die eine Hand in der letzten Abrollphase während die andere den Boden bereits verlassen hat, bevor die Hinterextremitäten den Boden berühren. Es ist also eine Gleitphase anzunehmen, bei der das Tier unter voller Wirbelsäulenflexion jeden Bodenkontakt verliert, denn auch der Schwanz schlägt bei der Flexionsphase nach dorsal. Sobald die Hinterextremitäten den Boden berühren, werden sie schlagartig gestreckt und nach hinten gezogen, wobei sie das Tier nach vorn katapultieren. Gleichzeitig mit der Extension der Hinterextremitäten erfolgt eine ebenso schlagartige Streckung der Rumpfwirbelsäule (Abb. 2B). Die Bewegung geht in eine zweite Gleitphase über: einen weittragenden Sprung. In dieser Sprungphase wird die geradegestellte Thoracalwirbelsäule gegen die Schwanzwirbelsäule nach dorsal abgewinkelt. Der posteriore Teil des Schwanzes schlägt nach ventral.

Die Vorderextremitäten des Tieres sind während des Sprunges angewinkelt. Sie werden erst am Ende des Sprunges ausgestreckt, und übertragen die gewaltige Wucht des Stoßes bei der Landung über den Schultergürtel auf die Wirbelsäule. Nach GANS (pers. Mitt.) setzt *C. johnstoni* den Galopp nur in ganz extremen Notsituationen zur Flucht ein.

**Der Sprung:** Der Sprung dagegen gehört zum normalen Bewegungsrepertoire der Krokodile. Er wird zum Beispiel eingesetzt, wenn die Tiere Beute von tiefhängenden Ästen greifen oder aus dem flachen Wasser heraus Beutetiere (oder den Pfleger) anspringen (POOLEY & GANS 1976). Sprünge wurden auch als Fluchtverhalten beobachtet (COTT 1961, GUGGISBERG 1972, WEBB & GANS 1982).

Die Beschleunigung beim Sprung geschieht ausschließlich durch die Streckung von Hinterextremitäten und Rumpfwirbelsäule. Der Schwanz wird nicht zum Abstoßen benutzt. Wie beim Galopp treten auch bei Absprung und Landung extreme Wirbelsäulenbelastungen auf.

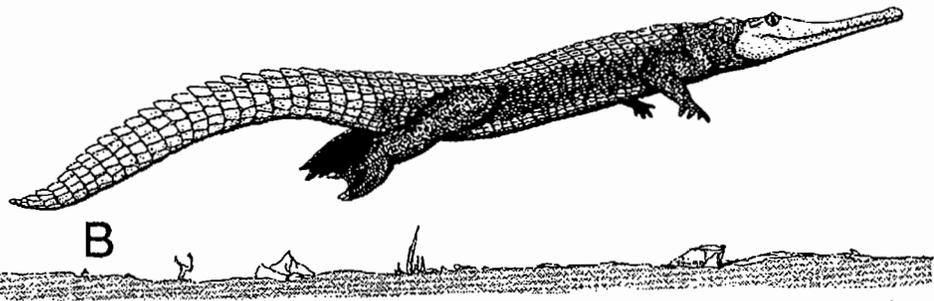
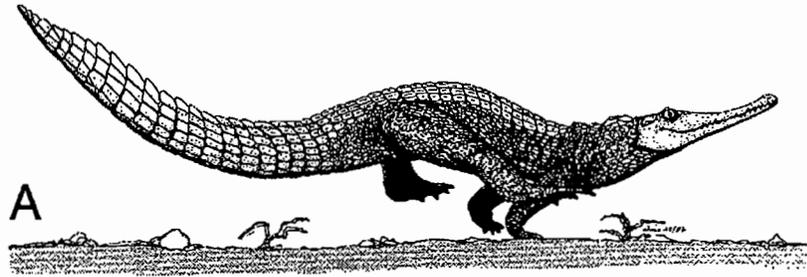


Abb. 2. *Crocodylus johnstoni* galoppierend.- A: Beugephase kurz vor dem Aufsetzen der Hinterextremitäten.- B: Maximale Streckphase. Man beachte, daß das Tier seine Schrittweite durch Krümmung und Streckung der Rumpfwirbelsäule verlängert. (Gezeichnet nach Einzelbildern aus einer Photosequenz in WEBB & GANS 1982: 613, Abb. 2.)

**Andere Gangarten:** In jüngster Zeit wurde wiederholt unabhängig voneinander von bipeder Lokomotion bei Krokodilen berichtet (CHARIG, THÜLBORN pers. Mitt.). Nach TARSITANO (pers. Mitt.) verfügt GANS über ein Videodokument dieser Gangart, doch wurden bislang noch keine Einzelheiten veröffentlicht. Des weiteren ist bei WERMUTH (1952) zu lesen, daß bis zu einem Meter lange *C. niloticus* häufiger zum Sonnen in Baumkronen klettern. Filmische oder photographische Dokumente zur Art und Weise des Kletterns liegen jedoch nicht vor.

**Grabverhalten:** Neben ihren außergewöhnlichen Laufeigenschaften zeigen die Krokodile erstaunliche Fähigkeiten beim Graben. Gegraben wird grundsätzlich mit allem: mit der Schnauze, den Vorder- und Hintergliedmaßen und sogar mit dem Schwanz. Im Hinblick auf die starke Belastung der Wirbelsäule ist das Grabverhalten der Weibchen beim Ausschachten der Eikammer und beim Festtreten des zugefüllten Bruthügels besonders interessant. Dies geschieht ausschließlich mit den Hinterextremitäten (Abb. 3). Um genügend Arbeitsraum für die Beine zu haben, stemmen die auf dem Bauche liegenden Tiere ihr Becken durch kräftige Ventralflexion der Rücken- und Schwanzwirbelsäule so hoch über den Boden, daß beide Hinterbeine gleichzeitig arbeiten können (POOLEY 1982).

Das Gewicht der...  
...schweren...  
...also wie beim...  
...zu verhindern...  
...in der Wirbelsäule...  
...bei denen die...  
...fest, daß hohe...  
...nach Beute und...  
...etraspis Cope 1861



...en ist die bogenfö...  
...ittel des Bogens be...  
...r Photographie in

...bachtet wurde, ist...  
...niloticus bildlich...  
...WEBB & GANS...  
...Crocodylus porosus...  
...er als zwei Meter...  
...und das vordere...  
...tweite wird durch...  
...r Flexion werden...  
...und Höhe des...  
...WE... & GANS...  
...ährend die andere...  
...Boden berühren...  
...ier unter voller...  
...Schwanz schlägt...  
...täten den Boden...  
...gen, wobei sie das...  
...interextremitäten...  
...e (Abb. 2B). Die...  
...enden Sprung. In...  
...säule gegen die...  
...il des Schwanzes

...s angewinkelt. Sie...  
...gen die gewaltige...  
...die Wirbelsäule...  
...in ganz extremen

...ingsrepertoire der...  
...iere Beute von...  
...Beutetiere (oder...  
...wurden auch als...  
...WEBB & GANS

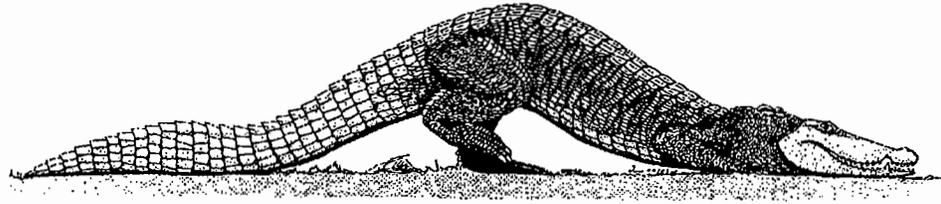


Abb. 3. *Crocodylus niloticus*; Weibchen beim Festtreten der Erde über dem Gelege. Rumpf und Schwanzbasis werden dabei hoch über den Boden gestemmt. Um die Eier nicht zu gefährden, geschieht das Festtreten sehr behutsam. Die Hinterextremitäten werden nicht voll belastet, und oft werden sogar beide gleichzeitig angehoben, ohne daß der von Rumpf und Schwanzbasis gebildete Bogen zusammenbricht. Das Achsenskelett trägt dann das Körpergewicht völlig frei. (Gezeichnet nach einer Photographie von R. & M. BORLAND in POOLEY 1982: 32.)

Es war diese Vielfalt an terrestrischen Fortbewegungsweisen, die mich veranlaßte, den Körperstamm der Krokodile unter funktionsanatomischen Gesichtspunkten zu untersuchen, und so werden die Krokodile in der vorliegenden Arbeit als Landtetrapoden betrachtet und zwar als sehr groß und schwer geratene Landtetrapoden, für die die Wirkung der Schwerkraft aufgrund ihrer Masse eine besonders bedeutungsvolle Rolle spielt. Diese Wirkung der Schwerkraft auf den Körper eines Landwirbeltieres faßte KUMMER (1975) zusammen:

"Bei landbewohnenden Tetrapoden, deren spezifisches Gewicht erheblich höher ist als das des Umgebungsmediums (Luft), entsteht die mechanische Beanspruchung der Gesamtkonstruktion aus der Körpermasse, die statisch als ruhende Masse (= Gewicht) oder in Bewegung als kinetische Kraft wirken kann. Über diesen Zusammenhang gewinnt die absolute Körpergröße eine entscheidende Bedeutung für den Körperbau." (KUMMER 1975: 70-71.)

Wichtig in KUMMER's Aussage ist erstens, daß das Gewicht (das jedoch per definitionem nicht mit Masse identisch ist) die Gesamtkonstruktion belastet und nicht nur einzelne Körperteile wie z.B. die Extremitäten. Zweitens wirkt sich diese, von der absoluten Körpergröße abhängige Belastung auf die Morphologie der Gesamtkonstruktion aus.

Über die Funktionsmorphologie des Krokodilrumpfes bei der terrestrischen Lokomotion liegen nur wenige Arbeiten vor (FREY 1984, 1985), die allerdings z.T. auf Zufallsbeobachtungen und unzureichende Daten gegründet waren.

#### Fragestellung:

Die funktionsmorphologische Analyse von Tragsystemen in der belebten Natur darf nicht nur eine Analyse von Teilsystemen sein, denn die "Funktionen" eines Lebewesens können nur dann verstanden werden, wenn nicht nur die Bauteile seines Körpers (Anatomie) bekannt sind, sondern auch deren Verwendung im Leben. Das heißt, die Synthese aus Konstruktion und ökologischer Rolle bildet die Grundlagen der Funktionsanalyse. In der Analyse müssen jedoch auch die physiologischen und phylogenetischen Voraussetzungen integriert werden, damit ein brauchbares Modell für den untersuchten Organismus entsteht. Erst diese umfassenden Kenntnisse führen letztlich zu einem Funktionsmodell, das der Komplexität eines Lebewesens gerecht werden kann. Diese Vorgehensweise ist eine "ganzheitliche Methode", die jedoch nicht identisch ist mit dem Holismus der Vitalisten (vergleiche hierzu DULLEMEIJR 1974).

Eingedenk GUTMANN's Warnung: "Unter naturwissenschaftlichen Gesichtspunkten lassen sich Organismen nie in ihrer Ganzheit sondern nur nach verschiedenen Aspekten untersuchen und bearbeiten." (GUTMANN & BONIK 1981: 152-153.), wird diese Methode in der folgenden Arbeit auf die Untersuchung der terrestrischen Lokomotion von Krokodilen angewandt.

Die Funktionsanalyse beruht auf den Ergebnissen meiner anatomischen Untersuchungen an *Alligator mississippiensis* Daudin 1802. Untersucht wird die Wechselbeziehung zwischen Konstruktion und Krafteinwirkung im Tragsystem der Krokodile, wobei die Statik des Körpers während des Stemmanges zunächst der Ausgangspunkt ist. Unter "Tragsystem" verstehe ich hier alle Skelett-, Muskel-, Sehnen- und Weichteilelemente (außer den Eingeweiden, Nerven und Blutgefäßen des Körperstammes), die zum Körperstamm gehören. Dazu rechne ich auch die Aufhängung des Brust-Schulter-Apparates. Auf die Funktion der Extremitäten kann im Rahmen dieser Arbeit nicht eingegangen werden. Ich möchte versuchen, auf der Grundlage der anatomischen Untersuchungen (FREY 1988) und von Lebendbeobachtungen herauszufinden, nach welchem Konstruktionsprinzip der frei getragene Wirbelsäulenbogen der Krokodile verspannt wird. Dabei werden insbesondere Vergleiche zu den Säugetieren gezogen, die ihre Wirbelsäule bei der Lokomotion ebenfalls bogenförmig wölben. Das Ziel dieser Diskussion ist es, ein biomechanisches Modell vom abgestemmtten Körperstamm der Krokodile zu entwickeln und mit den Konstruktionsprinzipien anderer Landtetrapoden zu vergleichen, die ihre Wirbelsäule frei zwischen den Gürteln tragen können.

Bei der Funktionsanalyse kommt der Funktion der durch Osteoderme versteiften Dorsalhaut eine wichtige Bedeutung zu. Bisher wurde dieser Hautpartie primär eine Schutzfunktion zugeschrieben (HYMAN 1947, WERMUTH 1952, 1974, ROMER 1976). Diese Funktion ist zwar durch die Materialeigenschaften der Osteoderme gegeben, doch ob der Osteodermenpanzer sie auch zweckmäßig erfüllen kann, muß in Zweifel gezogen werden. Gerade die verwundbarsten Teile des Krokodilkörpers sind durch diesen Panzer unzulänglich geschützt: Die Flanken des Rumpfes und des Halses. Ausgerechnet im Nacken sind bei den rezenten Krokodilen die Osteodermenwirtel aufgelöst und lassen große, ungepanzerte Hautfelder frei.

Entsprechend reichhaltig ist die Palette an Beutegreifern, die besonders den juvenilen Krokodilen nachstellen: Große Fische (*Micropterus*, Centrarchidae; *Ictalurus*, Ictaluridae) Großwarane (*Varanus*, Varanidae), Riesenschlangen (*Python*, *Boa*, *Eunectes*, Boidae), Weichschildkröten (*Trionyx*, Trionychidae), Vögel wie Fischadler (*Pandion*, Accipitridae), Nashornvögel (Bucerotidae), Störche (Ciconiidae), Reiher (Ardeidae) und Kraniche (Gruidae) sowie Säugetiere wie Waschbär (*Procyon*, Procyonidae), Fuchs (*Vulpes*, Canidae), Marder (*Lutra*, *Ichneumon*, Mustelidae) und schließlich auch adulte Krokodile erbeuten kleine Krokodile ohne Schwierigkeiten (FLOWER 1933, COTT 1961, FOGARTY 1974). Keiner der genannten Beutegreifer ist speziell zum Knacken von harten Panzern ausgerüstet. Besonders deutlich wird die geringe Schutzwirkung der Osteoderme, wenn man erfährt, daß Schlangenhalsvögel (Anhingidae) regelmäßig juvenile Krokodile aufspießen und verzehren (STATON & DIXON 1975). Aber auch mittelgroße (2-3m lange) und große (bis 5m lange) Krokodile sterben öfter nicht den Alterstod. Elefanten (*Loxodonta*) zertrampeln sie (SALMON 1932/1933, BARKER 1953) und Flußpferde (*Hippopotamus*) schlitzten sie mit ihren Hauern auf, wenn Krokodile ihren Kälbern zu nahe kommen (STEPHENSON-HAMILTON 1954, COTT 1961). Schließlich werden auch noch über 3m lange Krokodile immer wieder von Großkatzen (*Panthera leo*, *Panthera onca*, Felidae) ohne Mühe überwältigt (SALMON 1932/1933, THOMAS & SCOTT 1935, COTT 1961).

Ein weiteres Argument spricht gegen die Schutzfunktion des Dorsalschildes: Jedes durch Panzerung geschützte Tier setzt seinen Schutzpanzer im Bedarfsfalle auch aktiv ein. Entweder werden die verletzlichen Körperteile in den Panzer zurückgezogen (Testudinata) oder die Tiere rollen sich ein (Cordylidae; Squamata; Manidae, Dasypodidae; Mammalia). Krokodile präsentieren bei Gefahr niemals ihren Panzer. Sie versuchen zu fliehen oder greifen an.



m Gelege. Rumpf mt. Um die Eier Hinterextremität zeitig angehoben, ummenbricht. Das chnet nach einer

nich veranlaßte, ichtspunkten zu len Arbeit als schwer geratene irer Masse eine erkraft auf den

erheblich höher Beanspruchung ruhende Masse n. Über diesen nde Bedeutung

(das , och per on belastet und wirkt sich diese, orphologie der

r terrestrischen e allerdings z.T. n.

belebten Natur nktionen" eines ir die Bauteile /erwendung im Rolle bildet die loch auch die rden, damit ein ht. Erst diese odell, das der nsweise ist eine Holismus der

SEIDEL (1979) bezweifelt die Schutzfunktion der Osteoderme aufgrund ihrer geringen Stärke und nimmt stattdessen eine thermoregulatorische Funktion der stark vaskularisierten Knochenplatten an. Diese Annahme beruht jedoch auf sehr vagen anatomischen Befunden und sie kann auch nicht erklären, warum der dorsale Osteodermenpanzer bei allen rezenten Krokodilarten - auch bei Regenwaldbewohnern wie *Palaeosuchus* - vorhanden und überdies bei allen ähnlich wie bei *Alligator* gebaut ist: Er besteht aus 4-12 Osteodermen-Längsreihen. Die Osteodermenfelder in der Haut des Nackens, der Extremitäten, des Bauches und des Schwanzes sind variabel, ebenso die Längsreihen lateral der medianen vier Osteodermen-Längsreihen in der Rückenhaut (SIEBENROCK 1926, ROSS & MAYER 1983).

Gewöhnlich sind die vier medianen Osteodermenreihen des Dorsalpanzers aus sehr regelmäßig rechteckigen Osteodermen zusammengesetzt. Bei *Crocodylus siamensis* Schneider 1801 können kleine, dreieckige Schaltschuppen an den caudalen Wirbelrändern auftreten (ROSS & MAYER 1983), die jedoch mit den lateral benachbarten fest verwachsen sind. Bei *Crocodylus moreletti* C. & A. Dumeril 1851 kommt es oft durch die Reduktion lateraler Wirtelelemente zu dreischuppigen Wirbeln (ROSS & MAYER 1983). Die entstehende Lücke im Rückenpanzer wird durch vergrößerte Osteoderme cranial oder caudal teilweise wieder verschlossen. Die lateralen Osteoderme des Paravertebralschildes von *C. porosus* unterscheiden sich von denjenigen aller anderer Arten durch ihre ovale Form (DERANIYAGALA 1930, 1939, WERMUTH 1952, ROSS & MAYER 1983). Dennoch besteht ein suturaler Kontakt zwischen ihnen und den medianen Osteodermen der Wirbel. Die Osteoderme der parasagittalen Längsreihe sind bei *O. tetraspis* verbreitert und tragen nur sehr flache Kiele (ROSS & MAYER 1983). Bei *Paleosuchus trigonatus* Schneider 1801 sind die Osteoderme des Rückenpanzers ungleich groß, und die Kiele stehen so unregelmäßig, wie bei keinem anderen rezenten Krokodil. Innerhalb der rezenten Arten treten nur im Bereich der anterioren Wirbel des thoracalen Rückenpanzers größere Variationen auf (ROSS & MAYER 1983).

Alle angeführten Modifikationen des Rückenpanzers verändern jedoch nicht seine Gesamtfestigkeit. Immer sind die parasagittalen und lateralen Längsreihen des Rückenpanzers fest miteinander verbunden und bilden zusammen mit der Rückenhaut ein zusammenhängendes Funktionsgefüge. Damit kann der Rückenpanzer von *Alligator mississippiensis* als Modell für alle anderen rezenten Krokodile verwendet werden.

Erst wenn die funktionelle Rolle dieses, bei allen rezenten Krokodilen relativ homogen gebauten Rückenpanzers geklärt ist, kann das Mosaik der bis dahin gewonnenen Erkenntnisse zu einem funktionsmorphologischen Modell des Krokodilkörpers zusammengefügt werden, das all seine Bauteile widerspruchsfrei integriert.

Unter den von HENNIG (1983) aufgelisteten Autapomorphien der Krokodile ist der Hautpanzer als fragliches Merkmal aufgeführt. HENNIG sieht ihn als Plesiomorphie an, da er bereits bei ursprünglichen Thecodontiern vorkommt. HENNIG räumt jedoch ein: "Es wäre aber zu prüfen, inwieweit der Panzer der Krokodile auch apomorphe Züge aufweist." (HENNIG 1983: 150).

Im Kapitel 4. der vorliegenden Arbeit sollen die autapomorphen Züge des Krokodilpanzers herausgearbeitet werden. Dabei werden nicht nur die Osteodermenpanzer der rezenten Krokodile betrachtet, sondern auch diejenigen der geologisch ältesten bekannten Krokodile. Der wesentliche Bestandteil der Untersuchung ist die Funktionsanalyse der Tragsysteme der fossilen Krokodilformen, wobei die in Kapitel 3. erarbeitete Hypothese zum Konstruktionsprinzip der rezenten Krokodile zugrundegelegt wird. Die Durchführung einer vergleichenden Funktionsanalyse ist möglich, weil die Hartteile des gesamten Tragsystems überliefert sind. Aus diesen Analysen erhoffe ich Hinweise auf die Stammesgeschichte der rezenten Krokodile, zumindest was die Evolution der Konstruktion des Körperstammes betrifft. Trotz der Einbeziehung des Fossilberichtes bediene ich mich dazu der HENNIG'schen Methode (HENNIG 1950).

## 2. Material, Methoden, Abkürzungen und Danksagung

### 2.1. Schwerpunktbestimmung

Der Schwerpunkt konnte bei *Alligator mississippiensis* (ZST SZ 4246) näherungsweise ermittelt werden. Das Tier war in gerader Haltung fixiert worden, und so konnte es - unter der Annahme, daß sich die Fixierflüssigkeit gleichmäßig im Körper verteilt hat - solange auf einem schmalen Balken hin- und hergeschoben werden, bis es im Gleichgewicht war.

### 2.2. Passive Beweglichkeit

Die passive Beweglichkeit der Achsenskelett-Teile gegeneinander wurde an einem frisch toten *Alligator mississippiensis* (ZST 4246) untersucht. Um die Extremitätenstellungen der Wirbel, der Osteoderme und der Halsrippen gegeneinander im Fleisch zu dokumentieren, wurden Röntgenaufnahmen im Strahleninstitut der Universitätsklinik Tübingen gemacht (Gerät: Siemens Tridoros 5S; Film: Dupont Cronex 2; Folie: feinzeichnend; Belichtung: HWS/LWS: 50kV; extrem: 50kV + Belichtungsautomatik).

### 2.3. Fossilien

Die Rekonstruktion des Tragsystems von *Protosuchus richardsoni* Brown 1933 erfolgte nach dem Holotype AMNH 3024. Das Stück ist ein vollständiges artikuliertes Skelett. Für die Rekonstruktion des Tragsystems von *Steneosaurus bollensis* Jäger 1828 untersuchte ich das gesamte Material in den folgenden Museen: Bath Geological Collections, Bath (BGC), Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München (BSP), Bristol Museum and Art Gallery, Bristol (BMAG), British Museum (Natural History), London (BMNH), Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt (SMF), Institut und Museum für Geologie und Paläontologie Tübingen (GPIT), Juramuseum, Eichstätt (JME), Leicester Museum and Art Gallery, Leicester (LMAG), Museum Hauff, Holzmaden (MHH), Oxford University Museum, Oxford (OUM), Segdewick Museum, Cambridge (SMC), Staatliches Museum für Naturkunde (Museum am Löwentor), Stuttgart (SMNS).

### 2.4. Abkürzungen

Die Abkürzungen in alphabetischer Reihenfolge und ihre Bedeutung:

acc	akzessorisches (= laterales) Dorsalosteoderm
At	Atlas
Ax	Axis
C	Vertebra cervicalis (Halswirbel), Halssegment
Cc	Costa cervicalis (Halsrippe)
Cond vert	Condylus vertebralis (Wirbelkörper-Gelenkkopf, Wirbelhauptgelenk)
Cor	Os coracoideum
Corp vert	Corpus vertebralis (Wirbelkörper)
Cproth	Costa prothoracalis (Prothoracalrippe)
Cran	Cranium
Cth	Costa thoracalis (Brustrippe)
Cws	Halswirbelsäule
Derm	Dermis (Haut)
Disc int	Discus intervertebralis (Bandscheibe)
Fac art	Facies articularis (Gelenkfläche)
Fasc lumbdors	Fascia lumbodorsalis (Lenden-Rückenfascie)
G	Gewicht
Gast	Gastrale (Bauchrippe)
Gastost	Gastral-Osteoderm (Verknöcherung der Bauchhaut)
Lig cing	Ligamentum cingulatum (Gürtelligament)
Lig intost	Ligamentum interosteodermale (Zwischenwirbel-Ligament)

M.	Musculus
M epax	epaxiale Muskelmasse
M rect	M. rectus abdominis
Ms ilcost	Myoseptum de M. iliocostalis
P	Druckpolster
Paraost	Osteoderm aus dem Paravertebralschild
Proc art	Processus articularis (Gelenkfortsatz des Neuralbogens)
Proc spin	Processus spinosus (Dornfortsatz)
Proc trans	Processus transversus (Querfortsatz)
Rw	Rumpfwand-Muskulatur
Scap	Scapula
Sscap	Suprascapula
Thws	Thoracalwirbelsäule
Ubg	Unterhaut-Bindegewebe
Zyga	Zyganthrum
Zgos	Zygosphen

### 2.5. Danksagung

Die vorliegende Arbeit wurde mit der finanziellen Unterstützung des SFB 53 (Palökologie) und des SFB 230 (Natürliche Konstruktionen) durchgeführt. Für die Betreuung danke ich Prof. F. WESTPHAL (Tübingen), Prof. D. AMMERMANN (Tübingen) und Prof. W.-E. REIF (Tübingen).

Für die Überlassung von Präparationsmaterial sowie für die freundliche und tatkräftige Hilfe bei der Bearbeitung von fossilem und rezenten Untersuchungsmaterial bedanke ich mich bei den Damen und Herren J. ATTRIDGE (London), S. CHAPMAN (London), A. CHARIG (London), M. DORLING (Cambridge), J.L. FRANZEN (Frankfurt), H. KOPP, R. HAUFF (Holzmaden), M. HECHT (New York), T. KEMP (Oxford), G. KING (Oxford), A. LIEBAU (Tübingen), D. MARTILL (Leicester), J. MARTIN (Leicester), S. McDOWELL (New York), G. MICKOLEIT (Tübingen), A. MILNER (London), C. MYERS (New York), R. PICKFORD (Bath), P. POWELL (Oxford), S. SWANBOROUGH (Bristol), S.F. TARSITANO (New York), M. TAYLOR (Bristol), G. VIOHL (Eichstätt), A.C. WALKER (London), P. WELLNHOFER (München), F. WESTPHAL (Tübingen), und R. WILD (Stuttgart). K. KLEMMER (Frankfurt) danke ich für die Überlassung eines Filmes über die terrestrische Lokomotion von *Crocodylus niloticus*, W. WETZEL für die Reproduktion der Zeichnungen und H. BAUSCHERT (beide Tübingen) für die graphische Beratung und Frau A. KOLTER für die freundliche und schnelle Hilfe bei den Röntgenaufnahmen im Strahleninstitut der Tübinger Universitätsklinik.

Für lange und zeitraubende aber sehr fruchtbare Diskussionen zum Thema "Krokodil-Biomechanik" und für die Bereitschaft zu interdisziplinärer Arbeit spreche ich den Ingenieur(inn)en J. BAHNDORF, K.-U. BLETZINGER, G. FAUST, H. FLÖSSER, G. GRÜNDIG, J. HENNICKE, R. REINER und H.J. SCHOCK (alle Stuttgart) meinen Dank aus.

Bei D. AMMERMANN, S. ESSWEIN, D. GRUBER, H. HELLRUNG, H. KOPP, A. LAEMMERT, T. MARTIN, W. MAIER, E. und G. MICKOLEIT, W.-E. REIF, J. RIESS, J. RUTSCHKE, S.F. TARSITANO, E. WEBER und F. WESTPHAL (alle Tübingen) möchte ich mich für die geduldige und kritische Durchsicht sowie die Diskussion des Manuskriptes (oder Teilen davon) herzlich danken. Mein Dank gilt auch H.-W. GÖTZ (Ulm), der mir bei der Sektion von drei Krokodilen im American Museum of Natural History beharrlich geholfen hat, H. KOPP (Tübingen), der mir bei den umfangreichen Präparationsarbeiten mit Rat und Tat zu Seite gestanden hat, und der Stumpfkrokodildame ELISABETH, die mir vier Jahre lang (oft unfreiwillig) Einblick in die Lokomotionsformen der Krokodile gegeben hat.

All jenen, die mir in der schwierigen Endphase dieser Arbeit immer wieder Mut gemacht und viel Zeit und Geduld geopfert haben, danke ich ganz besonders.

### 3. Biomechanik des Krokodilrumpfes bei der Landlokomotion

Wenn ein Krokodil auf dem Bauche ruht, so befindet sich seine Rumpfwirbelsäule in einer leichten Kyphose. Der Scheitel dieser Kyphose liegt in der Lendenregion. Erhebt sich das Tier, so bleibt diese Kyphose erhalten. Gleichzeitig beult sich die Bauchwand nach ventral aus und die Flankenhaut spannt sich (eigene Beobachtungen).

Bei allen Landtetrapoden, die außer den Krokodilen zum Stemmang mit kyphotisch gewölbter Wirbelsäule fähig sind (Mammalia, Sauropoda), fällt im Achsenskelett ein Bereich mit erhöhten Processus spinosi auf, der mit der Zone der stärksten Belastung korreliert ist (D'ARCY THOMPSON 1942, SLIJPER 1946, KUMMER 1959, 1975, 1975a, PREUSCHOF 1976, ALEXANDER 1977). An diesen Processus spinosi inserieren die starken epaxialen Sehnen-Muskelkomplexe, welche die frei getragenen Wirbelsäulenabschnitte von Hals und Rumpf verspannen (dorsale Zugverspannung). Bei den Säugetieren wird der Wirbelsäulenbogen durch die Bauchmuskulatur, den *M. latissimus dorsi* und den *M. iliocostalis ventral* zugverspannt. Durch die feste Verbindung von Becken und Wirbelsäule, die starke Verknöcherung des Thorax sowie dessen zusätzliche Stabilisierung durch Ligamente hat die Bauchmuskulatur, insbesondere der *M. rectus abdominis*, feste Widerlager. Der hochovale Querschnitt des Thorax verlängert den Hebel, über den die Bauch- und iliocostalmuskulatur Kraft auf die Wirbelsäule ausübt (KUMMER 1959, 1975, 1975a).

Bei den Krokodilen jedoch haben die Processus spinosi im gesamten Rumpf- und Schwanzwurzelbereich dieselbe Höhe. Leicht erhöhte Processus spinosi kommen nur im Hals-Prothorax-Übergangsbereich und im distalen Schwanzbereich vor. Während die ersteren mit dem Ende der Halsmuskulatur korreliert sind (vgl. FREY 1988: Kapitel 3.1., 6.1.), tragen die letzteren die Schuppen des Unpaarkammes im distalen Schwanzbereich. Große Ansatzareale für verspannende Sehnen-Muskel-Komplexe sind nicht zu entdecken. Auch eine Ventralverspannung des Rumpfwirbelsäulenbogens scheint unwahrscheinlich, weil die latero- und sternocostalen Rippensegmente und das Sternum knorpelig und sehr biegsam sind. Die Ossa pubis gelenken beweglich am Becken und sind nach cranial knorpelig verlängert. Eine Kontraktion des *M. rectus abdominis*, der vom letzten Rippenbogen und dem Sternum zum cranialen Rande der Pars cartilaginea der Ossa pubis zieht, würde zuerst die Ossa pubis nach craniodorsal rotieren und den Sternalapparat nach caudal ziehen, bevor es zu einer Ventralflexion der Rumpfwirbelsäule kommt. Durch die starke laterale Auslage der vertebrocostalen Rippensegmente gelangt die Hauptmasse des *M. iliocostalis* schon vor dem Scheitel des Wirbelsäulenbogens über das Niveau der Wirbelkörper, so daß auch über diese Muskelgruppe eine Ventralverspannung des Wirbelsäulenbogens unwahrscheinlich erscheint. Es stellt sich die Frage, wie der Rumpfwirbelsäulenbogen der Krokodile bei der Landlokomotion stabilisiert wird.

