

Der Tarsus von *Rauisuchus* (Pseudosuchia, Mittel-Trias)

VON BERNARD KREBS¹⁾

Mit 2 Abbildungen

Zusammenfassung

Das Original-Material von *Rauisuchus tiradentes* F. v. HUENE 1942 aus der Santa Maria Formation von Südbrasilien wurde überprüft. Dabei zeigte sich, daß der Astragalus, der von F. v. HUENE übersehen worden war, vorhanden ist. Es wird nachgewiesen, daß *Rauisuchus* ein für Pseudosuchier diagnostisches Astragalus/Calcaneus-Gelenk besitzt. Entgegen der von B. HUGHES (1963) geäußerten Auffassung ist *Rauisuchus* kein Proterosuchier, sondern Typus-Gattung der Pseudosuchier-Familie Rauisuchidae.

Summary

The type specimen of *Rauisuchus tiradentes* F. v. HUENE 1942 from the Santa Maria Formation of South Brazil was re-examined. By that it became apparent that the astragalus which F. v. HUENE failed to see, is existing. It is proved that *Rauisuchus* has an astragalus/calcaneum joint, as it is diagnostic of Pseudosuchia. Contrary to the opinion expressed by B. HUGHES (1963), *Rauisuchus* is not a proterosuchian, but type genus of the pseudosuchian family Rauisuchidae.

Einleitung

Die Pseudosuchier sind überwiegend carnivore Bewohner des Festlandes, die in der Mittleren und Oberen Trias, nach dem Verschwinden der Proterosuchia und vor der gewaltigen Ausbreitung der Dinosaurier, die zweite Blüte der Archosauria bilden. Die außerordentlich vielfältigen Pseudosuchier umfassen, von der fakultativ bipeden Stammform *Euparkeria* ausgehend, die vollkommen bipeden Ornithosuchidae, die zu vierbeinigem Laufen spezialisierten Rauisuchidae, die quadrupeden, schwer gepanzerten Stagonolepididae und die zum Springen befähigten Scleromochlidae. Weitere, noch ungenügend bekannte Formen werden mit mehr oder weniger Vorbehalten dazu gerechnet. In den letzten Jahren wurden von verschiedenen Autoren einzelne Gattungen oder Familien aus den Pseudosuchia herausgenommen. So wertet B. HUGHES (1963) gewisse Merkmale von *Euparkeria* und von *Rauisuchus*

¹⁾ Prof. Dr. B. KREBS, Institut für Paläontologie der Freien Universität, 1 Berlin 33, Schwendenerstraße 8

als so primitiv, daß er diese Gattungen den Proterosuchia zuordnet. A. S. ROMER (1972) reiht die ganze Familie der Rausuchiden bei den Proterosuchia ein. A. D. WALKER (1964) hält *Ornithosuchus* für einen frühen Carnosaurier und stellt die Ornithosuchiden zu den Saurischia. Die Besonderheiten der Stagonolepididen haben A. S. ROMER (1966) bewogen, sie als eigene Unterordnung aufzuführen. Damit war die Frage, ob die Pseudosuchier überhaupt noch als taxonomische Einheit Bestand haben, berechtigt.

Ein Merkmals-Komplex der Pseudosuchier beweist jedoch, daß sie eine natürliche, monophyletische Gruppe bilden, nämlich ihr hochspezialisierter Tarsus (B. KREBS 1963, 1973). In der Fußwurzel der Pseudosuchier geschieht die Bewegung ausschließlich zwischen Astragalus und Calcaneus; der Astragalus ist solidarisch mit dem Unterschenkel, der Calcaneus mit dem Fuß. Der Astragalus besitzt einen Gelenkkopf, der sich in einer Gelenkpfanne des Calcaneus dreht. Ein kräftiger Tuberculum calcanei wirkt als Hebelarm für den Fuß. Es ist nicht denkbar, daß sich ein solcher komplizierter Apparat mehrmals durch Konvergenz entwickelt hat. Die Crocodilia, deren Tarsus in Bau und Funktion jenem der Pseudosuchia entspricht, müssen mit letzteren auf eine gemeinsame Wurzel zurückgehen. Die späteren Archosaurier und die Vögel weisen ein Mesotarsal-Gelenk auf, das funktionell jenem der primitiven Proterosuchia gleichkommt, und können nicht von den Pseudosuchiern abgeleitet werden.

