

DIE FOSSILEN FÄHRTEN IM RHÄT VON ISCHIGUALASTO IN NORDWEST-ARGENTINIEN.

Von

FRIEDRICH FRHR. V. HUENE

(Tübingen).

Mit Tafel IX.

Im Jahre 1927 machte Herr R. RIGAL, Geologe der Argentinischen geologischen Landesanstalt, Untersuchungen zu einer Kohlenschürfung in den mächtigen Rhätablagerungen des schwer zugänglichen Campo de Ischigualasto in der Provinz La Rioja im nordwestlichen Argentinien. Außer kleinen Kohlenschmitzen und Pflanzenhäksel sind Fossilien von dort nicht bekannt. Bei dieser Gelegenheit entdeckte Herr RIGAL fossile Fährten im anstehenden Gestein. Im Frühling 1928 lud der Direktor der Argentinischen geologischen Landesanstalt, Herr Dr. J. M. SOBRAL, mich in sehr freundlicher Weise ein, diese Fährten näher zu untersuchen. Da ich in demselben Jahre in Brasilien, also in verhältnismäßiger Nähe, tätig war, konnte mir sogar in zuvorkommendster Weise die Reise an den Fundort ermöglicht werden, um Abdrücke zu machen. Herr RIGAL führte mich im Auftrag des Direktors der Landesanstalt im Januar 1929 dorthin. Herrn Dr. SOBRAL bin ich daher zu großem Dank verbunden, ebenso Herrn RIGAL, der mir viele Informationen gab.

Die Fährten liegen auf der Schichtfläche eines hellen dickbankigen Mergelkalkes im trockenen Bachbett nahe bei der Kohlenschürfung. Diese liegt in einem wilden und schwer zugänglichen Felsgebiet. Die Fährten sind leider der Zerstörung nicht wenig ausgesetzt. Sie wurden an Ort und Stelle gemessen und Löschblattabdrücke von ihnen gemacht, indem auf jeder Fährte mit einem in Wasser getauchten Tuch ein dickes Löschblatt angedrückt wurde, das die Sonne in kurzem trocknete. Diese großen Löschblätter mit ihrem Relief wurden in einer leeren Kiste von einem Packer abtransportiert und mir dann nach Tübingen geschickt. Hier wurde mit

einem Schellackzerstäuber das weiche Löschblatt soweit gehärtet, daß Gipsabdrücke davon angefertigt werden konnten. Diese habe ich in dunklem Raum bei einseitiger Lampenbeleuchtung studiert, wie das draußen in der Natur niemals möglich gewesen wäre. Mit Hilfe eines Diopters wurden die Zeichnungen vom Verfasser angefertigt und wieder in die gemessenen Abstände gebracht.

Die Fährten sind auf der oberen Schichtfläche vertieft, sind also die wirklichen Originalabdrücke des Fußes. Es sind im ganzen 9 Abdrücke von Hinterfüßen und 8 solche von Vorderfüßen vorhanden: sie gehören zu zwei sich kreuzenden Tierfährten. Der Vorderfuß ist stets dicht vor dem Hinterfuß der gleichen Seite eingedrückt, daher habe ich diese beiden stets mit einer gemeinsamen Nummer bezeichnet. Fährte 1—3 gehören dem einen, 4—9 dem andern Tier an. Bei Fährte 3 ist der Vorderfuß nicht mehr erhalten. Die erste Fährtenfolge ist 3,2 m lang, die zweite 6 m; sie kreuzen sich beinahe rechtwinklig.

1. Beschreibung der Fährten.

- a) Fährtenfolge I.
- b) Fährtenfolge II.
- c) Schritt.

2. Größe und Gestalt des Fährtengängers.

3. Versuch einer Bestimmung des Fährtengängers.

1. Beschreibung der Fährten.

a) Fährtenfolge I (Nr. 1—3): Die Fährtenfolge ist Nr. 1 rechts, Nr. 2 links, Nr. 3 rechts. Bei Nr. 3 fehlt der Vorderfuß.

Hinterfuß Der Fuß zeigt bei allen Spuren 4 Zehen, und zwar 1—4, die fünfte Zehe fehlt stets im Abdruck. Die erste Zehe ist die kürzeste, die dritte die längste, die vierte ist etwas länger als die zweite. Die Zehen sind dick und ziemlich kurz und tragen vorn spitze Klauen, die aber auch kurz sind; die erste Klaue ist scheinbar die längste (3,1 cm), aber höchst wahrscheinlich hat die Klaue beim Abheben den Boden gestreift, wahrscheinlich ist ihre wirkliche Länge nur 2,4 cm. Ein kurzes Metatarsalpolster ist auf der medialen Seite, also hinter den beiden ersten Zehen abgedrückt. Der Tritt ist also schwach entaxonisch. Die Gangart ist vollkommen schnürend. Die Richtung der dritten Zehe ist mit der Spitze schwach auswärts gewendet. Bei Nr. 1 und etwas weniger auch bei Nr. 3 sind die Zehen zwischen der zweiten und dritten wenig gespreizt und die erste Zehe

ist (auch bei Nr. 2) der zweiten sehr eng angeschmiegt. Bei der zweiten Zehe von Nr. 3 sieht man die zwei Phalangen hinter der Klaue abgesetzt, bei der vierten Zehe hinter der Klaue 4, bei Nr. 2 sieht man an der dritten Zehe 3 Phalangen und ganz undeutliche Phalangenabsätze an der zweiten Zehe. Die Klauen sind erkennbar bei Nr. 1 an Zehe 1 und 2, bei Nr. 2 an Zehe 3 (und 2), bei Nr. 3 an Zehe 2, 3 und 4.