Daher stelle ich in dieser Arbeit die folgende Hypothese auf: Bei Krokodilen bilden Wirbelsäule und Paravertebralschild (gemeint sind die knöchernen und häutigen Bestandteile der Rückenhaut; FREY 1988: Kapitel 5.) zusammen mit der epaxialen Muskulatur das Tragsystem des Rumpfes.

Im folgenden werde ich diese Hypothese auf ihre funktionsanatomische Haltbarkeit überprüfen.

#### 3.1. Das Tragsystem des Krokodilrumpfes bei der terrestrischen Lokomotion - ein biomechanisches Modell

Nach der oben formulierten Hypothese sind Wirbelsäule, Paravertebralschild und epaxiale Muskulatur des Rumpfes als funktionelle Einheit zu betrachten, d.h. die Wirkungsweise des Tragsystems beruht auf die Interaktion von allen drei Komponenten. Da histologische und morphogenetische Untersuchungen in dieser Arbeit nicht berücksichtigt werden konnten, beruht das im folgenden diskutierte Modell auf den Ergebnissen von makroskopisch anatomischen Untersuchungen, selbst durchgeführten Beobachtungen an lebenden Tieren, Beschreibungen von terrestrischen Lokomotionsweisen aus der Literatur sowie Biegeversuchen an toten Krokodilen (VIRCHOW 1914, FREY 1982; siehe Kapitel 2.2.). Da die Hauptbewegungsebene des Krokodil-Tragsystems bei der terrestrischen Lokomotion die Sagittalebene ist, betrachte ich hier nur Wirbelsäulenbewegungen in der dorsoventralen Richtung. Histologische Untersuchungen und Tests zu den Materialeigenschaften verschiedener Gewebe im Tragsystem des Krokodilrumpfes sind in Vorbereitung.

teuralbogens)

SFB 53 (Palökologische Betreuung danke gen) und Prof. W.-

che und tatkräftige aterial bedanke ich AN (London), A. inkfurt), H. KOPP, Oxford), G. KING TIN (Leicester), S. IER (London), C. L (Oxford), S. LOR (Bristol), G. R (München), F. ankfu) danke ich n v rocodylus H. B. SCHERT für die freundliche tut der Tübingen

Thema "Krokodilche ich den IngenH. FLOSSER, G. gart) meinen Dank

NG, H. KOPP, A. E. REIF, J. RIESS, L (alle Tübingen) lie Diskussion des uch H.-W. GÖTZ useum of Natural len umfangreichen hat, und der llig) Einblick in die

jeder Mut gemacht

### 3.1.1. Die Begrenzung der Beweglichkeit des Rumpfes durch den Paravertebralschild

Biegeversuche an der gefleischten Wirbelsäule eines frischtoten *Alligator mississippiensis* zeigen, daß die Rumpfwirbelsäule der Tiere in Vergleich zur Hals- und Schwanzwirbelsäule wenig biegsam ist (VIRCHOW 1914). Gleichwohl kann die Rumpfwirbelsäule nach dorsal und ventral stärker gebogen werden, als ich dies an lebenden Tieren jemals beobachten konnte: Die maximal mögliche Extension der Rumpfwirbelsäule an lebenden Tieren scheint nach bisherigen Erkenntnissen mit dem Erreichen einer geraden Rückenlinie zu enden (Abb. 4A). Die gefleischte Wirbelsäule hingegen läßt sich biegen, bis ihre Dorsal-seite konkav ist. Auch Ventralflexionen sind bei der gefleischten Rumpfwirbelsäule stärker möglich, als bei lebenden Tieren. Führt man dieselben Biegeversuche am Rumpf toter Tiere durch, die nur abgehäutet wurden, ist die Biegsamkeit der Rumpfwirbelsäule etwa gleichgroß wie die der gefleischten Wirbelsäule.

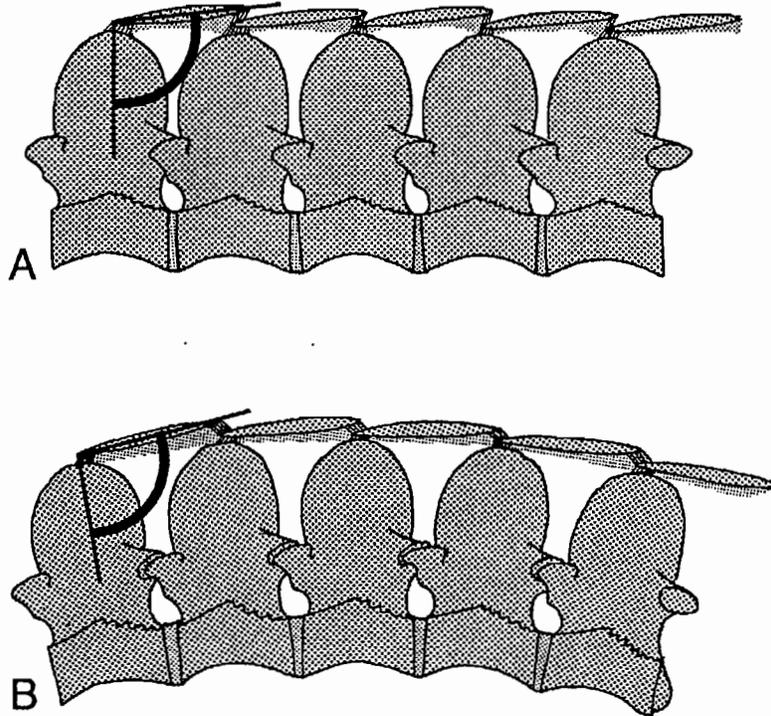
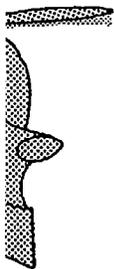


Abb. 4. *Osteolaemus tetraspis*: Stellung der Wirbel und der Paravertebralschild-Osteoderme gegeneinander, gezeichnet nach einer Röntgenaufnahme (Lateralansicht von links).- A: Maximale Extension.- B: Maximale Ventralflexion durch aktive Wirbelsäulenkrümmung nach Beobachtungen an lebenden Tieren, dargestellt an einem Rumpfwirbelsäulenausschnitt. Man beachte die Winkelkonstanz zwischen der senkrechten Achse eines Processus spinosus und dem dazugehörigen Paravertebralschild-Osteoderm. Bewegungen über diese beiden Extremstellungen hinaus sind nach bisherigen Beobachtungen nur passiv möglich und führen zu einer Veränderung des Winkels zwischen Dornfortsatz und Paravertebralschild-Osteoderm.

Wird jedoch die Haut auf dem Präparat belassen, so gleicht die Beweglichkeit des Rumpfes in etwa derjenigen, die von lebenden Tieren bekannt ist. Gleichzeitig ist festzustellen, daß sich der gebogene Rumpf elastisch verhält: Läßt man ihn los, so stellt er sich von alleine fast wieder gerade. Die Kraft, die nötig ist um den Rumpf zu biegen, wächst mit dem Grad der Krümmung. Diese Eigenschaften des Rumpfes bleiben auch dann erhalten,

Paravertebralschild

*Crocodilus mississippiensis*  
Schwanzwirbelsäule  
Wirbelsäule nach dorsal  
in lebenden Tieren  
in der Rückenlinie zu  
beobachten, bis ihre Dorsal-  
wirbelsäule stärker  
am Rumpf toter  
Wirbelsäule etwa



Paravertebralschild-Osteoderme  
(Lateralansicht von  
durch aktive Wirbel-  
längsgestell an einem  
Stanz zwischen der  
gehörigen Paraverte-  
bralschild-Osteoderme  
hinaus zu einer Ver-  
schlebung der Osteoderme.

Die Beweglichkeit des  
Rumpfes ist festzu-  
stellen, so stellt er sich  
in die Biegung, wächst mit  
der Biegung auch dann erhalten,

wenn man nur den Paravertebralschild auf dem Rumpf beläßt. Der Paravertebralschild erhöht demnach die Elastizität des Rumpfes, limitiert aber zugleich seine Beweglichkeit.

Mit Untersuchungen zur Beweglichkeit der Paravertebralschild-Osteoderme gegen die Dornfortsätze der Rumpfwirbel konnte die Struktur mit elastischen Eigenschaften innerhalb des Paravertebralschildes lokalisiert werden. Wenn man an einem unfixierten Krokodil versucht, die parasagittalen Osteoderme des Paravertebralschildes gegen die Dornfortsätze der Rumpfwirbel zu verschieben oder aufzustellen, gelingt dies nur unter erheblichem Kraftaufwand. Biegeversuche, die ich an toten Krokodilen unter dem Röntgengerät durchführte, bestätigten, daß die Verbindung zwischen den parasagittalen Paravertebralschild-Osteodermen und den Dornfortsätzen weder Verschiebungen in der Horizontalebene zuläßt, noch Veränderungen des 93°-Winkels zwischen der senkrechten Achse der Dornfortsätze und der Längsachse der Osteoderme, sofern der Rumpf nicht stärker gekrümmt wird, als dies von lebenden Tieren bekannt ist (Abb. 4). Bei Biegungen nach dorsal über die gerade Rückenlinie hinaus vergrößert sich der Winkel zwischen Osteoderm und Dornfortsatz, bei starken Ventralflexionen verringert er sich. Solche Biegungen erfordern jedoch große Kräfte und sind an lebenden Tieren selten zu beobachten (vgl. NORMAN 1985: Abb. Seite 175 oben links). Für das Modell kann also eine feste, winkelkonstante Verbindung zwischen Dornfortsätzen und Paravertebralschildwirbeln angenommen werden (Abb. 4). Elastische Kräfte bei Rumpfkrümmungen werden daher überwiegend in den interosteodermalen Bandapparaten (= interosteodermale Verbindungsfasern und Gürtelligamente) gespeichert. Es ist davon auszugehen, daß sich das Tragsystem bei frei getragener Wirbelsäule im lebenden Tier dann im Gleichgewicht befindet, wenn die Rumpfwirbelsäule leicht kyphotisch gewölbt ist (Abb. 5). Jede Verformung des Tragsystems nach dorsal oder ventral benötigt Energie zur Dehnung des interosteodermalen Bandapparates. Die interosteodermalen Gelenke sind also funktionell gesehen akzessorische Wirbelgelenke mit elastischen Eigenschaften. Die Osteoderme sind druckstabile Bestandteile der tragenden Achse des Rumpfes.

### 3.1.2. Funktionsweise der Muskulatur im Tragsystem der Krokodile

Legt man ein totes Krokodil so auf zwei Holzklötze, daß der Rumpf frei trägt, so sinkt die Kyphose ein und die Rückenlinie wird gerade. Die Aufrechterhaltung der Kyphose im lebenden Tier ist also auf eine muskuläre Verspannung zurückzuführen. Nach der eingangs formulierten Hypothese wird angenommen, daß dies durch die epaxiale Muskulatur geschieht, die den Paravertebralschild mit der Wirbelsäule verbindet und untrennbar zur funktionellen Einheit der tragenden Achse gehört (FREY 1988: Kapitel 6.7.).

Der *M. multifidus*, der *M. spinalis* und der *M. articularis* entspringen sehnig auf den Gürtelligamenten der medianen Osteodermen-Längsreihe des Paravertebralschildes. Diese Systeme sind die einzigen epaxialen, die rote (tonische) Muskelfasern enthalten, und es sind die einzigen, die bei allen untersuchten Krokodilgattungen in Rumpf- und Schwanzwurzelbereich gleichgebaut sind (FREY 1988: Kapitel 6.7.1.1.-6.7.1.3.). Da tonische Muskelfasern meist in Muskeln zu finden sind, die zu Dauerleistungen bei geringer Kraftentwicklung fähig sind (SCHMIDT & THEWS 1980), ist es wahrscheinlich, daß die drei medialen Muskelsysteme für die Aufrechterhaltung der Kyphose der tragenden Achse verantwortlich sind.

Die segmentalen Sehnen der drei Systeme verlaufen alternierend nach caudal (*M. multifidus* und *M. articularis*) und cranial (*M. spinalis*). Der *M. spinalis* und der *M. articularis* haben zur parasagittalen Osteodermenreihe direkten Kontakt; der *M. multifidus* erlangt diesen Kontakt über den Ursprung des *M. spinalis* (FREY 1988: Kapitel 6.7.1.2.). Entscheidend aber ist, daß die Sehnen der drei Systeme segmentübergreifend sind und als zugbelastbare Elemente wirken können. Sie verspannen die Osteodermensegmente gegen die vertebraalen Segmente im Sinne einer Kreuzverspannung.

Wegen ihrer weißen (phasischen) Muskelfasern, ihres lateralen Verlaufes und ihrer Insertion auf den weit ausladenden *Processus transversi* sorgen die Systeme des *M. tendinoarticularis* und des *M. longissimus* vermutlich für kurzzeitige Lateralflexionen des Rumpfes und Schwanzes bei asynchroner Kontraktion der kontralateralen Muskelsäulen. Bei synchronen Kontraktionen können die beiden Systeme wegen ihres Ursprunges an den distalen Teilen der Paravertebralschildwirbel auch an schnellen Wirbelsäulen-Extensionen beteiligt sein.

Auch wenn die unterschiedlichen Eigenschaften von roter und weißer Muskulatur nach Untersuchungen an Squamata nicht mehr als gesichert gelten dürfen (GLEESEN & HARRISON 1986), bleibt als Faktum bestehen, daß die beiden lateralen Systeme größere

physiologische Querschnitte haben als die drei medialen und daher mehr Kraft entwickeln können.

Da alle epaxialen Muskelsysteme an den Gürtelligamenten inserieren, wird ihre Zugkraft immer auf zwei Paravertebralschildwirbel verteilt (Abb. 5). Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese Muskeln auch die Spannungszustände im interosteodermalen Bandapparat beeinflussen.

Die Richtung der über die epaxialen Muskeln auf die Osteoderme wirkenden Kräfte läßt sich für die drei medialen Muskelsysteme aus der Richtung der Sehnen erschließen, die mit der Richtung der Resultierenden übereinstimmt (KUMMER 1959, GANS & BOCK 1965). Diese Resultierende kann in zwei Kraftkomponenten zerlegt werden (Abb. 5): Eine, die in Richtung Osteoderme wirkt und in eine senkrecht dazu, die in Richtung der Dornfortsätze wirkt. Wegen der Belastung der Rumpfyphose durch das Körpergewicht wirken auf die Wirbelkörper ebenfalls zwei Kraftkomponenten: Die eine ist die Druckkraft, welche die Wirbelkörper in ihrer Längsrichtung belastet, und die andere ist wegen des bogenförmigen Baues der einzelnen Rumpfwirbelkörper nach dorsal gerichtet. Diese letztere Kraftkomponente wirkt der nach ventral gerichteten Belastung der Dornfortsätze entgegen. Die neurozentrale Suture wird also zusammengepreßt (Abb. 5).

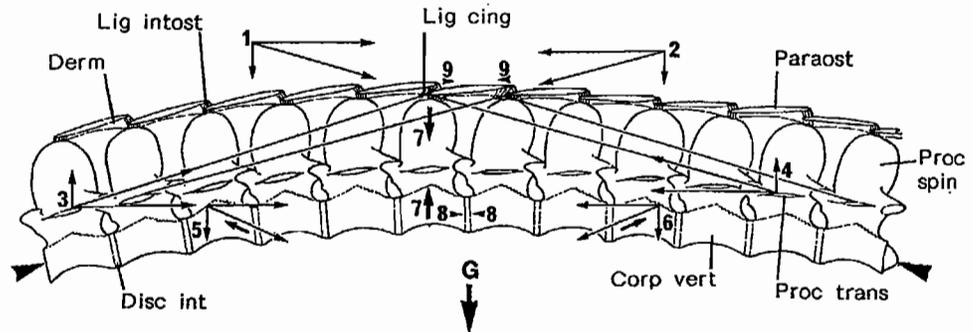
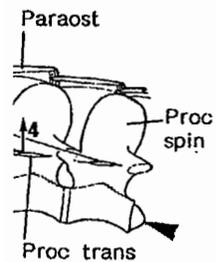


Abb. 5. Zehn Wirbel der Rumpfwirbelsäule mit den dazugehörigen Paravertebralschild-Osteodermen in derjenigen Stellung, die beim Stemmengang verschiedener Krokodilarten beobachtet wurde (Lateralansicht von links, schematisch). - Eingezeichnet ist je ein nach cranial und ein nach caudal ziehendes Muskel-Sehnen-Segment (dargestellt als Geraden) zweier aufeinanderfolgender Segmente des Achsenkettens. Der freigetragene Wirbelsäulenbogen wird durch das Körpergewicht ( $G$ ) belastet. Die Gürtel verhindern das Auseinanderweichen der Bogenenden (große dreieckige Pfeile), wodurch die Paravertebralschild-Osteoderme (9) und die Wirbelkörper mit den Bandscheiben (8) druckbelastet werden. Die auf die Skelettelemente wirkenden Kräfte werden aus der Richtung der Sehnen (= Resultierende) erschlossen. Die Resultierenden können in Kraftkomponenten zerlegt werden, wie sie in den Kräfteparallelogrammen 1-4 dargestellt sind. Demnach werden sowohl die Dornfortsätze als auch die Paravertebralschild-Osteoderme druckbelastet. Die auf die Transversalfortsätze wirkende längsgerichtete Kraftkomponente der Parallelogramme 3 und 4 wirkt auch auf die gewinkelte neurozentrale Suture. Da diese Kraft senkrecht zum Körpergewicht wirkt, ergibt sich eine Resultierende, die den bogenförmig gebauten Wirbelkörper in etwa in der Achse eines Bogenschenkels belastet (Kräfteparallelogramme 5 und 6). Der Wirbelkörper wirkt durch seine Bogenkonstruktion dieser Kraft entgegen (Pfeile, die den Resultierenden der Parallelogramme 5 und 6 entgegengesetzt sind). Bei Belastung des Gesamtsystems wird die neurozentrale Suture zusammengepreßt (7), wobei die von dorsal her wirkende Kraft durch die Spannung der epaxialen Muskel-Sehnen-Systeme über die Paravertebralschild-Osteoderme auf die Dornfortsätze übertragen wird und die von ventral wirkende durch die Bogenkonstruktion der Wirbelkörper als eine Resultierende aus den längsgerichteten Druckkräften einen Gegendruck auf die neurozentrale Suture ausübt. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Beim Galopp und bei Sprüngen wird die Rumpfwirbelsäule in der Sagittalebene bewegt und zwar mit großer Kraft und Geschwindigkeit. Extensionen der Rumpfwirbelsäule werden sehr wahrscheinlich durch die synchrone Kontraktion aller epaxialer Muskelsysteme

ir Kräfte entwickeln  
en, was ihre Zug-  
ehr wahrscheinlich,  
n Bandapparat be-

kenden Kräfte läßt  
rschließen, die mit  
S & BOCK 1965).  
bb. 5): Eine, die in  
der Dornfortsätze  
cht wirken auf die  
skraft, welche die  
des bogenförmigen  
ztere Kraftkompo-  
tgegen. Die neuro-



aravertebralschild-  
chiedener Krokodil-  
h).-1 zeichnet  
l-Sch. -Segment  
des Achsenske-  
körpergewicht (G)  
ogenenden (große  
(9) und die Wir-  
e auf die Skelette-  
(= Resultierende)  
n zerlegt werden,  
Demnach werden  
derme druckbela-  
Kraftkomponente  
urozentrale Sutura  
eine Resultierende,  
der Achse eines  
Wirbelkörper wirkt  
(Pfeile, die den  
nd). Bei Belastung  
reißt (7), wobei die  
n Muskel-Sehnen-  
lie Dornfortsätze  
nkonstruktion der  
Druckkräften einen  
ehe Kapitel 2.4..

gittalebene bewegt  
pfwirbelsäule wer-  
ler Muskelsysteme

und des *M. iliocostalis* bewirkt, der über seine derben Myosepten ebenfalls Kräfte auf den Paravertebralschild überträgt. Die Extension der Wirbelsäule wird durch die synchrone Kontraktion der epaxialen Muskulatur bewirkt. Wenn die maximale Extensionsstellung erreicht ist (Abb. 4A), verstärkt sich der Druck auf alle knöchernen Elemente der tragenden Achse.

Ventralflexionen des Rumpfes (Abb. 4B) können nur durch die Kontraktion des *M. rectus abdominis* erklärt werden, denn der *M. iliocostalis* erreicht mit der Hauptmasse seiner Fasern bereits vor dem Scheitel der Kyphose die Höhe der Wirbelkörper. Die mechanischen Schwierigkeiten, die mit der Kontraktion des *M. rectus abdominis* verbunden sind, wurden eingangs dieses Kapitels erörtert. Ein Blick auf die Abbildung 2A, auf der eine extreme Beugephase des Rumpfes beim Galopp zu sehen ist, gibt Hinweise, wie dieses mechanische Problem vermutlich gelöst ist. Da weder die knorpeligen Ventralteile des Costosternalapparates noch die beweglichen *Ossa pubis* einseitig wirkende Kräfte des kontrahierenden *M. rectus abdominis* ohne große Verluste durch Verformung bzw. durch Abduktion auf die Wirbelsäule übertragen können, müssen der Brustkorb und die *Ossa pubis* durch den Gegenzug von Muskeln stabilisiert werden. Durch die auf Abbildung 2A erkennbare starke Dorsalflexion von Hals- und Schwanzwirbelsäule wird der *M. capitisternalis* und der *M. ilioischio-caudalis* gedehnt. Dabei übt der *M. capitisternalis* einen Gegenzug auf den Thorax aus, der *M. ilioischio-caudalis* stabilisiert über die truncocaudalen Faserbündel des *M. rectus abdominis* die *Ossa pubis*.

### 3.1.3. Aufhängung der Rippen und der Rumpfwandmuskulatur

Die Rippen der Krokodile sind wie diejenigen der Mammalia nach caudolateral gerichtet. Die laterale Auslage der Rippen ist bei den Krokodilen jedoch wesentlich größer als bei den Mammalia, was dem Krokodil-Thorax einen querovalen Querschnitt verleiht. Wegen ihrer Form sind die Rippen beider Tiergruppen beim Stemmang unter der Last der Eingeweide Drehmomenten unterworfen, denen die Rippenaufhängung entgegenwirken muß. Bei den Mammalia geschieht dies einerseits durch die zweiköpfige Rippenartikulation auf zwei hintereinanderliegenden Wirbeln und bei Großtieren zudem durch die rasche Ossifikation des Costosternalapparates sowie durch die drastische Reduktion der lateralen Rippenauslage (hochovaler Rumpfquerschnitt). Dies ist möglich, weil der Mammalia-Wirbel aus einem einzigen massiven Stück besteht. Dieses Prinzip der zweiköpfigen Rippenaufhängung ist bei den Krokodilen nur im Bereiche der Prothoracalrippen realisiert, doch liegen die beiden Rippenköpfe auf einem einzigen Wirbel. In der Prothoracalregion ist die laterale Rippenauslage relativ gering, die Rippen haben einen großen Querschnitt und ihre knorpeligen latero- und sternocostalen Segmente sind kurz. Eine zusätzliche Stabilisierung bildet der Coracoid-Scapula-Komplex, der mit diesem cranialen, im Querschnitt hochovalen Teil des Thorax muskulär verbunden ist und dadurch auch den auf die Rippen wirkenden Drehmomenten aktiv oder passiv entgegenwirken kann. So können z.B. die Scapulae bei Belastung durch die mit dem lateralen Rand des Paravertebralschildes verwachsenen *M. dorsoscapularis* und *M. dorsohumeralis*, sowie durch den starken *M. serratus*-Komplex in Position gehalten werden (vergleiche Abb. 6; FREY 1988: Abb. 42). Offensichtlich werden die Prothoracalrippen durch diese Konstruktion eines doppelten Rahmens so wenig belastet, daß die neurozentrale Sutura kein Problem ist. Hinzu kommt, daß das Capitulum der Prothoracalrippen genau auf der neurozentralen Sutura liegt (GADOW 1896). Es ist also auch bei Rippenrotationen in der Längsrichtung keine Scherbelastung der Sutura zu erwarten, da die Naht durch das Capitulum verschlossen wird. Damit sind die Prothoracalwirbel funktionell einteilig.

Wegen ihrer knorpeligen latero- und sternocostalen Segmente und der biegsamen Aufhängung am ebenfalls knorpeligen Sternum sind die weit ausladenden und stark nach caudolateral gebogenen vertebrocostalen Rippensegmente des Thorax mit Sicherheit starken Belastungen durch Drehmomente mit longitudinal und transversal wirkenden Komponenten ausgesetzt, die aus dem Körpergewicht und dem Schwingen der Eingeweide bei der Lokomotion resultieren. Ausserdem koossifizieren die laterocostalen Segmente niemals mit den vertebrocostalen. Bei Krokodilen fehlt also eine ventrale Versteifung des Thorax fast ganz (siehe oben). Capitulum und Tuberculum articulieren beide auf der cranialen Kante eines *Processus transversus*. Eine zusätzliche Aufhängung der Rippen erfolgt über die verstärkten Myosepten des *M. iliocostalis*, die ausschließlich auf der caudalen Kante der knöchernen vertebrocostalen Rippensegmente entspringen (Abb. 7, 8). Mit diesen Myosepten sind die Rippen jeweils zwischen zwei Osteodermen-Wirteln am lateralen Rande des Paravertebralschildes aufgehängt und zwar so, daß die dermale Aufhängung ein

Segment caudal der vertebralen liegt (Abb. 8; vergleiche FREY 1988: Kapitel 6.7.3.). Durch diese Konstruktion übertragen die Thoracalrippen keine Kräfte direkt auf den die Querfortsätze und den Paravertebralschild weitergeleitet.

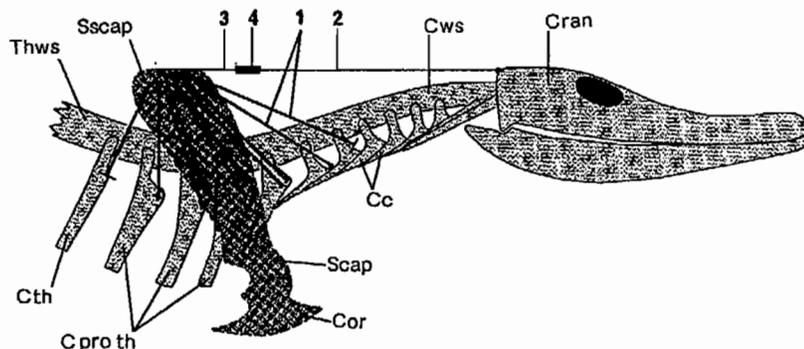


Abb. 6. Die Aufhängung des Hals-Prothorax-Übergangsbereiches der Krokodile von rechts gesehen (schematisch, der Schultergürtel ist dunkel gerastert). Der M. serratus-Komplex (1) hält die gesamte dargestellte Wirbelsäulenregion. Der Schädel wird dabei zusätzlich durch den M. transversospinalis capitis (2) und den M. rhomboideus (3) gehalten. Beide Muskeln sind durch ein Ligament (4) miteinander verbunden sind. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Wirken Drehmomente mit nach cranial und/oder medial gerichteten Komponenten auf das vertebrocostale Rippensegment, so ist seine dermale Aufhängung auf Zug beansprucht, die vertebrale dagegen auf Druck (Abb. 7, 8). Entsprechend besteht die dermale Aufhängung aus einem Bindegewebsapparat, die vertebrale aus Knochen (vergleiche FREY 1988: Kapitel 6.7.3.). Gestalt und Aufhängung der vertebrocostalen Rippensegmente kanalisieren die durch das Gewicht der Eingeweide bedingten Drehmomente in zwei Richtungen: nach cranial und nach medial. Um die Funktion der Konstruktion anschaulich darzustellen, ist es zweckmäßig, die Wirkung der beiden Kraftkomponenten getrennt zu betrachten.

Bei einem in medialer Richtung auf die Rippe wirkenden Drehmoment setzen sich die Zugkräfte sowohl über die Myosepten des M. iliocostalis als auch über die Osteoderme der beiden an der Rippenaufhängung beteiligten Schuppenwirtel fort und werden so über eine große Fläche auf die Processus spinosi zweier Wirbel verteilt (Abb. 7, 8). Da der Paravertebralschild horizontal steht, die Resultierende der Zugkraft aber nach ventrolateral gerichtet ist, muß die angespannte epaxiale Muskulatur einen Gegendruck entwickeln, um ein Absacken der distalen Osteoderme des Paravertebralschildes zu verhindern (Abb. 7). Bei Extremlasten wirkt die mit starken Faserapparat verspannte Längsnaht zwischen den parasagittalen und den lateralen Osteodermen des Paravertebralschildes als elastische Soll-Knickzone, die eine Abknickung der dann stark in Querrichtung biegebeanspruchten Paravertebralschild-Segmente erlaubt. Da die dermale Rippenaufhängung auch als Drehpunkt wirkt, überträgt das belastete vertebrocostale Segment nur Kräfte in der Horizontalen in Richtung auf die Wirbelsäule, d.h. der Processus transversus wird in seiner queren Achse belastet, was seine Gestalt und Stellung bereits vermuten ließ (Abb. 7).

Auch bei der in cranialer Richtung auf die Rippe wirkenden Drehmoment-Komponente ist die dermale Aufhängung zugbelastet. Diese Zuglast überträgt sich auf den entsprechenden Wirtel des Paravertebralschildes, d.h. nur das Segment des Paravertebralschildes wird druckbeansprucht, das demjenigen Wirbel, an dem die Rippe artikuliert, zugeordnet ist (Abb. 8). Da die Schuppenwirtel fast unverschieblich auf den dorsalen Kanten der Processus spinosi fixiert sind und die bei einer cranialen Rippenrotation wirkende Kraft durch die Art der Rippenaufhängung auch eine nach ventral gerichtete Komponente enthält, werden die schräggestellten Osteoderme des Paravertebralschildes nicht nur auf Druck in ihrer Längsachse belastet sondern auch auf Biegung, wie Material und Morphologie der Osteoderme zeigen. Als knöcherne Elemente in der Haut sind die Osteoderme auf Druck belastbar, und die längsorientierten Kiele versteifen sie gegen Biegung in der Längsachse nach dem Prinzip eines T-Profiles. Eine Biegebelastung der Osteoderme kann außerdem durch den Gegendruck der epaxialen Muskulatur zumindest teilweise ausgeglichen werden.

Bei Belastung der Rippen werden also über den Paravertebralschild von dorsal her Druckkräfte auf die Dornfortsätze und die neurozentrale Suture übertragen. Da der Bogen der Wirbelkörper wegen der Wirkung des Körpergewichtes von ventral her einen Gegen- druck ausübt, wird die neurozentrale Suture zusammengepreßt (vergleiche Abb. 5).