Der Tarsus ist somit das diagnostische Merkmal, welches in erster Linie über die Zugehörigkeit eines Taxons zu den Pseudosuchia (oder zu den durch weitere Spezialisierungen gekennzeichneten Crocodilia) entscheidet. Während die charakteristischen Eigenarten des Tarsus bei den Typus-Gattungen aller Pseudosuchier-Familien, also bei *Euparkeria* (dort erst im Entstehen begriffen), bei *Ornithosuchus*, bei *Stagonolepis* und bei *Scleromochlus* nachgewiesen sind, war dies bei *Rauisuchus* bisher nicht der Fall. Eine Überprüfung des Original-Materials von *Rauisuchus* gab hier Aufschluß.

Das Original-Material von *Rauisuchus*

F. v. HUENE unternahm vom Sommer 1928 bis zum Frühjahr 1929 eine paläontologische Expedition in die brasilianische Provinz Rio Grande do Sul, die von der damaligen Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft und der Bayerischen paläontologischen Staatssammlung gefördert wurde. Die Ausgrabungen in der „Santa Maria Formation“, die heute in die Mittlere Trias eingestuft wird (C. B. COX 1967), lieferten eine reiche Ausbeute an Landwirbeltieren. Dabei handelt es sich neben Therapsiden, Rhychocephalen und einem fraglichen Saurischer vor allem um Pseudosuchier. Die Funde wurden nach Tübingen gebracht und dort präpariert. F. v. HUENE beschrieb die Fauna in den „fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes“, einem seiner großen Werke, welches in Lieferungen zwischen 1935 und 1942 erschien (das Kapitel Pseudosuchia wurde 1942 veröffentlicht). Da F. v. HUENE an keiner Stelle seiner Arbeit angibt, wo die Originale aufbewahrt werden, kam das Gerücht auf, die Stücke seien verschollen oder nach Südamerika zurück gesandt worden. Hier sei nun festgehalten, daß sich das gesamte Pseudosuchier-Material in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München befindet (ein Teil der Therapsiden- und Rhychocephalen-Funde liegt im Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen).

Das Typus-Exemplar von *Rauisuchus tiradentes* F. v. HUENE, als „Fund der Grabung 15“ bezeichnet, umfaßt folgende, isolierte Elemente: Praemaxillare, Nasale, Jugale, Praefrontale und Postfrontale²⁾, Squamosum; Surangulare, Spleniale, Praearticular, Articular; einzelne Zähne; Atlas, Epistropheus, Hals-, Rücken- und Schwanzwirbel, Rippen, Haemapophysen; Scapula, ein Teil des Coracoids; Pubis; Tibia, Fibula; Panzerplatten. Ein zweites Exemplar, „Fund Nr. 1025“, besteht aus dem hinteren Teil eines Maxillare, einem Halswirbel, einem Rippen-Fragment, Haemapophysen und einem Ilium.

Der Tarsus von *Rauisuchus*

Der Unterschenkel von *Rauisuchus* ist im Zusammenhang mit der Frage nach den Verhältnissen im Tarsus von besonderem Interesse. Tibia und Fibula sind in ihrer ursprünglichen relativen Lage aneinander haftend überliefert (Abb. 1). Die sehr schlecht erhaltenen Knochen werden von zahlreichen Brüchen durchzogen. Stellenweise ist die Knochensubstanz eingedrückt, während daneben Knochensplitter gratartig vorstehen. Wie viele Funde aus der Santa Maria Formation ist auch das vorliegende Stück von einer rötlichen, harten, der Präparation trotzendem Eisenoxydschicht überzogen, die das Bild verschleiert. F. v. HUENE hatte diese Unregelmäßigkeiten als Exostosen gedeutet und an eine pathologische Deformation gedacht. So erklärt sich auch der Irrtum, der ihm bei der Untersuchung des Unterschenkels von *Rauisuchus* unterlief. Dank der Kenntnis der seither entdeckten, besser erhaltenen Verwandten von *Rauisuchus* läßt sich feststellen, daß es sich nicht um Tibia und Fibula der linken, sondern der rechten Seite handelt, und daß F. v. HUENE das proximale Ende mit dem distalen verwechselt hat. Die überraschende Entdeckung, die sich aus der veränderten Orientierung beider Knochen ergibt, ist, daß das, was F. v. HUENE als „von vorne her eingedrückte Tuberositas tibiae“ hielt, nichts anderes als der am Distale der Tibia haftende Astragalus ist. Der für die stammesgeschichtlichen Beziehungen so wichtige Tarsus von *Rauisuchus* ist also teilweise vorhanden.