	Nr. 1 cm	Nr. 2 cm	Nr. 3 cm	
	24 od.			
Größte Länge von Klauenspitze bis Hinterende des Ballens	1. Zehe:	31	14	24
	2. "	34	29	33
	3. "	36	38	39
	4. "	32	33	34
Größte Breite von der Spitze der Zehe 1—4	26	25	28	

Vorderfuß Der Vorderfuß zeigt 5 Zehen. Der erste Finger ist der kleinste, der zweite und dritte sind die längsten, beide etwa gleich lang; beide sind nach vorn gerichtet, divergieren allerdings bei Nr. 1 recht stark (hier ist am Hinterfuß das gleiche der Fall). Der vierte Finger ist etwas größer und namentlich dicker als der erste, steht aber viel stärker als jener seitlich (medial) ab. Der fünfte Finger ist so lang oder länger als der zweite und richtet sich direkt rückwärts mit leicht S-förmiger Krümmung; in der Mitte ist er dick und spitzt sich nach dem Ende zu. Bei Nr. 1 hat der fünfte Finger scheinbar eine viel zu große Länge, es muß dies durch ein Nachvorne-Glitschen zustande gekommen sein; einen leichten Eindruck des Endes sieht man übrigens auch in der Nr. 2 entsprechenden Länge.



	Nr. 1 cm	Nr. 2 cm	
Größte Länge bis Ansatz des 5. Fingers	1:	10	9
	2:	14	14
	3:	14	14
	4:	10	10
	5:	12	12
Größte Breite von Spitze Finger 1—4.	scheinbar	19	
		16	17
Länge Finger 2—5		25	26
	scheinbar	30	

Schritt Die Füße sind in der Weise aufgesetzt, daß stets der rechte Vorderfuß unmittelbar vor dem rechten Hinterfuß steht. Die Schrittweite ist 145 bzw. 143 cm, gemessen von der Klauenspitze der dritten Zehe rechts zur nächsten links. Die Eindrucktiefe des Fußballens ist etwa doppelt so stark wie die Handfläche. Die Fingerspitze des zweiten und dritten Fingers der Hand und zum Teil auch des fünften sind tiefer eingedrückt als die Handfläche; wahrscheinlich ist diese größere Tiefe aber beim Abstoß zustande gekommen. Die normale Drucktiefe habe ich am Fußballen (Metatarsalpolster) und in der Handfläche (Metacarpalpolster) angenommen. Die Tiefe des Eindruckes in Beziehung gebracht zur Größe der belasteten Fläche ergibt das Verhältnis der Körperlast auf Fuß und Hand. Und diese in Beziehung gebracht zu der berechenbaren Rumpflänge und ungefähren Schulterhöhe sind wichtig für die Bestimmung des Tieres, das die Fährten hinterlassen hat.

Es fällt auf, daß an rechten Fuß und an der rechten Hand bei Nr. 1 die Zehen und die Finger zwischen dem zweiten und dritten Strahl gespreizt sind. Bei dem folgenden linken Abdruck (Nr. 2) ist das nicht der Fall, jedoch wieder in geringerem Maße an dem folgenden Tritt (Nr. 3). Aus dem übermäßig verlängerten Abdruck des fünften Fingers von Nr. 1 dürfte auf ein geringes Gleiten nach vorne zu schließen sein; das Spreizen von Fuß und Hand ist dann die Reaktion darauf; das Spreizen bezweckt eine Arretierung der Gleitbewegung der Hand, und der Fuß folgt reflektorisch. Noch beim folgenden Schritt haben die Zehen sich nicht wieder völlig zusammengelegt.

b) **Fährtenfolge II** (Nr. 3—9): Die Fährten Nr. 4, 6, 8 sind rechts und Nr. 5, 7, 9 links. Es sind überall Hinter- und Vorderfüße abgedrückt.