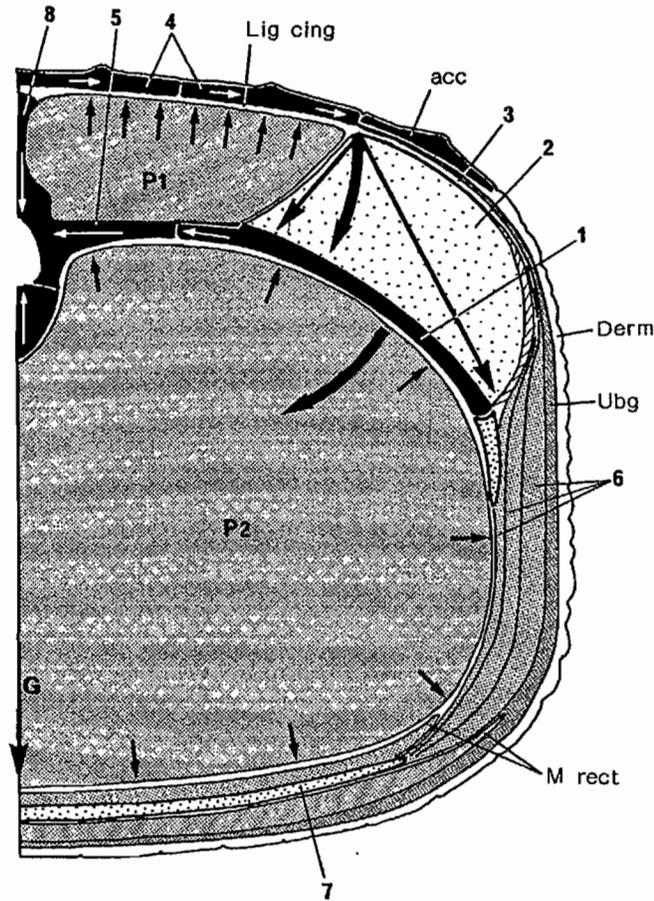


Abb. 7. Das Tragsystem des Krokodilrumpfes im Querschnitt (schematisch), um die Richtung derjenigen Kräfte (Pfeile) darzustellen, welche bei einer Rotation einer Rippe (1) nach medial (gebogener Pfeil) auftreten, wenn diese durch das Gewicht (G) der Eingeweide (P2) belastet wird. Dadurch wird das Myoseptum des M. iliocostalis (2) zugbelastet. Auch die Fascia lumbodorsalis (3) wird über die Rumpfwandmuskulatur (6) durch die Last der Eingeweide gespannt. Da sowohl die Myosepten des M. iliocostalis als auch die Fascia lumbodorsalis am lateralen Rande des Paravertebralschildes (4) aufgehängt sind, werden die distalen Bereiche der Paravertebralschildwirtel nach ventral gezogen. Die epaxiale Muskulatur (P1) bildet ein druckstabiles Widerlager, das das Durchsacken des Paravertebralschildes verhindert. Die Artikulation der Rippe am Transversalfortsatz (5) ist druckbelastet. Der Gastralrippenkorb (7) verhindert, daß sich der Eingeweidesack beim Anheben des Rumpfes zu sehr nach ventral ausbeult. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Auf die vertebrale Rippenaufhängung wirken hauptsächlich Kräfte in cranialer Richtung, und es erscheint zunächst widersinnig, daß die Rippen am cranialen Rand der Processus transversi befestigt sind und nicht am caudalen. Die Processus transversi können also keine knöchernen Widerlager für die nach cranial rotierenden Rippen bieten. Es gibt jedoch

itel 6.7... Durch  
auf de... Quer-

Krokodile von  
astert). Der M.  
ulenregion. Der  
pitis (2) und den  
n Ligament (4)

omponenten auf  
Zug beansprucht,  
dermale Aufhän-  
che FREY 1988:  
ente kanalisieren  
Richtungen: nach  
arzust...en, ist es  
chten

it setzen sich die  
Osteoderme der  
den so über eine  
Da der Paraver-  
trolateral gerich-  
twickeln, um ein  
ern (Abb. 7). Bei  
zwischen den para-  
elastische Soll-  
gebeanspruchten  
g auch als Dreh-  
n der Horizonta-  
in seiner queren  
7).

ent-Komponente  
den entsprechen-  
bralschildes wird  
rt, zugordnet ist  
nten der Proces-  
e Kraft durch die  
e enthält, werden  
f Druck in ihrer  
logie der Osteo-  
auf Druck belast-  
Längsachse nach  
außerdem durch  
en werden.

Gründe, die diese Art der Rippenaufhängung vorteilhaft erscheinen lassen. Das schlanke Stück, mit dem das vertebrocostale Rippensegment am Processus transversus artikuliert, wird stärker belastet, wenn die Aufhängung nicht flexibel gestaltet ist. Diese Flexibilität wird durch Bindegewebe erreicht, über das das vertebrocostale Rippensegment mit der cranialen Kante des Processus transversus verbunden ist. Durch die große Distanz zwischen Capitulum und Tuberculum wird die Oberfläche der Gesamt-Artikulation vergrößert. Die Anheftungsstrecke wird umso größer, je ausladender die Rippen sind. Durch diese Art der Rippenartikulation ist gewährleistet, daß die belasteten Rippen im Extremfall nach cranial ausweichen können, ohne auf einen knöchernen Anschlag zu treffen (Abb. 9). Über die Zugelemente (Bindegewebe) zwischen Rippenkopf und Processus transversus wird die Kraft auf den weit nach lateral ausladenden Processus transversus übertragen, der dadurch Kräfte aufnehmen muß, die in cranialer Richtung wirken. Dieser Belastung wirkt die große Breite und die massige Basis der Processus transversi entgegen. Da die Rippen unter Last nicht einfach in der Horizontalen nach cranial geschoben sondern nach craniodorsal gedreht werden, wirkt die vertebrale Rippen-Artikulation als Scharnier, das eine Rotationsbewegung des Capitulum gegen den Processus transversus in gewissen, noch zu testenden Grenzen erlaubt (Abb. 9). Möglicherweise liegt hier ein Vorspannmechanismus vor, der bei der Atembewegung des Thorax eine Rolle spielt.

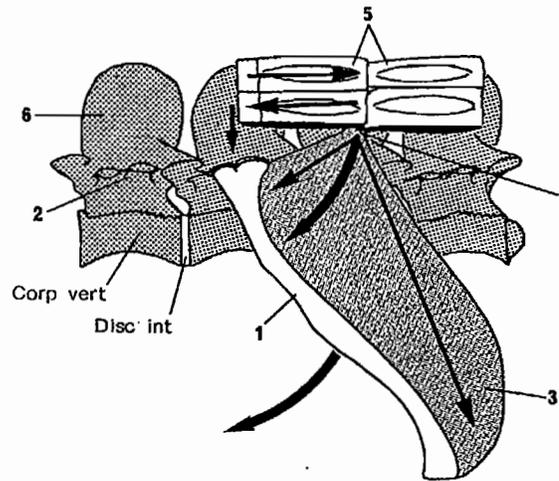


Abb. 8. Das Prinzip der Thoracalrippen-Aufhängung der Krokodile von links gesehen (schematisch). Das Gewicht der Eingeweide dreht die Rippe (1) um ihre Befestigung am Transversalfortsatz (2) nach cranial (gebogener Pfeil), wodurch das M. iliocostalis-Myoseptum (3) gespannt wird und dabei über das Gürtelligament (4) Kräfte auf zwei hintereinanderliegende Paravertebralschildwirtel (5) überträgt, wobei nur der craniale wegen seiner Befestigung am Dornfortsatz druckbelastet wird. Da die Kräfte jedoch nicht exakt in der Längsachse der leicht schräg gestellten Osteoderme wirken, werden die Paravertebralschild-Osteoderme biegebeansprucht. Die Dornfortsätze (6) dienen als Abstandhalter. Die Pfeile geben die Richtungen der Kräfte an. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Im Bereich der kurzen Rippen und im rippenlosen Lumbalbereich dominieren Kräfte, die über die Rumpfwandmuskulatur und die bei Krokodilen extrem derb ausgebildete Fascia lumbodorsalis auf den Paravertebralschild und über diesen auf die Processus spinosi übertragen werden (Abb. 7). Wieder werden die Dornfortsätze über den Paravertebralschild von dorsal belastet, wobei die neurozentrale Suture durch den Gegendruck der Wirbelkörper zusammengedrückt wird. Auch hier verhindert der Gegendruck der angespannten epaxialen Muskelmasse das Durchsacken des nahezu horizontalen Paravertebralschildes, und die Biegezone zwischen den parasagittalen und lateralen Osteodermen gibt bei Extremlasten, ausgelöst durch die schwingenden Eingeweide, elastisch nach. Die kurzen Rippen fungieren als nachgiebige Kragbalken, die das Kollabieren der lateralen Rumpfwand verhindern (Abb. 7). Dieses Offenhalten des Eingeweidesackes wird durch die

Gastralia unterstützt, die im rippenlosen Lumbalbereich zusammen mit den knorpeligen Pubis-Teilen allein diese Aufgabe übernehmen.

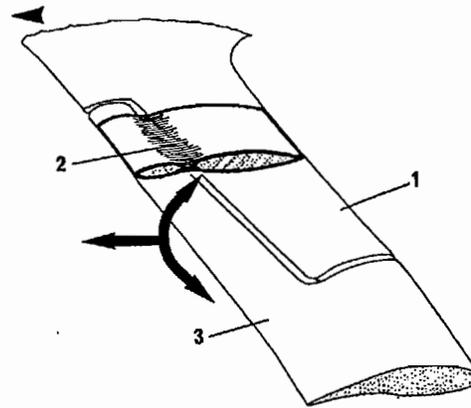


Abb. 9. Die Funktion der Thoracalrippenbefestigung am cranialen Rande eines Transversalfortsatzes (1). Der im Ausschnitt eingezeichnete Bandapparat (2) zwischen dem Capitulum der Thoracalrippe (3) und dem Transversalfortsatz ermöglicht scharnierartige Bewegungen der Rippe gegen deren Transversalfortsatz, möglicherweise auch das elastische Abfangen von Kräften, die von caudal her auf die Rippe wirken. Die geschweiften Pfeile geben die Bewegungsmöglichkeiten des Systems an, der dreieckige Pfeil weist nach cranial.

### 3.2. Funktionsmorphologie des Schwanzes

Während des Stemmanges wird nur die Schwanzbasis aktiv angehoben. Die distale Hälfte des Schwanzes liegt dem Boden auf (vergleiche Abb. 1). Da die Auflagefläche der Costae caudales die neurozentrale Suture der basalen Schwanzwirbel übergreift (vergleiche FREY 1988: Kapitel 3.5.), sind die Wirbel funktionell einteilig. Weiter posterior koossifizieren Arcus neuralis und Corpus vertebralis. Daher ist es leicht erklärbar, wie der Schwanz im Galopp während der Extensionsphase in seiner Gesamtheit angehoben werden kann, bis er im stumpfen Winkel gegen das Becken nach posterodorsal gerichtet ist (Abb. 2A). Nur die distalen Bereiche des Unpaarkammes weisen nach posteroventral, folgen also offensichtlich der Schwerkraft. Für die Dorsalflexion der Schwanzwurzel sind höchstwahrscheinlich die nach caudal ziehenden Segmente der epaxialen Becken-Muskulatur verantwortlich (Abb. 13). Da der *M. tendinoarticularis* schon an der Schwanzwurzel fast ganz reduziert ist, können nur die sehr weit nach posterior reichenden Sehnen-Muskel-Segmente des *M. articularis spinalis*, des *M. spinalis* und des *M. multifidus* die Schwanz-Abduktion durchführen. Diese Systeme allein besitzen den günstigsten Hebel und ein knöchernes Widerlager für diese Tätigkeit, da sie distal an den lateralen Flächen der *Processus spinosi* inserieren. Die Extension der Schwanzwurzel bis zur Konkavität der Rückenlinie ist vor allem durch die tief eingezogenen interosteodermalen Bandapparate möglich, die eine beträchtliche Überschiebung der basalen Caudal-Osteoderme zulassen (vergleiche FREY 1988: Kapitel 5.2., Abb. 22C). Bei den Arten der meisten Gattungen sind diese Osteoderme ohnehin stark reduziert (*Alligator*, *Crocodylus*, *Tomistoma* und *Gavialis*). Die stärkere Ossifikation der Caudalhaut bei den Arten der Gattungen *Palaeosuchus*, *Osteolaemus*, *Caiman* und *Melanosuchus* ist bei der aquatischen axialen Lokomotion von Bedeutung, worüber an anderer Stelle zu sprechen sein wird (FREY & RIESS in Vorb.).

### 3.3. Funktionsmorphologie der Halswirbelsäule

Die Halswirbelsäule wird bei allen terrestrischen Lokomotionsformen frei getragen, und das Gewicht des großen Schädels erzeugt gewaltige Kräfte in ventraler Richtung. Diese auf die Halswirbelsäule wirkenden Kräfte steigen beträchtlich an, wenn die Krokodile große

issen. Das schlanke  
nver artikuliert,  
t. Diese Flexibilität  
ensegment mit der  
ße Distanz zwischen  
ion vergrößert. Die  
Durch diese Art der  
remfall nach cranial  
(Abb. 9). Über die  
ransversus wird die  
tragen, der dadurch  
ung wirkt die große  
: Rippen unter Last  
ch craniodorsal ge-  
das eine Rotations-  
, noch zu testenden  
anismus vor, der bei

von links gesehen  
1) um ihre Befesti-  
!), wodurch das M.  
Gürtelligament (4)  
irtel (5) überträgt,  
tsatz druckbelastet  
nicht schräg gestell-  
oderme biegebean-  
e Pfeile geben die

inieren Kräfte, die  
ausgebildete Fascia  
Processus spinosi  
den Paravertebral-  
gendruck der Wirk-  
k der angespannten  
ravertebralschildes,  
odermen gibt bei  
1 nach. Die kurzen  
ren der lateralen  
ckes wird durch die

Beutetiere an Land überwältigen und ins Wasser schleppen (vergleiche COTT 1961, GUGGISBERG 1972). Die Funktionsanalyse der Halswirbelsäule kompliziert sich besonders deshalb, weil dieser Wirbelsäulenabschnitt als "Kopf-Manipulationsorgan" nicht in dem Maße versteift werden kann, wie die Rumpfwirbelsäule. Stabilität muß also einhergehen mit der zum Beutefang notwendigen Beweglichkeit.

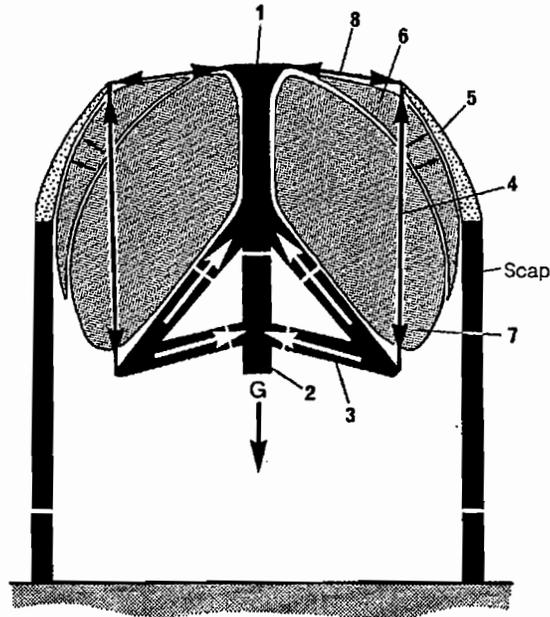


Abb. 10. Die Aufhängung der Halswirbelsäule der Krokodile an der Schulter, gezeigt an einem schematischen Schnitt durch einen der posterioren Halswirbel. (Die knöchernen Bauteile sind als schwarze Balken, die knorpeligen punktiert dargestellt und die Druckpolster sind gerastert. Die Aufhängemuskeln sind als dünne schwarze Striche dargestellt.) Das Achsenskelett (der Neuralbogen und seine Fortsätze, 1; der Wirbelkörper, 2 und die Halsrippen, 3) ist über den M. serratus (4) an den biegsamen Suprascapulae (5) aufgehängt. Ein bindegewebiges (6) und ein muskuläres (7) Druckpolster verhindern dabei ein Umbiegen der Suprascapula nach medial. In der transversalen Richtung wird die Lage des Achsenskeletts durch den M. rhomboideus (8) stabilisiert. Da die Rippen die auf sie wirkenden Kräfte gleichmäßig auf den Neuralbogen und den Wirbelkörper weiterleiten (weiße Pfeile), kann die neurozentrale Suture im Modell vernachlässigt werden: Die Halswirbel sind funktionell einteilig. Der mit "G" bezeichnete, nach ventral gerichtete, Pfeil gibt die Richtung der Schwerkraft an. Abkürzung siehe Kapitel 2.4..

Die Halswirbelsäule kann als Ausleger oder Hebearm (beam) aufgefaßt werden, der am Prothorax befestigt ist. Dabei wirken auf die dorsalen Elemente Zug-, auf die ventralen Druckkräfte (Abb. 13). Die Halsmuskulatur überträgt keine Kräfte unmittelbar auf die Nuchalosteoderme. Diese liegen der Halsmuskulatur nur locker auf. Tiefe transversale Falten während des Stemmanges belegen, daß bei normaler Halshaltung keine Zugkräfte auf die Haut wirken. Ähnliches gilt für die intervertebralen Ligamente. Sie sind besonders im posterioren Bereich der Halswirbelsäule und im Übergang zum Thorax sehr dünn und schwach; sie können daher nur einen geringen Beitrag bei der Aufnahme dorsaler Zuglasten leisten. Ein experimenteller Beleg für diese Behauptung steht jedoch aus, und so muß die Frage nach der Funktion dieser Ligamente vorläufig unbeantwortet bleiben.

Die Halsmuskulatur mit ihren Bindegewebsanteilen und Sehnen kann große Kräfte aufnehmen. Besonders im Übergangsbereich von der Hals- auf die Thoracalwirbelsäule sind

gleiche COTT 1961, mplant sich besonders an nicht in t muß also einherge-

die Cervicalmuskeln sehr sehn- und bindegewebsreich (vergleiche FREY 1988: Kapitel 6.1., 6.7.1.). So münden die langen lateralen Muskelfasern des *M. transversospinalis capitis* in Höhe des Halswirbels IX in eine Sehne, die über mehrere separate Äste mit dem cranialen Rand des Paravertebralschildes, den Spitzen der *Processus spinosi* des Halswirbels IX, denen der Muskel mit den Thoracalwirbeln I und II und den cranialen Myosepten der epaxialen Muskulatur verbunden sind. Zusätzlich verbindet der *M. transversospinalis capitis* alle *Processus spinosi* der Halswirbel untereinander. Ähnlich konstruiert ist der *M. transversospinalis cervicis* (Teil I). In den caudomedialen Teilen des *M. transversospinalis cervicis* (Teile II/III) treten starke Sehnen auf, die weit auf die Thoracalwirbelsäule reichen und wie Zugseile wirken, während die caudolateralen Teile des Muskelkomplexes über transversale Ligamente mit den Muskeln und Fascien der Prothoracalregion in Verbindung treten. All diese Muskeln entspringen auf dem Hinterhaupt und laufen am Ende der Halswirbelsäule in einen massigen, undeutlich gegliederten Komplex zusammen, der mit seinen Sehnen- und Ligamentsystemen auf den lateralen Flächen der dort leicht erhöhten *Processus spinosi* inseriert. Alle genannten Muskeln verlaufen dorsal der Wirbelhauptgelenke und sind daher geeignet, Zugkräfte in Längsrichtung aufzunehmen (Abb. 6, 13).

Es gibt aber auch Muskeln, die Zugkräfte durch das Gewicht des Cranium in posterodorsaler Richtung aufnehmen können: der *M. iliocostalis cervicis* und der nach cranioventral ziehende Teil des *M. serratus*-Komplexes (siehe FREY 1988: Kapitel 6.6.2.; Abb. 6, 10, 13). Beide Muskeln inserieren an den Halsrippen, also ventral der Wirbelkörper und können die ganze Halswirbelsäule wie Zuggurte halten. Die Faserbündel des *M. serratus* entspringen von der Suprascapula und verlaufen relativ steil in dorsoventraler Richtung. Die knorpelige Suprascapula wird bei Belastung des Muskels biegebelastet. Die epaxiale Muskelmasse verhindert im Hals-Prothorax-Übergangsbereich, zusammen mit einem großen Bindegewebskissen, das Umbiegen der knorpeligen Suprascapula nach medial. In Querrichtung wirkende Kräfte können durch die *M. rhomboidei* kompensiert werden (Abb. 10). Der *M. iliocostalis* verläuft mehr in Richtung der Längsachse des Halses. Er überträgt daher in Längsrichtung orientierte Kraftkomponenten über die Prothoracalrippen auf die Wirbelsäule und durch seine Myosepten auf die cranialen Segmente des Paravertebralschildes. Sowohl der *M. serratus* als auch der *M. iliocostalis* überspannen den Hals-Prothoracal-Übergangsbereich und stellen so eine enge muskuläre Verbindung zwischen den beiden Wirbelsäulenregionen her.

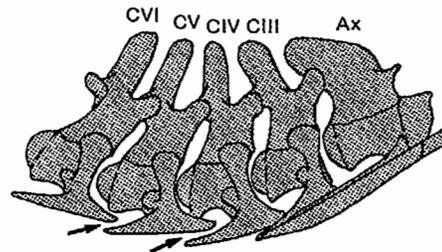


Abb. 11. *Alligator mississippiensis*: experimentell herbeigeführte maximale Dorsalflexion des anterioren Teiles der Halswirbelsäule in Lateralansicht, von einer Röntgenaufnahme durchgezeichnet; Ansicht von rechts. Man beachte die deutlich voneinander getrennten Halsrippen, was eine Dehnung der intercostalen Ligamente vermuten läßt (Pfeile). Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Die Halsrippen können, mit Ausnahme der beiden caudalen Rippenpaare, große Kräfte in der Längsrichtung der Halswirbelsäule aufnehmen. Sie bilden mit ihren ligamentös gesicherten Gleitgelenken (*Articulationes intercostales*) ventrolateral der *Corpora vertebrales* ein paariges, nach caudal leicht divergierendes Stützsystem (Abb. 11-13). Die Wirkung dieses Stützsystems wurde von VIRCHOW (1914) beobachtet und sehr anschaulich beschrieben: Die Halsrippen blockieren eine Ventralflexion der Halswirbelsäule über die Horizontalebene hinaus. Dabei gleiten die *Processus craniales* über die Gelenkflächen der *Corpora costales* und spannen den intercostalen Bandapparat (vergleiche Abb. 11). Die knöchernen horizontalen Rippenanteile nehmen Druckkräfte auf, während die Ligamente durch Zugkräfte gespannt werden. Da die horizontalen Halsrippen-Elemente eine Kette bilden, erhält jedes Glied dieser Kette sowohl von cranial als auch von caudal Druckkräfte. Das daraus resultierende Biegemoment wird in eine Kraftkomponente kanalisiert, die über die

hulter. zeigt an ei- alswi (Die knö- punk. dargestellt eln sind als dünne ralbogen und seine über den *M. serratus* ndegwebiges (6) und iegen der Suprascas- e des Achsenskeletts ie auf sie wirkenden ikörper weiterleiten rnachlässigt werden: chnete, nach ventral ürzung siehe Kapitel

faßt werden, der am g-, auf die ventralen unmittelbar auf dieiefe transversale Fal- keine Zugkräfte auf ie sind besonders im orax sehr dünn und hme dorsaler Zugla- och aus, und so muß : bleiben. nn große Kräfte auf- acalwirbelsäule sind

Rippenköpfe gleichmäßig auf Corpus vertebralis und Arcus neuralis übertragen wird. Durch das Überschieben der leicht schräg gestellten Halsrippen treten Drehmomente auf, die die Rippen nach caudal rotieren. Diese Drehmomente werden durch die Spannung der Ligamenta intercostalia aufgehoben, da durch die Ligamente ein Drehmoment in der entgegengesetzten Richtung aufgebaut wird.

Cranial ist die Kette der Halsrippen durch die Costa atlantis und die Costa axialis abgeschlossen (Abb. 11, 12). Beide Rippen überlagern die Costa des dritten Halswirbels und bilden so einen in sich fast unbeweglichen Komplex, bestehend aus den drei cranialen Halswirbeln und deren Rippen. Caudal fehlt ein solcher Abschluß, denn die Rippen des achten und neunten Halswirbels bilden untereinander kein Intercostalergelenk. Hier entsteht durch die Unterbrechung der Halsrippenkette eine Zone großer lateraler Beweglichkeit. Ansonsten ist die laterale Beweglichkeit der Halswirbelsäule gering (vergleiche FREY 1982), da in der horizontalen Bewegungsebene die beiden contralateralen Intercostalligamente gespannt werden müssen (Abb. 12). Zusätzlich blockiert wird die laterale Beweglichkeit der Halswirbelsäule durch die gewaltigen Fettlager, die die Räume zwischen den tiefen und den äußeren Halsmuskeln füllen (vergleiche FREY 1988: Kapitel 6.3.). Der Fettkörper ist kaum komprimierbar, und der M. sphincter colli verhindert zusammen mit der Haut, an der er inseriert, ein laterales Ausweichen des Fettkörpers. Der Hals wird also als Ganzes in seiner Basis gegen den Rumpf hin- und herbewegt. Zum Schädel hin besteht

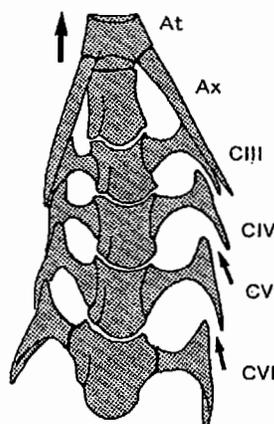


Abb. 12. *Alligator mississippiensis*: experimentell erzeugte maximale Lateralflexion des anterioren Halswirbelsäulenbereiches von ventral gesehen, von einer Röntgenaufnahme durchgezeichnet. Die Halsrippen der rechten Körperseite sind bis zu ihren Anschlägen übereinandergeschoben, die der linken Seite dagegen auseinandergezogen (kleine Pfeile). Auch bei lateralen Bewegungen scheint eine elastische Dehnfähigkeit der intercostalen Ligamente vorzuliegen. Der Anschlag der Halsrippen ist schon bei geringen Krümmungsradien erreicht. Der große Pfeil weist nach cranial. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

nach VIRCHOW (1914) eine starke Beweglichkeit im Hinterhauptgelenk. Wie eigene Biegeversuche am Hals toter Krokodile zeigen, sind elastische Eigenschaften der intercostalen Ligamente wahrscheinlich, da die Rückstellung des gebogenen Halses weitgehend von alleine erfolgt.

Die Beweglichkeit der gefleischten Halswirbelsäule nach dorsal ist, wie die Versuche VIRCHOWs (1914) zeigen, nur durch die Anschläge der Processus spinosi limitiert (Abb. 11). Eine derart starke Dorsalflexion wird am lebenden Tier einerseits durch den M. longus colli verhindert, andererseits durch die großen Dorsalschilder, die über mehrere Wirbelsegmente reichen.

Die Sicherung gegen Torsion geschieht ebenfalls durch die Halsrippen. Auch hier werden die Kräfte über die Intercostalergelenke und die Rippenköpfe transversal auf die Wirbel übertragen. Da diese Aufgabe auch von den Zygapophysen-Gelenken erfüllt wird, besitzen die Krokodile eine doppelt gegen Torsion stabilisierte Halswirbelsäule. Die Eigenart der Tiere, große Beutetiere durch rasche Rotationen um die Körperlängsachse zu zerteilen,

s übertragen wird. Drei Elemente auf, die Spannung der moment in der ent-

Costa axialis abgeben Halswirbels und den drei cranialen an die Rippen des Lenk. Hier entsteht aler Beweglichkeit. (vergleiche FREY ralen Intercostallidie laterale Bewegume zwischen dem Kapitel 6.3.). Der tert zusammen mit Der Hals wird also chädel hin besteht

rafflexion des anteiner Röntgenaufte sind bis zu ihnen gen auseinandergeint eine elastische Anschlag der Halsr große Pfeil weist

k. Wie eigene Bieen der intercostalen weitgehend von al-

wie die Versuche osi limitiert (Abb. rch den M. longus r mehrere Wirbel-

en. Auch hier werrsal auf die Wirbel füllt wird, besitzen . Die Eigenart der achse zu zerteilen,

wobei mit Sicherheit enorme Torsionskräfte auf die Halswirbelsäule wirken, machen eine solch aufwendige Stabilisierung der Halswirbelsäule erforderlich.

Das für die Halswirbelsäule der Krokodile vorgestellte biomechanische Modell kann vorläufig nur für die Gattungen gelten, bei denen der Bau von Atlas und Axis nebst der dazugehörigen Halsrippen demjenigen von *Alligator* entspricht (*Caiman*, *Palaeosuchus*, *Melanosuchus*, vergleiche WERMUTH 1952). Bei den übrigen Gattungen ist der Dens keilförmig und die Halsrippen von Atlas und Axis divergieren nach caudal. Die Stellung der Halsrippen beeinflusst den Zugwinkel und damit die Wirkungsrichtung der darauf angehefteten Muskeln und Sehnen. Leider stand mir kein Material zur Verfügung, um die Frage nach der Mechanik dieser "crocodylinen Halsrippenstellung" klären zu können.

#### 3.4. Das Konstruktionsprinzip

Die Eigenschaften der durch Osteoderme versteiften Dorsalhaut und ihre Einbindung in das axiale Sehnen-Muskel-Wirbelsäulensystem deutet darauf hin, daß die Dorsalhaut mit ihrem Paravertebralschild ein wichtiger Bestandteil des Tragsystems der Krokodile ist. Daraus ergibt sich bei jenen terrestrischen Lokomotionsweisen, bei denen der Rumpf frei getragen wird, das folgende allgemeine biomechanische Modell für das Konstruktionsprinzip "Krokodil". Es ist auf Abbildung 13 dargestellt:

Die tragende Achse des Rumpfes besteht aus dem frei zwischen den Gürteln getragenen kyphotischen Wirbelsäulenbogen. Der Bogen wird durch die intervertebral angeordneten Osteodermen-Wirtel des Paravertebralschildes und durch die angespannten epaxialen Muskelsysteme des M. multifidus, des M. spinalis und des M. articularis aktiv stabilisiert. Die Osteoderme limitieren die Beweglichkeit der Wirbelsäule und bilden zusammen mit den Processus spinosi, den Processus transversi und der epaxialen Muskulatur ein selbsttragendes System, das aus einzelnen Doppel-T-Trägerelementen besteht. Die horizontalen Bestandteile dieses Trägers werden durch die Processus spinosi auf konstantem Abstand gehalten. Damit können auch die Zugwinkel der epaxialen Sehnen-Muskelsysteme nur in einem kleinen Bereich variieren. Rumpfwand- und Bauchmuskulatur, sowie der Rippenkorb sind am lateralen Rand des Paravertebralschildes aufgehängt und tragen die Eingeweide. Die Thoracalrippen sind zusätzlich an den Processus transversi abgestützt. Der Schwerpunkt des Tieres liegt unter dem Scheitel des Bogens zwischen Schulter- und Beckengürtel in der Lendenregion. Dies konnte in einem einfachen Balance-Versuch bestätigt werden (Kapitel 2.1.).

Die Vorderextremitäten und der Schultergürtel bilden die Stütze für die Halswirbelsäule, zu deren Tragfähigkeit der Paravertebralschild nicht beiträgt. Seine Funktion wird von der Reihe der Halsrippen übernommen, welche die Wirbelsäule unterspannen. Besonders fest ist die Verbindung zwischen Atlas, Axis und dem dritten Halswirbel. Die Wirbelsäule wird im Halsansatz durch den breiten, stark geteilten M. serratus-Komplex, den M. rhomboidei und dem M. iliocostalis cervicis zwischen den Schulterblättern getragen, was für einen Amnioten, der nicht zu den Säugetieren gehört, einmalig ist.