Vorerst seien Tibia und Fibula kurz beschrieben. Die Tibia, 215 mm lang, ist wesentlich massiver als die Fibula. Sie ist gerade und gegen die Enden etwas verdickt, distal mehr als proximal. Im oberen Drittel der Tibia erhebt sich eine Strebe zur weggebrochenen postero-medialen Partie des proximalen Gelenkkopfes. Der sonst gerundete Schaft weist antero-lateral eine distal deutlicher werdende, stumpfe Kante auf. Die Fibula wird distalwärts allmählich etwas kräftiger. Sie ist seitlich abgeflacht; die Innenfläche erscheint andeutungsweise konkav, die Außenfläche gewölbt. Als Ganzes ist die Fibula leicht zur Tibia hin gebogen und zeigt eine schwache Torsion, so daß die Innenfläche, proximal etwas nach hinten gerichtet, sich distalwärts zunehmend zur Tibia wendet. Dabei nähert sich die postero-lateral vom Proximalende ausgehende Kante in einer sanften S-Kurve der Tibia, während die vordere Kante immer parallel zur Tibia verläuft. Vorn trägt die Fibula, nach dem ersten Drittel beginnend, eine undeutliche, längliche, schräg nach außen-unten ziehende Muskelansatzstelle. Die Enden beider Elemente sind stark korrodiert. Die angebliche Koossifikation des distalen Abschnitts von Tibia und Fibula dürfte durch die Fossilisation vorgetäuscht sein.

²⁾ Das angebliche Praefrontale scheint eher das linke Pterygoid zu sein. Die Identifizierung des Postfrontale ist ebenfalls nicht sicher.