Hinterfuß An keinem der Fußabdrücke sind mehr als 4 Zehen sichtbar, von der fünften ist nirgend eine Spur; bei Nr. 8 und 9 fehlt auch die erste Zehe. Die erste Zehe ist bei weitem die kürzeste, die dritte Zehe ist die längste, aber die vierte bleibt nur wenig hinter ihr zurück, die zweite ist merklich kürzer als die vierte Zehe. Die Metatarsalpolster liegen hinter der ersten und zweiten Zehe weiter vorn als hinter der dritten und namentlich vierten Zehe. Der Fuß ist also entaxonisch. Die Gangart ist schnürend wie bei Fährtenfolge I. Die dritte Zehe ist genau nach vorne gerichtet. Die drei Mittelzehen divergieren gleichmäßig mit nur geringem Winkel nach vorne. Bei den ersten Tritten (Nr. 4—6) ist die erste Zehe ganz

abgedrückt; dann aber hebt sie sich in die Höhe, so daß sie bei Nr. 7 nur noch hinten ganz kurz (d. h. ohne die Spitze) zum Abdruck kommt, bei Nr. 8 und 9 fehlt sie, nur das Metatarsalpolster ist noch schwach angedeutet. Die Phalangen sind meist nicht deutlich zu erkennen, am besten bei Nr. 7, 8 und 9: die Formel ist mit den Endklauen: 2, 3, 4, 5 für die 4 ersten Zehen. Bei Nr. 4 kann man sich fragen, ob eine fünfte Zehe mit 29 cm Länge unter die vierte Zehe geschlagen ist, aber es scheint mir unwahrscheinlich; vermutlich handelt es sich nur um eine Hautfalte unter der vierten Zehe. Sehr lang und spitz sind die Klauen nirgend; sie sind kurz und breit wie bei der Fährtenfolge I.

		Nr. 4	Nr. 5	Nr. 6	Nr. 7	Nr. 8	Nr. 9
		cm	cm	cm	cm	cm	cm
Größte Länge von Klauen Spitze bis Hinterende des Ballens	Zehe 1:	16	17	17	18	—	—
	2:	24	28	25	26	30	21
	3:	33	38	37	33	34,5	39
	4:	32	37	36	30	33	35
Breite 1—4		22	26	26	24	20	20
						(2—4)	(2—4)

Vorderfuß Die Abdrücke des Vorderfußes lassen meist den ersten Finger nicht erkennen, nur bei Nr. 8 ist er ganz klein vorhanden, vielleicht auch bei Nr. 5, ein kleiner Ansatz ist auch bei Nr. 7. Die 3 Mittelfinger sind so nach vorne gewendet, daß der zweite am direktesten in der Gangrichtung nach vorne zeigt; bei Nr. 4 und 5 liegt diese Richtung zwischen dem zweiten und dritten Finger; der vierte Finger ist etwas stärker abgespreizt, am wenigsten bei Nr. 5. Die Abdrücke der Finger 2—4 sind kurz, ziemlich dick und mäßig zugespitzt; man muß annehmen, daß an der Spitze Klauen sind, aber sie müssen kurz und breit gewesen sein. Bei Finger 2 von Nr. 6 sieht man, daß die Hand mit lateraler Richtung vom Boden abgehoben wurde, da die Klauen Spitze in dieser Richtung eine kurze Schramme hinterlassen hat; ebenso ist bei Nr. 7 an der Spitze des vierten Fingers eine Schramme, deren Richtung etwa 135° von der des zweiten Fingers lateralwärts abweicht. Der fünfte Finger ist dem zweiten fast direkt opponiert. Von einem gedachten Punkt in der Mitte der Handfläche ist der fünfte Finger gleich lang wie der zweite, sein Abdruck ist stärker zugespitzt als bei den andern Fingern. Bei Nr. 5 und 6 ist der fünfte Finger — sei es durch Gleiten,

sei es durch Schleifen — mehrfach abgedrückt und sein richtiger Umriß undeutlich.

	Nr. 4 cm	Nr. 5 cm	Nr. 6 cm	Nr. 7 cm	Nr. 8 cm	Nr. 9 cm
Größte Länge bis	—	—	—	—	5	—
Finger 1:	—	—	—	—	5	—
" 2:	15	?13	13	13	13	12
Ansatz des	15	?13	13	13,5	13	12
5. Fingers	12	—	10	11	9	9
" 4:	14	—	—	12	12	13
" 5:	14	—	—	12	12	13
Größte Breite vom 1. (2.) bis						
4. Finger	18	15	14	—	14	14
					(17)	
Länge Finger 2—5	29	—	?25	25	25	24

c) Schritt: Bei der Schrittfolge II steht ebenso wie bei I stets der Vorderfuß dicht vor dem Hinterfuß der gleichen Seite, und zwar ist die Spitze der dritten Zehe 4—10 cm über die zurückgewendete Spitze des fünften Fingers hinaus nach vorn gesetzt. Die Eindrucktiefe des Fußballens ist durchschnittlich etwa $2\frac{1}{2}$ mal so tief wie die der Handfläche, dagegen sind die Finger der Hand und manchmal die Spitzen der Zehen stärker eingedrückt, aber dies hängt mit dem Abheben des Fußes zusammen und ist nicht einfache Belastung. Die Füße sind vollkommen schnürend aufgesetzt, zwar bemerkt man zwischen Nr. 6 und 7 eine kleine Verschiebung nach links, aber so wie die Tritte 4—6 sind auch die Tritte 7—9 wieder auf einer Geraden.