Der Schwanz ist in seinem basalen Bereich nur mit den epaxialen Muskeln, vermutlich besonders vom M. multifidus, dem M. spinalis und dem M. articularis an der Rumpfwirbelsäule aufgehängt. Die caudale Hälfte des Schwanzes liegt dem Boden auf (vergleiche Abb. 1).

Das Tragsystem des Krokodilrumpfes erinnert damit formal an eine bogenförmig gewölbte elastische Fachwerkbrücke (girder bridge) mit kreuzverspanntem Ober- und Unterzug (Paravertebralschild und Wirbelsäule). Die Lasten (Eingeweide) sind vom Oberzug abgehängt (Rumpfwand-Muskulatur und Fascia lumbodorsalis) und zum Teil zusätzlich gegen den Unterzug abgestützt (Rippen). Demgegenüber gleicht die Halswirbelsäule einem unterspannten Ausleger (beam), der über lange Zugelemente (Halsmuskeln) am cranialen Ende der Fachwerkbrücke aufgehängt ist. Die Kette der längs orientierten Halsrippen bilden im Halsbereich einen druckbelastbaren Unterzug. Auch der Schwanz gleicht einem Ausleger. Er ist - zumindest bei *Alligator mississippiensis* - nur über Zugelemente (M. multifidus, M. spinalis und M. articularis) verspannt. Im Bereich des Rumpfes sind Oberzug und Unterzug druckbelastet, da die durch das Körpergewicht belastete Bogenkonstruktion zwischen den Extremitäten eingespannt ist. Das Konstruktionsprinzip des Krokodilrumpfes bezeichne ich als "selbsttragende Doppel-T-Konstruktion".

Die hier aufgestellte Hypothese über die Funktion des Tragsystems der Krokodile kann die Existenz des aufwendigen und kompliziert gebauten Paravertebralschildes funktionell erklären. Die superfizielle Position des Paravertebralschildes bringt den Nachteil der Verletzlichkeit durch äußere Gewalteinflüsse mit sich. Kleinere Verletzungen, wie sie z.B. bei

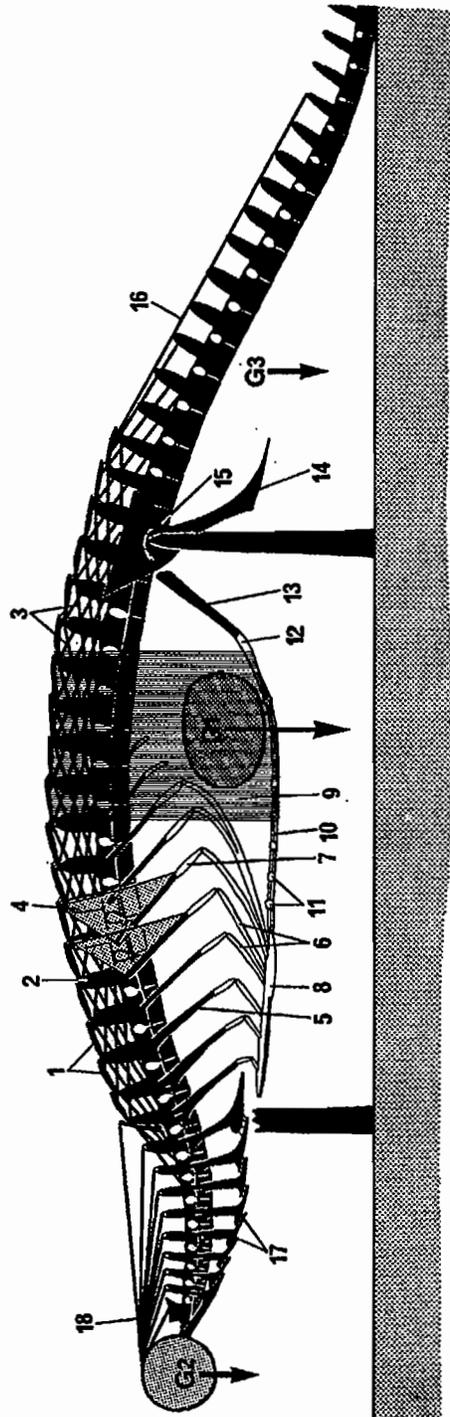


Abb. 13. Schema eines abgestemmt stehenden Krokodiles (von links gesehen), um das Prinzip der selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion zu zeigen. Der nach dorsal gewölbte Rumpfbereich ist durch den Paravertebralschild überspannt (1). Die Eingeweide sind über die Fascia lumbodorsalis (9) an diesem Oberzug aufgehängt. Ihr Gewicht (G1) versucht, den Bogen des Achsenskelettes abzulenken, d.h. der Oberzug ist zusammen mit seinen Abstützungen (= Dornfortsätze; 2) druckbelastet. Weil der Bogen zwischen den Gürteln eingespannt ist, werden auch die Wirbelkörper druckbelastet. Paravertebralschild und Wirbelsäule sind kreuzverspannt (epaxiale Muskulatur; 3). Die ossifizierten vertebrocostalen Rippensegmente (5) sind über die Myosepten des *M. ilio-costalis* (4) am Paravertebralschild aufgehängt. Eine ventrale Zugverspannung des Wirbelsäulenbogens durch den *M. rectus abdominis* (10) ist unwahrscheinlich, weil geeignete Widerlager fehlen. Das Os pubis (13) ist beweglich mit dem Ilium (15) und dem Ischium (14) verbunden und besitzt eine ausgedehnte Pars cartilaginea (12). Die latero- (7) und sternocostalen (6) Rippensegmente sind - wie auch das Sternum (8) - knorpelig und biegsam. Die Gastralia (11) dienen als Querverteifungen in der ventralen Bauchwand. Die Halswirbelsäule ist einem Ausleger oder Hebearm vergleichbar, der durch das Gewicht des Schädels (G2) nach unten gezogen wird. Hier ist es der Unterzug (= Halsrippenkette; 13), der die Druckkräfte aufnimmt. Die Dorsalverspannung der Halswirbelsäule geschieht über die dorsalen Stränge der epaxialen Halsmuskulatur (z.B. *M. transversospinalis capitis*; 18). Die Schwanzwirbelsäule ist wie die Halswirbelsäule ein Ausleger, der in seinem basalen Bereich gegen die Schwerkraft (G3) gehalten werden muß. Dieser Ausleger ist über die beiden medialen epaxialen Muskelsysteme (16) aufgehängt. Abkürzungen siehe 2.4.

innerartigen Beißereien vorkommen, werden sicherlich durch die Vielgliedrigkeit des Systems in Längs- und Querrichtung weitgehend ausgeglichen. Größere Verletzungen, die mehrere Wirbel betreffen, dürften dagegen schon einen Einfluß auf die Tragfähigkeit des Systems zumindest unter Belastung haben. Eine schnelle Reparatur solcher Schäden in tragenden Teilen ist immer zweckmäßig und findet wegen der hohen Vaskularisation der Osteoderme auch tatsächlich statt (SEIDEL 1979, WEBB & MANOLIS 1983).

Die Tatsache, daß die knöchernen Elemente des Paravertebralschildes bei stark aquatischen Krokodilen - gleichgültig ob fossil oder rezent - meist reduziert sind, spricht dafür, daß diese Struktur im Zusammenhang mit der terrestrischen Lokomotion steht. Bei rezenten Krokodilen geschieht die Reduktion eines Osteoderms vom Rande her, d.h. der zentrale knöcherne Kiel kann die Schuppe weiterhin gegen Druck und Biegung stabilisieren, auch wenn der Rest des Osteoderms verschwunden ist. Tiere mit reduzierten Paravertebralschild-Osteodermen wie *Crocodylus porosus* sind im Vergleich zu anderen Arten keine ausdauernden Läufer und verlieren die Fähigkeiten zum Galopp nach den Angaben von COTT (1961) schon bei vergleichsweise geringen Körpergrößen: Der größte beobachtete *C. porosus* war etwa 60cm lang (zum Vergleich: *C. johnstoni* galoppieren noch mit 120cm Körperlänge und mehr).

Wie sehr sich die selbsttragende Doppel-T-Konstruktion des Krokodilrumpfes von dem anderer terrestrischer Großtetrapoden mit frei getragener Rumpfwirbelsäule unterscheidet, wird deutlich, wenn man deren Konstruktionsprinzipien mit demjenigen der Krokodile vergleicht.

### 3.5. Das Konstruktionsprinzip der Krokodile im Vergleich mit demjenigen anderer terrestrischer Großtetrapoden

#### 3.5.1. Die Bogen-Sehnen-Konstruktion

Unter den rezenten Wirbeltieren, die in Größe und Gewicht mit den Krokodilen ungefähr übereinstimmen ist dieses Prinzip nur bei den Mammalia verwirklicht, z.B. bei einigen räuberischen Marsupialia wie *Sarcophilus*, den Carnivora, den kleinen Arten der Ruminantia und den großen Arten der Rodentia, die bei der Lokomotion ihre Wirbelsäule bogenförmig gewölbt tragen und beim Galopp die Biegsamkeit ihrer Wirbelsäule zum Verlängern der Schrittweite nutzen. Auch beim Indischen Elefanten (*Elephas*), findet sich diese "Bogen-Sehnen-Konstruktion". Im Gegensatz zu den Krokodilen bilden bei den Säugetieren Thorax und Becken auch beim Stehen und bei langsamer Fortbewegung feste Widerlager, die die Zugkraft des *M. rectus abdominis* ohne große Verluste auf die Wirbelsäule übertragen. Auch der *M. latissimus dorsi*, der vom Humerus an die Lumbalwirbelsäule zieht, ist an der ventralen Bogenverspannung beteiligt (SLIJPER 1946, KUMMER 1959, 1975, 1975a, HILDEBRANDT 1960, GUTMANN 1975). Diese verpannenden Muskelzüge sind aktiv, sobald die Rumpfwirbelsäule der Tiere frei trägt.

Bei den Kursoren unter den Säugetieren, die ihre Rumpfwirbelsäule in einer Kyphose tragen, erreicht der Bogen sein Maximum im anterioren Lumbalbereich (Abb. 14A, B). Gerade hier sind die *Processus spinosi* sehr kurz, um die zum Rennen notwendige Flexibilität der Wirbelsäule zuzulassen. Indische Elefanten, bei denen eigenen Beobachtungen zufolge das Maximum der Lordose weiter cranial liegt, sind trotz ähnlicher Konstruktion (Abb. 14B) noch nicht einmal zu einem kleinen Sprung fähig. Bei den Equiden und den großen Ruminantiern, die die Schrittweite mit ihren langen und schlanken Beinen verlängern und den Afrikanischen Elefanten (*Loxodonta*), ist die Wirbelsäule nach dem "Geigenbogen-Prinzip" verspannt (KUMMER 1959, 1975, 1975a; Abb. 14C). Abgesehen davon, daß die *Corpora vertebralia* der Lendenwirbel bei den genannten Mammalia sehr große Querschnitte und damit entsprechend große Gelenkflächen besitzen, finden sich eine Fülle von zum Teil sehr starken Ligamenten, die die einzelnen Wirbel miteinander verbinden, aber auch mehrere Wirbel übergreifen.

sternocostalen (6) Kippsegmente sind - wie auch das Sternum (8) - knorpelig und biegsam. Die Gastralia (11) dienen als Querverteifungen in der ventralen Bauchwand. Die Halswirbelsäule ist einem Ausleger oder Hebearm vergleichbar, der durch das Gewicht des Schädels (G2) nach unten gezogen wird. Hier ist es der Unterzug (= Halsrippenkette; 13), der die Druckkräfte aufnimmt. Die Dorsalverspannung der Halswirbelsäule geschieht über die dorsalen Stränge der epaxialen Halsmuskulatur (z.B. *M. transversospinalis capitis*; 18). Die Schwanzwirbelsäule ist wie die Halswirbelsäule ein Ausleger, der in seinem basalen Bereich gegen die Schwerkraft (G3) gehalten werden muß. Dieser Ausleger ist über die beiden medialen epaxialen Muskelsysteme (16) aufgehängt. Abkürzungen siehe 2.4.

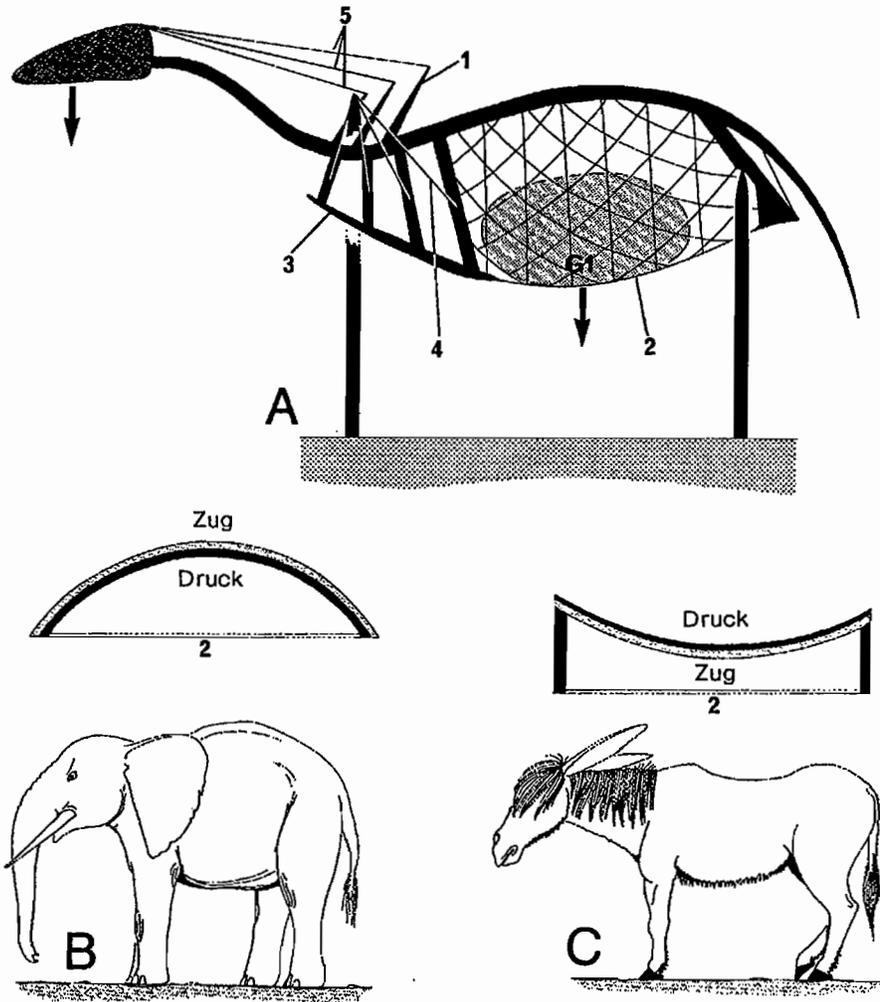


Abb. 14. Die ventral verspannte Bogenkonstruktion des Säugetierrumpfes (verändert nach KUMMER 1959).- A: Das verallgemeinerte biomechanische Modell; die Skelett-Teile sind als schwarze Balken dargestellt. Man beachte die Aufhängung von Kopf (G2) und Hals über die Nuchalligamente (5) an den verlängerten Dornfortsätzen des anterioren Thoracalbereiches (1) und die elastische Aufhängung der Schulter über dem M. serratus (4). Die Eingeweide (G1) werden über die Bauchmuskulatur getragen (2). Der relativ stark verknöcherte Costosternalapparat (3) und das fest mit der Wirbelsäule verbundene Becken bilden Widerlager für die Bauchmuskulatur.- B: Die Sehnen-Bogen-Konstruktion am Beispiel eines Indischen Elefanten. Die Spannung der Bauchmuskulatur (2) bedingt einen Zug entlang der Dorsalseite der Wirbelsäule (gerastert).- C: Die Geigenbogen-Konstruktion am Beispiel eines Esels. Hier wird durch die Spannung der Bauchmuskulatur (2) die ventrale Seite der Wirbelsäule zugbelastet. Bei den Säugetieren ist entscheidend, daß die Wirbelsäulenspannung durch die Aktivität der Abdominalmuskulatur aufrecht erhalten wird (KUMMER 1975, 1975a). Abkürzung siehe Kapitel 2.4.; die Pfeile geben die Richtung der Schwerkraft an.

3.5.2. Die Schalenkonstruktion

Dieses Konstruktionsprinzip ist unter den rezenten Landtetrapoden z.B. bei den Landschildkröten (Testudinidae) verwirklicht (Abb. 15). Die eigentliche Tragfunktion wird von

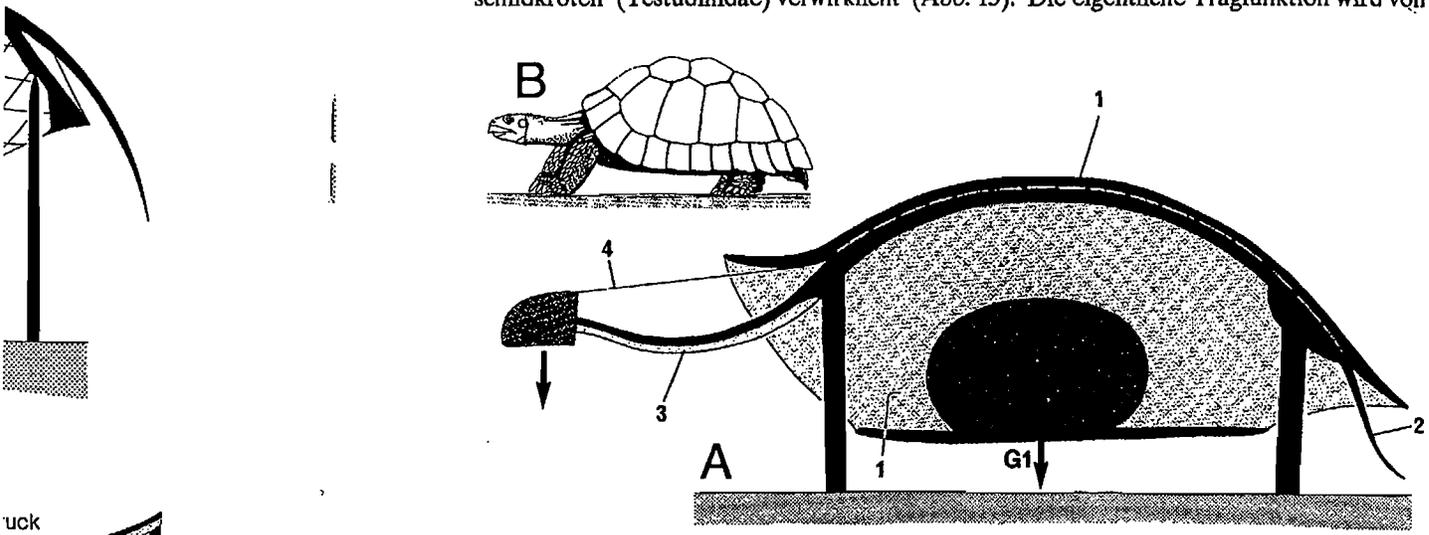


Abb. 15. Die Kuppel- oder Schalenkonstruktion der Schildkröten (A) am Beispiel von *Testudo* (B). Die Eingeweide (G1) sind von einer knöchernen Kapsel (1) umschlossen. Der Hals (3) wird über die epaxialen Halsmuskeln (4) gehalten und ist mit einem dorsalverspannten Ausleger zu vergleichen; der Schwanz (2) ist relativ kurz. Abkürzung siehe Kapitel 2.4.; die Pfeile geben die Richtung der Schwerkraft an.

dem kuppelartig gewölbten, meist unbeweglichen Carapax übernommen, mit dem die Wirbelsäule, die Rippen und das Becken verschmolzen sind. Der Schultergürtel befindet sich innerhalb der Schale (Abb. 15A). Die Schale selbst besteht aus Knochen mit einer Hornauflage. Die Hornplatten decken dabei die Suturen zwischen den Knochenplatten ab und können so durch ihre Elastizität die Knickung der Knochennähte verhindern. Das Gewicht des geschlossenen Panzers erlaubt keine hohen Fortbewegungsgeschwindigkeiten, bietet dafür aber einen effektiven Schutz gegen Beutegreifer.

3.5.3. Versteifung der Wirbelsäule durch die Modifikation der intervertebralen Gelenke

Bei diesem Konstruktionsprinzip ist - wie beim vorigen - weder die lokale Erhöhung der Processus spinosi noch die Verstärkung von Ligament- und/oder Muskelsystemen nötig, um auch bei relativ großen Tieren eine ausreichende Steifigkeit der Rumpfwirbelsäule zu erreichen. Die Großsquamaten stabilisieren ihr Tragsystem auf diese Weise.

Warane (*Varanus*; Abb. 16B) erreichen eine Länge von maximal 4,5m (MERTENS 1963), wobei allerdings fast 2/3 auf den Schwanz entfallen. Die Tiere bewegen sich im abgestemmtten Spreizgang fort, d.h. die Wirbelsäule wird frei getragen, und die Processus spinosi der Tiere sind im gesamten Rumpfbereich gleich hoch. Bei der Lokomotion hängt die Waran-Wirbelsäule im Gegensatz zur Krokodilwirbelsäule jedoch zwischen den Gürteln durch oder wird horizontal getragen (GRAY 1968; Abb. 16A, B). VIRCHOW (1914a) stellte fest, daß das allzu starke Durchsacken der Waran-Wirbelsäule durch die Konstruktion der Wirbelgelenke verhindert wird. Waranwirbel sind wie Krokodilwirbel procoel, doch bei *Varanus* ist der Condylus vertebralis stark dorsoventral zusammengedrückt und leicht nach caudoventral gerichtet. Die Gelenkflächen der Processus articulares stehen fast horizontal (Abb. 16C). Bandscheiben fehlen bei dieser Konstruktion.

Wird die Waran-Wirbelsäule durch das Körpergewicht belastet, biegt sie sich nach ventral durch und die Processus articulares werden zusammengeschoben. Gleichzeitig aber verkeilt sich der flache Condylus vertebralis in seiner Gelenkfacette und blockiert dadurch

tes (verändert nach Modell; die Skelettfhängung von Kopf rten Dornfortsätzen ingung der Schulter r die Bauchmuskelnalapparat (3) und Widerlager für die Beispiel eines Indlingt einen Zug entzenbogen-Konstrukt Bauchmuskulatur en Säugetieren ist ivität der Abdomi- i). Abkürzung siehe

eine weitere Kippung der Wirbel gegeneinander. Dieses "Stecksystem" arbeitet so perfekt, daß VIRCHOW (1914a) aus zwölf zusammengesteckten, völlig mazerierten Waranwirbeln eine stabile Brücke bauen konnte. (VIRCHOWs Versuch läßt sich jederzeit wiederholen!)

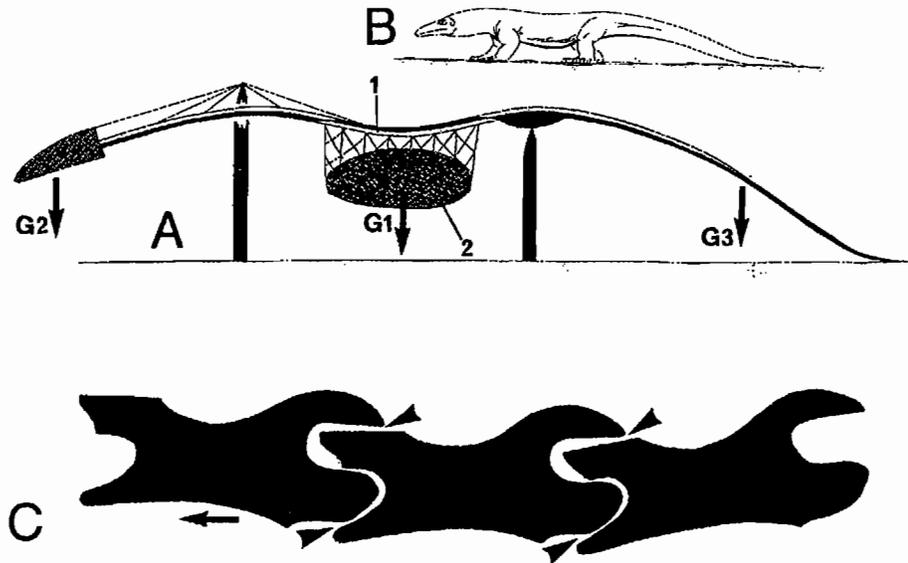


Abb. 16. Die Hängebrückenkonstruktion der Großlacertiden (A) am Beispiel von *Varanus* (B). Die Wirbelsäule (1) ist mit einem elastischen Stab vergleichbar, der jederseits der Auflagepunkte der Schwerkraft (Pfeil bei G1) folgt. Entsprechend tritt zwischen den Gürteln der Zug entlang der Ventralseite der Wirbelsäule auf, über den Gürteln entlang der Dorsalseite (helle Bereiche auf der Wirbelsäule). Hals und Kopf (G2) werden über die epaxiale Muskulatur getragen und bildet zusammen mit dem Schwanz (G3) ein Gegengewicht zur Rumpfwirbelsäule. Die Konstruktion der Wirbel von *Varanus* (C); sorgt dafür, daß sich die Wirbelgelenke bei einer Biegebelastung der Wirbelsäule, wie sie beim abgestemmtten Spreizgang zu beobachten ist, ineinander verkeilen (VIRCHOW 1914a; dreieckige Pfeile). Der Pfeil in (C) weist nach cranial; Abkürzung siehe Kapitel 2.4..

Eine zweite Gruppe großwüchsiger Squamaten, die bis ca. 2,5m langen Arten der Iguanidae (Abb. 17A), stabilisieren ihre mit gleichmäßig kurzen Processus spinosi ausgestattete Wirbelsäule durch Zygosphen-Zyganthrum-Gelenke (Abb. 17B-D; VIRCHOW 1914a). Dadurch können die Tiere beim abgestemmtten Spreizgang die Wirbelsäule ihrer relativ kurzen Rumpfe (etwa 1/3 der Gesamtlänge) wie Krokodile in dorsal gewölbtem Bogen tragen. Die Wirbelsäulenmechanik ist jedoch meines Wissens bisher nicht untersucht.

#### 3.5.4. Die selbsttragende Doppel-T-Konstruktion

Die morphologischen Voraussetzungen für dieses Konstruktionsprinzip der Krokodile sind auch bei zwei Gruppen rezenter Mammalia erfüllt, den Schuppentieren (Manidae) und den Gürteltieren (Dasypodidae): Ein segmentierter Rückenpanzer im Zusammenhang mit einer Wirbelsäule, bei der alle Dornfortsätze im Rumpfbereich gleichhoch sind. Inwiefern die gegliederten und daher beweglichen Panzer dieser Tiere zu diesem Konstruktionsprinzip gehören, ist noch unbekannt, da die Verbindung zwischen Panzer und Muskulatur meines Wissens noch nicht untersucht wurde.

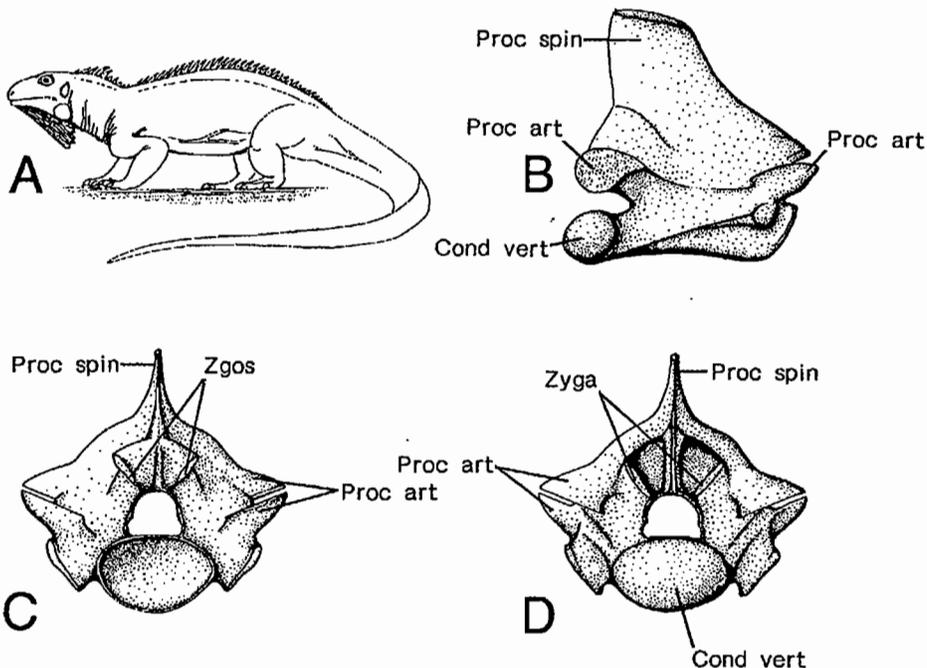


Abb. 17. Zusätzliche Wirbelgelenke zur Versteifung der Wirbelsäule bei *Iguana* (A).- B: Rumpfwirbel von lateral (Ansicht von rechts).- C: Rumpfwirbel von cranial.- D: Rumpfwirbel von caudal; leicht schematisiert gezeichnet nach Originalen. Man beachte das Zygosphen (Zgos; C) und das Zyganthrum (Zyga; D). Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

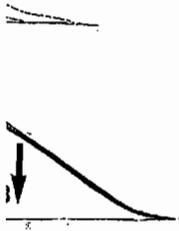
3.6. Offene Fragen

Zum Konstruktionsprinzip der Krokodile sind noch viele Fragen ungeklärt, die zum Teil durch weitere anatomische Untersuchungen beantwortet werden können:

- Wie sind die Materialeigenschaften der Bauteile der tragenden Achse, insbesondere diejenigen der Bandapparate?
- Welche Bestandteile lassen sich in den Bandapparaten der tragenden Achse histologisch nachweisen?
- Wie wird in den interosteodermalen Ligamenten der Schub aufgefangen? Schubbelastete Gewebe sind bislang unbekannt.
- Gibt es Unterschiede in der Halswirbelsäulenmechanik zwischen den Gattungen *Gavialis*, *Tomistoma*, *Crocodylus* und *Osteolaemus* mit divergierenden Atlas-Axis-Rippen einerseits und *Alligator*, *Caiman*, *Melanosuchus* und *Palaeosuchus* mit parallelen Atlas-Axis-Rippen andererseits?
- Gibt es Korrelationen zwischen dem Bau der Halsmuskulatur und dem Arrangement der Nuchalosteoderme?
- Hat das Persistieren der neurozentalen Suturen Vorteile? Liegt hier möglicherweise eine Zone im Wirbel vor, die ein sehr rasches Wachstum bei voller Leistungsfähigkeit der Tiere erlaubt? Krokodile jagen bekanntlich schon kurz nach dem Schlüpfen aus dem Ei nach Beute. Bis zum Erreichen einer Größe von etwa zwei bis drei Metern werden sie von vielen Beutegreifern gejagt und müssen sich schnell in Sicherheit bringen können.
- Welche Bedeutung hatten Bau und Funktion des Paravertebralschildes in der Stammesgeschichte der Krokodile?

Dieser letzten Frage des sicher nicht vollständigen Fragenkataloges, die gleichzeitig die Frage nach dem Ursprung der rezenten Krokodile ist, möchte ich im folgenden Abschnitt dieser Arbeit nachgehen.

arbeitet so perfekt, erten anwirbeln rzeit v. erholen!)



Beispiel von *Varanus* ... hbar, der jederseits Entsprechend tritt Wirbelsäule auf, über Hals 1 und ... Die Kon- ... Spreizgang zu ... Pfeile). Der

gen Arten der *Igua-* ... pinosi ausgestattet (CHOW 1914a). Da- ... ihrer relativ kurb- ... Bogen tragen. ... sucht.