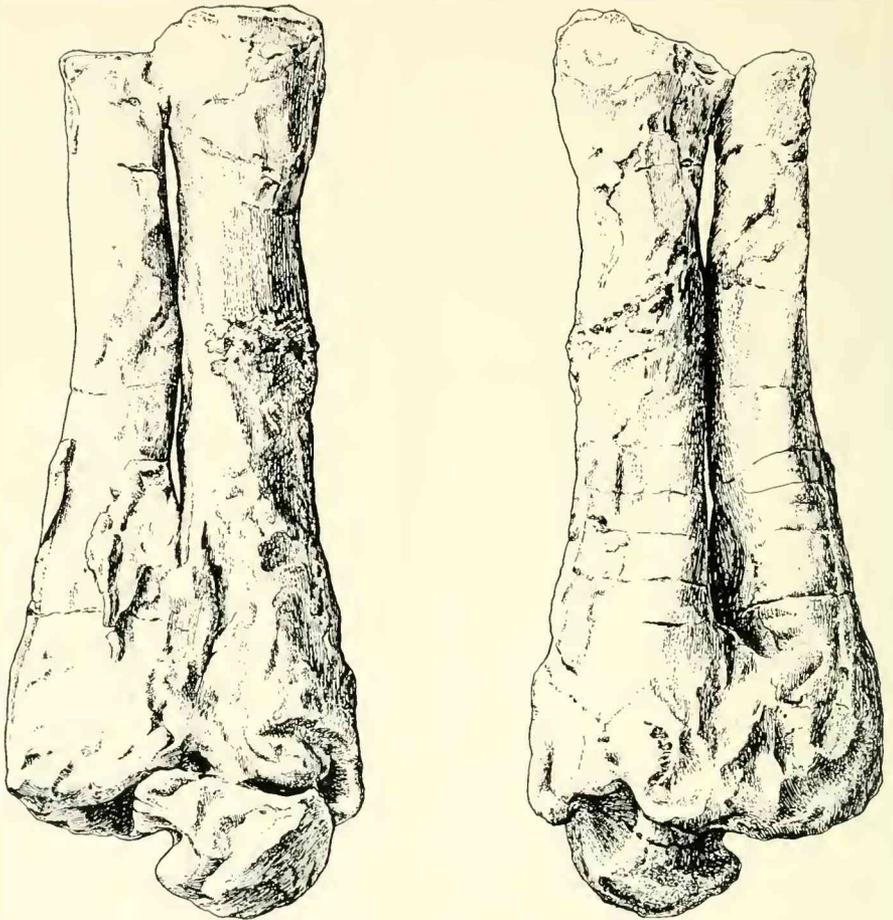


Abb. 1: *Rauisuchus tiradentes* F. v. HUENE. Tibia, Fibula und Astragalus. Links, von vorn; rechts, von hinten. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

Der Astragalus (Abb. 2, links) haftet, wie bereits gesagt, an den distalen Enden von Tibia und Fibula. Von vorn gesehen hat die proximale Begrenzung des Astragalus die Gestalt eines Satteldaches mit ungleichen Seiten, wobei nahezu die ganze Endfläche der Tibia der größeren, nach innen geneigten Seite aufliegt, während die kleinere, nach außen geneigte Seite etwa einen Drittel der Endfläche der Fibula einnimmt. Unter diesem fibularen Teil befindet sich eine tiefe Einbuchtung. Ventral davon bildet der Astragalus einen kräftigen, lateralwärts gerichteten Zapfen. Eine große, gewölbte Gelenkfläche schließt den Astragalus unten, vorn und außen ab. Die hintere Ansicht des Astragalus ist zu stark verkrustet, um Einzelheiten erkennen zu lassen. Die größte Breite (transversal) des Astragalus beträgt 55 mm.

Der Vergleich des Astragalus von *Rauisuchus* mit jenem eines rezenten Krokodils (Abb. 2) zeigt, daß zwischen den beiden Elementen eine völlige Übereinstimmung besteht. Dies beweist, daß im Tarsus von *Rauisuchus* ein Astragalus/Calcaneus-Gelenk ausgebildet war. Tibia und Fibula stützen sich beide auf den Astragalus, der funktionell Bestandteil des Unterschenkels ist — und wohl auch deshalb mit diesem verbunden fossilisiert wurde. Der (bei *Rauisuchus* nicht erhaltene) Calcaneus, eine Einheit mit dem Fuß bildend, drehte sich um den lateralen Gelenkkopf des Astragalus und glitt dabei unter der seitlichen Partie der Fibula-Endfläche durch, während sich die medial am Calcaneus anschließenden Elemente über die gewölbte, ventrale Fläche des Astragalus schoben.

Der Besitz eines Astragalus/Calcaneus-Gelenks, wie es für Pseudosuchier (und Krokodilier) kennzeichnend ist, sichert — zusammen mit anderen Merkmalen — die Zugehörigkeit von *Rauisuchus* zu den Pseudosuchia.

Die Rauisuchidae

Mit obigem Ergebnis wird die Kontroverse um die Familie Rauisuchidae beendet. F. v. HUENE hatte 1942 gemeinsam mit *Rauisuchus* auch die Gattung *Prestosuchus* veröffentlicht, beide als Unterfamilie Rauisuchinae vereinigt und der Familie Stagonolepididae (bei F. v. HUENE Stagonolepidae) zugeordnet. Die Gattung *Procerosuchus*, aus dem gleichen Fundgebiet, stellte er mit einigen Bedenken ebenfalls zu dieser Familie. Etwa zur selben Zeit (1938) hat F. v. HUENE einen Pseudosuchier aus Tanganjika als Stagonolepididen beschrieben und ihn deshalb auch *Stagonosuchus* genannt. 1956 führt A. S. ROMER *Rauisuchus*, *Prestosuchus*, *Procerosuchus* und *Stagonosuchus* dagegen als fragliche Ornithosuchiden auf. Unabhängig von einander haben O. A. REIG (1961) anlässlich der Untersuchung von *Saurosuchus* aus Argentinien und B. KREBS (1965) im Zusammenhang mit der Bearbeitung von *Ticinosuchus* aus der Schweiz dargelegt, daß die erwähnten Formen eine natürliche Gruppe von Pseudosuchiern bilden, die sich klar von den Stagonolepididen und Ornithosuchiden unterscheidet. Es sind großwüchsige aber leicht gebaute, schwach gepanzerte, carnivore Pseudosuchier, die sich durch die Fähigkeit zu schnellem, qua-