Die Schrittlängen der beiden Spuren I und II sind folgende:

	Nr.	Länge des Hinterfußes cm	Ganze Länge d. Hinter- u Vorderfußes cm	Schrittlänge cm	Mittlere Schrittlänge cm
Fährte I	1	34	58	Nr. 1—2 = 145	144
	2	38	56		
	3	36	—	2—3 = 143	
Fährte II	4	33	60	Nr. 4—5 = 106	106
	5	37	50	5—6 = 115	
	6	38	50	6—7 = 94	
	7	34	52	7—8 = 107	
	8	34	58	8—9 = 108	
	9	39	59		

Vergleichung von Fährtenfolge I und II Die beiden Fährtenfolgen zeigen einige Verschiedenheit, indem bei I die Schritte länger sind als bei II, die Einzelabdrücke aber gleiche Größe haben. Der erste Finger der Hand erscheint nur bei I in ganzer Größe, bei der gemächlicher getretenen Fährte II erscheint er nur in Nr. 5 und 8 sowie in Nr. 7 in kleiner Andeutung. Im Fuß ist die vierte Zehe von I etwas dicker, das liegt aber nur in einer leichten Verschiedenheit im Aufsetzen des Fußes, die mit der raschen Gangart zusammenhängen muß (etwas mehr exaxonisches Aufsetzen). Sonst ist im Fuß keine Verschiedenheit. Daher möchte ich annehmen, daß die beiden Fährten von artgleichen Tieren herrühren, die in etwas verschiedener Gangart diese Spuren hinterlassen haben. Die Fährte I rührt von rascherem Gang her als Fährte II. Die Tritte sind gleich groß.

2. Größe und Gestalt des Fährtegängers.

Nach den Feststellungen SOERGEL's (W. SOERGEL: Die Fährten der *Chirotheria*, eine paläobiologische Studie. Verl. G. Fischer, Jena 1925, 92 S. mit 62 Fig.) kann aus der Lage der Fußabdrücke die Rumpflänge ersehen werden. Genau ist die Distanz zwischen Schulter- und Beckengelenk. Diese Länge entspricht der Distanz von der Mitte zwischen den Zentren des rechten und linken Hinterfußes und dem Zentrum der Hand vor dem nach vorne folgenden Hinterfuß. Daraus ergibt sich aus Fährte I eine Rumpflänge von 220 cm und aus Fährte II bei den verschiedenen Schritten: 215, 197, 208 und 204 cm, mit einer mittleren Rumpflänge von 206 cm.

Die Eindringtiefen der Tritte sind folgende:

Nr.	Metacarpalpolster mm	Metatarsalpolster mm
1	1	2,5
2	3	6
3	—	1
4	2	2
5	1,5	2
6	1	2
7	1	3
8	0.5	3
9	1	1
Durchschnittliche Eindringtiefe:	1,5	2,7

Setzt man die Eindringtiefe des Vorderfußes gleich 1, so ist die des Hinterfußes gleich 1,8. Also ist

Drucktiefe Vorderfuß: Hinterfuß = 1 : 1,8.

Die Drucktiefe in Beziehung gebracht zur Trittläche gibt die Belastung durch den Körper.

Die Größe der Trittläche der Hand ist durchschnittlich etwa 324 cm².

Die gleiche Größe für den Fuß ergibt etwa 676 cm².

Da nun Druck mal Fläche gleich Belastung ist, so ergibt sich:

$$1 \times 324 : 1,8 \times 676 = 324 : 1216,8 = 1 : 3,7.$$

Setzt man also die Belastung auf der Fläche der Hand gleich 1, so ist die Körperbelastung auf der Trittläche des Fußes 3,7mal größer. Daraus lassen sich gewisse Körperproportionen entnehmen, die zur Bestimmung des Tieres anzuwenden sind neben der Gestalt und Lage der Zehen und Finger.

Mit einiger Fehlergrenze läßt sich nach SOERGEL (l. c.) auch die Körperhöhe des Fährtengängers ermitteln, oder genauer die Höhe des Schultergelenkes über dem Boden. Da die Vorderextremität kürzer zu sein pflegt als die hintere, wird sie also auch weniger geknickt gewesen sein. Man denke sich ein gleichschenkliges Dreieck, dessen Basis die Länge von der Mitte der einen Handspur zur nächsten hat und dessen aufsteigende Schenkel der scheinbaren Länge der Vorderextremitäten entsprechen. Dann ist die Spitze im Schultergelenk; gegeben ist die Länge der Basis, und es handelt sich darum, den Winkel an der Spitze des Dreiecks zu finden, der einer durchschnittlichen Schrittgröße entspricht, dadurch wird die Höhe und die scheinbare Extremitätengröße bestimmt (die wirkliche ist natürlich größer, da Ellbogen und Handgelenk Winkel bilden). Durch Konstruktion habe ich bei 60° Schreitwinkel für die Schrittweite 144 cm (der ersten Fährtenfolge) zirka 125 cm Schulterhöhe gefunden. Bei gleicher Höhe gibt es für die Schrittweite von 106 cm (der zweiten Fährtenfolge) zirka 50°. Das scheinen mir durchaus mögliche Winkel zu sein. Bei Annahme geringerer Winkel ergibt sich natürlich eine größere Höhe. Bei 140 cm Schulterhöhe würden sich Schreitwinkel von zirka 53° resp. 43° ergeben. Ich nehme also eine Schultergelenkshöhe von 135 cm mit Schreitwinkeln von 55° und 45° an.