Prinzip der Krokodile ... (Manidae) ... im Zusammenhang ... hoch sind. Inwie- ... Konstruktion- ... und Muskulatur

#### 4. Das Tragsystem der Krokodile unter stammesgeschichtlichen Aspekten

Die Vielzahl der methodischen Ansätze, die heute zur phylogenetischen Analyse verwendet werden, macht es notwendig, die benutzte Methode zu erläutern. Dies gilt besonders dann, wenn es wie im vorliegenden Fall notwendig ist, den Fossilbericht in die Betrachtung mit einzubeziehen. Wegen ihres klaren Aufbaues und ihrer inneren Logik wurde dazu die HENNIG'sche Methode der phylogenetischen Systematik gewählt. Ich werde mit dieser Methode auch den Fossilbericht aufarbeiten, obwohl die Erkenntnismöglichkeiten bei der Untersuchung fossilen Materials stark eingeschränkt sind. Die Anwendung der HENNIG'schen Methode (HENNIG 1950) auf den Fossilbericht ist ein Arbeitsschwerpunkt der Tübinger Arbeitsgruppe "Konstruktionsmorphologie der Wirbeltiere". Sie wurde bereits von RIESS (1985, 1986, Ichthyosauria) und SCHMIDT (1987, Sauropterygia) erfolgreich verwendet. Besonders BOY (1981), REIF (1984) und RIESS (1986) beschäftigten sich ausführlich mit den theoretischen Grundlagen der konsequent phylogenetischen Analyse bei ausgestorbenen Tiergruppen und der Behandlung des Fossilberichts.

"Eine genealogische Analyse unter den einzelnen Morphospecies (Species sensu HENNIG sind im Fossilbericht höchstens im Analogieschluß erkennbar; Anm. d. Verf.) ist nur selten sinnvoll, insbesondere, wenn die Abgrenzungskriterien unsicher und die Funde fragmentarisch sind. Leichter läßt sich jedoch eine Abgrenzung auf der Ebene höherer Kategorien vornehmen. Das hat zur Folge, daß phylogenetische Systematik mit Fossilien vorwiegend auf der Ebene von Gruppen höherer Ordnung betrieben werden muß. Ein solches Vorgehen stellt völlig im Einklang mit der HENNIG'schen Methode, selbst wenn es unmöglich ist, die genealogischen Beziehungen innerhalb der Gruppe zu klären ..." (RIESS 1986, S. 111).

Die Crocodylia bilden nach HENNIG (1983) diejenige rezente, monophyletische Gruppe, die zu den Vögeln im Schwestergruppenverhältnis steht. Da sich HENNIG ausschließlich mit den rezenten Krokodilen befaßt, ist für ihn eine Unterscheidung zwischen den "Crocodylia" und den "Eusuchia" nicht notwendig. Diese Gleichsetzung läßt sich aber mit der Einbeziehung des Fossilberichtes in die phylogenetische Analyse nicht mehr aufrechterhalten. Der Begriff "Eusuchia" wurde von HUXLEY (1875) geschaffen. Er umfaßt die rezenten Krokodilarten und eine große Zahl fossiler Formen, die mit zum Teil zweifelhaften Kriterien den rezenten Krokodilen beigeordnet werden. Da es mir im Rahmen dieser Arbeit unmöglich ist, diese Kriterien nach der Methode der phylogenetischen Systematik zu prüfen, beschränke ich mich darauf, das Taxon "Eusuchia" so zu fassen wie BUFFETAUT (1982), ohne jedoch zunächst die Validität dieses Taxon zu implizieren.

Die ausschließlich fossilen "nicht-eusuchen" Krokodile werden in die Protosuchia (HECHT & TARSITANO 1983) und die Mesosuchia unterteilt (MOOK 1934, COLBERT 1946, KÁLIN 1955, ROMER 1976, STEEL 1973, BUFFETAUT 1982). Während die Protosuchia im Sinne von HECHT & TARSITANO (1983) und TARSITANO (1985) aufgrund apomorpher Schädelmerkmale eine monophyletische Gruppe darstellen (*Protosuchus*, *Orthosuchus*, *Gobiosuchus*, die Notosuchidae und wahrscheinlich auch die Baurusuchidae), ist die Monophylie der "Mesosuchia" in Zweifel zu ziehen, da das Taxon bisher nur auf Sympletiomorphien basiert. Protosuchia, "Mesosuchia" und Eusuchia werden unter dem Begriff "Crocodylia" zusammengefaßt (WALKER 1970, 1972).

Im folgenden versuche ich anhand der besterhaltenen und geologisch ältesten fossilen Krokodile, die Evolution des Tragsystems der Crocodylia (Protosuchia + "Mesosuchia" + Eusuchia) und der Eusuchia zu rekonstruieren und unter phylogenetischen Aspekten zu diskutieren. Eine der Grundlagen für die phylogenetische Analyse ist die im zweiten Teil der Arbeit entwickelte Hypothese zum Konstruktionsprinzip der rezenten Krokodile.

#### 4.1. Das Tragsystem fossiler Krokodile unter funktionsmorphologischen und phylogenetischen Aspekten

##### 4.1.1. Die Beurteilung der Merkmale des Tragsystems der Eusuchia bezüglich ihrer Bedeutung für den Grundplan der Crocodilia (Protosuchia + "Mesosuchia" + Eusuchia) und der Eusuchia

Da die Konstruktion der rezenten Krokodile beim jetzigen Kenntnisstand unter den rezenten Landtetrapoden einzigartig ist, kann die Beurteilung der einzelnen Merkmale bzw. Merkmalskomplexe hinsichtlich ihres Ableitungszustandes im Grundplan der Crocodilia (Protosuchia + "Mesosuchia" + Eusuchia) und Eusuchia treffender unter Hinzuziehung des Fossilberichtes erfolgen. Wie aus der biomechanischen Analyse hervorgeht, setzt sich der axiale Trage- und Lokotionsapparat der Eusuchia aus sechzehn Elementen zusammen. Neun davon sind Hartteilmerkmale, die bei der Beurteilung des Fossilberichtes von entscheidender Bedeutung sind:

**A) Wirbel procoel - mit Ausnahme des Caudalwirbels I und der posterioren Caudalwirbel (STANNIUS 1856, LYDEKKER 1888, WIEDERSHEIM 1909, MOOK 1934, STEEL 1973, ROMER 1976, HENNIG 1983):**

Procoele Wirbel treten innerhalb der Crocodilia (Protosuchia + "Mesosuchia" + Eusuchia) nur bei den Eusuchia und dem Atoposauriden *Terrestriusuchus* auf (STEEL 1973). Alle anderen Crocodilia besitzen amphicoele bis platycoele Wirbel, die den plesiomorphen Zustand repräsentieren. Nach VIRCHOW (1914) und TROXELL (1925) deutet die Procoelie auf eine starke mechanische Belastbarkeit der Wirbelkörper hin, da Druckkräfte, die in der Längsachse der Wirbelkörper wirken, über die große Kalottenoberfläche verteilt werden.

**B) Wirbelkonstanz im Praesacralbereich (23 oder 24 Praesacralwirbel, davon neun Halswirbel; WETTSTEIN 1937-1954, STEEL 1973, ROMER 1976; FREY 1988: Kapitel 3.).**

**C) Posteriore Rumpfwirbel rippenfrei: Lumbalregion (STEEL 1973, ROMER 1976, CRUSH 1984; FREY 1988: Kapitel 3.2.):**

Diese beiden Merkmale sind im Fossilbericht schwer zu beurteilen. Zu selten liegen die Funde so vollständig und artikuliert vor, daß die Wirbelzahl und die Größe der Lumbalregion sicher angegeben werden kann. Für alle fossilen Crocodilia, deren Hals- und Rumpfwirbelsäule vollständig überliefert ist, treffen jedoch beide Merkmale zu. Sie sind aber außerdem noch von den ursprünglicheren Paracrocodilia bekannt (vgl. WALKER 1970, CRUSH 1984). Es handelt sich also höchstwahrscheinlich um Plesiomorphien im Grundplan der Crocodilia.

**D) Processus transversi im Rumpf schwertförmig und nach lateral gerichtet (HOFFMANN 1879-1882, WETTSTEIN 1937-1954, STEEL 1973, GASC 1981; FREY 1988: Kapitel 3.2.).**

**E) Zusammenfassung der ersten drei Halswirbel durch die erste Halsrippe zu einer funktionellen Einheit (VIRCHOW 1914, REMANE 1936; FREY 1988: Kapitel 3.1.).**

**F) Halsrippen überlagern sich gegenseitig und bilden akzessorische Wirbelgelenke (STANNIUS 1856, VIRCHOW 1914, WETTSTEIN 1937-1954, DEVILLERS 1954; vgl. FREY 1988: Kapitel 3.1.).**

**G) Thoracalrippen artikulieren ausschließlich auf Processus transversi (WETTSTEIN 1937-1954, ROMER 1976; FREY 1988: Kapitel 3.2.):**

Fast alle hier aufgeführten Merkmale hängen mit der Artikulation bzw. dem Bau der Hals- und Rumpfrrippen zusammen, die nach bisherigen Befunden allen Crocodilia eigen sind. Mit Ausnahme der Verknüpfung der ersten drei Halswirbel durch

die Verlängerung der ersten Halsrippe tritt die gesamte Merkmalskombination auch schon bei ursprünglicheren Paracrocodylia, den Prestosuchia und den Phytosauria auf und gehört somit ebenfalls zu den Plesiomorphien im Grundplan der Crocodylia. Diese Aussage ist jedoch nur eingeschränkt gültig, da die Rippenartikulation der fossilen Archosaurier bisher noch nicht nach der HENNIG'schen Methode gewertet wurde. Die Verlängerung der ersten Halsrippe zum caudalen Ende der dritten dagegen ist mir bisher nur von den Eusuchia bekannt, doch fehlen auch hier noch Untersuchungen am Fossilmaterial. Bei den Eusuchia scheint das Merkmal mit der Reduktion des Cervicalschildes verbunden zu sein. Funktionell steht die Verstärkung des Halsrippenapparates sehr wahrscheinlich ebenfalls mit Reduktionen des Cervicalschildes im Zusammenhang.

**H) Erstes Sacralrippenpaar am Gelenk zum Rumpfwirbel XV beteiligt; Becken funktionell dreiteilig (FREY 1988: Kapitel 3.4.):**

Wenn man den anatomischen Angaben von STEEL (1973), ROMER (1976) und anderen Autoren Glauben schenkt, so beschränkt sich dieses Merkmal auf die Eusuchia. Ich werte es daher vorläufig als Autapomorphie der Gruppe. Das Merkmal wurde zwar bereits von BRÜHL (1862) abgebildet, doch liegt bis heute keine funktionelle Erklärung vor.

**I) Paravertebralschild besteht aus intervertebralen Osteodermen-Querreihen (Wirtel) und bildet zusammen mit der Rumpfwirbelsäule und der epaxialen Muskulatur eine funktionelle Einheit (selbsttragende Doppel-T-Konstruktion; vgl. FREY 1988: Kapitel 5.; vorliegende Arbeit: Kapitel 3.):**

Hautossifikationen sind bei den Archosauriern sensu ROMER (1966) weit verbreitet. Selbst bei hinsichtlich des Schädelbaues so ursprünglichen Archosauriern wie *Euparkeria* sind sie überliefert. Die Gestalt der Osteoderme, ebenso die Form der aus ihnen zusammengesetzten Panzer ist jedoch äußerst variabel. Unter der Annahme, daß die Panzerung von *Euparkeria* ebenso ursprünglich gebaut ist wie der Schädel des Tieres, besteht ein ursprünglicher Archosaurier-Rückenpanzer aus zwei schmalen parasagittalen Osteodermen-Längsreihen, deren Osteoderme in einer intervertebralen Position stehen (vgl. CAMP 1930, HOFFSTETTER 1955, WALKER 1968, KREBS 1976, WESTPHAL 1970, 1976).

Bei drei eindeutig monophyletischen Archosauriergruppen wurde dieser ursprüngliche schmale zweireihige Panzer verändert: Bei den Phytosauria, den Aetosauria und den Crocodylia. Bei allen drei Gruppen sind die parasagittalen dorsalen Osteodermen-Reihen deutlich verbreitert. Die Vermutung liegt nahe, daß die selbsttragende Doppel-T-Konstruktion als Stützeinrichtung für den Rumpf zumindest bei diesen Gruppen vorhanden war, und vieles spricht dafür, daß der biserialer Rückenpanzer der ursprünglichen Archosaurier als zusätzliche Stabilisierungseinrichtung der Wirbelsäule im Zusammenhang mit einer immer stärker kursorischen Lebensweise entstanden ist. Schon bei den Pseudosuchiern, einer vierten Archosauriergruppe, deren Monophylie noch nicht eindeutig geklärt ist, entwickelte sich jedoch unter Beibehaltung der Biserialität des Paravertebralschildes eine eigentümliche Modifikation der Osteodermen-Gelenkung: ein Zapfengelenk (Abb. 18; KREBS 1976). Auch bei den geologisch ältesten Crocodylia, den Protosuchia, und den jurassischen "Mesosuchia", ist ein solches Zapfengelenk deutlich ausgeprägt (COLBERT & MOOK 1951, NASH 1968, STEEL 1973). Der Gelenkzapfen der Protosuchia und der "Mesosuchia" ist ein nach cranial gerichteter Processus nahe der anterolateralen Ecke der Paravertebralschild-Osteoderme, der in eine entsprechende Grube des nächst anterior gelegenen Osteoderms greift (vgl. Abb. 20B, 25B). Der Gelenkzapfen ist morphologisch gesehen die craniale Verlängerung eines Kiels auf der Osteoderm-Oberfläche. Daß diese Verzahnung der Osteoderme schon bei einigen Pseudosuchia vorhanden ist (Abb. 18), deutet darauf hin, daß diese Modifikation ein plesiomorphes Merkmal im Grundplan der Crocodylia ist. Wie jedoch die Osteoderme der geologisch ältesten Crocodylia, *Protosuchus* (Abb. 20) und *Steneosaurus* (Abb. 25), vermuten lassen, besaß der Grundplanvertreter der Crocodylia Osteoderme, deren Fläche medial des Kiels und des Gelenkzapfens im Vergleich zu den Verhältnis-

kombination auch  
 i der ytosauria  
 an der Crocodilia.  
 enartikulation der  
 Methode gewertet  
 de der dritten da-  
 uch hier noch Un-  
 rkmal mit der Re-  
 t die Verstärkung  
 ctionen des Cervi-

beteiligt; Becken

OMER (1976) und  
 rkmal auf die Eu-  
 pe. Das Merkmal  
 heute keine funk-

armen-Querreihen  
 id der epaxialen  
 Konstruktion; vgl.

(1966) weit ver-  
 en Archosauriern  
 ebenso die Form  
 el. Unter der An-  
 gebaut ist wie der  
 npanzer aus zwei  
 lerne in einer in-  
 1955, WALKER

wurde Leser ur-  
 sauria, den Aeto-  
 agittalen dorsalen  
 he, daß die selbst-  
 pfpf zumindest bei  
 biserialer Rücken-  
 erungseinrichtung  
 orischen Lebens-  
 en Archosaurier-  
 kelte sich jedoch  
 ne eigentümliche  
 Abb. 18; KREBS  
 ia, und den juras-  
 trägt (COLBERT  
 r Protosuchia und  
 er anterolateralen  
 endende Grube des  
 . Der Gelenkzap-  
 els auf der Osteo-  
 bei einigen Pseu-  
 difikation ein ple-  
 i die Osteoderme  
 eneosaurus (Abb.  
 . Osteoderme, de-  
 u den Verhältnis-

sen bei den Pseudosuchiern stark verbreitert war. Der Paravertebralschild der Eusuchia hingegen besteht aus vier Längsreihen, d.h. er ist tetraserial und besitzt keine Spur von Gelenkzapfen. Der Paravertebralschild von *Protosuchus* und *Steneosaurus* und seine Funktion im Tragsystem dieser beiden fossilen Krokodile wird im Kapitel 4.1.2. näher untersucht. Daher unterbleibt die Wertung der Merkmale an dieser Stelle.

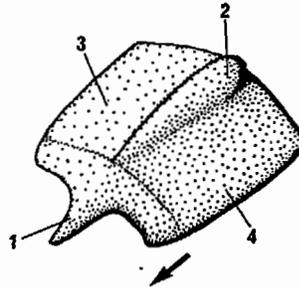


Abb. 18. *Ticinosuchus ferox* Krebs 1976 (Pseudosuchia); Osteoderm aus dem Rumpfbereich, linke Seite (schematisch nach KREBS 1976 rekonstruiert). Man beachte den nach cranial gerichteten Gelenkzapfen (1) in Verlängerung des Kiels (2). Die Osteodermflächen medial (3) und lateral (4) des Kiels sind fast gleich groß. Der Pfeil weist nach cranial.

Die folgenden Merkmale des Tragsystems sind Weichteilmerkmale. Da diese Merkmale fossil nicht oder nur selten überliefert sind, haben sie für eine genealogische Analyse, die Fossilien berücksichtigt, normalerweise keine Bedeutung. Wenn sie jedoch zu einem erkennbaren Funktionskomplex gehören, können sie mit Hilfe der Hartteile rekonstruiert werden, allerdings stets unter der Annahme, daß sich bestimmte Konstruktionsprinzipien innerhalb einer Tiergruppe nicht grundsätzlich und nicht sprunghaft ändern.

J) Aufhängung der Thorakalrippen über die Myosepta des *M. iliocostalis* am Paravertebralschild (vgl. FREY 1988: Kapitel 6.7.3.).

K) Aufhängung der Rumpfwandmuskulatur über die Fascia lumbodorsalis am Paravertebralschild (vgl. FREY 1988: Kapitel 6.8.).

L) Insertion der epaxialen Muskulatur an den Gürtelligamenten des Paravertebralschildes (vgl. FREY 1988: Kapitel 6.7.):

Wenn ein Paravertebralschild vorhanden ist und die Thorakalrippen ausschließlich auf den Transversalfortsätzen gelenken, ist unter der Annahme einer selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion die Aufhängung der Rippen über die Myosepten am Paravertebralschild sehr wahrscheinlich, insbesondere dann, wenn die Tiere kursorisch sind. Ist gleichzeitig ein ausgeprägter Bauchrippenkorb vorhanden oder gar ein dermaler Bauchpanzer, so ist auch die Aufhängung des Gastralapparates über Muskulatur der Rumpfwand und die Fascia lumbodorsalis am Paravertebralschild anzunehmen. Da beide Merkmalskombination für mehrere Archosauriergruppen außerhalb der Crocodilia zutreffen, gehört die Rippenaufhängung vermutlich zu den Plesiomorphien im Grundplan der Crocodilia (vgl. Abb. 22, 26). Die Beurteilung des Merkmals (L) für Archosaurier außerhalb der Crocodilia ist problematisch, da die Funktion der Rückenpanzer bei vielen Gruppen noch nicht geklärt ist. Für die Crocodilia jedoch nehme ich die Insertion der epaxialen Muskulatur zumindest des Rumpfes am Paravertebralschild an, da dies für die Stabilität der Gesamtkonstruktion eine notwendige Bedingung ist. Da breite Rückenpanzer auch bei anderen fossilen Archosauriern vorkommen, die möglicherweise ebenfalls über eine Verspannung durch die epaxiale Muskulatur in das Tragsystem des Rumpfes integriert waren, dürfte es sich daher bei diesem Merkmal ebenfalls um eine Plesiomorphie im Grundplan der Crocodilia handeln.

Über die folgenden Merkmale lassen sich momentan noch keine Aussagen machen:

M) Vorhandensein des *M. tendinoarticularis* (VALLOIS 1922, GASC 1981; FREY 1988: Kapitel 6.7.1.4.).

N) *Disci intervertebrales*, bestehend aus Meniscus und Faserring (VIRCHOW 1914, WETTSTEIN 1937-1954).

O) *M. serratus*-Komplex gefiedert (FÜRBRINGER 1876, 1900, HOFFMANN 1890; FREY 1988: Kapitel 6.6.2.).

P) Ursprung des *M. dorsohumeralis* am Paravertebralschild (FREY 1988: Kapitel 6.5.).

#### 4.1.2. Die Tragsysteme von *Protosuchus* und *Steneosaurus*

Die Tragsysteme von *Protosuchus richardsoni* Brown 1934 (er ist der am besten erhaltene Protosuchier) und *Steneosaurus bollensis* Jäger 1828 (er ist einer der am besten erhaltenen Teleosauriden) vereinigen alle für Eusuchier gefundene Hartteilmerkmale einer selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion in sich (siehe oben): Die *Processus spinosi* sind im gesamten Rumpfbereich gleichhoch, die Thoracalrippen artikulieren mit *Capitulum* und *Tuberculum* an den horizontal stehenden *Processus transversi* und die Osteoderme befinden sich in intervertebraler Position. Da bei beiden fossilen Morphospecies die neurozentrale Sutura erhalten ist, können für das Achsenskelett der Tiere grundsätzlich dieselben Kraftübertragungsmechanismen - auch bezüglich der Rippenaufhängung und der Anheftung der Rumpfwandmuskulatur am Paravertebralschild - angenommen werden, wie sie für die rezenten Krokodile vermutet werden (vgl. Abb. 7, 22, 23). Sowohl bei *Protosuchus* als auch bei *Steneosaurus* war demnach dasselbe Konstruktionsprinzip realisiert wie bei den Eusuchia (Kapitel 3.5.). Es liegen bei den beiden fossilen Formen jedoch andere Spezialisierungen vor, die ich im folgenden erörtern möchte.

##### 4.1.2.1. Das Tragsystem von *Protosuchus*

*Protosuchus richardsoni* Brown 1934 stammt aus dem Trias-Jura-Übergangsgebiet von Arizona (Nordamerika). Das Tier war ein terrestrisches Krokodil (KERMACK 1956, WALKER 1970; Abb. 23). Dies geht nicht nur aus dem ariden Klima hervor, in dem die Tiere fossilisiert wurden, sondern auch aus dem Körperbau: Im Gegensatz zu den Eusuchia ist die Schnauze von *Protosuchus* lateral zusammengedrückt; Orbitae und Nares befinden sich lateral am Schädel. Im Verhältnis zum Rumpf sind die Extremitäten länger und schlanker gebaut als bei den Eusuchia (COLBERT & MOOK 1951). Für eine ausschließlich terrestrische, ja kursorische Lebensweise, wie sie für *Protosuchus* angenommen werden kann, ist eine andere Konstruktion des Körperstammes zu erwarten, als bei den semiaquatisch lebenden Eusuchia.

Während - wie oben bereits angesprochen - die Charakteristika der Doppel-T-Konstruktion an Wirbelsäule und Rippenartikulation sich nicht grundsätzlich von denen der Eusuchia unterscheiden, erscheint der Paravertebralschild stark verändert. Er beginnt mit einem sehr schmalen Osteodermenpaar unmittelbar am Hinterhaupt. Die Breite des Paravertebralschildes nimmt bis zum vierten Osteodermenpaar rasch zu. In der Lumbalregion erreicht der Paravertebralschild seine maximale Breite. Zur Schwanzspitze hin verschmälert sich der Paravertebralschild gleichmäßig. Der Paravertebralschild von *Protosuchus* ist also in allen Körperbereichen - bis auf die unterschiedliche Breite der Osteodermenwirtel - völlig gleichförmig gebaut (Abb. 19; COLBERT & MOOK 1951).

Die einzelnen Osteoderme des Paravertebralschildes sind im Rumpfbereich etwa doppelt so breit wie lang (Abb. 20A, B). Dieses Streckungsverhältnis ändert sich im Hals- und Schwanzbereich zugunsten der Länge. Die einzelnen Paare liegen nicht

wie bei den Eusuchia in der Horizontalebene, sondern sind dachförmig gegeneinander geneigt. Die beiden Osteoderme eines Wirtels bilden so einen Winkel von etwa  $150^{\circ}$ - $160^{\circ}$  gegeneinander (Abb. 20C).

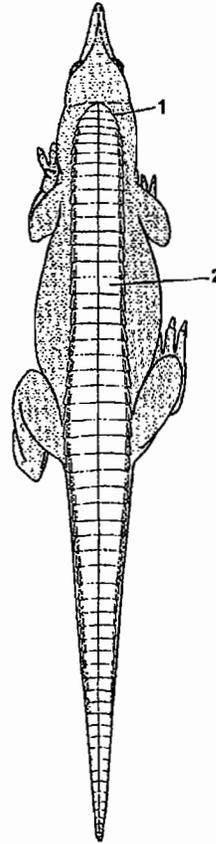


Abb. 19. *Protosuchus richardsoni*; Rekonstruktion des laufenden Tieres in Dorsalansicht um die Form des Paravertebralschildes zu zeigen (schematisch nach COLBERT & MOOK 1951); man beachte die Ausdehnung des Paravertebralschildes (2) vom Hinterhaupt bis zur Schwanzspitze, die gleichmäßige Segmentierung, die mit der Wirbelzahl im Verhältnis 1:1 korreliert ist und die weit lateral liegenden Kiele der einzelnen Osteoderme. Wie aus der Verschmälerung des Paravertebralschildes (1) von der Halsmitte zum Hinterhaupt hin zu schließen ist, liegt hier eine Zone erhöhter Beweglichkeit. Bis zur Schwanzbasis ist der Paravertebralschild ansonsten fast parallelseitig. Nur über Lende und Becken ist eine leichte Verbreiterung zu erkennen.

Die Oberfläche der Osteoderme erscheint fein ziseliert mit kleinen Grübchen und Rinnen. Auf der Gelenkfläche fehlt die Skulptur (Abb. 20A). Nahe dem lateralen Rand weist jedes Osteoderm, mit Ausnahme derjenigen der cranialen Wirtel, einen deutlichen Kiel auf, der an der Kante des von cranial her überlappenden Osteoderms endet (Abb. 20A, 21A; COLBERT & MOOK 1951). In Verlängerung des Kieles befindet sich am cranialen Rand der Osteoderme der Gelenkzapfen, der in eine entsprechende Grube auf der Innenfläche des überlappenden Osteoderms greift (Abb. 20C). Lateral des Kieles und des Gelenkzapfens biegen die Osteoderme steil nach ventral um und bilden so eine kleine vertikal stehende Fläche (Abb. 20C, 21A, 22).

ne Aussagen ma-  
22, GASC 1981;  
ring (VIRCHOW  
90, HOFFMANN  
ld (FREY 1988:

nurus

st der am besten  
ist einer der am  
gefundene Hart-  
lich (siehe oben):  
, die Thoracalrip-  
al stehenden Pro-  
raler Position. Da  
en ist, können für  
ingsmechanismen  
umpfwandmusku-  
rezenten Kroko-  
chus als auch bei  
t wie bei den Eu-  
doch andere Spe-

ara-Übergangsbe-  
; Krokodil (KER-  
lem ariden Klima  
m Körperbau: Im  
eral zusammenge-  
n Verhältnis zum  
bei den Eusuchia  
he, ja kursorische  
1, ist eine andere  
quatisch lebenden

ca der Doppel-T-  
grundsätzlich von  
child stark verän-  
mittelbar am Hin-  
vierten Osteoder-  
alschild seine ma-  
aravertebralschild  
llen Körperberei-  
- völlig gleichfö-

umpfbereich etwa  
nis ändert sich im  
?aare liegen nicht

Die Morphologie des Paravertebralschild-Typs von *Protosuchus* limitiert die laterale Beweglichkeit des Rumpfes beträchtlich: Nicht nur die Kiele, sondern auch die Gelenkzapfen verhindern eine Überschiebung der lateralen Osteoderm-Areale.

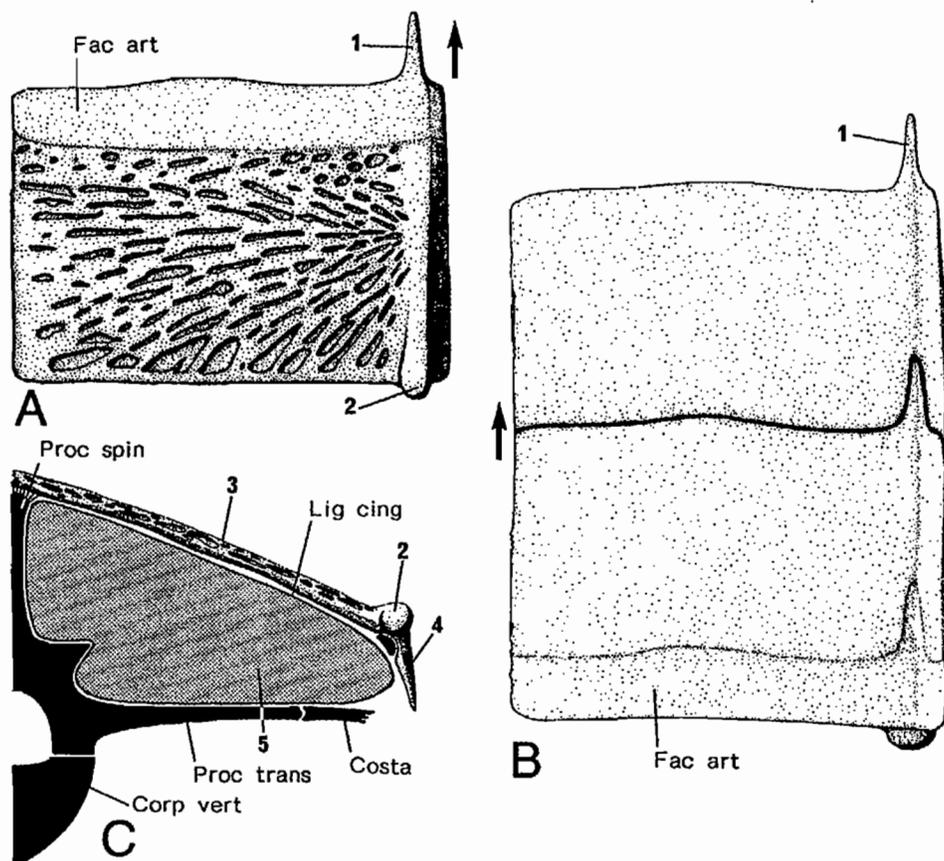


Abb. 20. *Protosuchus richardsoni*; Osteoderme aus dem thoracalen Abschnitt des Paravertebralschildes; rechtes Osteoderm von dorsal (A; Pfeil weist nach cranial), zwei artikulierte linke Osteoderme von ventral (B; Pfeil weist nach cranial) und rechtes Osteoderm von caudal mit Bezug zur Wirbelsäule (C). Man beachte den nach cranial weisenden Gelenkfortsatz (1) und den Kiel (2), der das Osteoderm in zwei sehr ungleich große Teile teilt (A, C); der mediale Teil (3) ist wesentlich größer als der laterale (4), der stark nach ventral abgewinkelt ist (C). Die Ausdehnung der epaxialen Muskelmasse im Querschnitt (5) ist in (C) rekonstruiert. In (B) ist die interosteodermale Gelenkung dargestellt. Der Gelenkzapfen liegt genau in der Knickung und blockiert daher laterale Bewegungen der Wirbel gegeneinander weitgehend. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Durch die Abwinkelung des lateralen Osteoderm-Areals ist ein seitliches Herausgleiten des Gelenkzapfens, wie es bei lateralen Rumpfbewegungen zu postulieren wäre, nicht möglich. Sehr viel mehr Bewegungsfreiheit besaß der Rumpf von *Protosuchus* in der Vertikalebene. Das Auseinanderweichen der medialen Osteoderm-Bereiche bei Ventralflexionen der Rumpfwirbelsäule (wie sie z.B. beim Galopp zu erwarten ist) ist nicht behindert (Abb. 21A, B). Infolge der Neigung der Osteoderme eines Wirfels gegeneinander sind die interosteodermale Zapfengelenke auf die Ebene der Zygapophysen-Gelenke verlagert (Abb. 20C, 21, 22). Sie wirken daher bei solchen Bewegungen der Wirbelsäule als Drehpunkte (Abb. 21B).

limitiert die laterale Ausdehnung auch die Ermüdung des Knochens.