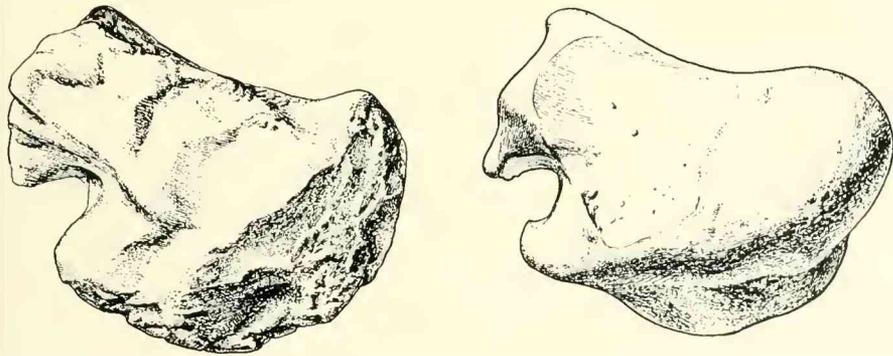


Abb. 2: Astragalus, von vorn. Links, *Rauisuchus tiradentes* F. v. HUENE, nat. Gr. Rechts, *Crocodylus porosus*, auf die gleiche Größe gebracht.

drupedem Laufen auszeichnen. Diese Gruppe entspricht einer Familie, der den Nomenklatur-Regeln gemäß der Name Rausuchidae zukommt und deren Typus-Gattung *Rausuchus* ist.

Wie eingangs bemerkt hat B. HUGHES (1963) *Rausuchus* auf Grund gewisser Ähnlichkeiten der Wirbel und des Beckens mit den entsprechenden Elementen des Proterosuchiers *Erythrosuchus* mit Vorbehalt den Erythrosuchidae zugeordnet. Außerdem erwog B. HUGHES, *Saurosuchus* wegen Übereinstimmungen mit *Rausuchus* ebenfalls bei den Erythrosuchiden unterzubringen. A. S. ROMER übernahm in der dritten Auflage seiner „Vertebrate Paleontology“ (1966) diese Auffassung und führt *Rausuchus* wie auch *Saurosuchus* mit Fragezeichen bei den Proterosuchia auf, während er *Prestosuchus* als neue Typus-Gattung der restlichen, bei den Pseudosuchiern verbleibenden Gruppe wählt, die damit den Namen Prestosuchidae erhält. 1972 stellt A. S. ROMER die Familie „Prestosuchidae“, in die er nun *Rausuchus* und *Saurosuchus* wieder einbezieht, als Ganzes zu den Proterosuchia. Zu den „Prestosuchiden“ rechnet er neben einigen fraglichen Funden jetzt auch *Shansisuchus*, eine von C. C. YOUNG (1964) beschriebene, plumpe, primitive Form aus China, und überträgt offenbar dessen ursprüngliche Züge auf die ganze Familie. *Shansisuchus* ist, wie C. C. YOUNG annimmt und A. J. CHARIG & O. A. REIG (1970) bestätigt haben, tatsächlich ein Proterosuchier. Die übrigen Vertreter der umstrittenen Gruppe haben jedoch im Gegensatz zu *Shansisuchus* und den Proterosuchiern, allein was den Fortbewegungsapparat betrifft, ein extrem dreistrahliges Becken mit einem stabförmigen Ischium, lange schlanke Gliedmassen, wobei in der Vorderextremität der Radius annähernd so lang ist wie der Humerus oder etwas länger, und vor allem im Tarsus das charakteristische Astragalus/Calcaneus-Gelenk. Daß insbesondere *Rausuchus* kein Proterosuchier sein kann, wurde hier an Hand seines Astragalus nachgewiesen. Alle erhaltenen Elemente von *Rausuchus* stimmen dagegen mit jenen von *Prestosuchus*, *Procerosuchus*, *Stagonosuchus*, *Saurosuchus* und *Ticinosuchus* überein. Es kann kein Zweifel bestehen, daß *Rausuchus* in diese Gruppe gehört und also zu Recht Typus-Gattung der Pseudosuchier-Familie Rausuchidae³⁾ ist.