Diese Fährtenzügler waren also recht große Tiere, hochbeinig und mit 2½ m langem Rumpf. Der Hals kann nur kurz und der Kopf

nicht lang gewesen sein, da ja der Hinterleib mehr als $3\frac{1}{2}$ mal schwerer war als die Vorderhälfte. Nach vielen Konstruktionsversuchen muß ich annehmen, daß die Hinterextremität nicht sehr wesentlich länger war als die Vorderextremität.

3. Versuch einer Bestimmung des Fährtengängers.

Es handelt sich um kontinentale Tiere der obersten Trias. Damals gab es Schildkröten, Squamata, Rhynchocephalen, Thecodontier, Saurischier, Ornithischier, Flugsaurier und vielleicht Vögel sowie kleine primitive Säugetiere. Von vorneherein kann man absehen von Schildkröten, Flugsauriern, Vögeln und Säugetieren. Es bleiben also 6 Gruppen. Um diese mit Erfolg prüfen zu können, sind hier die Charakteristika des Fährtengängers nochmals zusammengestellt:

1. schnürender Gang,
2. Handfläche weniger als halb so groß wie Fußfläche,
3. digitigrader Gang von Hand und Fuß,
4. fünfte Fußzehe nicht abgedrückt,
5. dritte Fußzehe am längsten,
6. Phalangenformel anscheinend normal,
7. Fußklauen kurz und breit keilförmig,
8. Hand fünffingerig,
9. Daumen häufig nicht abgedrückt,
10. fünfter Finger der Hand lang und, dem zweiten opponiert, rückwärts gewendet,
11. Finger 2, 3 und 4 fast gleich lang; fünfter Finger so lang wie der längste von jenen,
12. Klauen der Hand nicht groß,
13. Fuß wird nach vorn abgehoben,
14. Hand wird lateralwärts abgehoben,
15. Handfläche weniger tief eingedrückt als Finger,
16. enorme Größe des Tieres, dessen Last zu beinahe $\frac{3}{4}$ auf den Hinterbeinen ruht.

Squamata oder auch die nächsten Verwandten ihrer primitivsten Vertreter kann man sich nur klein denken. Vor allem ist bei ihnen die vierte Fußzehe die längste. Von rückwärts gewendetem fünften Finger ist nichts bekannt. Die Gruppe kann also ausscheiden.

Krokodile kann man sich nicht in der Größe des Fährtengängers denken. Der fünfte Finger der Hand ist bei ihnen stets klein

und der Fuß ist plantigrad. Auch der vierte Finger der Hand pflegt wesentlich kleiner zu sein als der zweite und dritte. Das trifft alles für den Fährtengänger nicht zu. Vor allem sind Krokodile nicht so hochbeinig, daß sie schnürenden Gang haben könnten und die vordere Körperhälfte ist schwer.

Unter den *Rhynchocephalen* könnten nur Rhynchosaurier herangezogen werden. Bei der Gattung *Rhynchosaurus* ist im Fuß die vierte Zehe die längste, die erste die kürzeste, die andern vermitteln, die fünfte Zehe ist viel schwächer als die andern und ganz kurz. Auch bei *Hyperodapedon* ist die fünfte Zehe ganz kurz, die andern verhalten sich ähnlich wie bei *Rhynchosaurus*. An einem der großen *Scaphonyx*-Funde, die ich 1929 aus Rio Grande do Sul mitgebracht habe, ist die fünfte Fußzehe noch stärker reduziert als bei *Hyperodapedon*; da aber die Funde zurzeit noch nicht präpariert sind, ist über die Länge der andern Fußzehen noch nichts auszusagen. Der Fuß von *Howesia* ist dem von *Hyperodapedon* ähnlich. In der Hand ist von keinem Rhynchosaurier ein rückwärts gewendeter fünfter Finger bekannt. Von *Rhynchosaurus* ist die Hand genau beschrieben. Im übrigen sind alle Rhynchosaurier der mittleren und oberen Trias so plump, daß sie nicht schnürenden Gang gehabt haben können, nur die primitiven kleinen Rhynchocephalen sind teilweise schlank gebaut, haben aber stets im Fuß die vierte Zehe als längste und dazu eine lange lateral gerichtete fünfte Zehe. Rhynchosaurier und Rhynchocephalen überhaupt müssen ausscheiden.