Die Kiele haben vermutlich die Aufgabe, ein Zusammenschieben der Osteoderme bei starken Ventralflexionen zu verhindern (Abb. 21B).

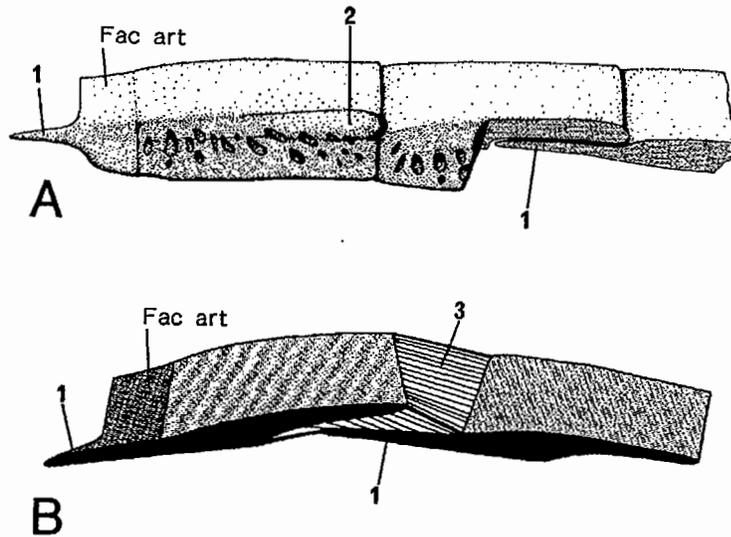
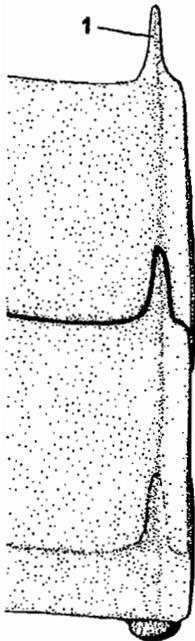


Abb. 21. *Protosuchus richardsoni*.- A: Drei artikulierte Osteoderme aus der linken Seite des Paravertebralschildes in Lateralansicht (das am weitesten caudal gelegene ist nur halb gezeichnet); die beiden posterioren sind zum Teil längsgeschnitten (gerasterte Fläche), um die Position des Gelenkzapfens (1) im interosteodermalen Gelenk darzustellen. Der Schnitt verläuft in Längsrichtung durch den Kiel (2).- B: Zwei artikulierte Osteoderme in Lateralansicht und durch den Kiel längsgeschnitten (schematisch). Das interosteodermale Ligament ist eingezeichnet (3). Der Gelenkzapfen (1) wirkt als Drehpunkt. Man beachte, wie bei einer Flexion in der Vertikalen die proximalen Ligamentbereiche stärker gespannt werden als die distalen. Das interosteodermale Ligament diente bei vertikalen Rumpfbewegungen vermutlich als elastischer Energiespeicher. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Die ventral der Zapfgelenke liegenden vertikalen Osteodermen-Areale können sich bei vertikalen Rumpfbewegungen ohne weiteres überschieben und blockieren dabei gleichzeitig laterale Verschiebungen der Osteodermenwirtel gegeneinander. Dies sorgt für eine zusätzliche Stabilisierung gegen Torsion und laterale Biegungen.

In Analogie zu den rezenten Krokodilen wird angenommen, daß die Osteoderme des Paravertebralschildes durch einen elastischen interosteodermalen Bandapparat miteinander verbunden waren. Das dermale Stützsystem des Rumpfes diente daher höchstwahrscheinlich auch bei *Protosuchus* als Energiespeicher: Bei maximaler Ventralflexion wurde das interosteodermale Bindegewebe besonders in den proximalen Abschnitten des Paravertebralschildes gespannt und konnte dann die Streckung des Rumpfes elastisch induzieren (Abb. 21B). Der Gastralpanzer, der aus kleinen, rechteckigen Osteodermen zusammengesetzt ist, wurde bei den vertikalen Rumpfbewegungen ebenfalls verformt und stellte möglicherweise ein zusätzliches energiespeicherndes Element im Rumpf von *Protosuchus* dar.

Der Schwanz von *Protosuchus* war wie derjenige vieler Aetosaurier vollständig gepanzert (COLBERT & MOOK 1951; Abb. 23). Die Osteoderme des caudalen Paravertebralschildes unterscheiden sich außer in der Breite in nichts von denen des Rumpfes, d.h. sie blockieren ebenfalls die laterale Beweglichkeit der Wirbelsäule. Die rechteckigen Osteoderme der lateralen und ventralen Hautareale im Schwanz erreichen den lateralen Rand des Paravertebralschildes (COLBERT & MOOK 1951) und bilden so ein knöchernes Futteral, das die Beweglichkeit des Schwanzes auf ein Minimum reduziert haben muß. Der Schwanz diente daher höchstwahrscheinlich als Stützsystem für den Rumpf.

Abschnitt des Pa... (nach cranial) und... Man beachte den... das Osteoderm in... (3) ist wesentlich... (C). Die Ausdehnung... konstruiert. In (B)... liegen genau in... gegeneinander

in seitliches Her... gen zu postulie... der Rumpf von... medialen Osteo... sie z.B. beim... der Neigung der... malen Zapfenge... 20C, 21, 22). Sie... nkte (Abb. 21B).

scheinlich als Balancestange bei schneller Lokomotion (Abb. 23) und als Gegengewicht zum Rumpf bei der langsamen. Modifikationen im Bau der epaxialen Muskulatur des Schwanzwurzelbereiches, wie sie bei den meisten rezenten Eusuchia vorkommen, sind wegen des homogenen Baues des Paravertebralschildes bei *Protosu-*

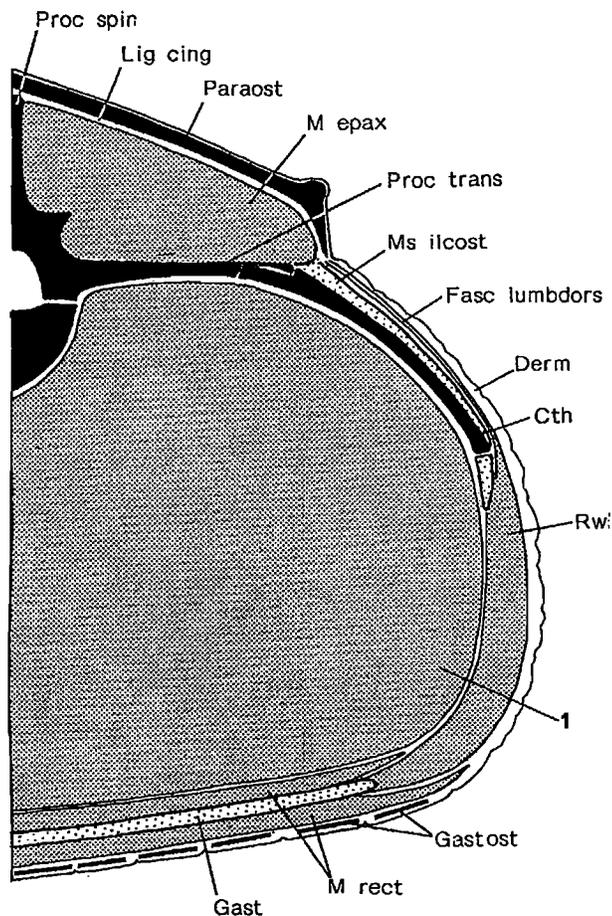


Abb. 22. *Protosuchus richardsoni*; schematischer Querschnitt durch die Lumbalregion (Rekonstruktion in Analogie zu den Verhältnissen bei den Eusuchia, Abb. 7), um die Doppel-T-Konstruktion zu erläutern. Die knöchernen Bauteile sind schwarz gezeichnet, die Eingeweide sind mit (1) bezeichnet. Durch die dachförmige Stellung der contralateralen Osteoderme gegeneinander und deren Abknickung nach ventral wird die Biegebelastung auf die Paravertebralschild-Elemente verringert und die Fläche des M. iliocostalis-Myoseptum wird sehr klein. Der Kiel verstärkt den biegebelasteten Winkel des Osteoderms. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4.

*chus* nicht anzunehmen. Dieser homogene Bau des caudalen Paravertebralschildes zusammen mit den gleich hohen Dornfortsätzen legt die Vermutung nahe, daß bei *Protosuchus* auch der Schwanz nach dem Prinzip der selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion versteift wurde (Abb. 22), d.h. alle epaxialen Muskelsysteme konnten als Schwanz-Elevatoren fungieren. Darum nehme ich an, daß *Protosuchus* den Schwanz völlig frei über dem Boden trug. Es ist wahrscheinlich, daß *Protosuchus* zu einer schnellen bipeden Fortbewegungsweise fähig war, weil besonders dann eine gut kontrollierbare Balancestange von Vorteil ist (Abb. 23).

und als Gegenge-  
 gepär in Musku-  
 latur Eusuchia vor-  
 hildes bei *Protosu-*

Auch im Hals von *Protosuchus* sind die Charakteristika der selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion an den Hartteilen erkennbar: Alle Dornfortsätze sind gleich hoch, und der Paravertebralschild besteht aus segmentalen intervertebralen Wirbeln (vgl. Abb. 19). Es ist demnach sehr wahrscheinlich, daß bei *Protosuchus* der Halsbereich ähnlich dem Rumpf nach dem Prinzip der selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion stabilisiert war. Damit ist eine Unterspannung der Halswirbelsäule durch stark überlappende Halsrippen weniger wichtig als bei der Halskonstruktion der Eusuchia. Zwar wird bei *Protosuchus* die neurozentrale Sutura durch die Capitula und Tubercula der Halsrippen überbrückt, wie dies auch bei den Eusuchia der Fall ist (siehe Kapitel 3.3. und 3.4.), doch sind die Halsrippen von *Protosuchus* insgesamt schwächer gebaut als die der Eusuchia. Der Processus cranialis ist kurz. Die intercostalen Gelenkflächen sind klein; sie mußten wenig Kraft übertragen. Nur im Bereich der ersten drei Halswirbel, wo der Paravertebralschild wegen der Beweglichkeit der Wirbelsäule an dieser Stelle reduziert ist, bilden die Halsrippen deutlich größere intercostale Gelenke als im übrigen Halsbereich, wenn auch nicht in dem Maße wie bei den Eusuchia: Die Rippe des Atlas erreicht nicht das caudale Ende der dritten Halsrippe, sondern nur das craniale (COLBERT & MOOK 1951). Bereits ab Halswirbel VII sind die Processus craniales reduziert und damit auch die Intercostal-gelenke. Auch dies macht wahrscheinlich, daß die dorsale Verspannung mit Paravertebralschild und epaxialer Muskulatur im Hals von *Protosuchus* dominierte.

Die gleichförmige Verlängerung des thoracalen Paravertebralschildes zum Hinterhaupt legt einen segmentalen Bau des M. transversospinalis capitis nahe (vgl. hierzu FREY 1988: Kapitel 6.1.1.). Gleichzeitig ist eine feste Verbindung des Muskels zu den cervicalen Osteodermen und die cervicale Fortsetzung der medialen Sehnen-Muskel-Systeme vom Rumpf aus anzunehmen, da sonst das von den Hartteilen her zu postulierende Doppel-T-Träger-System nicht funktionsfähig wäre. Der kontinuierliche Übergang vom thoracalen in den cervicalen Teil des Paravertebralschildes bedeutet, daß der Hals in seinem Ansatz nicht nach lateral gebogen werden konnte. Die bewegliche Zone des Halses befand sich im Bereich der ersten drei Osteodermen-Wirbel. Sie sind erstens schmaler als die anderen und zweitens fehlen ihnen die Kiele, was die Überschiebung der einzelnen Osteoderme erlaubt (vgl. Abb. 19).

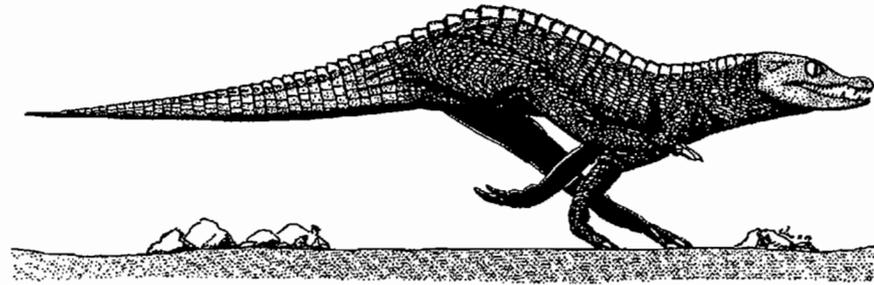


Abb. 23. *Protosuchus richardsoni*; Rekonstruktion des Tieres in vollem Galopp. Der rundum gepanzerte Schwanz wird als Balancestange frei nach hinten gestreckt.

Aus der Konstruktion des Tragsystems läßt sich ableiten, daß *Protosuchus* schnelle Lokomotionsweisen wie den Galopp oder das bipede Rennen nicht nur im Notfall zur Flucht einsetzte, sondern auch zur Jagd (Abb. 23). Die Gesamtkonstruktion des Tieres macht eine ausdauernde Hetzjagd unwahrscheinlich; ich nehme an, daß die Beutetiere vielmehr beschlichen und nach kurzem Sprint angesprungen und überwältigt wurden. Der Sprint mußte jedoch relativ geradlinig gewesen sein, weil die Biegesteifigkeit von Hals, Rumpf und Schwanz in der Horizontalebene schnelle Kurven- und Wendemanöver nicht zuließ. Dieser systembedingte Mangel an Manövrierfähigkeit führte jedoch dazu, daß beim Stemmang wie beim Galopp die muskuläre Kontrolle des Körperstammes zugunsten einer passiven elastischen auf ein

ibdors

irm

2th

Rw:

1

Lumbalregion (Re-  
 lia, Abb. 7), um die  
 le sind schwarz ge-  
 achförmige Stellung  
 knickung nach ven-  
 ente verringert und  
 : Kiel verstärkt den  
 pitel 2.4..

avertebralschildes  
 ung nahe, daß bei  
 enden Doppel-T-  
 elsysteme konnten  
 . *Protosuchus* den  
 laß *Protosuchus* zu  
 onders dann eine

Minimum reduziert werden konnte. Das geologisch älteste bekannte Krokodil besaß also aufgrund seiner spezialisierten kursorischen Lebensweise ein Tragsystem, das bereits gegenüber dem Grundplan der Crocodylia (Protosuchia + "Mesosuchia" + Eusuchia) verändert war.

#### 4.1.2.2. Das Tragsystem von *Steneosaurus*

*Steneosaurus bollensis* Jäger 1828 hielt sich die meiste Zeit seines Lebens im offenen Meer auf. Die Tiere sind von vollständigen Skeletten bekannt, bei denen der Paravertebralschild - wie bei *Protosuchus* - in situ überliefert ist. Die etwa 3-5m messenden Tiere lebten während des gesamten Jura. Die schönsten und vollständigsten Stücke stammen aus dem deutschen und englischen Lias.

Das im Verhältnis zur Gesamtlänge des Schädels extrem lange Rostrum (Abb. 24) mit den vielen gleichförmigen Zähnen zeigt auf den ersten Blick den Fisch- bzw. Tintenfischjäger. Die Vorderextremitäten sind im Vergleich zu anderen Krokodilen deutlich verkürzt, während bei den Hinterextremitäten nur das Crus in der Länge relativ zum Femur etwas reduziert ist, auch das ein Zeichen der hochgradig pelagischen Lebensweise. Aus der Annahme heraus, daß die *Steneosaurier* ihre Eier an Land ablegen mußten, taugten die Extremitäten der Tiere mindestens auf kurzen Strecken zur terrestrischen Lokomotion. Vermutlich suchten die Tiere das Land nur zur Eiablage auf. Der eigentliche Lebensraum der Tiere war das Schelfmeer der Tethys. *Steneosaurus* gehört damit zu den geologisch ältesten bekannten aquatischen Krokodilen.

Analog zu den Eusuchia ist auch für *Steneosaurus* eine schwimmende Fortbewegungsweise durch laterale Undulationsbewegungen des Körpers anzunehmen, d.h. der Paravertebralschild mußte diese bei *Protosuchus* unterdrückte Bewegung zulassen (Abb. 24). Entsprechend anders sind die Anforderungen an das Tragsystem der Körperachse. Der Bau der Wirbelsäule und der Rippenartikulationen unterscheidet sich nur geringfügig von *Protosuchus*: Die Wirbelkörper sind amphicoel bzw. biplan. Der biserial Paravertebralschild von *Steneosaurus bollensis* hingegen ist im Vergleich zu demjenigen von *Protosuchus* reduziert: Er beginnt ganz schmal am Hinterhaupt (Abb. 24). Seine Breite nimmt dann rasch und kontinuierlich zu, bis der Schild im Bereich der ersten beiden Thoracalwirbel seine maximale Breite erreicht hat (Abb. 24). Im weiteren Verlauf nach caudal verschmälert sich der Paravertebralschild gleichmäßig, erreicht jedoch nicht die Schwanzspitze, sondern endet etwa bei Schwanzwirbel XX.

Die grubig skulpturierten Osteoderme des Paravertebralschildes in der Hals- und Rumpfregeion sind schwach gewölbt, und die contralateralen Platten sind in ihrer sagittalen Suture nicht dachförmig gegeneinander abgewinkelt (Abb. 25C, 26). Die Kiele im Rumpfbereich sind niedrig und flachen in Richtung auf die Gelenkfläche der Osteoderme aus. Sie teilen die Osteoderme im Prothoracalbereich - ähnlich wie bei *Protosuchus* - der Länge nach in einen größeren medialen und einen kleineren lateralen Teil. Der Osteodermbereich medial des Kieles liegt jedoch horizontal, und das laterale Osteodermen-Areal ist nur ganz schwach nach ventrolateral umgebogen (Abb. 25C, 26). Bei der Breitenreduktion der Osteodermenwirtel wird der laterale Osteodermen-Teil schneller reduziert als der mediale. Da der Gelenkzapfen auch bei *Steneosaurus* die craniale Verlängerung des Kieles darstellt, liegen die Zapfengelenke deutlich dorsal der Zygapophysen-Gelenke (Abb. 25C, 26). Die Gelenkzapfen der Rumpf-Osteoderme sind flach und relativ breit und greifen in eine sehr weite, wenig distinkte Aussparung auf der Ventralfläche des nächst anterior gelegenen Osteoderms (Abb. 25B). Wegen der auch bei *Steneosaurus* vorhandenen Korrelation von Kiel und Gelenkzapfen nehme ich an, daß diese Strukturen jenen von *Protosuchus* homolog sind. Die intervertebrale Anordnung des Paravertebralschildes, die Höhenkonstanz der Dornfortsätze, die Gestalt der Transversalfortsätze sowie die Art der Rippengelenkung belegen, daß auch bei *Steneosaurus* eine Doppel-T-Konstruktion vorliegt (Abb. 26), dessen dermales Element jedoch anders gestaltet ist als das von *Protosuchus*.

te Krokodil besaß  
 1 Trätem, das  
 "M. lachia" +

s Lebens im offe-  
 nt, bei denen der  
 e etwa 3-5m mes-  
 d vollständigsten

ostrum (Abb. 24)  
 den Fisch- bzw.  
 deren Krokodilen  
 rus in der Länge  
 ochgradig pelagi-  
 rier ihre Eier an-  
 stens auf kurzen  
 iere das Land nur  
 helfmeer der Te-  
 nten aquatischen

nende Fortbewe-  
 anzunehmen, d.h.  
 Bewegung zulas-  
 us Tragsystem der  
 en unterscheidet  
 icoel bzw. biplan.  
 egen ist im Ver-  
 hmal am Hinter-  
 zu, b der Schild  
 reite icht hat  
 er Paravertebral-  
 m endet etwa bei

in der Hals- und  
 n sind in ihrer sa-  
 b. 25C, 26). Die  
 die Gelenkfläche  
 eich - ähnlich wie  
 l einen kleineren  
 edoch horizontal,  
 ntrolateral umge-  
 virltel wird der la-  
 ler Gelenkzapfen  
 t, liegen die Zap-  
 26). Die Gelenk-  
 ifen in eine sehr  
 t anterior gelege-  
 orhandenen Kor-  
 kturen jenen von  
 aravertebralschil-  
 ersalfortsätze so-  
 rus eine Doppel-  
 h anders gestaltet

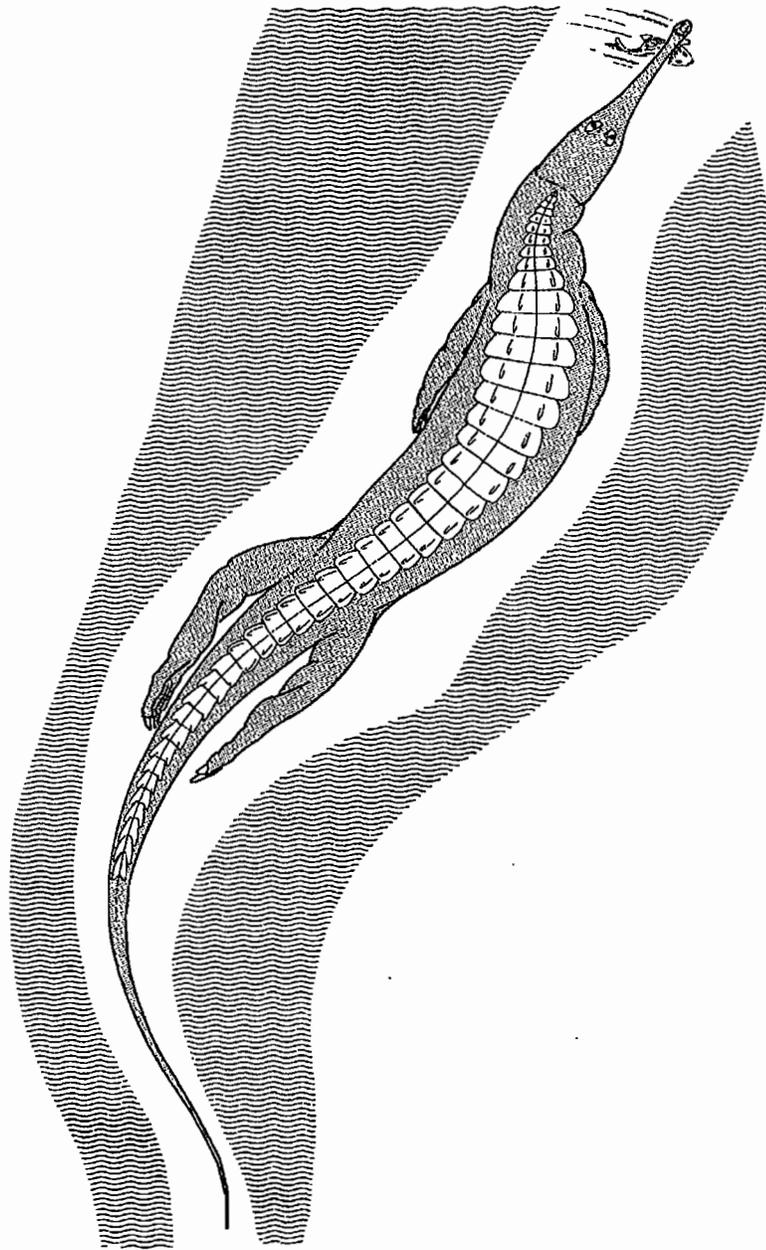


Abb. 24. *Steneosaurus bollensis*. Die Rekonstruktion zeigt das schlängelschwimmende Tier von dorsal, um die Morphologie des Paravertebralschildes zu zeigen (schematisch). Der seitliche Beutehieb wurde ebenfalls dargestellt, um die Beweglichkeitsverhältnisse des Rumpfes zu zeigen, die nach der Breite des Paravertebralschildes gefolgert wurden. Demnach ist die Halswirbelsäule besonders in ihrem anterioren Bereich beweglich. Zum Thorax hin nimmt die Beweglichkeit des Rumpfes rasch ab, um nach caudal graduell wieder zuzunehmen. Vermutlich war die Lumbalregion in die Antriebsbewegungen mit einbezogen.

(Abb. 22) und dadurch eine pelagische Lebensweise ermöglicht. Das Tragsystem von *Steneosaurus* ist aber auch anders gebaut als das der ebenfalls stark aquatischen *Eusuchia* (vgl. Abb. 7, 26).

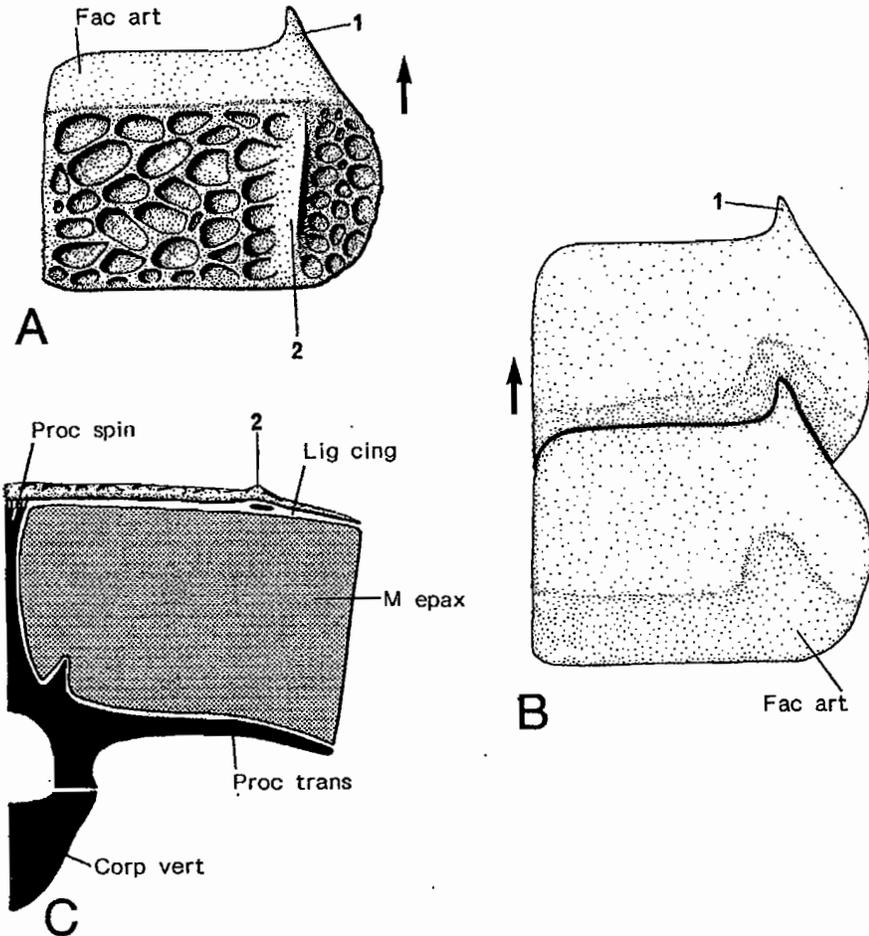


Abb. 25. *Steneosaurus bollenis*; Paravertebralschild-Osteoderme aus der posterioren Thoracalregion.- A: Osteoderm der rechten Körperseite in Dorsalansicht (gezeichnet nach einem Original GPIT ohne Nummer; Pfeil weist nach cranial).- B: Zwei artikuliert Osteoderme der linken Körperseite in Ventralansicht (Pfeil weist nach cranial).- C: Osteoderm der rechten Körperseite in Caudalansicht mit Bezug zur Wirbelsäule. Man beachte den breiten und flachen Gelenkzapfen (1) und die seichte Gelenkfläche auf der Osteodermen-Unterseite (B), die die Beweglichkeit der Osteoderme kaum einschränkt. Hinzu kommt, daß die Osteoderme fast nicht gewinkelt sind (C). Auch der Kiel (2) ist so kurz und flach, daß eine Überschiebung der Osteoderme möglich ist. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Aus der lateralen Auslage der Paravertebral-Osteoderme läßt sich die laterale Biegefähigkeit des *Steneosaurus*-Körpers ableiten. Je breiter die Osteodermen-Wirbel, desto mehr verhindert die Wölbung der Osteoderme die Verschiebbarkeit der Wirbel gegeneinander. Auch der Abstand der Kiele von der Sagittallinie beeinflusst diese Verschiebbarkeit. Sie ist umso geringer, je weiter distal die Kiele stehen (Abb. 24). Aus diesem Grund ist die anteriore Thoracalregion des *Steneosaurus*-Rumpfes die biegesteifste Region. Sie wird zusätzlich durch einen massiven Bauchpanzer aus polygonalen, fest miteinander verzahnten Osteodermen versteift.