Auch an dieser Stelle sei den Herren Prof. Dr. R. DEHM und Dr. P. WELLNHOFER, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München, für die Erlaubnis, das Material aus F. v. HUENES Grabungen in Südbrasilien einsehen und den Unterschenkel von *Rausuchus* neu bearbeiten zu dürfen, bestens gedankt. Herrn PETER BERNDT danke ich herzlich für die Anfertigung der Zeichnungen.

Literatur

- CHARIG, A. J. & REIG, O. A.: The classification of the Proterosuchia. — Biol. J. Linnean Soc. London, 2, S. 125—171, 6 Abb., 3 Tab., London 1970.
- COX, C. B.: Changes in terrestrial vertebrate faunas during the Mesozoic. — In HARLAND, W. B. et al. (Eds): The fossil record, S. 77—89, 1 Abb., 1 Tab., London (Geological Society) 1967.
- HUENE, F. v.: Ein großer Stagonolepide aus der jüngeren Trias Ostafrikas. — N. Jb. Miner. etc., Beil.-Bd., (B), 80, 2, S. 264—278, Taf. 10—11, Stuttgart 1938.

³⁾ Eine eingehende Darstellung der Rausuchidae findet sich im Kapitel Pseudosuchia (B. KREBS 1973) des von O. KUHN herausgegebenen „Handbuches der Paläoherpologie“.

- HUENE, F. v.: Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabung in Südbrasilien 1928/29. — Lfg. 3/4, S. 161—332, Abb. 28—66, Taf. 18—38, München (C. H. Beck) 1942.
- HUGHES, B.: The earliest archosaurian reptiles. — South african J. Sci., 59, 5, S. 221—241, 6 Abb., Johannesburg 1963.
- KREBS, B.: Bau und Funktion des Tarsus eines Pseudosuchiers aus der Trias des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). — Paläont. Z., 37, 1/2, S. 88—95, 5 Abb., Stuttgart 1963.
- KREBS, B.: *Ticinosuchus ferox* nov. gen. nov. sp. Ein neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio. — (In KUHN-SCHNYDER, E. & PEYER, B.: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen, XIX) Schweiz. paläont. Abh., 81, 140 S., 68 Abb., 3 Taf., 9 Tab., Basel 1965.
- KREBS, B.: Pseudosuchia. — In KUHN, O. (Ed): Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 13, Stuttgart & Portland (Gustav Fischer) im Druck 1973.
- RIG, O. A.: Acerca de la posición sistemática de la familia Rauisuchidae y del género *Saurosuchus* (Reptilia, Thecodontia). — Publ. Mus. municipal Cienc. naturales tradicionales Mar del Plata, 1, 3, S. 73—114, 15 Abb., Mar del Plata 1961.
- ROMER, A. S.: Osteology of the reptiles. — XXI + 772 S., 248 Abb., Chicago (University of Chicago Press) 1956.
- ROMER, A. S.: Vertebrate paleontology. 3rd ed. — VIII + 468 S., 443 Abb., 4 Tab., Chicago & London (University of Chicago Press) 1966.
- ROMER, A. S.: The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XVI. Thecodont classification. — Breviora Mus. comp. Zool., 395, 24 S., Cambridge, Mass. 1972.
- WALKER, A. D.: Triassic reptiles from the Elgin area: *Ornithosuchus* and the origin of carnosaurs. — Philos. Trans. roy. Soc. London, (B), 248, 744, S. 53—134, 18 Abb., London 1964.
- YOUNG, C. C.: The pseudosuchians in China. — Palaeontologia sinica, 151, S. 1—205, 64 Abb., 10 Taf., 27 Tab., Peking 1964.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Histor. Geologie](#)

Jahr/Year: 1973

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Krebs Bernard

Artikel/Article: [Der Tarsus von Rausuchus \(Pseudosuchia, Mittel-Trias\) 95-101](#)