Die *Thecodontier* sind eine primitive Gruppe mit sehr verschiedener Spezialisierung und zum Teil hochgradiger Anpassung. Von den *Pelycosimia* kennt man Hand und Fuß nicht. Parasuchier können ihrer krokodilartigen Gestalt wegen nicht schnürenden Gang gehabt haben. Die Hand von *Mystriosuchus* (HUENE: Neuer Beitrag zur Kenntnis der Parasuchier. Jahrb. Preuß. geol. Landesanstalt, 42, 1. 1922. S. 79, Fig. 42—47) hat 5 Finger, deren zweiter und dritter am stärksten und längsten sind, der vierte ist schwächer, aber vielleicht nicht viel kürzer als diese, der erste ist noch schwächer aber nicht ganz klein; der fünfte ist der schwächste, aber keineswegs kurz, und wendet sich seitwärts, nach seinem Bau und seiner Einfügung in den Verband aber sicher nicht rückwärts. Im Fuß ist die fünfte Zehe zwar kürzer als die andern, aber kräftig, und würde sicher in der Fährte deutlich zum Ausdruck kommen. Bei primitiven Parasuchiern aus der Verwandtschaft von *Stagonolepis*

und *Episcoposaurus* (die ich aus Brasilien mitgebracht habe) nehmen die Zehen des Fußes I—IV an Länge zu und V ist kräftig aber kürzer. Der Fuß des Fährtengängers stimmt also sicher nicht mit diesen primitiven Parasuchiern. *Pseudosuchier* verhalten sich in Hand und Fuß ähnlich den Parasuchiern, wenn man z. B. *Aëtosaurus ferratus* ansieht (HUENE, Acta. Zool. 1920. S. 480—483 mit Fig.); wenn auch die Hand einen noch überlegen ließe, ob eine der von Ischigualasto ähnliche Fährte bei nahen Verwandten möglich wäre, so verbietet doch der Fuß solches ganz. Es scheinen somit auch die Thecodontier nicht in Betracht zu kommen.

Die Saurischier sind im allgemeinen höher spezialisiert als die Thecodontier. Der Fuß hat bei manchen Formen eine gewisse Ähnlichkeit mit den Fährten, aber stets sind die Klauen größer. Die Hand der Fährten weicht jedoch völlig von der aller bekannten Saurischier ab, indem bei diesen der fünfte Finger immer klein ist wie bei den Krokodilen, zwar wohl seitwärts gewendet, nie aber so stark rückwärts. Und nur wenige primitive Saurischier sind noch ganz quadruped. Auch bei den Sauropoden ist die Hand ganz anders gebaut, sie ist größer und auf ihr ruht stärkere Last. Also weder Coelurosaurier noch Carnosaurier noch Prosauropoden noch Sauropoden können als Fährtengänger in Betracht kommen.

Es bleiben nur noch die *Ornithischia* zu vergleichen, die ziemlich vielgestaltig sind. Von dem primitiven triassischen *Poposaurus* sind Hand und Fuß nicht bekannt, ebensowenig von *Nanosaurus*.

Unter den *Hypsilophodontinae* hat *Hypsilophodon* selbst am Fuß keinerlei Reduktion, es ist ein Kletterfuß, an dem die zweite bis fünfte Zehe lang sind; an der Hand ist der fünfte Finger zwar aus der Reihe der andern heraus, seitlich bis rückwärts gestellt, aber ganz rudimentär.

Bei den *Camptosaurinae*, die sich biped, aber wohl teilweise auch noch quadruped bewegen, ist die erste Fußzehe gekürzt, die fünfte stark reduziert. In der Hand ist der erste Finger größer als der fünfte. Nur die drei ersten Finger tragen Klauen (breit und kurz). Der zweite Finger ist der längste.

Bei den rein bipeden *Iguanodontinae* ist der Fuß noch ausgesprochen dreizehig, die erste Zehe erreicht den Boden nicht mehr. Der fünfte, seitlich gestellte Finger der Hand ist lang und gliederreich.

Unter den *Trachodontidae* sind von den *Protrachodontinae* Hand und Fuß unbekannt. Bei den übrigen Gruppen derselben (*Trachodontinae*, *Saurolophinae*, *Lambeosaurinae*) ist der Fuß praktisch dreizehig, die erste Zehe ist stark gekürzt und erreicht den Boden nicht, die fünfte Zehe fehlt. In der Hand fehlt der erste Finger, der dritte ist der stärkste und längste und der zweite und vierte entsprechen sich; der fünfte Finger ist relativ lang, wenn auch merklich kürzer als der vierte.

Unter den Thyreophoren ist bei den Psittacosauriden im Fuß die fünfte Zehe rudimentär, die erste Zehe erreicht noch den Boden. In der Hand ist der vierte Finger rudimentär und der fünfte fehlt. Der dritte Finger ist der längste.

Bei den *Scelidosaurinae* unter den Stegosauriden sind im Fuß die 3 Mittelzehen am stärksten, der erste ist kurz, erreicht vielleicht den Boden gerade noch. Die fünfte Zehe ist rudimentär. Die Klauen sind kurz und keilförmig. Die Hand kennt man nicht.

Bei den *Stegosaurinae* sind in der Hand alle 5 Zehen fast gleich kräftig mit kurzen Phalangen und kurzen breiten Klauen. Die Mittelhandglieder bilden einen Halbkreis oder mehr, so daß der fünfte dem ersten oder zweiten Finger opponiert ist.

Bei den *Acanthopholiden* kennt man Fuß und Hand nicht näher.

Auch von keinem Nodosaurier kennt man die Zusammensetzung von Fuß oder Hand.

Bei den Ceratopsiden ist im Fuß die fünfte Zehe reduziert; die Hand ist sehr ähnlich *Camptosaurus* in der relativen Größe der Finger.

Aus dieser Übersicht ergibt sich, daß bei den Ornithischiern die 3 Mittelzehen in Übereinstimmung mit dem Fährten-gänger vornehmlich entwickelt sind und die fünfte Zehe meist stark reduziert oder obliteriert ist, während die erste meist nur mit der Spitze den Boden erreicht; zwar kommen auch andere Ausbildungen des Fußes vor (*Hypsilophodon*, *Stegosaurus*), ferner, daß in der Hand in vielen Fällen der fünfte Finger stärker entwickelt ist als der erste, der sogar fehlen kann (Trachodontiden); sogar Rückwärtswendung des fünften Fingers kommt vor (Stegosaurier). Daraus ergibt sich die Möglichkeit, daß der Fährten-gänger ein Ornithischier war. Bei dem Versuch einer näheren Bestimmung stößt man allerdings auf Schwierigkeiten. Die andern triassischen Funde sind so unvollständig, daß

Hand und Fuß von ihnen unbekannt sind (*Poposaurus*, *Nanosaurus*, *Geranosaurus*). Von *Scelidosaurus* aus dem unteren Lias kennt man die Hand nicht; der Fuß stimmt mit dem Fährten­gänger. Dieser Zug ist insofern beachtenswert, als bei den mit *Scelidosaurus* nahe verwandten Stegosauriern, die man vom unteren¹⁾ Dogger an kennt, deren Fuß zwar von dem Fährten­gänger verschieden ist, in der Hand einen un­reduzierten und fast rückwärts gerichteten fünften Finger besitzen. Sie sind quadrupede Formen von zum Teil bedeutender Körpergröße. Von den Acanthopholiden und Nodosauriden weiß man nichts über Hand und Fuß. Bei den Ceratopsiden funktioniert der fünfte Finger der Hand noch. So scheint der Fährten­gänger eher zu den Vorläufern der Thyreophoren als der Ornithopöden zu passen. Allerdings weiß man in dieser Hinsicht über *Poposaurus* nichts. Es muß aber hervorgehoben werden, daß *Poposaurus* mit einiger Sicherheit quadruped war, weil die Fibula wesentlich kürzer ist als das Femur. NOPSCHA macht (Centralbl. f. Min. etc. 1921, S. 348) die Geradheit des Femur zugunsten der Bipedie geltend; das scheint mir nicht zu genügen, man denke z. B. an den sicher quadrupeden *Cetiosaurus*. Das Verhältnis Unterschenkel wesentlich kürzer als Oberschenkel findet sich nur bei quadrupeden Formen, während das Verhältnis Unterschenkel gleich lang oder länger als Oberschenkel bei quadrupeden und bei bipeden Formen vorkommt. Es ist nicht zu verwundern, daß der Fährten­gänger aus obertriassischer Zeit nicht genau in eine der Abteilungen der jurassischen und kretazischen Thyreophoren hineinpaßt, da er ja aus der Zeit der Entstehung der Ornithischia oder unmittelbar nachher stammt.

Bei dem Fährten­gänger zeigt der Fuß eine Tendenz zu Bipedie bei guter Marschfähigkeit. Das erweist sich in der starken Entwicklung der 3 Mittelzehen, der mäßigen Reduktion der ersten und der starken der fünften Zehe. Noch charakteristischer ist die Hand, die mit den in gleichmäßiger Winkelung im Halbkreis nach vorne gerichteten ersten 4 Fingern auch zum Gehen geeignet ist, jedoch mit dem großen und stark rückwärts gewendeten fünften Finger als Kletterer zu erkennen ist. Infolge der reduzierten Außenzehen des Fußes und der kurzen und breiten Klauen, die namentlich an der Hand kaum als solche erkennbar sind, kann der Fährten­gänger nicht ein Baumkletterer gewesen sein — er wäre auch viel zu groß dafür —,

¹⁾ Noch unbeschriebener englischer Fund von Prof. D. M. S. WATSON.

sondern man muß ihn für einen Felsenkletterer, das heißt ein Tier des Hochlandes halten, das dem primitiven Stadium noch nahe steht. Diese Auffassung kann eine nebensächliche Stütze finden in der paarweisen Spreizung der ersten 4 Finger der Fährte Nr. 1; sogar im Abdruck des Fußes der gleichen Fährte ist eine Andeutung davon zu sehen; das letztere kann eine unwillkürliche Reflexerscheinung sein, die auf besondere Erfahrung im Aufsetzen der Finger und Zehen auf den Boden schließen lassen könnte, wie sie bei ungleichmäßigem Boden im Gebirge eher erworben wird als auf gleichmäßigem Sandboden oder in der Grassteppe. Die Metacarpalia des Fährtengängers standen im Halbkreis, während die Metatarsalia nur einen sehr flachen Bogen gebildet haben können; sie standen auch wahrscheinlich nicht so steil wie die Mittelhandglieder.

Zu Ehren des Herrn R. RIGAL, Geologen der Argentinischen geologischen Landesanstalt, der die Fährten 1927 im Rhät des Campo de Ischigualasto entdeckt hat, mögen sie als

Rigalites ischigualastianus

bezeichnet werden.

Die vorhergehende Untersuchung hat ergeben, daß der Fährten-
gänger in keine Reptilordnung paßt außer den *Ornithischia*. Dort
allein besteht die Möglichkeit seiner Unterbringung. In die Unter-
ordnung der Ornithopoden paßt er nicht, wohl aber in die der *Thy-*
reophora. Hier muß man ihn als eine primitive Form betrachten, von
der noch nicht bekannt ist, zu welcher der jurassischen und kretazi-
schen Familien seine Beziehungen die nächsten sind.

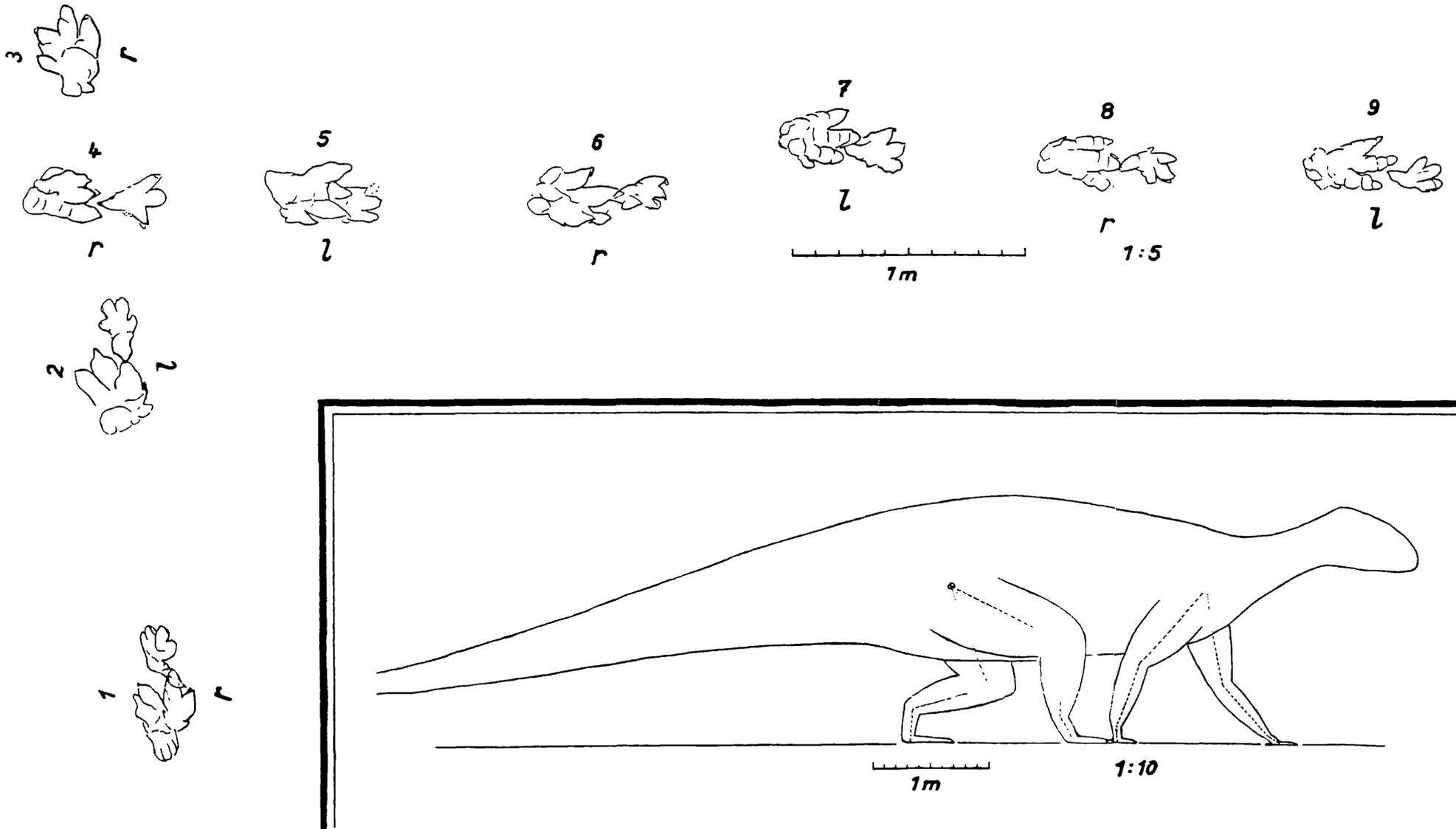
Erklärung der Tafel.

Die Fährten aus dem Rhät von Ischigualasto.

Fußabdrücke Nr. 1—3 (Fährtenfolge I) und Nr. 4—9 (Fährtenfolge II).
r = rechte Fußabdrücke, l = linke Fußabdrücke.

Der Maßstab von 1 m gibt das Größenverhältnis an.

Im Rahmen, in doppelter Verkleinerung wie die Fährten, ist die Kon-
struktion der Proportionen des Fährtengängers.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1931

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Huene Friedrich Freiherr von

Artikel/Article: [Die fossilen Fährten im Rhät von Ischigualasto in Nordwest-Argentinien. 99-112](#)