Das Tragsystem von stark lateralen

Nach cranial und nach caudal nimmt die laterale Biegefähigkeit mit der Verschmälerung des Paravertebralschildes graduell zu (Abb. 24). Es ist also anzunehmen, daß sich das Wellenzentrum eines schlängelschwimmenden *Steneosaurus* im anterioren Thoracalbereich befand, weil hier an den großflächigen Osteodermen vermutlich kräftige und möglicherweise auch modifizierte epaxiale

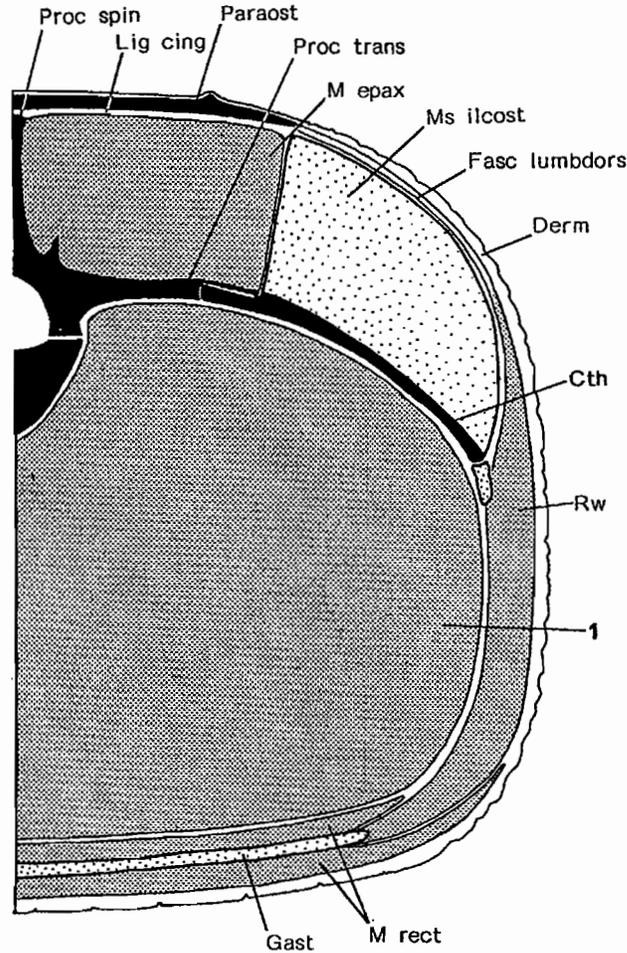
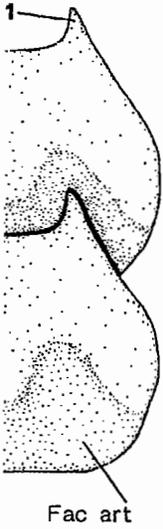


Abb. 26. *Steneosaurus bollenis*; schematischer Querschnitt durch die Lumbalregion, um die Doppel-T-Konstruktion darzustellen (Rekonstruktion in Analogie zu den Eusuchia, Abb. 7). Man beachte den relativ schmalen Paravertebralschild, der horizontal steht. Die Biegebelastung der Osteoderme ist durch deren geringe Breite verringert. Gleichzeitig weist die Konstruktion eine starke Verbreiterung der M. iliocostalis-Myosepten auf, die auf einen großen Querschnitt des Muskels hindeutet. Die knöchernen Bauteile sind schwarz dargestellt, die Eingeweide sind mit (1) gekennzeichnet. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Muskelsysteme entsprungen. Wie aus Abbildung 26 abgeleitet werden kann, wird die Fläche der M. iliocostalis-Myosepten umso größer, je schmaler der Paravertebralschild im Rumpf ist. In der Lumbalregion ist demnach eine Vergrößerung des M. iliocostalis zu vermuten. Bei *Steneosaurus* war daher, im Gegensatz zu den rezenten Formen, die Lumbalregion in das Antriebssystem des Körpers beim Schwimmen einbezogen (Abb. 24).

posterioren Thoraxansicht (gezeichnet in der Abbildung). B: Zwei artikulare Gelenke (Pfeil weist nach unten). Die Beweglichkeit der Gelenke ist durch die fast nicht vorhandene Überschiebung

Die laterale Verschiebbarkeit der Wirbelsäule beeinflusst die Stellung der Kiele. Bei *Steneosaurus* sind die Kiele durch die versteiften Osteodermen

In der Lumbalregion ist der Gastralpanzer reduziert; die Höhe der Kiele auf dem Paravertebralschild nimmt zu und erreicht im basalen Schwanzbereich ihr Maximum (STEEL 1973). Die Ausbildung eines Doppelkammes beginnt also weiter cranial als bei den Eusuchia, bei denen der Doppelkamm auf der Schwanzwurzel seinen Anfang nimmt. Auch dies ist ein Indiz für die Integration der Lumbalregion in die Schwimmbewegungen. Gleichzeitig mit der Erhöhung der Kiele nimmt die Überlappungsfläche der Osteodermen-Wirtel in caudaler Richtung ab, bis sie im Schwanzbereich schließlich nur noch auf die dort sehr schlanken Gelenkzapfen beschränkt ist, d.h. daß die Beweglichkeit der Wirtel gegeneinander immer mehr zunimmt (vgl. Abb. 24). Die Osteoderme der ventralen Schwanzhaut limitierten die Beweglichkeit des Schwimmorgans vermutlich nicht, weil sie keine Gelenkflächen haben und sich daher auch nicht überlappten. Die Schwanzflanken weisen im Gegensatz zu *Protosuchus* keine Panzerung auf (STEEL 1973). Die Hinterextremitäten wurden sehr wahrscheinlich wie bei den rezenten Krokodilen und Lacertiden beim Schlangenschwimmen an die Schwanzbasis angelegt und machten deren seitliche Bewegungen mit (Abb. 24; vgl. KÜHNKE 1982, FREY 1982).

Die breiten Osteoderme in der anterioren Thoracalregion von *Steneosaurus* dienten vermutlich nicht nur als Ursprungsareal für eine verstärkte epaxiale Schwimm-Muskulatur, sondern auch für die Halsmuskulatur. Wie bei *Protosuchus* deutet die segmentale Gliederung des cervicalen Paravertebralschildes von *Steneosaurus* auf eine segmentale Gliederung des M. transversospinalis capitis und den Ursprung seiner Fascikel an den Osteodermen hin (vgl. hierzu FREY 1988: Kapitel 6.1.1.). Mit der abnehmenden Breite des cervicalen Paravertebralschildes nach cranial nimmt, wie oben bereits angedeutet, die für den seitlichen Beutehieb notwendige laterale Beweglichkeit des Halses zu (Abb. 27). Die maximale laterale Beweglichkeit ist jedoch zwischen Schädel und Halswirbelsäule anzunehmen, weil hier die Breite des Paravertebralschildes am geringsten ist.

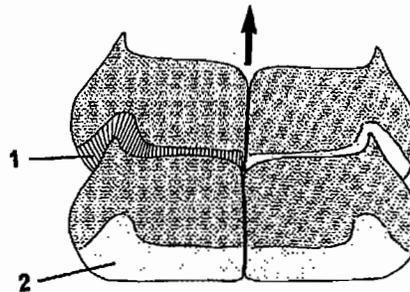


Abb. 27. *Steneosaurus bollensis*; Schema zweier Paravertebralschild-Wirtel bei einer Rumpfflexion nach rechts in Ventralansicht. Der interosteodermale Bandapparat (1) ist auf der Extensionsseite eingezeichnet. Die interosteodermale Gelenkfläche ist mit (2) gekennzeichnet. Im interosteodermalen Bandapparat konnte wie bei den rezenten Krokodilen möglicherweise elastische Energie gespeichert werden.

Das Doppel-T-Träger-System von *Steneosaurus* ist für eine überwiegend laterale Beweglichkeit des Körpers anders spezialisiert als bei vorwiegend terrestrischen Krokodilen. Die Speicherung von elastischer Energie in den interosteodermalen Gelenkmembranen funktioniert auch in der horizontalen Bewegungsebene (vgl. FREY 1982; Abb. 27). Die Morphologie des Paravertebralschildes von *Steneosaurus* macht jedoch deutlich, wie stark pelagisch diese Tiere waren. Die Reduktion der Breite des Paravertebralschildes der Steneosaurier erhöht die laterale Beweglichkeit der Wirbelsäule auf Kosten der Fähigkeit zu ausdauernden Landlokomotionsformen. Die Tiere waren vermutlich nicht einmal mehr zum Stemmang fähig.

#### 4.2. Das Tragsystem der Eusuchia - eine Autapomorphie?

Die Anordnung der Paravertebralschild-Osteoderme in vier Längsreihen bei den Eusuchia läßt breite Wirtel zu, die, wie oben gezeigt wurde, hinreichend Muskelursprungsareale für eine kraftvolle und - wenn es sein muß - auch sehr schnelle Landfortbewegung bieten. Gleichzeitig jedoch ist der Rumpf der Eusuchia wegen der Schmalheit der einzelnen Wirtel-Osteoderme und deren Beweglichkeit gegeneinander, trotz der versteifenden Wirkung des Paravertebralschildes, bei Schwimm-Manövern und beim Beutefang im Wasser sehr biegsam (FREY 1982). Die restlose Reduktion der Zapfengelenke (FREY 1988: Kapitel 5.) erhöht die Beweglichkeit des Paravertebralschildes und damit des gesamten Rumpfes. Der tetraseriale Paravertebralschild der Eusuchia ist für eine sehr vielseitige Lebensweise gebaut. Er erlaubt Bewegungen sowohl in der horizontalen als auch in der vertikalen Ebene, wobei in beiden Bewegungsebenen bei Körperkrümmungen elastische Energie in den interosteodermalen Bandapparaten gespeichert werden kann (vgl. Kapitel 3.; FREY 1982).

Der Reduktionsmodus des Nuchalschildes ist bei den Eusuchia anders als bei *Steneosaurus* und *Protosuchus*: Es ist vom Hinterhaupt abgesetzt und zeigt mindestens eine Einschnürung, wenn nicht eine Lücke im Übergangsbereich zum Dorsalschild (ROSS & MAYER 1983). Durch die vergrößerten segmentübergreifenden Nuchalosteoderme (vgl. FREY 1988: Kapitel 5.1.) wird der Hals - außer bei *Gavialis gangeticus* - als Ganzes in einem hohen Grade versteift. Er besitzt eine Biegezone in seinem Ansatz und eine weitere zum Schädel hin. Darum ist bei den Eusuchia (außer *Gavialis*), im Gegensatz zu den Steneosauriern und den Protosuchiern, der ganze Hals als relativ steifes Element am seitlichen Beutehieb beteiligt (FREY 1982).

Caudal des ersten Schwanzwirbels ist der Paravertebralschild bei allen rezenten Arten, mit Ausnahme von *Gavialis gangeticus*, deutlich verbreitert. Diese Verbreiterung steht im Zusammenhang mit einer abgeleiteten Schwimmweise (FREY 1982; siehe Kapitel 4.2.2.). Trotz der bei *Caiman*, *Osteolaemus* und *Palaeosuchus* sehr stark gekielten Osteoderme des Doppelkammes sind auch im Schwanz nie Zapfengelenke zwischen den Osteodermen ausgebildet (vgl. FREY 1988: Kapitel 4.1.).

Das Fehlen der interosteodermalen Zapfengelenke im Paravertebralschild der Eusuchia reduziert die Querstabilität der Wirtelgelenke. Die Wirbelgelenke der Eusuchia sind dadurch Scherbelastungen in der Transversalrichtung ausgesetzt, obwohl die Paravertebralschild-Wirtel bei allen rezenten Arten - außer *Gavialis* - durch akzessorische Osteodermen-Längsreihen verbreitert sind (vgl. FREY 1988: Kapitel 5.1.), die jedoch nur die laterale Beweglichkeit des Paravertebralschildes im Rumpf limitieren. Dies ist wahrscheinlich der Grund für die zusätzliche Stabilisierung der Wirbelsäule durch procoele Wirbelgelenke (vgl. FREY 1988: Kapitel 3.).

Der Bau des Paravertebralschildes von *Gavialis gangeticus* stellt innerhalb der rezenten Eusuchia eine Besonderheit dar (ROSS & MAYER 1983). Er weicht in den folgenden Merkmalen von dem aller anderen rezenten Eusuchia ab:

- 1.) Der Nuchalschild ist nicht durch eine Lücke vom Paravertebralschild des Rumpfes abgesetzt, sondern geht ohne eine Einschnürung direkt in diesen über. Zwischen dem cranialen Rand des cervicalen Paravertebralschildes und dem Hinterhaupt klafft eine weite Lücke.
- 2.) Die Segmentierung des Nuchalschildes korrespondiert mit den Wirbelsegmenten im 1:1-Verhältnis, was bei den anderen rezenten Arten nicht der Fall ist. Inwiefern die Gliederung und die Insertion des *M. transversospinalis capitis* davon betroffen sind, ist mir nicht bekannt.
- 3.) Der Paravertebralschild zeigt caudal des ersten Schwanzwirbels keine Verbreiterung. Damit korreliert ist das Fehlen von Muskelmodifikationen in dieser Schwanzregion (eigene Untersuchungen am *Gavial* AMNH 81802).
- 4.) Sowohl im Rumpf als auch im Schwanz fehlen die bei allen anderen rezenten Arten vorhandenen akzessorischen Osteodermen-Längsreihen.

ler Kiele auf dem  
ich i' Maximum  
weite. Cranial als  
urzel seinen An-  
balregion in die  
nimmt die Über-  
ab, bis sie im  
Jelenkzapfen be-  
immer mehr zu-  
ut limitierten die  
ne Gelenkflächen  
n weisen im Ge-  
interextremitäten  
Lacertiden beim  
n deren seitliche

*teneosaurus* dien-  
axiale Schwimm-  
*uchus* deutet die  
*Steneosaurus* auf  
len Ursprung sei-  
apitel 6.1.1.). Mit  
h cranial nimmt,  
wendige laterale  
weglichkeit ist je-  
er die Breite des

l bei einer Rumpf-  
andapparat (1) ist  
elenkfläche ist mit  
e wie bei den re-  
werden.

wiegend laterale  
id terrestrischen  
erosteodermalen  
ungsebene (vgl.  
von *Steneosaurus*  
e Reduktion der  
le Beweglichkeit  
dlokomotionsfor-  
ig fähig.

Aufgrund der Parvertebralschild-Konstruktion von *Protosuchus* und *Steneosaurus* sind die Merkmale 1 bis 3 als Plesiomorphien von *Gavialis* zu werten. Diese Merkmale belegen, daß *Gavialis* bezüglich des Parvertebralschildes dem Grundplan der Eusuchia näher steht als alle anderen rezenten Krokodile (ROSS & MAYER 1983). Um das vierte Merkmal werten zu können, ist es notwendig, sich mit der Ontogenie des Parvertebralschildes der Eusuchia zu befassen.

RATHKE (1866) und VOELTZKOW (1892, 1902) beschrieben die Ontogenie der Hautbedeckung von *Crocodylus niloticus*: Als erstes entstehen auf dem Rücken und dem Schwanz zwei parasagittale Längsreihen von relativ breiten Schuppen "...als eine Reihe hintereinander angeordneter, reifenartiger Verdickungen, die in der Mittellinie des Rückens durch eine Furche getrennt sind und sich gegen die Bauchpartie durch tiefe Furchen abgrenzen. Etwas später treten seichte schmale Furchen auf, die die einzelnen Schuppenwülste in jederseits drei Reihen abgrenzen, indem gleichzeitig auf ihnen leistenartige Verdickungen erscheinen als erste Andeutung der Kiele." (VOELTZKOW 1902: 68).

Die biserial angelegten frühembryonalen Wirtel spalten sich also in jederseits drei Schuppenanlagen, von denen nur die medianen vier mit dem Parvertebralschild homolog sind. Diese vier Längsreihen ossifizieren als erste in der Ontogenie. Die Ossifikation der akzessorischen Reihen erfolgt später. Bei *Gavialis* hingegen ossifizieren nur die Schuppenanlagen des Parvertebralschildes (also die medianen vier Längsreihen), obwohl wie bei *Crocodylus* sechs Längsreihen von Schuppen angelegt werden (RATHKE 1866, VOELTZKOW 1892, 1902). Die Schuppen der beiden akzessorischen Längsreihen ossifizieren niemals (ROSS & MAYER 1983). Das Fehlen der Osteoderme in den akzessorischen Schuppenreihen von *Gavialis* ist also nach den embryologischen Befunden eine Autapomorphie der Gaviale, und daher ist für den Grundplan der Eusuchia jederseits des Parvertebralschildes zumindest im Rumpf eine zusätzliche Osteoderme-Längsreihe anzunehmen (vgl. ROSS & MAYER 1983, FREY 1988: Kapitel 5.1., Abb. 21).

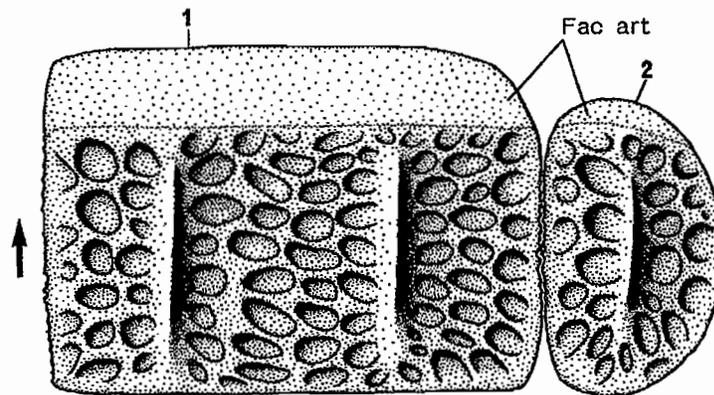


Abb. 28. *Bernissartia fagesii*; Rekonstruktion der rechten Hälfte eines thoracalen Rückenpanzer-Wirtels (nach DOLLO 1883 und STEEL 1973). Das doppelt gekielte Osteoderm (1) ist sehr wahrscheinlich den beiden parasagittalen Parvertebralschild-Osteodermen der Eusuchia homolog. Auch das Fehlen eines Gelenkzapfens und das Vorhandensein eines akzessorischen Osteoderms (2) deutet auf eine enge verwandtschaftliche Beziehung von *Bernissartia* zu den Eusuchia hin. Pfeil weist nach cranial; Abkürzung siehe Kapitel 2.4..

Diese Annahme wird durch den Bau des Parvertebralschildes von *Bernissartia fagesii* Dollo 1883 aus der belgischen Kreide bestätigt (Abb. 28). Die systematische Stellung von *Bernissartia* ist bis heute nicht eindeutig geklärt: DOLLO (1883), ROMER (1976) und BUFFETAUT (1982) stellen *Bernissartia* zu den "Mesosuchia", KALIN (1955), STEEL (1973) und ROSS & MAYER (1983) zu den Eusuchia.

s und *†Eneosaurus* erten diese Merk- lem Grundplan der & MAYER 1983). mit der Ontogenie

ben die Ontogenie n auf dem Rücken ten Schuppen "...als gen, die in der Mit- ten die Bauchpartie le Furchen auf, die n, indem gleichzei- leitung der Kiele."

so in jederseits drei Paravertebralschild der Ontogenie. Die *ialis* hingegen ossifi- die medianen vier Schuppen angelegt pen der beiden ak- (1983). Das Fehlen *vialis* ist also nach e, und daher ist für des zumindest im n (vgl. ROSS &



thoracalen Rücken- as doppelt gekielte ttalen Parvertebral- eines Gelenkzapfens leudet auf eine enge hia hin. Pfeil weist

von *Bernissartia* fa- Die systematische ILO (1883), RO- den "Mesosuchia", zu den Eusuchia.

Während KÄLIN und STEEL sich hauptsächlich auf Schädelmerkmale beziehen, führen ROSS und MAYER die Vierreihigkeit des Rückenpanzers und das Fehlen von Zapfengelenken als Argument für die Position von *Bernissartia* bei den Eusuchia an. Nach STEEL (1973) sind die Osteoderme der beiden parasagittalen Längsreihen sehr breit und tragen je zwei längsgerichtete Kiele. Die lateralen Osteoderme sind schmaler als die parasagittalen und tragen jeweils nur einen Kiel (Abb. 28). Da doppelt gekielte Paravertebralschild-Schuppen sonst bei keinem Krokodil bekannt sind, ist es aufgrund der embryologischen Befunde an rezenten Krokodilen wahrscheinlich, daß die parasagittalen Osteodermen-Längsreihen des *Bernissartia*-Panzers dem vierreihigen Paravertebralschild der Eusuchia homolog sind. Die jederseits des Paravertebralschildes befindlichen Osteoderme sind als akzessorische Längsreihen anzusprechen. Demnach besaß *Bernissartia* einen biserialen Paravertebralschild aus doppelt gekielten Osteodermen, die keinerlei Zapfengelenke zeigen (Abb. 28).

Die laterale Biegesteifigkeit dieses Paravertebralschildes wurde wie bei den nicht-gavialiden Eusuchiern durch jederseits eine akzessorische Osteodermen-Längsreihe erreicht. *Bernissartia* dürfte damit bezüglich der Konstruktion des Paravertebralschildes dem Grundplan der Eusuchia näher stehen als *Gavialis*.

Aufgrund der vorangegangenen Diskussion können nur die Reduktion der interosteodermalen Zapfengelenke, die damit im Zusammenhang stehende Ausbildung einer akzessorischen Osteodermen-Längsreihe beiderseits des Paravertebralschildes und die tetraseriale Anordnung der Paravertebralschild-Osteoderme als Autapomorphien der Eusuchia benannt werden.

Innerhalb der Eusuchia ist jedoch eine sehr frühe Aufspaltung in die stark aquatischen Gaviale und die restlichen, eher terrestrischen Eusuchia anzunehmen. Bei den Gavialen ist die laterale Flexibilität des Rumpfes durch die Reduktion der Osteoderme in den akzessorischen Längsreihen erhöht. Die Fähigkeit zu schneller terrestrischer Lokomotion wurde aufgegeben zugunsten einer Lebensweise als ausdauernd schwimmender Fischfresser. Die Gaviale entfernen sich nie weit vom Wasser. Ihre terrestrische Fortbewegungsweise wirkt im Vergleich zu anderen Krokodilen unbeholfen, was an der relativen Kürze der Vorderextremität sowie an der geringen Breite und der damit verbundenen höheren Flexibilität des Rückenpanzers liegt (BASU 1979). Die übrigen rezenten Eusuchia sind im Vergleich zu *Gavialis* an Land sehr ausdauernd. Selbst spezialisierte Fischjäger wie z.B. *Crocodylus johnstoni* sind zu Sprüngen und zu Lokomotionsweisen fähig wie sie von *Gavialis* bisher nicht dokumentiert wurden. Auffällig ist, daß die ausdauernden Schwimmer dieser Eusuchier-Gruppe, wie *Crocodylus porosus* und *Crocodylus acutus*, ebenfalls Reduktionserscheinungen im Dorsalpanzer zeigen, die seine laterale Beweglichkeit zumindest erleichtern: Anders als bei *Gavialis* sind bei *Crocodylus porosus* und *Crocodylus acutus* die einzelnen Osteoderme in den Schuppen zu ovalen Knochenplatten im Bereich der Kiele reduziert.

Was die Konstruktion des Tragsystems anbelangt sind die Gaviale die Schwestergruppe aller anderen rezenten Eusuchia. Dies bestätigen sowohl die auf die Morphologie des Rückenpanzers begründete Annahme von ROSS & MAYER (1983) als auch die Resultate der schädelmorphologischen Untersuchungen von TARSITANO (1985). Es widerspricht aber eindeutig der biochemisch begründeten Auffassung von DENSMORE (1983) und DENSMORE & DESSAUER (1984), die ein Schwestergruppenverhältnis von *Gavialis* und *Tomistoma* annehmen. Der Rückenpanzer von *Tomistoma* unterscheidet sich jedoch morphologisch und damit höchstwahrscheinlich auch funktionell nicht von dem der anderen nicht-gavialinen Eusuchia.

#### 4.3. Paravertebralschild und Lebensweise des Grundplanvertreters der Crocodilia (Protosuchia + "Mesosuchia" + Eusuchia)

Die Protosuchia und die "Mesosuchia" besaßen biserialen Paravertebralschild. Der tetraseriale Paravertebralschild der Eusuchia wird biserial angelegt. Dies und die Tatsache, daß die Paracrocodilia, die nach WALKER (1970, 1972) und TARSITANO

TANO (1985) die den Crocodylia nächstverwandte und bezüglich des Schädelbaues ursprünglichere Gruppe sind, ebenfalls einen biserialen Paravertebralschild befaßen, belegt, daß für den Grundplan der Crocodylia ebenfalls ein solcher angenommen werden muß. Das anteriore Ende dieses biserialen Paravertebralschildes berührte mit einem schmalen Osteodermenwirtel das Hinterhaupt oder reichte sehr nahe an das Hinterhaupt heran und erstreckte sich, aller Wahrscheinlichkeit nach in intervertebrale Segmente gegliedert, bis zur Spitze des Schwanzes. Der präcaudale Teil des Paravertebralschildes enthielt 23 oder 24 Wirtel, die mit Ausnahme der anterioren Nuchalwirtel im posterioren Hals-, im Rumpf-, im Sacral- und im Schwanzwurzelbereich etwa gleich breit waren (ROSS & MAYER 1983). Die Gründe für diese Annahmen sind:

- 1.) Form und Ausdehnung des cervicalen Paravertebralschildes bei *Protosuchus* und bei *Steneosaurus*.
- 2.) Die Parallelseitigkeit des Panzers von *Protosuchus* und den Paracrocodylia in den oben genannten Körperregionen.
- 3.) Die Wirbelkonstanz in Hals, Rumpf und Becken bei allen fossil und rezent bekannten Crocodylia (WETTSTEIN 1937-1954, STEEL 1973, ROMER 1976).
- 4.) Die völlige Bedeckung des Schwanzes bei *Protosuchus* und den Paracrocodylia mit einem caudalen Paravertebralschild (WALKER 1970, ROSS & MAYER 1983, CRUSH 1984).

Da sowohl bei *Protosuchus* als auch bei *Steneosaurus* die einzelnen Osteoderme Gelenkzapfen aufweisen, obwohl die rekonstruierbaren mechanischen Ansprüche an den Paravertebralschild aufgrund der Lebensweise der beiden Tiere so verschieden sind, sind solche Zapfengelenke auch für den Grundplan der Crocodylia anzunehmen. Die Tatsache, daß solche Gelenkzapfen in der Verlängerung von mit Kielen auch bei den Paracrocodylia (CRUSH 1984) und einigen Pseudosuchia (CHARIG et al. 1976) vorkommen deutet auf den plesiomorphen Charakter dieses Merkmals im Grundplan der Crocodylia hin (siehe oben). Die Verbreiterung der Osteoderme medial des Kiel/Gelenkzapfenkomplexes scheint jedoch eine Apomorphie im Grundplan der Crocodylia zu sein, weil sie bei *Protosuchus* und *Steneosaurus* vorhanden ist, nicht aber bei den Paracrocodylia (WALKER 1970, CRUSH 1984).

Damit ist für den Grundplan der Crocodylia das Vorhandensein einer selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion vom Hinterhaupt bis zur Schwanzspitze über den gesamten Körper hinweg anzunehmen. Dazu gehört im Rumpfbereich auch die Aufhängung der Rippen über die Myosepten des M. iliocostalis-Systems und des Eingeweidesackes über die Fascia lumbodorsalis am lateralen Rand des Paravertebralschildes (vgl. Abb. 7, 22, 26). Die einzelnen Segmente der epaxialen Muskelsysteme dürften aufgrund der gleichmäßigen Gliederung des Paravertebralschildes entlang der gesamten Wirbelsäule relativ gleichförmig gebaut gewesen sein, wie dies auch für *Protosuchus* angenommen werden muß. Welche Anteile die einzelnen Muskelsysteme an der epaxialen Muskelmasse hatten, läßt sich bisher nicht rekonstruieren. Der Schwerpunkt des Körpers lag sehr wahrscheinlich wie bei den Eusuchia im Lendenbereich. Die laterale Beweglichkeit des Rumpfes war wegen der zunehmenden leicht dachförmigen Stellung der Paravertebralschild-Osteoderme zueinander und einer leichten Abwinkelung in der Längsrichtung etwas eingeschränkt. Zwar sind *Protosuchus* und *Steneosaurus* hinsichtlich der Abwinkelung der Paravertebralschild-Osteoderme bereits abgeleitet. Da jedoch die Paracrocodylia ebenfalls eine Längsbiegung in den Paravertebralschild-Osteodermen zeigen, können die gebogenen Osteoderme als Plesiomorphie im Grundplan der Crocodylia angesehen werden. Die Knickung der Osteoderme des Grundplanvertreters der Crocodylia war jedoch wahrscheinlich nicht so stark wie bei den Osteodermen von *Protosuchus*. Dies kann aus dem verhältnismäßig flachen Profil der Paracrocodylia-Osteoderme geschlossen werden.

Die Fähigkeit des Grundplanvertreters der Crocodylia zur terrestrischen Fortbewegung im Stemmang war mit Sicherheit vorhanden. Wahrscheinlich sind auch schnelle terrestrische Lokomotionsweisen anzunehmen, zumal die Paracrocodylia und *Protosuchus* offenbar Lauftiere waren, wobei die Paracrocodylia sehr viel län-

des Schädelbaues  
 ertelchild be-  
 ein der ange-  
 avertebralschildes  
 oder reichte sehr  
 einlichkeit nach in  
 s. Der präcaudale  
 Ausnahme der an-  
 und im Schwanz-  
 ). Die Gründe für

Protosuchus und  
 acrocodilia in den

sil und rezent be-  
 OMER 1976).  
 en Paracrocodilia  
 OSS & MAYER

hlen Osteoderme  
 hen Ansprüche an  
 re so verschieden  
 ocodilia anzuneh-  
 ng von mit Kielen  
 chia (CHARIG et  
 eses Merkmals im  
 r Osteoderme me-  
 orphie im Grund-  
 us vorhanden ist,

in einer selbsttra-  
 nanzspitze über den  
 bere auch die  
 -Systeme und des  
 nd des Paraverte-  
 axialen Muskelsy-  
 avertebralschildes  
 esen sein, wie dies  
 ile die einzelnen  
 isher nicht rekon-  
 wie bei den Eusu-  
 var wegen der an-  
 d-Osteoderme zu-  
 vas eingeschränkt.  
 lung der Paraver-  
 ocodilia ebenfalls  
 n, können die ge-  
 codilia angesehen  
 ler Crocodilia war  
 Protosuchus. Dies  
 a-Osteoderme ge-

estrischen Fortbe-  
 einlich sind auch  
 lie Paracrocodilia  
 lilia sehr viel län-

gere und schlankere Extremitäten im Verhältnis zum Rumpf besaßen als *Protosuchus* (WALKER 1970, 1972, CRUSH 1984).

Selbst die Eusuchia sind an Land gut zu Fuß. Das in Vergleich zu *Protosuchus* relativ flache Profil des Paravertebralschildes der Eusuchia und die Vielgliedrigkeit der einzelnen Wirbel läßt jedoch auch laterale Undulationen der Lumbalregion und des Schwanzes zu, da die bei *Protosuchus* vorhandenen Blockiersysteme (siehe oben) abgeleitet sind. Sie fehlen auch den Osteodermen der Paracrocodilia (WALKER 1970, CRUSH 1984). Daher ist anzunehmen, daß der Grundplanvertreter der Crocodilia im Gegensatz zu *Protosuchus* mit lateralen Undulationen von Lende und Schwanz schwimmen konnte. Eine pelagische Lebensweise, wie sie für *Steneosaurus* angenommen werden muß, ist für den Grundplanvertreter der Crocodilia auszuschließen, da das Tragsystem von *Steneosaurus* in Richtung auf die aquatische Dauerlokomotion abgeleitet ist. Auch die Schwimmfähigkeit der Eusuchia dürfte der Grundplanvertreter der Crocodilia nicht besessen haben, weil das Tragsystem der Eusuchia ebenfalls stark abgeleitet ist und eine effektive Lokomotion zu Lande und zu Wasser erlaubt (semiaquatische Lebensweise). Der Grundplanvertreter der Crocodilia war kursorisch, wenn auch nicht so stark wie *Protosuchus* (wegen des weniger spezialisierten Paravertebralschildes) und die Paracrocodilia (wegen der relativ weniger spezialisierten Extremitäten). Die Laufeigenschaften des Grundplanvertreters der Crocodilia waren jedoch besser als die der Eusuchia, weil der Paravertebralschild wegen der Zapfengelenke sehr wahrscheinlich in sich stabiler war. Dafür konnte das Tier vermutlich nicht besonders ausdauernd schwimmen. Die Fähigkeit zum Schwimmen wurde in der Linie, die zu *Protosuchus* und seinen Verwandten führte, zugunsten einer kursorischen Lebensweise aufgegeben, während sie in der Linie, die zu den Steneosauriern führte, durch andersartige Umgestaltung des Paravertebralschildes verbessert wurde. FÜRBRINGER (1900) lieferte eine ausgezeichnete Beschreibung für den Grundplanvertreter der Crocodilia: "Die Crocodilier repräsentieren eine Abteilung terrestrer, aber wasserliebender oder in mäßigem Grade an das Wasserleben angepaßter Reptilien ..." (FÜRBRINGER 1900, Seite 649). Diese Aussage bezog FÜRBRINGER allerdings auf die rezenten Krokodile, deren erstaunliche terrestrische Fortbewegungsweisen erst sehr viel später analysiert wurden.

## 5. Zusammenfassung

Krokodile zeigen eine erstaunliche Vielfalt an terrestrischen Lokomotionsformen, darunter einige wie den Stemmgang und den Galopp, bei denen die freige-tragene Körperachse der Tiere hohen Belastungen ausgesetzt ist.

Das Zentrum des Tragsystems bildet die zwischen den Gürteln bogenförmig gewölbte Wirbelsäule des Rumpfes, die durch die vier medianen, in die flexible Rückenhaut eingebetteten Osteodermen-Längsreihen des Rückenpanzers, den Paravertebralschild, stabilisiert ist. Die Osteoderme des Paravertebralschildes werden wegen ihrer Position dorsal der Wirbelsäule durch die Wirkung des Körpergewichtes auf Druck belastet. Die einzelnen Osteodermenwirbel dieses Paravertebralschildes sind jeweils über ein Ligament mit der Spitze je eines Dornfortsatzes nahezu unbeweglich verbunden. Der Paravertebralschild ist also segmental gegliedert, wobei sich die einzelnen Wirbel in einer intervertebralen Position befinden. Die konstante Höhe der Dornfortsätze im Rumpf bewirkt einen gleichmäßigen Abstand zwischen dem Paravertebralschild und der Reihe der Transversalfortsätze. Die Segmente der fünf Muskelsysteme entspringen mit Sehnen oder Myosepten auf querverlaufenden Ligamenten, die den internen Teil des intero-

steodermalen Bandapparates darstellen und hier als **Gürtelligamente** bezeichnet werden. Die Fascikel der einzelnen Muskelsysteme alternieren in der Richtung (drei ziehen nach caudal und zwei nach cranial) und verbinden jedes Paravertebralschild-Segment mit je einem Wirbelsegment im Sinne einer Kreuzverspannung. Die epaxialen Muskelmassen unterstützen außerdem die distalen Teile des Paravertebralschildes, die durch den Zug der an seinem lateralen Rande befestigten Rippen (über die Myosepten des *M. iliocostalis*) und des Eingeweidesackes (über die Rumpfwandmuskeln und die *Fascia lumbodorsalis*) auf Biegung in der Querrichtung beansprucht werden. Das Tragsystem des Krokodilrumpfes ist also mit einer gegliederten, kreuzverspannten und selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion vergleichbar, an deren Oberzug Rippen und Eingeweide aufgehängt sind. Da der Rumpfwirbelsäulenbogen zwischen den Gürteln eingespannt ist, werden sowohl Oberzug (Paravertebralschild) als auch Unterzug (Wirbelkörper) druckbelastet. Paravertebralschild, epaxiale Muskulatur und Rumpfwirbelsäule bilden eine funktionelle Einheit. Wenn die Rumpfwirbelsäule frei getragen wird, werden Oberzug und Unterzug aktiv durch die drei medialen epaxialen Muskeln verspannt.

Durch die selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion ist gewährleistet, daß die auf das Achsenskelett wirkenden Kräfte über den Paravertebralschild und die Rippen nur von dorsal her auf die Neuralbögen der Rumpfwirbel übertragen werden. Gegen diese Kraft bilden die Wirbelkörper ein Widerlager, so daß die bei Krokodilen sehr lange persistierende neurozentrale Suture bei Belastung des Tragsystems zusammengedrückt wird.

Der Paravertebralschild hat im Tragsystem der Krokodile folgende Aufgaben:

- 1.) Er dient als Anheftstelle für die epaxialen Muskelsysteme.
- 2.) Er limitiert die Beweglichkeit der Wirbel gegeneinander durch die intervertebrale Position seiner Segmente und die Materialeigenschaften des interosteodermalen Bandapparates.
- 3.) Er bildet akzessorische Wirbelgelenke.
- 4.) Er überträgt Kräfte auf die Neuralbögen und die Rückenmuskelsysteme.
- 5.) Er speichert elastische Energie in den interosteodermalen Bandapparaten.

Hals und Schwanz sind Auslegern oder Hebebäumen vergleichbar, die am Rumpf aufgehängt sind. Der Schwanz wird nur beim Galopp angehoben, beim Stemmgang jedoch liegt er mit seiner distalen Hälfte dem Boden, und wird nur in seiner Basis durch die Rückenmuskeln gehalten. Da die Schwanzrippen der basalen Schwanzwirbel die neurozentrale Suture zusammenhalten, können die Wirbel als funktionell einteilig betrachtet werden. Die distalen Schwanzwirbel bestehen ohnehin aus einem Stück, so daß der einseitige Zug der Rückenmuskulatur von den Schwanzwirbeln ohne weiteres aufgenommen werden kann.

Die Halswirbelsäule, die den Schädel trägt, ist durch die sich gegenseitig überlappenden Halsrippen auf ihrer Ventralseite verstrebt. Die Halsrippen nehmen dabei Druck auf, während die intercostalen Ligamente auf Zug belastet werden. Die neurozentrale Suture der Halswirbel ist durch die zweiköpfigen Halsrippen gesichert: Das Capitulum artikuliert am Wirbelkörper und das Tuberculum am Neuralbogen. Die neurozentrale Suture verläuft also zwischen den beiden Rippenartikulationen.

Die Hals- und Prothoraxregion ist über den *M. rhomboideus* und den gefiederten *M. serratus*-Komplex am Schultergürtel aufgehängt. Die biegsame Suprascapula, von der die beiden Muskeln entspringen, ist gegen ein Bindegewebskissen und die epaxiale Muskulatur gegen die Achse abgestützt.

Wegen der Biegsamkeit des knorpeligen Costosternalapparates und der beweglichen Aufhängung der Ossa pubis am Becken sind starke Ventralflexionen des Rumpfes durch die Kontraktion des *M. rectus abdominis*, wie sie z.B. beim Galopp vorkommen, nur möglich, wenn durch den *M. capiti-sternalis* auf das

ente bezeichnet  
n der Haltung  
edes averte-  
Kreuzverspan-  
stalen Teile des  
Rande befestig-  
ngeweidesackes  
Biegung in der  
umpfes ist also  
Doppel-T-Kon-  
aufgehängt sind.  
nt ist, werden  
körper) druck-  
belsäule bilden  
n wird, werden  
1 Muskeln ver-

leistet, daß die  
lschild und die  
bel übertragen  
ger, so daß die  
Belastung des

de Aufgaben:

die interverte-  
des interosteo-

lsysteme.  
lapparaten.  
ichbar, die am  
gehört beim  
und nur in  
rippen der ba-  
innen die Wir-  
nzwirbel beste-  
kenmuskulatur

1.  
ich gegenseitig  
alsrippen neh-  
ig belastet wer-  
pfigen Halsrip-  
as Tuberculum  
en beiden Rip-

d den gefieder-  
ame Suprasca-  
legewebskissen

es und der be-  
entralflexionen  
e sie z.B. beim  
ernalis auf das

Sternum und über dem M. ilioischio-caudalis auf die Ossa pubis ein Gegenzug ausgeübt wird. Die Spannung der beiden letztgenannten Muskeln geschieht durch Dorsalflexionen von Hals und Schwanz.

Die Funktionsanalyse beruht auf den anatomischen Daten von FREY (1988) und Beobachtungen an lebenden Krokodilen.

Mit der HENNIG'schen Methode (HENNIG 1950) der phylogenetischen Systematik wird geprüft, inwiefern das Tragsystem der rezenten Krokodile apomorphe Züge aufweist. Hierzu werden die Tragsysteme der geologisch ältesten bekannten Krokodile funktionsmorphologisch untersucht. Sowohl das Tragsystem des triassischen Landkrokodils *Protosuchus richardsoni* als auch dasjenige des jurassischen Meereskrokodils *Steneosaurus bollensis* weist gegenüber dem Grundplan der Crocodilia bereits Apomorphien auf, die mit der spezialisierten Lokomotionsweise der beiden Morphospecies im Zusammenhang stehen. Das Tragsystem der Eusuchia kann nicht aus den Tragsystemen von *Protosuchus* und *Steneosaurus* abgeleitet werden.

Im Grundplan der Crocodilia ist ein biserialer Paravertebralschild anzunehmen, dessen Osteoderme jeweils ein cranial gerichtetes Zapfengelenk in Verlängerung eines Kiels aufweisen. Das einzige Merkmal, das am Paravertebralschild des Grundplanvertreters der Crocodilia abgeleitet erscheint, ist die Verbreiterung der Osteodermenfläche medial des Zapfen/Kiel-Komplexes.

Die vollständige Reduktion der interosteodermalen Gelenkzapfen und der tetraserialen Paravertebralschild mit jederseits einer akzessorischen Osteodermen-Längsreihe sind Autapomorphien im Grundplan der Eusuchia. Embryologische Untersuchungen bestätigen die Anlage eines sechsreihigen Rückenpanzers bei den Eusuchia. *Bernissartia fagesii* aus der Oberkreide besitzt einen vierreihigen Rückenpanzer. Die Tatsache, daß die Osteoderme der parasagittalen Längsreihen zwei Kiele aufweisen, spricht für die Homologie dieser Osteodermen-Reihen mit dem Paravertebralschild der Eusuchia. Die phylogenetischen Beziehungen von *Bernissartia* zu den Eusuchia werden außerdem durch die vollständige Reduktion der interosteodermalen Zapfengelenke und das Vorhandensein von akzessorischen Längsreihen jederseits des Paravertebralschildes belegt. *Bernissartia* steht in bezug auf die Morphologie des Paravertebralschildes dem Grundplan der Eusuchia näher als *Gavialis gangeticus*, bei dem die akzessorischen Osteoderme der Paravertebralschild-Wirtel reduziert sind. *Gavialis* steht im Schwestergruppenverhältnis zu allen anderen (rezentem) Krokodilarten. Dieser Feststellung widersprechen allerdings die biochemischen Analysen von DENSMORE & DESSAUER (1984).

## 6. Literatur

- ALEXANDER, R.McN. (1977): Terrestrial locomotion.- In: R.McN. ALEXANDER & G. GOLDSPIK (eds.): Mechanics and energetics of animal locomotion: 168-203; London (Chapman & Hall).
- BARKER, R. de la B. (1953): Crocodiles.- Tanganjika Notes and Records 34: 76-78; Dar-es-Salaam.
- BASU, D. (1979): Indien kämpft um den Ganges-Gavial.- SIELMANNs Tierwelt 3 (2): 4-13; Gütersloh.
- BOY, J.A. (1981): Zur Anwendung der HENNIG'schen Methode in der Wirbeltierpaläontologie.- Paläont. Z. 55: 87-107; Berlin.
- BREDER, C.M. Jr. (1946): Amphibians of the Rio Chucunaque drainage, Darien, Panama, with notes on their life histories and habits.- Bull. Am. Mus. nat. Hist. 86: 375-436; New York.

- BREHM, A. (1869): Illustriertes Thierleben.- Eine allgemeine Kunde des Thierreichs.- 5: 841 S.; Hildburghausen (Faksimile-Ausgabe der 1. Auflage (1863-1869), Stuttgart.)
- BRINKMAN, D. (1980): The hind limb step cycle of *Caiman sclerops* and the mechanics of the crocodile tarsus and metatarsus.- *Canad. J. Zool.* 58 (12): 2187-2200; Ottawa.
- BRÜHL, C.B. (1862): Das Skelet der Krokodilinen.- 48 S., 20 Taf.; Wien (Wilhelm Braumüller).
- BUFFETAUT, E. (1982): Radiation évolutive, paléologie et biogéographie des crocodiliens méso-suchiens.- *Mém. Soc. Géol. Fr.*, N.S. 60 (142): 1-88; Paris.
- CAMP, C.L. (1930): A study on phytosaurs.- *Mem. Univ. Calif.* 10: 161 pp., 6 pls.; Berkeley.
- CHARIG, A.J. (1957): Stance and gait in the archosaur reptiles.- *Rep. Ann. Meet. Brit. Ass. Adv. Sci.* 22 (103): 537; London.
- (1972): The evolution of the archosaur pelvis and hind limb: an explanation in functional terms.- *In: K.D. JOYSEY & T.S. KEMP (eds.): Studies in vertebrate evolution: essays presented to Dr. F.R. PARRINGTON F.R.S.*: 121-155; Edinburgh.
- CHARIG, A.J., KREBS, B., SUES, H.D. & WESTPHAL, F. (1976): Thecodontia.- *In: O. KUHN (Hrsg.): Handbuch der Paläoherpetologie* 13: 137 S.; Stuttgart & New York (Gustav Fischer Verlag).
- COLBERT, E.H. (1946): The eustachian tubes in the Crocodilia.- *Cop.* 1946 (1): 12-14, 1 pl.; Washington D.C.
- COLBERT, E.H. & MOOK, C.C. (1951): The ancestral crocodile *Protosuchus*.- *Bull. Am. Mus. nat. Hist.* 97 (3): 143-182; New York.
- 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. Lond.* 29 (1957-1963): 211-356; London.
- CRUSH, P.J. (1984): A late upper Triassic sphenosuchid crocodilian from Wales.- *Palaeontology* 27 (1): 131-157; Oxford.
- D'ARCY THOMPSON, W. (1942): On growth and form.- 2. Auflage, 1116 pp; Cambridge (Cambridge University Press).
- DERANIYAGALA, P. (1930): The crocodiles of Ceylon.- *Spolia Zeyl.* 16: 89-95; Colombo.
- (1936): Reproduction of the Estuarine Crocodile of Ceylon.- *Spolia Zeyl.* 19: 253-277; Colombo.
- (1939): A new race of Estuarine Crocodile from Ceylon.- *Spolia Zeyl.* 27: 277-279; Colombo.
- DENSMORE, L.D. III (1983): Biochemical and immunological systematics of the order Crocodilia.- *Evol. Biol.* 16 (8): 397-465; New York & London.
- DENSMORE, L.D. III & DESSAUER, H.C. (1984): Low levels of protein divergence detected between *Gavialis* and *Tomistoma*: evidence for crocodilian monophyly?- *Comp. biochem. physiol.* 77 (B): 715-720; Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris & Frankfurt.
- DEVILLERS, C. (1954): Structure et évolution de la colonne vertébrale. Les côtes. Le sternum.- *In: P.P. GRASSÉ (ed.): Traité de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie* 12: 605-709; Paris (Masson et Cie).
- DOLLO, L. (1883): Première note sur les crocodiliens de Bernissart.- *Bull. Mus. Hist. nat. Belg.* 2: 309-338; Paris.
- DULLEMEIJR, P. (1974): Concepts and approaches in animal morphology.- 264 pp; Assen.
- FLOWER, S.S. (1933): Notes on the recent reptiles and amphibians of Egypt, with a list of the species recorded from that kingdom.- *Proc. Zool. Soc.* 1933: 735-851; London.
- FOGARTY, M.J. (1974): The ecology of the Everglades Alligator.- *In: P.J. GLEASON (ed.): Environments of South Florida: present and past.* - *Mem. Miami Geol. Soc.* 2: 367-374; Miami.
- FREY, E. (1982): Der Bau des Bewegungsapparates der Krokodile und seine Funktion bei der aquatischen Fortbewegung.- Diplomarbeit: 204 S.; Zoologisches Institut, Universität Tübingen.

- des Tierreichs.-  
1863 ), Stutt-
- and the mechanics  
87-2200; Ottawa.  
; Wien (Wilhelm
- graphie des croco-  
ris.  
): 161 pp., 6 pls.;
- . Ann. Meet. Brit.
- planation in func-  
vertebrate evolu-  
; Edinburgh.  
Thecodontia.- In:  
Stuttgart & New
- p. 1946 (1): 12-14,  
*Protosuchus*.- Bull.
- id economic status  
rthern Rhodesia.-
- from Wales.- Pa-  
ge, 1116 pp; Cam-  
yl. 16: 89-95; Co-  
olia Zeyl. 19: 253-  
Zeyl. 27: 277-279;
- natic. the order
- rotein divergence  
ilian monophyly?-  
nto, Sydney, Paris
- rale. Les côtes. Le  
nie, Systematique,  
.- Bull. Mus. Hist.
- rphology.- 264 pp;
- f Egypt, with a list  
735-851; London.  
r: P.J. GLEASON  
fiami Geol. Soc. 2:
- und seine Funktion  
ogisches Institut,
- (1984): Aspects of the biomechanics of crocodylian terrestrial locomotion.- In: W.-E. REIF & F. WESTPHAL (Hrsg.): Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers: 93-97; Tübingen (Attempto Verlag).
  - (1985): Biomechanics of terrestrial locomotion in crocodiles.- (Konstruktionsprinzipien lebender und ausgestorbener Reptilien.-) In: Konzepte 4, Sonderforschungsbereich 230 (Natürliche Konstruktionen, Leichtbau in Architektur und Natur): 145-168; Stuttgart & Tübingen.
  - (1988): Anatomie des Körperstammes von *Alligator mississippiensis* Daudin 1802.- Stuttgarter Beitr. Naturk. (A) 424: 1-106; Stuttgart.
- FÜRBRINGER, M. (1876): Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln -3. Teil: Capitel IV: Saurier und Crocodile.- Gegenb. Morph. Jb. 1: 636-816, Taf. 23-27; Leipzig.
- (1900): Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln - 3. Teil.- Jenaische Zeitschrift 34 (neue Folge: 27): 215-718, Taf. 13-17; Jena.
- GADOW, H. (1896): On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota.- Philos. Trans. R. Soc. (Ser. B) 187: 1-57; London.
- GANS, C. & BOCK, W.J. (1965): The functional significance of muscle architecture - a theoretical analysis.- Erg. Anat. Entw. 38: 115-142; Wiesbaden.
- GASC, J.P. (1981): Axial musculature. B Crocodylia.- In: C. GANS & T.S. PARSONS (eds.): Biology of the Reptilia 11 (Morphology F): 372-375; London, New York, Toronto, Sydney & San Francisco (Academic Press).
- GLEESON, T.T. & HARRISON, J.M. (1986): Reptilian skeletal muscle: fiber-type composition and enzymatic profile in the lizard *Iguana iguana*.- Cop. 1986 (2): 324-332; Washington D.C..
- GRAY, J. (1968): Animal locomotion.- 479 pp; London (Weidenfeld & Nicholson).
- GUGGISBERG, C.A.W. (1972): Crocodiles - their natural history, folklore, and conservation.- 195 pp; Newton Abbot (Devon, England; David & Charles).
- GUTMANN, W.F. (1975): Konstruktive Vorbedingung und Konsequenz in der phylogenetischen Entwicklung des Körperstammes der Cranioten.- Aufs. Red. Senckenb. naturf. Ges. 27 (Mitteilungen der Lochmühle 15): 40-60; Frankfurt.
- GUTMANN, W.F. & BONIK, K. (1981): Kritische Evolutionstheorie - ein Beitrag zur Überwindung altdarwinistischer Dogmen.- 227 S.; Hildesheim (Gerstenberg).
- HANCOCK, J. (1830): Beobachtungen über die Kaiman's oder Alligator's von Guiana.- Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde 26 (18/568): 273-278 (Spaltenzählung!); Erfurt.
- HECHT, M.K. & TARSITANO, S.F. (1983): On the cranial morphology of the *Protosuchia*, *Notosuchia* and *Eusuchia*.- N. Jb. Geol. Pal. Mh. 1983 (11): 657-668; Stuttgart.
- HENNIG, W. (1950): Theorie der Grundlagen einer phylogenetischen Systematik.- 190 S.; Berlin.
- (1983): Stammesgeschichte der Chordati.- W. HENNIG d.J. (Hrsg.): 208 S.; Hamburg & Berlin (Parey).
- HILDEBRANDT, M. (1960): How animals run.- In: Vertebrate structure and functions.- Readings from the Scient. Am.: 30-37; New York.
- HOFFMANN, C.K. (1879-1882): Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Teil 12: Zur Morphologie des Schultergürtels und des Brustbeins bei Reptilien, Vögeln und dem Menschen.- Nederl. Arch. Zool. 5: 19-115, Taf. 3-10; Leiden & Leipzig.
- (1890): Reptilien.- In: H.G. BRONN (Hrsg.): BRONNs Klassen und Ordnungen des Tierreichs 6 (3), 2. Teil: Eidechsen und Wasserechsen; Muskeln: 610-707, Taf. 73-79; Leipzig.
- HOFFSTETTER, R. (1955): Thecodontia.- In: J. PIVETEAU (ed.): Traité de Paléontologie 5: 665-749; Paris.
- HUENE, F.v. (1913): Beobachtungen über die Bewegungsart der Extremitäten bei Krokodilen.- Biol. C. 33 (8): 468-472; Erlangen.
- HUNT, R.H. (1975): Maternal behavior in the MORELET's Crocodile. *Crocodylus moreleti*.- Cop. 1975 (4): 763-764; Washington D.C..

- HUXLEY, T.H. (1875): On *Stagonolepis Robertsoni*, and on the evolution of the Crocodilia.- Quart. J. Geol. Soc. Lond. 31: 423-438, 1 pl.; London.
- HYMAN, L.H. (1947): HYMAN's comparative vertebrate anatomy.- 3. Auflage (M.H. WAKE ed.): 544 pp; Chicago & London (University of Chicago Press).
- KÄLIN, J.A. (1955): Zur Stammesgeschichte der Crocodilia.- Rev. suisse Zool. 62 (2/26): 347-356; Genève.
- (1959): Filmvorführungen: b) Über die Lokomotion der Crocodiliden.- Verh. Dt. Zool. Ges. vom 26. bis 30. Mai 1958: 335-337; Leipzig.
- KÄLIN, J.A. & KNÜSEL, L. (1944): Über die Lokomotion der Crocodiliden.- Rev. suisse Zool. 51 (18): 389-393; Genève.
- KEMP, T.S. (1978): Stance and gait in the hind limb of therocephalian mammal-like reptiles.- J. Zool. 1978 (186): 143-161; London.
- KERMACK, K.A. (1956): An ancestral crocodile from South Wales.- Proc. Linn. Soc. Lond. 166 (1953-1954): 1-2; London.
- KNÜSEL, L. (1944): Beiträge zur Morphologie und Funktion der Crocodylinenextremitäten.- Beilage zum Jahresbericht der kantonalen Lehranstalt Sarnen 1944; Sarnen (Schweiz).
- KREBS, B. (1976): Pseudosuchia.- In: O. KUHN (Hrsg.): Handbuch der Paläoherpetologie 13: 40-98; Stuttgart & New York (Gustav Fischer Verlag).
- KÜHNKE, R. (1982): Zur Schwimmweise der Mosasaurier.- Diplomarbeit: 65 S.; Zoologisches Institut, Universität Tübingen.
- KUMMER, B. (1959): Bauprinzipien des Säugerskeletts.- 232 S.; Stuttgart (Georg Thieme Verlag).
- (1975): Grundsätzliche Bemerkungen zum Einfluß der Körpergröße und der Gravitation auf die Konstitution des Bewegungsapparates landbewohnender Tetrapoden.- Aufs. Red. Senckenb. naturf. Ges. 27 (Mitteilungen der Lochmühle 15): 69-84; Frankfurt.
- (1975a): Biomechanik fossiler und rezenter Wirbeltiere.- Nat. Mus. 105 (5): 156-167; Frankfurt.
- KUSHLAN, J.A. (1974): Observations on the role of the American Alligator (*Alligator mississippiensis*) in the Southern Florida wetlands.- Cop. 1974 (4): 993-996; Washington D.C..
- LYDEKKER, R. (1888): Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History); Part 1.: Ornithosauria, Crocodilia, Dinosauria, Squamata, Rhynchocephalia, and Proterosauria.- 302 pp; London.
- McILHENNY, E.H. (1934): Notes on incubation and growth of alligators.- Cop. 1934 (2): 80-88; Washington D.C..
- MERTENS, R. (1963): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien; Helodermatidae, Varanidae, Lanthanotidae.- In: Das Tierreich, Lieferung 29: 26 S.; Berlin (de Gruyter).
- MOOK, C.C. (1934): The evolution and classification of the Crocodilia.- J. Geol. 42 (3): 295-304; Chicago.
- NASH, D. (1968): A crocodile from the upper Triassic of Lesotho.- J. Zool. 156: 163-179; London.
- NORMAN, D. (1985): The illustrated encyclopedia of dinosaurs.- 208 pp; London (Salamander Book)
- POOLEY, T. (1982): Discoveries of a crocodile man.- 213 pp, London, Glasgow, Sydney, Auckland, Toronto & Johannesburg (William Collins Sons & Co. Ltd.).
- POOLEY, T. & GANS, C. (1976): The Nile Crocodile.- Scient. Am. 234: 114-124; New York.
- PREUSCHOFT, H. (1976): Dinosaurier-Statik.- Zbl. Geol. Paläont., Teil 2: Paläontologie 5/6: 285-286; Stuttgart.
- RATHKE, H. (1866): Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Crocodile.- 275 S.; Braunschweig (Vieweg und Sohn).
- REIF, W.E. (1984): Artabgrenzung und das Konzept der evolutionären Art in der Paläontologie.- Z. zool. Syst. Evol. 1984: 263-286; Frankfurt.
- REINECK, H.E. & HOWARD, J.D. (1978): Alligatorfährten.- Nat. Mus. 108 (1): 10-15; Frankfurt.

- olution of the  
Auf (M.H.  
s).  
suisse Zool. 62  
den.- Verh. Dt.  
codiliden.- Rev.  
in mammal-like  
Proc. Linn. Soc.  
Crocodylinenex-  
lt Sarnen 1944;  
ler Paläoherpe-  
zeit: 65 S.; Zoo-  
tuttgart (Georg  
e und der Gra-  
ender Tetrapo-  
öhle 15): 69-84;  
05 (5): 156-167;  
igator (*Alligator*  
3-996; Washing-  
ia in the British  
nosauria, Squa-  
ors.- 1934  
elodeimatidae,  
Berlin (de Gruy-  
J. Geol. 42 (3):  
Zool. 156: 163-  
pp; London (Sa-  
ilsgow, Sydney,  
1).  
4: 114-124; New  
it., Teil 2: Pa-  
Körperbau der  
1 Art in der Pa-  
s. 108 (1): 10-15;
- REMANE, A. (1936): Die Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge.- *In*: L. BÖLK, E. GÖP-  
PERT, E. KALLIUS & W. LUBOSCH (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Ana-  
tomie der Wirbeltiere 4: 1-88; Berlin & Wien.  
RIESS, J. (1985): Fortbewegungsweise, Schwimmbiophysik und Phylogenie der Ich-  
thyosaurier.- Inaugural-Dissertation: 124 S.; Zoologisches Institut, Universität  
Tübingen,  
- (1986): Fortbewegungsweise, Schwimmbiophysik und Phylogenie der Ichthyosau-  
rier.- Pal. (Abt. A) 192 (Lieferung 4-6): 93-155; Stuttgart.  
ROMER, A.S. (1976): Osteology of the reptiles.- 3. Nachdruck: 772 S.; Chicago & Lon-  
don (University of Chicago Press).  
ROSS, F.D. & MAYER, G.C. (1983): On the dorsal armor of the crocodylia.- *In*: A.G.J.  
RHODIN & K. MIYATA (eds): Adv. Herpet. Evol. Biol.: 305-331, Cambridge  
(Massachusetts).  
SALMON, R.D.J. (1932/1933): Annual reports of the game department for the year en-  
ded 31st December 1931/32; Entebbe.  
SCHAEFFER, B. (1941): The morphological and functional evolution of the tarsus in  
amphibians and reptiles.- Bull. Am. Mus. nat. Hist. 78 (6): 395-472; New York.  
SCHMIDT, R.F. & THEWS, G. (1980): Physiologie des Menschen.- 20. Auflage: 798 S.;  
Berlin, Heidelberg & New York (Springer).  
SCHMIDT, S. (1987): Phylogenie der Sauropterygier (Diapsida; Trias-Kreide).- N. Jb.  
Geol. Pal. Abh. 173 (3): 339-375; Stuttgart.  
SEIDEL, M.R. (1979): The osteoderms of the American Alligator and their functional  
significance.- Herpetologica 35 (4): 375-380; Chicago.  
SIEBENROCK, F. (1926): Die Brillenkaimane von Brasilien.- Denk. Ak. W. math. nat.  
76: 29-39; Wien.  
SLIJPER, E.J. (1946): Comparative biologic-anatomical investigation on the vertebral  
column and spinal musculature of mammals.- Verh. Kon. Ned. Ak. Wet. Natuurk.,  
Section 2, 42 (5): 1-128, 8 Tabellen; Amsterdam.  
STANNIUS, H. (1856): Handbuch der Zootomie.- Zweiter Teil: die Wirbelthiere; zwei-  
tes Buch: Zootomie der Amphibien.- 2. Auflage: 270 S.; Berlin (Veit & Co.).  
STARCK, D. (1982): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.- 3 Bände; 1: 274 S., 2:  
1110 S., 3: 776 S.; Heidelberg & New York (Springer).  
STATON, M.A. & DIXON, J.R. (1975): Studies on the dry season biology of *Caiman*  
*crocodilus crocodilus* from the Venezuelan Llanos.- Mem. Soc. Cièn. Nat. la Salle 35:  
237-265; Caracas.  
STEEL, R. (1973): Crocodylia.- *In*: O. KUHN (Hrsg.): Handbuch der Paläoherpetologie  
14: 116 Seiten; Stuttgart & New York. (Gustav Fischer Verlag).  
STEPHENSON-HAMILTON, J. (1954): Wild life in South Africa.- London, Cassell.  
TARSITANO, S.F. (1985): Cranial metamorphosis and the origin of the Eusuchia.- N.  
Jb. Geol. Pal. Abh. 170 (1): 27-44; Stuttgart.  
THOMAS, H.B. & SCOTT, R. (1935): Uganda.- 559 pp; London (Oxford University  
Press).  
VALLOIS, H.V. (1922): Les transformations de la musculature de l'épisome chez les  
vertébrés.- Thèses Faculté Sciences, Université Paris (Ser. A) 905: 538 S.; Paris.  
VIRCHOW, H.J.P. (1914): Über die Alligatorwirbelsäule.- Arch. Anat. Physiol. 1914:  
103-142; Leipzig.  
- (1914a): Mechanik der Wirbelsäule des *Varanus varius*.- Arch. Anat. Physiol. 1914:  
69-89; Leipzig.  
VOELTZKOW, A. (1892): On the oviposition and embryonic development of the cro-  
codile.- Ann. Mag. nat. Hist. (Ser. 9) 6: 66-72; London.  
- (1902): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien.- 1. Biologie und äußere  
Körperform von *Crocodylus madagascariensis* Grand.- Abh. Senckenb. Naturforsch.  
Ges. 26: 1-150; Frankfurt.  
WALKER, A.D. (1968): *Protosuchus*, *Proterochampsia*, and the origin of phytosaurs and  
crocodiles.- Geol. Mag. 105 (1,2): 1-14; London & Hertford.  
- (1970): A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* Marsh with remarks on the  
classification of crocodiles.- Philos. Trans. R. Soc. 257 (816): 323-372; London.  
- (1972): New light on the origin of birds and crocodiles.- Nat. 237: 257-263; London.

- WEBB, G.J.W. & GANS, C. (1982): Galloping in *Crocodylus johnstoni* - a reflection of terrestrial activity? *Rec. Aust. Mus.* 34 (14): 607-618; Sydney.
- WEBB, G.J.W. & MARCOLIS, S.C. (1983): *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River area, N.T. 5. Abnormalities and injuries.- *Austr. Wild Life Res.* 10: 407-420; Melbourne.
- WERMUTH, H. (1952): Systematik der rezenten Krokodile.- *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 28: 375-514; Berlin.
- (1974): Zwergkrokodile.- *D. A. T. Z.* 27 (12): 424-426; Stuttgart.
- WESTPHAL, F. (1970): Phytosaurier-Hautplatten aus der Trias von Madagaskar - ein Beitrag zur Gondwana-Paläogeographie.- *N. Jb. Geol. Pal. Mh.* 1970 (10): 159-176; Stuttgart.
- (1976): Phytosauria.- *In: G. KUHN* (Hrsg.): *Handbuch der Paläoherpetologie* 13, Thecodontia: 99-120; Stuttgart (Gustav Fischer Verlag).
- WETTSTEIN, O. (1937-1954): Crocodilia.- *In: W. KÜKENTHAL & T. KRUMBACH* (Hrsg.): *Handbuch der Zoologie* 7 (1): 236-424; Berlin & Leipzig.
- WIEDERSHEIM, R. (1909): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.- 7. Auflage: 935 S.; Jena.
- ZUG, G.R. (1974): Crocodilian galloping: an unique gait for reptiles.- *Cop.* 1974: 550-552; Washington D.C..

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. EBERHARD FREY, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Sigwartstraße 10, D-7400 Tübingen.

---

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1  
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch