

3937  
NH

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

## Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 261	18 S., 7 Abb.	Stuttgart, 29. 5. 1998
----------------------------	--------	---------	---------------	------------------------

### *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) und der Rauisuchier von Waldshut – Biomechanische Deutung der Wirbelsäule und Beziehungen zu *Chirotherium sickleri* KAUP

*Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) and the rauisuchian reptile from  
Waldshut – Biomechanical interpretation of the vertebral column  
and relations to *Chirotherium sickleri* KAUP

Von Klaus Ebel, Markdorf, Franz Falkenstein, Dogern,  
Frank-Otto Haderer, Denkendorf & Rupert Wild, Stuttgart

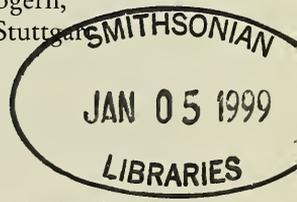
Mit 7 Abbildungen

Summary

The new find of a poposaurid rauisuchian reptile from the Upper Buntsandstein of Waldshut is either closely related to *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) or even attributable to this species. Its osteological features and a biomechanical analysis of the function of the vertebral column of *Ctenosauriscus* as reconstructed by KREBS (1969) demonstrate that *Ctenosauriscus* was a facultative biped. It is highly probable that *Ctenosauriscus* produced tracks of the ichnospecies *Chirotherium sickleri* KAUP with a footprint length of approximately 150 mm and a ratio of stride to foot length of about 5:1. The habitus picture of *Ctenosauriscus* as the producer of bipedal chirotheriid tracks is reconstructed.

Zusammenfassung

Der Neufund eines poposauriden Rauisuchiers im Oberen Buntsandstein von Waldshut ist mit *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) sehr nahe verwandt oder sogar dieser Art zuzuordnen. Aufgrund seiner osteologischen Merkmale und einer biomechanischen Funktionsanalyse an dem von KREBS (1969) rekonstruierten Wirbelsäulenrest von *Ctenosauriscus* wird gefolgert, daß *Ctenosauriscus* fakultativ biped war. Sehr wahrscheinlich erzeugte *Ctenosauriscus* Fährten der Ichnospecies *Chirotherium sickleri* KAUP mit einer Trittsiegellänge des Hinterfußes von etwa 150 mm und einem Verhältniswert Stride zu Fußlänge von etwa 5:1. Es wird ein Habitusbild von *Ctenosauriscus* als Erzeuger bipeder chirotheriider Fährten gegeben.



## Inhalt

1. Verwandtschaftliche Beziehungen und Altersstellung des Waldshuter Rausuchiers (R. WILD & F. FALKENSTEIN) .....	2
2. Zur Biomechanik der Wirbelsäule von <i>Ctenosauriscus</i> (K. EBEL) .....	5
2.1. Biomechanik des Dornfortsatzes als Analogon zum Seilträger eines Auslegerkrans .....	6
2.2. Gleichgewichtsbetrachtung der Kräfte in der Schulterregion eines rezenten Elchs .....	8
2.3. Funktion der Dornfortsätze bei <i>Ctenosauriscus koeneni</i> (v. HUENE) .....	12
3. <i>Ctenosauriscus</i> und <i>Chirotherium</i> (F.-O. HADERER). .....	15
4. Literatur .....	17

## Vorwort

Mit der folgenden Abhandlung haben wir uns das Ziel gesetzt, durch interdisziplinäre Zusammenarbeit von Osteologie, Biomechanik und Paläontologie eine Deutung der rausuchiden Reptilgattung *Ctenosauriscus* KREBS (1969) und der von Rausuchiern erzeugten Fährten vom Typ *Chirotherium* zu geben. Zugleich soll der biologische Zusammenhang zwischen der Fährte einer *Chirotherium*-Art und ihrem Erzeuger aufgezeigt werden. Die biomechanische Interpretation der Wirbelsäule von *Ctenosauriscus* steht dem paläobiologischen Befund nicht entgegen. Die anfangs konträren Ansichten der Autoren konnten zu einer einheitlichen Darstellung soweit zusammengefaßt werden, daß eine Lösung des „*Chirotherium*-Problems“ zumindest für eine Fährten- und Tierart in den folgenden drei Kapiteln präsentiert werden kann.

## Dank

Wir danken Herrn Dr. G. SCHWEIGERT für kritische Durchsicht des Manuskripts, Herrn H. LUMPE, ehemals Fotograf am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart, für die Fotoaufnahme des Iliums des Waldshuter Rausuchiers sowie Herrn Präparator D. HAGMANN für die mit viel Geschick und Interesse ausgeführte Präparation der Wirbeltierreste aus dem Buntsandstein von Waldshut.

## 1. Verwandtschaftliche Beziehungen und Altersstellung des Waldshuter Rausuchiers

R. WILD & F. FALKENSTEIN

Von Sommer 1989 bis Frühjahr 1991 sammelte einer von uns (F. F.) in einer Baugrube für den Erweiterungsbau der Brauerei Waldhaus bei Waldshut eine artenreiche Wirbeltierfauna aus dem Oberen Buntsandstein auf (FALKENSTEIN 1991, 1994) und übergab sie dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart. Ein Teil der Knochen und Zähne wurde in der Zwischenzeit präpariert, ein weiterer Teil befindet sich dort noch in der Präparation. Nach Abschluß der schwierigen und zeitaufwendigen Präparationsarbeiten soll die Gesamtf fauna monographisch bearbeitet werden. Die bislang präparierten Wirbeltierreste verteilen sich auf die Fischgruppen der Selachier, Dipnoer und Actinopterygier, auf die Labyrinthodonten, Nothosaurier, Prolacertier, wenige *Chirotherium*-Fährten und Rausuchier. Von letzteren werden hier einige Reste beschrieben, unter anderem ein linkes Ilium. Es ist für die teilweise Lösung des „*Chirotherium*-Problems“ von großer Bedeutung. Dieses Ilium ermöglicht sowohl die systematische Zuordnung des Waldshuter Rausuchiers als auch

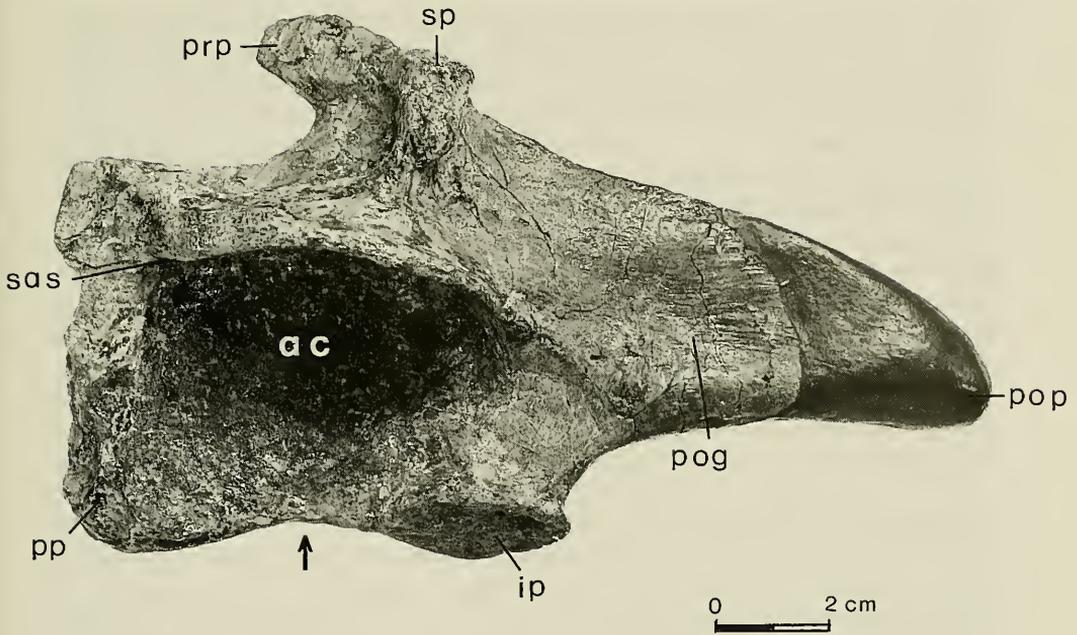


Abb. 1. Waldshuter Rausuchier, SMNS, linkes Ilium.

Abkürzungen: ac = Acetabulum; ip = Ischium-Fortsatz; pog = postacetabulare Grube; pop = postacetabularer Fortsatz; pp = Pubisstiell; prp = praeacetabularer Fortsatz; sas = supraacetabularer Wulst; sp = supraacetabularer, höckerartiger Fortsatz; Pfeil: ventral eingebuchteter Rand des Acetabulums.

Aussagen über die Art seiner Fortbewegungsweise und somit die Erzeugung eines bestimmten chirotheriiden Fährtentyps, nämlich jenes von *Chirotherium sickleri* KAUP (HADERER et al. 1995: 22f.; siehe Kapitel 3).

Das Ilium (Abb. 1) hat ein stark eingetieftes Acetabulum, das von einem ausgeprägten supraacetabularen Wulst dorsal begrenzt wird. Dieser verläuft nach posterior über eine Vertiefung in den breiten, kurzen postacetabularen Fortsatz aus. Von ihm entspringen der *M. iliobtibialis* und der *M. iliofibularis* (COLBERT 1961: 72), die zusammen mit dem *M. iliofemorialis* für die aufgerichtete Stellung der Hintergliedmaßen verantwortlich sind. Das hintere Ende des postacetabularen Fortsatzes ist ergänzt. Der verstärkte praeacetabulare Fortsatz liegt etwa in der Mitte des Ilium hoch über dem Acetabulum. In ähnlicher Ausbildung ist er auch bei dem poposauriden Rausuchier *Bromsgroveia* aus der Mitteltrias von England vorhanden (GALTON 1985: 5ff., Fig. 2 E–I, Fig. 4 H, J; BENTON & GOWER 1997: 82f., Fig. 10). Der Mitte des Iliums zu grenzt der praeacetabulare Fortsatz an eine posteriorwärts eingetieft Grube, die zum Beispiel auch bei *Postosuchus*, einem poposauriden Rausuchier aus der Obertrias von Texas, vermutlich als Muskelansatzstelle ausgebildet ist (CHATTERJEE 1985: 422f., Fig. 10). Von ihr erhebt sich, deutlich vom supraacetabularen Wulst getrennt, ein subvertikal nach dorsal verlaufender, höckerartiger Fortsatz, der supraacetabulare Fortsatz. Von ihm entspringt sehr wahrscheinlich der *M. iliofemorialis* (CHARIG 1972: 30ff.). Als zum Femur ziehender Adduktor-Muskel bewirkt er, zusammen mit dem *M. iliobtibialis* und dem *M. iliofibularis*, die aufge-

richtete Stellung der Hintergliedmaßen. In gleicher Position und ähnlicher Ausbildung findet er sich bei dem biped laufenden Rausuchier *Poposaurus* (COLBERT 1961: 69ff., Fig. 33) aus der Obertrias von Wyoming. Dieser mächtige Muskelansatzhöcker (Abb. 1, sp) ist für die Zuordnung des Waldshuter Iliums zu den poposauriden Rausuchiern von entscheidender Bedeutung. Denn bei der anderen Familie der Rausuchier (diese werden im Sinne von LONG & MURRY 1995 als monophyletische Einheit betrachtet), bei den Rausuchidae, fehlt dieser Muskelhöcker.

Während sich die Rausuchiden offenbar ausschließlich quadruped fortbewegten (LONG & MURRY 1995: 119), waren einige oder vielleicht sogar alle Vertreter der Familie Poposauridae fakultativ biped oder gänzlich biped, wie zum Beispiel *Poposaurus* (COLBERT 1961) oder *Postosuchus* (CHATTERJEE 1985; siehe jedoch LONG & MURRY 1995: 143ff.; 163, Fig. 148). Weitere für die poposauriden Rausuchier charakteristische Merkmale am Waldshuter Ilium sind der verstärkte Pubisstielfortsatz, der etwas schräg nach anteroventral gerichtete, verdickte Ischium-Fortsatz, die hinter dem supraacetabularen Wulst im postacetabularen Fortsatz gelegene postacetabuläre Grube und der ventral eingebuchtete Rand des Acetabulum (LONG & MURRY 1995: 142). Diese Merkmale kennzeichnen auch das Ilium des Poposauriden *Bromsgroveia* aus dem Anis von England (GALTON 1985: 5ff.; Fig. 2 E-I; Fig. 4, H, J; LONG & MURRY 1995: 142, Fig. 147; BENTON & GOWER 1997: 82f.; Fig. 9, 10). *Bromsgroveia* ist stratigraphisch nur wenig jünger als der Waldshuter Rausuchier. Letzterer und *Bromsgroveia* waren fakultativ biped, konnten also auf den Hinterbeinen laufen.

Neuestes Ergebnis der Präparation der Waldshuter Wirbeltierfauna sind *Ctenosauriscus*-ähnliche Dorsalwirbel. Sie zeichnen sich durch dorsad extrem verlängerte, leicht gebogene, seitlich stark abgeplattete und im anteroposterioren Querschnitt sehr schmale Dornfortsätze aus. Es wird davon ausgegangen, daß diese Wirbel der gleichen Rausuchier-Art angehören, von der das Ilium stammt. Denn bei der Seltenheit der Rausuchier ist nicht anzunehmen, daß aus der gleichen Fundschicht im oberen Röt Quarzit (nach FALKENSTEIN & KRÄMER 1990) des Oberen Buntsandsteins, bzw. dem Violetten Horizont 5 (nach ORTLAM 1970), mehr als eine Art von Rausuchiern vorkommt. Außerdem befinden sich noch einige Wirbel im natürlichen Skelettverband, was auf das ursprüngliche Vorhandensein eines Skelettes an der Fundstelle hinweist. In ihrer Morphologie und in den Abmessungen entsprechen diese Wirbel jenen des Pseudosuchiers *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) (KREBS 1969). Sie sind entweder dieser Art zuzuordnen oder gehören zu einer nahe verwandten Form, was erst nach Abschluß der Präparation aller Waldshuter Knochen geklärt werden kann. Aus der Übereinstimmung der Skelettelemente des Waldshuter Rausuchiers mit jenen von *Ctenosauriscus* geht außerdem hervor, daß *Ctenosauriscus* ein poposaurider Rausuchier war und biped laufen konnte.

Zwischen dem Vorkommen des Waldshuter Rausuchiers und *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) bestehen allerdings stratigraphische Unterschiede. Ersterer stammt aus dem Oberen Buntsandstein. Nach KREBS (1969: 711 f.) und aufgrund eines in der Begleitfauna von Waldshut vorkommenden Teilskeletts eines jugendlichen Exemplars von *Tanystropheus antiquus* v. HUENE (WILD 1980a,b) gehört das Röt des Oberen Buntsandsteins bereits ins Anis, in die Unterstufe des Aegae und hat somit bereits mitteltriassisches Alter (vergl. HADERER et al. 1995: 7). Letzterer, *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE), stammt aus dem Buntsandstein der Solling-Folge, also dem oberen Mittleren Buntsandstein (schriftl. Mitt. Dr. J. LEPPER, Hannover). Sein

stratigraphisches Alter ist oberes Scyth bzw. Spath. Der Bausandstein der Solling-Folge wird mit den Karneol-Dolomit-Schichten des obersten Mittleren Buntsandsteins bzw. dem Violetten Horizont 2 (VH2) sensu ORTLAM (1970) im Südschwarzwald korreliert. *Ctenosaurus koeneni* (v. HUENE) ist somit etwa 2 Millionen Jahre älter als der Waldshuter Rauisuchier.

In ihrer Beschreibung von Skeletteilen des poposauriden Rauisuchiers *Bromsgroveia walkeri* GALTON aus dem Anis der English Midlands erwähnen BENTON & GOWER (1997: 86f.; Fig. 16 C, D) einen 55 cm langen, schmalen Dornfortsatz eines ?ctenosaurisciden Archosauriers. Da dieses Knochenfragment, trotz des etwas unterschiedlichen Querschnitts, den verlängerten Dornfortsätzen von *Ctenosaurus* ähnelt und von der *Bromsgroveia*-Fundstelle Sidmouth in Devon stammt, ist es sehr wahrscheinlich, daß es, wie die anderen Einzelknochen, *Bromsgroveia* zuzuordnen ist. Denn kein einziger der beschriebenen Wirbel von *Bromsgroveia* ist mit Fortsatz erhalten. Wahrscheinlich hatte auch *Bromsgroveia* hohe *Ctenosaurus*-ähnliche Dornfortsätze ausgebildet.

Mit *Hypselorhachis mirabilis* CHARIG aus der Mitteltrias von Tanganyika (APPLEBY et al. 1967: 714; KREBS 1969: 705), der vielleicht sogar zu dem von der gleichen Fundstelle stammenden „*Mandasuchus*“ gehört, und *Lotosaurus adentus* ZHANG aus der Mitteltrias von China sind Rauisuchier auch außerhalb Europas bekannt geworden. Daraus kann gefolgert werden, daß dieser zu den Poposauriden zählende Rauisuchier-Typ mit einem durch die hohen Dornfortsätze gebildeten Rückenkamm und der Tendenz zur bipeden Lokomotion bereits in der Mitteltrias auf Pangaea verbreitet war. Er kommt aber offenbar noch in der Obertrias vor, wie *Heptasuchus clarki* DAWLEY, ZAWISKIE & COSGRIFF aus der Popo Agie-Formation von Wyoming belegt (DAWLEY et al. 1971: 1430). Deshalb ist die von KREBS (1969) für *Ctenosaurus* gegebene Deutung des Rückenkamms als „Segel“ zur Thermoregulation oder als Impongerbilde – hier auf diesen, wie oben charakterisierten Rauisuchier-Typ übertragen – weniger wahrscheinlich als seine biomechanische Interpretation in Verbindung mit der Lokomotion. Bestimmte chirotheriide Fährten, nicht nur aus dem Buntsandstein Mitteleuropas, sondern auch in der Mittel- und Obertrias Englands, Frankreichs und Spaniens, von Nord- und Südamerika (LEONARDI 1994) sowie Nord- und Südafrika könnten zur Klärung dieser Frage beitragen.

## 2. Zur Biomechanik der Wirbelsäule von *Ctenosaurus*

K. EBEL

Bei *Ctenosaurus koeneni* (v. HUENE) sind die Dornfortsätze, insbesondere die der Rückenwirbel, an ihren oberen Enden extrem verlängert und zum Teil erheblich gekrümmt. Sie sind seitlich abgeflacht; ihr Querschnitt hat die Form eines schmalen Rechtecks. Dies deutet auf eine adaptiv angestrebte Vergrößerung des Widerstandsmoments der Dornfortsätze hin und legt somit nahe, daß die Ursache für die Verlängerung der Dornfortsätze in einer biomechanischen Funktion zu suchen ist, das heißt, in einer Anpassung an einen gegenüber Vorläuferformen geänderten Verlauf der im Skelett, insbesondere der Wirbelsäule, wirkenden Kräfte bzw. an eine Änderung der Größe der wirkenden Kräfte.

Bisher wurden die Dornfortsätze der Wirbelsäule bei Tetrapoden anscheinend noch nie einer eingehenden Untersuchung hinsichtlich ihrer biomechanischen

Funktion unterzogen. Dies ist umso erstaunlicher, als die Dornfortsätze eine große Variabilität bezüglich ihrer Form, Struktur, Länge und Richtung aufweisen. Möglicherweise haben jedoch gerade diese großen morphologischen Unterschiede das Erkennen von biomechanischen Gesetzmäßigkeiten verhindert.

### 2.1. Biomechanik des Dornfortsatzes als Analogon zum Seilträger eines Auslegerkrans

Die besondere Ausbildung der Dornfortsätze bei *Ctenosauriscus koenei* (v. HUENE) gibt zu erkennen, daß sich bei dieser Rausuchier-Art gegenüber ihren Vorfahren die vertikale Belastung der Wirbelsäule erheblich geändert haben dürfte. Als Ursache dafür sind zwei mögliche Veränderungen in der Lebensweise zu erwägen, nämlich der Übergang von der semi-aquatischen Lebensweise zum Landleben und/oder der Übergang vom quadrupeden zum bipeden Gang. Beide Änderungen müssen zu einer erheblichen Mehrbelastung der Wirbelsäule durch im wesentlichen vertikal wirkende Kräfte führen.

Waren es bei den Fischahnen hauptsächlich die lateralen Muskelstränge, die für die schnelle Fortbewegung sorgten, so gewinnen nun bei den Tetrapoden die Muskeln in der Vertikalen an Bedeutung. Um den Körper auf Beinen tragen zu können, muß die Wirbelsäule so umkonstruiert werden, daß die auftretenden Gewichtskräfte über die Beine zum Boden übertragen werden können. Dazu müssen vertikal ausgerichtete Hartteile vorhanden sein, an denen Muskeln aufgehängt werden können, welche vertikale Komponenten von Kräften zum Boden leiten können. Ein Teil dieser Aufgabe kann von den Dornfortsätzen übernommen werden, die bei einem horizontal orientierten Wirbeltier die obersten Knochenteile des Rumpfes darstellen. Die dabei in den Muskelfasern auftretenden Kräfte sollen möglichst gering sein. Dies kann mit langen Dornfortsätzen am wirkungsvollsten erreicht werden. Mit einem Analogon aus der Technik soll dieser Sachverhalt veranschaulicht werden. Zwar gibt es keine technische Konstruktion, die die Aufgaben einer Wirbelsäule vollständig nachahmt, doch wird die Funktion der Dornfortsätze durch den Seilträgeraufsatz eines Auslegerkrans gut wiedergegeben. Der über dem Mast auf dem Mittelstück des Auslegers montierte Seilträger übt die gleiche Funktion wie ein Dornfortsatz aus. Abb. 2 soll prinzipiell die dabei auftretenden Kräfte zeigen. In dem über den Seilträger verlaufenden Seil treten Zugkräfte auf, in dem gelenkig aufgehängten Ausleger selbst Druckkräfte. Aus Gleichgewichtsgründen muß der gehobenen Last  $G_1$  auf der anderen Seite des Krans ein Gewicht  $G_2$  gegenüberstehen. In Abb. 2 sind die an dem Punkt K wirkenden Zug- und Druckkräfte bei unterschiedlicher Länge des Seilträgers bzw. eines Dornfortsatzes einander gegenübergestellt. Man erkennt, daß bei einem kurzen Seilträger bzw. Dornfortsatz beachtliche Druck- und Zugkräfte vorhanden sind, die die äußeren Kräfte ganz erheblich übersteigen können. Es ist ein ökonomisches Evolutionsprinzip, daß diese Kräfte möglichst gering gehalten werden. Durch eine Verlängerung der Dornfortsätze und damit eine Vergrößerung des Winkels zwischen Seil und Ausleger bzw. zwischen Wirbelsäule und Sehnen (= Sehnenwinkel) kann dies am wirkungsvollsten erreicht werden. Die Verlängerung des Seilträgers führt zu einer beträchtlichen Verringerung der Zug- und Druckkräfte. Selbstverständlich ändert diese Verlängerung an den vorhandenen äußeren Kräften nichts. Lediglich die Zugbelastung der Seile und die Druckkraft in dem Ausleger werden reduziert. Im Auflagerpunkt wirkt den Gewichtskräften eine gleich große

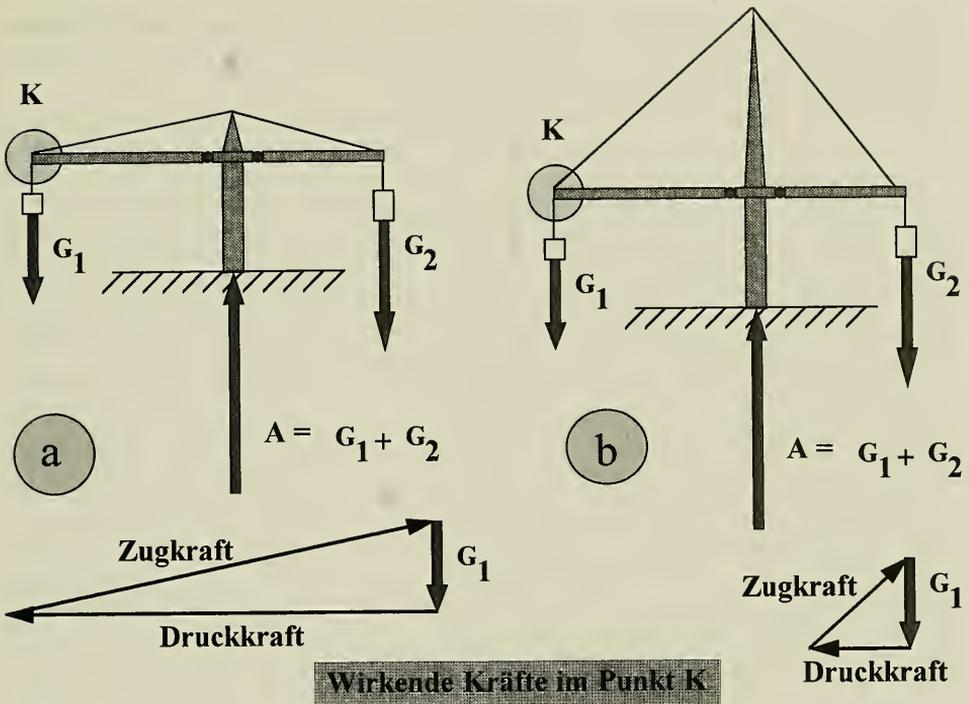


Abb. 2. Wirkende Kräfte an der Kraftangriffsstelle (K) eines Kranauslegers oder analog am Teil einer Wirbelsäule, dargestellt durch Pfeile. Die Länge der Pfeile ist ein Maß für die Größe der wirkenden Kräfte im Vergleich zur äußeren Kraft  $G_1$ .  $A$  = Auflagerkraft. Man sieht, daß die Zug- und Druckkraft bei längerem Seilträger bzw. Dornfortsatz (b) erheblich geringer sind als bei einem kürzeren (a).  $G_2$  stellt das für Gleichgewicht erforderliche Gegengewicht dar.

Kraft entgegen und stellt so das Gleichgewicht her. Die Dornfortsätze stellen somit ein sehr wichtiges Element für die Kraftübertragung zum Boden dar, und mit ihrer Verlängerung sind erhebliche Vorteile durch Verringerung der auftretenden Muskelbelastung verbunden.

Beim Übergang zum Landleben mußte das Problem der Wirbelsäulenumbildung von Wirbeltieren als erstes gelöst werden. Eine semi-aquatische Lebensweise dürfte dafür die günstigsten Voraussetzungen geboten haben. Sie ermöglichte einen zunehmend längeren Aufenthalt an Land und das Tragen des Körpers auf den Beinen, bis schließlich der Gang auf vier Beinen vollständig erreicht worden war. Der Übergang von der Vierfüßigkeit zur Bipedie vergrößerte die Belastung der Wirbelsäule noch zusätzlich. Nachdem diese aber erst einmal für die Anforderungen des Lebens an Land umgebildet war, stellte die höhere Belastung kein grundsätzlich neues Problem mehr dar. Sie machte aber besondere Abänderungen erforderlich, zu denen vermutlich auch eine Vermehrung von Gehirnfunktionen gehörte, da der bipede Gang höhere Anforderungen an die Kontrollfähigkeit stellt als die quadrupede Fortbewegungsweise.

Die Länge der Dornfortsätze und deren Längenverteilung über der Wirbelsäule bieten ein ausgezeichnetes Hilfsmittel, um die Eignung eines fossilen Wirbeltiers

zum Leben auf dem festen Land und seine Fähigkeit zu quadrupedem oder bipedem Gang beurteilen zu können.

## 2.2. Gleichgewichtsbetrachtung der Kräfte in der Schulterregion eines rezenten Elchs

Durch seine auffällig langen Dornfortsätze gibt sich *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) klar als terrestrisches Tier zu erkennen, da diese als Anpassung an relativ hohe zu übertragende Kräfte aufzufassen sind. Es stellt sich aber die Frage, warum bei *Ctenosauriscus* die Dornfortsätze so enorm verlängert sind, wenn doch anscheinend bei anderen Formen Bipedie auch mit wesentlich kürzeren Dornfortsätzen möglich wurde. Bezüglich der Funktion der Dornfortsätze bei *Ctenosauriscus* kann ein Vergleich mit der Ausbildung der Wirbelsäule bei rezenten Säugetieren weiterhelfen. Bei quadrupeden Säugetieren wird das Gewicht während der schnellen Fortbewegung hauptsächlich über die Vorderbeine auf den Boden übertragen, während die Hinterbeine vorwiegend dem Antrieb dienen. Dies wird besonders augenfällig bei Formen mit schwerem Kopf und damit auftretenden großen Vertikalkräften, bezogen auf das zierliche Skelett. Als Beispiel soll der in Abb. 3 dargestellte Elch dienen. Bei diesem Skelett sind die Dornfortsätze der Brustwirbel im Schulterbereich erheblich verlängert, während die der übrigen vorderen Hals- und hinteren Rückenwirbel im wesentlichen konstante und mäßige Längen aufweisen. Verfolgt man die Richtung der Dornfortsätze im Schulterbereich, so stellt man fest, daß sie recht ge-

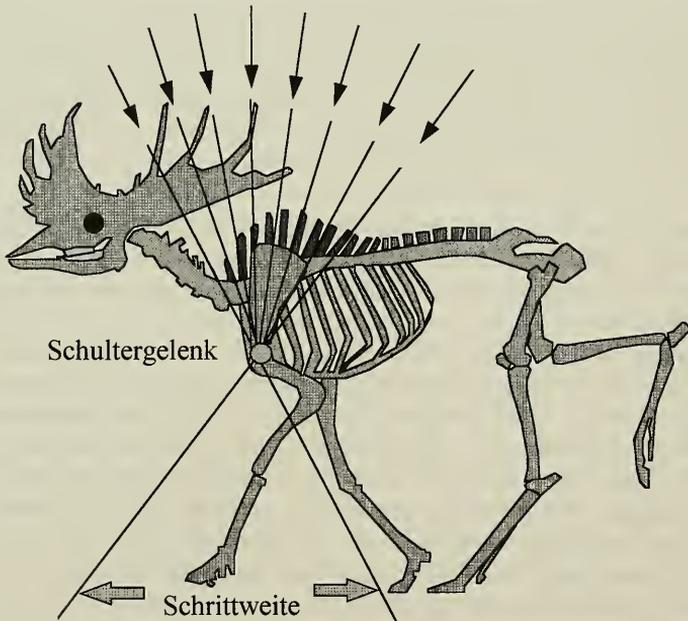


Abb. 3. Richtungen der resultierenden Gewichts- und Trägheitskräfte bei einem rezenten Elchskelett während eines Schritts bei der Übertragung über Wirbelsäule, Schultergelenk und Vorderfüße auf den Boden. Die Pfeile sollen die jeweils herrschende Richtung der auf die Dornfortsätze wirkenden Druckkraft während eines Schrittes andeuten, sagen aber nichts über deren Größe aus.

nau in Richtung des Schultergelenks ausgerichtet sind. Dies ist deshalb notwendig, weil über ein Gelenk nur Kräfte, aber keine Momente übertragen werden können und die Wirkungslinie der zu übertragenden Kraft aus Gleichgewichtsgründen zu jedem Zeitpunkt des Bewegungsablaufs genau durch Schultergelenk und Vorderfuß verlaufen muß. Während eines Schritts werden so alle Dornfortsätze nacheinander belastet. Dieser Zusammenhang soll weiter unten anhand einer Gleichgewichtsbeurteilung der auftretenden Kräfte gezeigt werden. Wichtig für den Vergleich mit *Ctenosauriscus* ist die Ausrichtung der Dornfortsätze auf einen bestimmten Punkt.

Möglicherweise könnte irritieren, daß die Wirkungslinien der Kräfte in Abb. 3 sowie in den folgenden Abb. 5 und 6 nicht stets den Hartteilen des Skeletts folgen. Diese Anordnung der Skeletteile ist keineswegs zufällig entstanden, sondern adaptiv angestrebt. Für ein springendes oder galoppierendes Tier ist es nämlich sogar sehr vorteilhaft, wenn die zum Boden gerichteten Kräfte nicht auf einer geradlinigen knöchernen Verbindung übertragen werden, denn dann können die beim Aufsprung auf den Boden auftretenden hohen dynamischen Kräfte durch Muskeln und Sehnen in ähnlicher Weise abgefedert und damit verringert werden wie es BENNETT & TAYLOR (1995) für Känguruhs gezeigt haben. Für Gleichgewichtsbeurteilungen ist es aber unerheblich, wie die Kräfte in der Verbindung zwischen zwei eindeutig bekannten Angriffspunkten auf einer Wirkungslinie verlaufen. Es muß dabei zwischen äußeren und inneren Kräften unterschieden werden. Äußere Kräfte sind diejenigen, die das System bewegen, also in diesem Falle den sich fortbewegenden Elch, und solche, die es im Gleichgewicht halten. Als äußere Kräfte treten Gewichtskräfte, Trägheitskräfte, die aus der beschleunigten Masse des Tieres resultieren, sowie Auflager- und Reibungskräfte an der Berührungsstelle der Füße mit dem Boden auf. Innere Kräfte sind alle diejenigen, die die äußeren Kräfte durch den Körper leiten und an Knochen, Muskeln und Sehnen, also an allen beanspruchten Teilen des Körpers angreifen. Durch Gleichgewichtsbeurteilungen kann der Verlauf der inneren Kräfte ausnahmsweise dann einfach ermittelt werden, wenn ihre Wirkungslinien bekannt sind, zum Beispiel bei der Zugkraft einer Sehne. Im allgemeinen bleibt das Wirken der inneren Kräfte für Gleichgewichtsbeurteilungen jedoch unberücksichtigt, da es dafür ohne Bedeutung ist.

Abb. 4a soll diesen Zusammenhang veranschaulichen, in der eine an einem Haken aufgehängte Last gezeigt wird. Bekanntlich ist dieses System dann im ruhenden Gleichgewicht, wenn sich der Schwerpunkt der Last genau senkrecht unter dem Aufhängepunkt befindet. Die zur Einhaltung des Gleichgewichts erforderliche Seilkraft entspricht derjenigen der Last und wirkt ihr auf der gleichen Wirkungslinie entgegen. Wie dabei die Last durch den Haken geleitet wird, welche Form dieser hat und welche Kräfte und Momente in ihm wirken, ist für die Ermittlung des Gleichgewichtszustands des Systems unerheblich. Es muß lediglich gewährleistet sein, daß die Verbindung zwischen den Angriffspunkten der äußeren Kräfte die auftretende Belastung aufnehmen kann und nicht unter den wirkenden Kräften zerbricht. Um die inneren Kräfte des Hakens an einer betrachteten Stelle ermitteln zu können, denkt man ihn sich hier durchgetrennt und überlegt, welche Kräfte und Momente an der Schnittstelle anzubringen sind, um den ursprünglichen Gleichgewichtszustand wieder zu erreichen. Durch den gedachten Schnitt werden die inneren Kräfte zu äußeren gemacht. Die Ermittlung der inneren Kräfte ist im allgemeinen erheblich schwieriger als die der äußeren Kräfte. Der Vorteil bei Gleichgewichtsbeurteilungen liegt gerade in der zulässigen Vernachlässigung der inneren Kräfte.

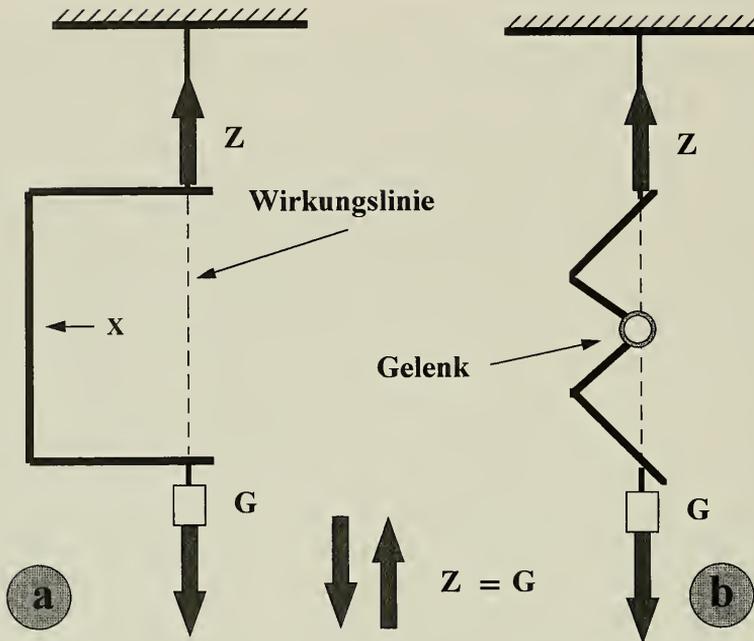


Abb. 4. Zur Verdeutlichung des Unterschieds zwischen äußeren und inneren Kräften.  
 A: Der Gleichgewichtszustand einer an einem Haken aufgehängten Last kann ermittelt werden, ohne daß der Verlauf der inneren Kräfte in dem Haken bekannt zu sein braucht. Auch die Form des Hakens ist für die Ermittlung der äußeren Kräfte unerheblich.  
 B: Ausrichtung des Hakens, wenn dieser an der mit  $x$  bezeichneten Stelle ein Gelenk erhält. Dann richtet er sich so aus, daß die Wirkungslinie der Kräfte durch das Gelenk verläuft.  
 $G$  = Gewicht,  $Z$  = Seilkraft

Auch widerspricht es möglicherweise der Erfahrung bezüglich des Wirkens unserer eigenen Gelenke, daß diese scheinbar nicht in der Lage sein sollten Momente zu übertragen, obwohl wir doch Momente (Kraft  $\times$  Hebelarm) über sie leiten, etwa beim Tragen einer Last auf den Armen über die Ellbogengelenke. Belastet werden hierbei jedoch die Muskeln und Sehnen, die einen gewissen Abstand vom Gelenk einhalten und uns so seine sinnvolle Nutzung ermöglichen. Bei Überschreitung der maximal erträglichen Belastbarkeit geben die Muskeln nach, und jedes Gelenk richtet sich so aus, daß es nicht mehr durch ein Moment belastet werden kann. Diese Ausrichtung ist in Abb. 4b beim Wirken einer Zugkraft dargestellt, indem in den rechtwinkligen Haken aus Abb. 4a ein Gelenk eingefügt wurde. Würde bei dem Elch die Wirkungslinie nicht durch das Schultergelenk verlaufen, würde der Gang des Tieres stark beeinträchtigt, und es müßte stürzen.

In Abb. 5 wird eine Gleichgewichtsbetrachtung eines Teils der über die Vorderbeine des dargestellten Elchs übertragenen Kräfte angestellt, jenes Anteils, der einer einfachen Betrachtung ohne Kenntnis von Schwerpunktsposition und Verteilung des Gesamtgewichts auf die drei beim Gehen jeweils momentan am Boden ruhenden Füße zugänglich ist. Dazu wird die Annahme getroffen, daß das Tier sich gerade auf

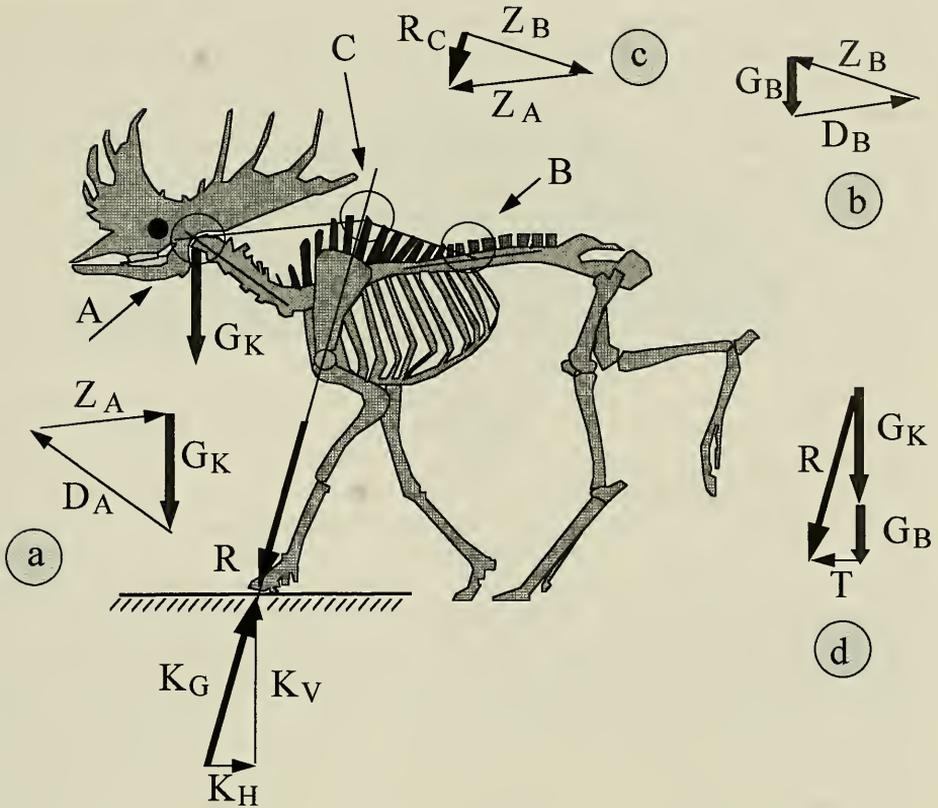


Abb. 5. Betrachtung der über das Schultergelenk zum Boden übertragenen Gewichtsanteile des Kopfes  $G_K$  und des zur Kompensation erforderlichen Anteils  $G_B$ . Graphische Ermittlung der Kräfte und ihrer Richtungen an den Punkten A, B und C. Z = Zugkraft, D = Druckkraft, G = Gewichtskraft, T = Trägheitskraft, K = resultierende

den linken Vorderfuß abstützt, der rechte abgehoben ist. Die Stellung der Hinterbeine und die über sie übertragenen Kräfte sollen hier außer Betracht bleiben. Wegen der Bedingung, daß die resultierende zum Boden gerichtete Kraft durch Schultergelenk und Fuß verlaufen muß, ist die Richtung der Wirkungslinie eindeutig festgelegt, unabhängig vom konkreten Verlauf der inneren Kräfte durch Rumpf und Bein. Diese Richtung der Wirkungslinie stellt die Vorbedingung für ein Kräftegleichgewicht bei dieser Fußstellung dar. Der Kopf möge das Gewicht  $G_K$  besitzen. Die dorsale Rücken- und Halsmuskulatur soll dabei zu einem einzigen Zuggurt zusammengefaßt werden. Dieser verläuft in der Skizze vom Halsende, Punkt A, zu dem Dornfortsatz, der der Kraftwirkungslinie durch das Schultergelenk am nächsten gelegen ist, Punkt C, und von dort weiter zu einem angenommenen Punkt B an einem Wirbelkörper. Hier zeigt sich deutlich die Analogie mit dem Auslegerkran. Im Punkt A läßt sich die Zugkraft  $Z_A$  in dem Zuggurt und die auf die Halswirbel wirkende Druckkraft  $D_A$  in einem Kräftedreieck ermitteln (Abb. 5a).

Daß  $Z_A$  eine Zugkraft sein muß, kann man sich leicht klarmachen, wenn man sich den Gurt durchtrennt vorstellt, denn dann müßte der Kopf herunterfallen. Die hier

wirkende Zugkraft muß bei der Einleitung in den Wirbelkörper im Punkt B die gleiche Größe besitzen, jedoch hat sich die Richtung nach der Umlenkung durch den Dornfortsatz im Punkt C geändert. Weiter ist im Punkt B die Richtung der hier wirkenden Druckkraft durch die Richtung der Wirbelkörper vorgegeben. Aus der Größe der vorhandenen Zugkraft  $Z_B$  und der Richtung der Druckkraft läßt sich nun der Gewichtsanteil  $G_B$  bestimmen, der dieser Kraft das Gleichgewicht hält, sowie die Größe der Druckkraft  $D_B$  (Abb. 5b). Die Gewichtsanteile  $G_K$  und  $G_B$  müssen zum Boden übertragen werden. Um in Abb. 5d die Resultierende R bilden zu können, die exakt die Richtung der Wirkungslinie durch Schulterblatt und Fuß besitzt, ist noch ein Anteil der horizontal wirkenden Trägheitskraft T, die der Fortbewegungsgeschwindigkeit bei dieser Schrittlänge entsprechend ist, in das Kräftradieck einzufügen.

Der Anteil der resultierenden Druckkraft R,  $R_C$ , der über den Dornfortsatz übertragen wird, ergibt sich aus den in diese Richtung wirkenden Komponenten der Zugkräfte  $Z_A$  und  $Z_B$  (Abb. 5c). Er ist bei dieser Halsstellung recht gering. Es wird also nicht nur ein Gewichtsanteil des Kopfes über den Dornfortsatz zum Boden übertragen, sondern aus Gleichgewichtsgründen analog dem Kran in Abb. 2 ein Gewichtsanteil des Rumpfes. Wird die Stellung der Halswirbelsäule jedoch so geändert, daß sie horizontal ausgerichtet ist, wird der gesamte Gewichtsanteil  $G_K$  und  $G_B$  über den Dornfortsatz übertragen. Die beachtliche Länge der Dornfortsätze sichert für jede beliebige Halsstellung, insbesondere auch beim Weiden, genügend große Sehnwinkel, um den Kopf anheben zu können. Bei der in Abb. 5 vorhandenen Beinsetzung können Kräfte momentenfrei nur über diesen einen Dornfortsatz geleitet werden. Jeder Beinsetzung muß eine eindeutige Kraftübertragung zugeordnet werden können, um dem Tier eine instinktive Gleichgewichtskontrolle zu ermöglichen. Bei der Ausbildung der Dornfortsätze sind also sowohl die Länge als auch ihre Ausrichtung von großer Bedeutung.

Der zum Boden übertragenen Kraft wirkt eine gleich große entgegen, die aus der vertikalen Auflagerkraft sowie einer horizontal wirkenden Reibungskraft besteht, die das Rutschen am Boden verhindert.

Die zum Boden gerichtete Druckkraft soll möglichst genau durch die Längsachse jedes Dornfortsatzes verlaufen. Diese Bedingung ist bei dem dargestellten Elchskellett weitgehend erfüllt. Lediglich die vorderen Dornfortsätze im Halsbereich sowie die letzten des Schulterbereichs weisen nicht exakt zum Schultergelenk und lassen damit erkennen, daß sie bei normaler Schrittlänge nur gering belastet sind. Für jede Stellung der Vorderbeine wird zu jedem Zeitpunkt das Gleichgewicht gesichert. Sie bilden sinngemäß den hier in seiner Neigung veränderlichen Mast des Krans in Abb. 2, der während der Fortbewegung mit seiner Richtung und der der über ihn geleiteten äußeren Kräfte stets in Einklang steht. Demgegenüber kann immer nur einer der fest mit den Wirbeln verbundenen Dornfortsätze über die an ihm aufgehängte Muskulatur Kräfte aufnehmen und in Richtung des Schultergelenks weiterleiten.

### 2.3. Funktion der Dornfortsätze bei *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE)

Auch bei der von KREBS (1969) rekonstruierten Wirbelsäule von *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) läßt sich eine Ausrichtung der verlängerten Dornfortsätze an ihrem oberen Ende erkennen (Abb. 6). Da diese vermutlich mit biomechanischen

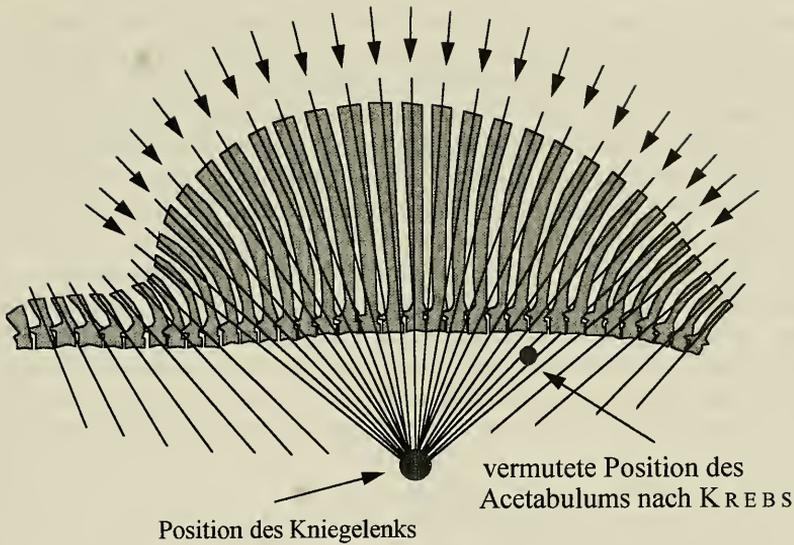


Abb. 6. *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) nach KREBS (1969) mit den Richtungen der in den Dornfortsätzen wirkenden Druckkräfte während eines Schritts. Die Pfeile geben nur die Richtung der momentan wirkenden resultierenden Kraft an, nicht aber deren Größe. Alle Kraftlinien verlaufen durch einen gemeinsamen Schnittpunkt, der sehr wahrscheinlich die Position des Kniegelenks markiert. Lediglich die vordersten und hintersten Dornfortsätze sind nicht auf diesen Punkt gerichtet.

Anforderungen in Zusammenhang steht, dürften die verlängerten Dornfortsätze wie bei dem oben betrachteten Elch aus der Kraftübertragung während der Fortbewegung resultieren. Die oberen Enden der Dornfortsätze sind deshalb für die Kraftrichtung ausschlaggebend, weil hier die Druckkräfte über die Berührungspunkte von Zuggurten mit den Dornfortsätzen eingeleitet werden, entsprechend der Pfeilerspitze in Abb. 2. Im Unterschied zu Abb. 2 treten auch hier nicht nur Gewichtskräfte auf, sondern zusätzlich aus der Fortbewegung herrührende Trägheitskräfte, so daß wie in Abb. 5 eine resultierende Gesamtkraft wirkt, die nicht nur aus Vertikalkomponenten besteht.

Wie aus Abb. 6 zu ersehen ist, deuten auch hier die Kraftwirkungslinien ziemlich genau auf einen gemeinsamen Schnittpunkt, der ähnlich wie bei dem oben betrachteten Elch ebenfalls der Position eines Gelenks entsprechen dürfte. Allerdings stimmt er nicht mit der von KREBS (1969) vermuteten Position des Beckens bzw. des Hüftgelenks überein, sondern er ist nach vorn unten verschoben. Mit großer Wahrscheinlichkeit handelt es sich bei diesem Punkt um die Position des Kniegelenks. Da alle Dornfortsätze außer jenen im Hals- und Schwanzbereich auf diesen Punkt gerichtet sind, läßt sich nun folgern, daß während der Fortbewegung alle äußeren Kräfte nur über die Hinterbeine zum Boden übertragen wurden und *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) sich somit sehr wahrscheinlich vorwiegend biped fortbewegt hat. Für eine Gewichtsbelastung der vorderen Extremitäten lassen sich aus der Neigung der Dornfortsätze der vorderen, kürzeren Wirbel keine Anhaltspunkte herleiten. Damit ist die Benutzung der Vorderbeine für die Fortbewegung selbstverständlich nicht ausgeschlossen, aber das Tier mußte sie nicht mehr permanent belasten

und konnte sein Gewicht bei bipedem Gang vollständig auf den Hinterbeinen tragen. Die Vorderbeine waren auch bei quadrupeder Fortbewegungsweise stets nur in geringem Maße belastet; und wegen der unterschiedlichen Länge der Vorder- und Hinterbeine ließ diese Gangart dann vermutlich nur geringe Geschwindigkeiten zu. Eine wichtige Voraussetzung für die Fähigkeit zu langsam schreitendem bipedem Gang bestand in voll erhobener Gliedmaßenstellung. Diese Voraussetzung war durch den hohen Organisationsgrad der poposauriden Rausuchier schon weitgehend erfüllt (CHATTERJEE 1985: 428).

Es mag zunächst nicht einsichtig sein, daß sich alle Wirkungslinien in einem Punkt treffen, ist das Kniegelenk doch nicht starr und bewegt es sich doch scheinbar auf dem Teilumfang eines Kreisbogens mit dem Hüftgelenk als Drehpol. In Wirklichkeit ist aber nicht das Hüftgelenk der Punkt, um den während der Fortbewegung eine momentane Drehung stattfindet, sondern es ist das Fußgelenk. Denn während eines Schrittes bleibt ein Fuß am Boden, während der andere abgehoben ist, und das Knie bewegt sich dabei nach vorn. Die äußeren Kräfte, die in den Boden eingeleitet werden müssen, werden daher während der Fortbewegung über alle Dornfortsätze nacheinander durch Kniegelenk und Fuß auf den Boden übertragen. Denkt man sich den Bewegungsablauf in eine Folge von Momentaufnahmen zerlegt, so weist in jedem Moment die resultierende Druckkraft von einem Dornfortsatz durch Knie und Fuß zum Boden und zeigt damit die Richtung an, die die Gleichgewichtseinhaltung eindeutig sichert.

Nach KREBS (1969) gehören die erhaltenen neun hintersten Wirbel von *Ctenosauriscus* zum Schwanz. Da aber mindestens die ersten fünf davon auf den gemeinsamen Schnittpunkt weisen, müßten sie funktionell noch in die Kraftübertragung und damit in den Tragverband der Rumpfwirbelsäule einbezogen sein. Ob allerdings alle Dornfortsätze, die die Ausrichtung zum Kniegelenk zeigen, tatsächlich bei der bipeden Fortbewegung belastet wurden, ist nicht mit letzter Sicherheit anzugeben. Immerhin würde sich damit eine sehr große mögliche Schrittweite andeuten.

Aus dieser Interpretation der verlängerten Dornfortsätze wird ersichtlich, daß bei *Ctenosauriscus* der Grund für deren Verlängerung nicht in erster Linie in einer angestrebten Vergrößerung der Sehnenwinkel entsprechend der Abb. 2 zu suchen ist. Dafür allein wäre eine derartige Verlängerung wohl nicht nötig gewesen, obwohl der über die Dornfortsätze übertragene Gewichtsanteil höher sein mußte als bei dem Elch in Abb. 5. Vorrangig für die Verlängerung der Dornfortsätze ist nicht die Größe der äußeren Kräfte, die bei *Ctenosauriscus* zu einer morphologischen Änderung des Baus der Wirbelsäule führt, sondern es ist deren Richtung. Die Änderung erfolgt aus dem Bestreben, die Wirkungslinie der an jedem Dornfortsatz während eines Schrittes kurzzeitig wirkenden Druckkraft auf das Kniegelenk zu richten und damit das Gewicht während des kompletten Fortbewegungsablaufs auf einem Bein tragen zu können. So läßt sich bei bipeder Fortbewegung an Land das Gleichgewicht am besten gewährleisten. Die für diese Ausrichtung erforderliche, zum Teil beträchtliche Krümmung der Dornfortsätze war offenbar nur über deren starke Verlängerung zu erreichen. Diese Konfiguration ist offensichtlich adaptiv erreicht worden. Die damit verbundenen Vorteile dürften in einer rascheren Fortbewegung gelegen haben.

Bei bipedem Gang mußte sich der Schwerpunkt bei *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) auf einer senkrechten Linie befinden, die ebenfalls ungefähr durch die mittlere Position des Kniegelenks während eines Schrittes verlief, vermutlich aber geringfügig nach vorn verschoben war. Dies erfordert eine Massenverteilung des Rep-

tilkkörpers derart, daß die Summe der Produkte seiner Einzelmassen und ihrer Abstände vom Schwerpunkt vor und hinter dieser Linie gleich ist. Den Massenanteilen von Kopf, Vorderbeinen, Rippen, Schultergürtel und Weichteilen des Reptils vor dieser Linie müssen gleich große Massenanteile von Weichteilen, des Beckens, Oberschenkels und der Schwanzregion dahinter gegenüberstehen.

Wie in so vielen anderen Fällen der Fossilüberlieferung findet sich kein unmittelbarer Vorläufer von *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE). Die neue Form taucht plötzlich auf, ist dann aber geologisch wenig später verbreitet und sogar auf verschiedenen Kontinenten anzutreffen. Das unvermittelte Auftreten der neuen Form mag auch auf Fundlücken oder ungünstige Erhaltungsbedingungen bei der Einbettung des Tierkörpers zurückzuführen sein. Doch eher ist es ein Hinweis darauf, daß die Herausbildung neuer Merkmale zeitlich sehr schnell ablaufen kann, wenn die neue Form für eine Tiergruppe einen Evolutionsvorteil bringt oder sie in eine für sie günstige Entwicklungsrichtung „dirigiert“ wird.

### 3. *Ctenosauriscus* und *Chirotherium*

F.-O. HADERER

Seit der grundlegenden Arbeit von SOERGEL (1925) über die Fährten der Chirotheria wissen wir, daß die Erzeuger fortschrittlicher Chirotherien-Fährten, wie zum Beispiel die von *Chirotherium barthii*, unter der als Pseudosuchier bezeichneten Gruppe der Thecodontier zu suchen sind. Aufgrund der Bearbeitung eines vollständigen Skelettes des Rausuchiers *Ticinosuchus ferox* KREBS aus der Mitteltrias der Tessiner Kalkalpen (KREBS 1965) konnte KREBS nachweisen, daß *Ticinosuchus* chirotheriide Fährten erzeugte. Wegen der schiefwinkligen Kreuzachse der Fährten konnte allerdings eine Beziehung zu einer bestimmten Fährtenart nicht aufgezeigt werden (vgl. auch DEMATHIEU & HAUBOLD 1982: 105).

Bei der Fährtenart *Chirotherium sickleri* wurden seit ihrer Entdeckung Fährten beobachtet, bei denen Handeindrücke ganz oder teilweise fehlen (HAUBOLD 1971: 454, HAUBOLD 1984: Abb. 79, SOERGEL 1925: 42, als *Chirotherium bornemannii* beschrieben) und welche als fakultativ biped oder auch rein biped anzusprechen sind. Dies führte auch zur Erstellung der mit *C. sickleri* synonymen Fährtenart *C. bipes*, welche bis zur Revision durch HAUBOLD (1971) Gültigkeit hatte. Auch in jüngster Zeit wurde dieser Befund der fehlenden Handeindrücke von *C. sickleri* bei den neu entdeckten Fährten von Hardheim wieder beobachtet (HADERER, DEMATHIEU & BÖTTCHER 1995: 13).

Für den speziellen Fall eines sehr großen *Chirotherium sickleri* mit einem Verhältnis Stride:Fußlänge von etwa 5:1 wurde ein neues Habitusbild erarbeitet (HADERER et al. 1995: 20). Wird nun das *Ctenosauriscus*-„Rückensegel“ mit seinem zugehörigen „Kniegelenkpunkt“ proportionsrichtig auf diese Rekonstruktion übertragen (Abb. 7) und werden alle seine Körper- und Gliedmaßenproportionen beibehalten, so zeigt sich, daß bei bipeder Gangart der „Kniegelenkpunkt“ von *Ctenosauriscus* dann etwa mit dem Kniegelenk des rekonstruierten Tieres zusammenfällt, wenn das Tier im Bewegungsablauf das zweite Bein abhebt und beim Schritt kurzzeitig auf einem Bein steht (Abb. 7b). Daß dies bei quadrupeder Gangart nicht so ist (Abb. 7a), spricht für die Richtigkeit der Abb. 7. Aufgrund der prinzipiellen Verwandtschaft von *Chirotherium sickleri* und *Chirotherium barthii* (HADERER et al.

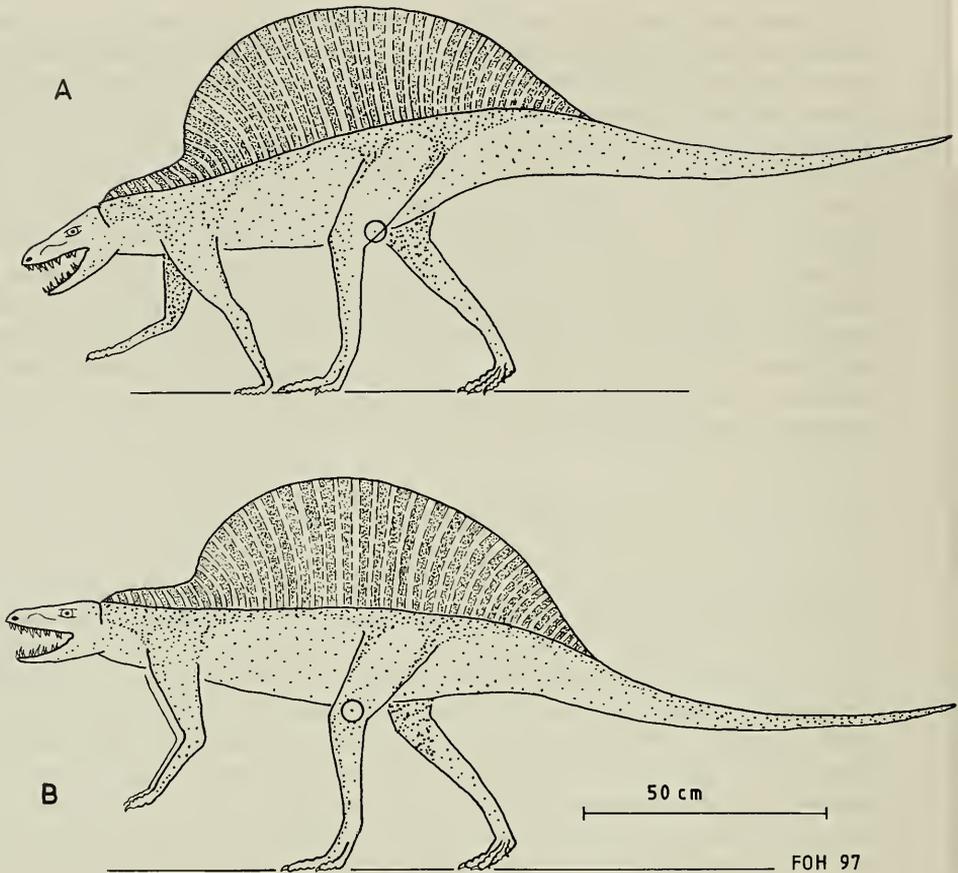


Abb. 7. Habitusbild des Erzeugers großer Formen von *Chirotherium sickleri*, nach den Proportionen der Hardheimer Fährten. A: Quadrupede Fortbewegung. B: Bipede Fortbewegung. Bis auf den von *Ticinosuchus* bzw. *Postosuchus* übernommenen Schwanz und die Haltung der Hand bei bipeder Fortbewegung basiert die Rekonstruktion unverändert auf jener in HADERER et al. (1995).

Das *Ctenosauriscus*-Rückensegel mit seinem „Kniegelenkpunkt“ (Kreis) wurde auf dieses Habitusbild proportionsrichtig übertragen.

1995: 23) hatte der Erzeuger von *Chirotherium barthii* möglicherweise einen ähnlichen Habitus mit ähnlich spektakulärem „Rückensegel“, war aber wahrscheinlich nicht zum bipeden Lauf befähigt: von *Chirotherium barthii* sind bis jetzt nur zwei relativ kurze Fährten ohne Handeindrücke bekannt geworden (vgl. HADERER et al. 1995), welche sich durch sehr große Stridelänge auszeichnen und keine sicheren Rückschlüsse zulassen.

#### 4. Literatur

- APPLEBY, R. M., CHARIG, A. J., COX, C. B., KERMACK, K. A. & TARLO, L. B. H. (1967): Reptilia. – In: HARLAND, W. B. et al. (Hrsg.): The Fossil Record, S. 695–731, 4 Abb.; London (Geological Society).
- BENNETT, M. B. & TAYLOR, G. C. (1995): Scaling of elastic strain energy in kangaroos and the benefits of being big. – *Nature*, **378**: 56–59; London.
- BENTON, M. J. & GOWER, D. J. (1997): Richard Owen's giant Triassic frogs: Archosaurs from the Middle Triassic of England. – *J. Vertebrate Paleontology*, **17**: 74–88, 16 Abb.; Lawrence/Kansas.
- CHARIG, A. J. (1972): The evolution of the archosaur pelvis and hindlimb: An explanation in functional terms. – In: JOYSEY, K. A. & KEMP, T. S. (Hrsg.): Studies in Vertebrate Evolution, 121–155, 11 Abb., 1 Taf.; Edinburgh (Oliver & Boyd).
- CHATTERJEE, S. (1985): *Postosuchus*, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of tyrannosaurs. – *Phil. Trans. Roy. Soc. London, B*, **309**: 395–460, 30 Abb., 11 Taf.; London.
- COLBERT, E. H. (1961): The Triassic reptile *Poposaurus*. – *Fieldiana Geol.*, **14**: 59–78, 5 Abb.; Chicago.
- DAWILEY, R. M., ZAWISKIE, J. M. & COSGRIFF, J. W. (1979): A raiusuchid thecodont from the Upper Triassic Popo Agie Formation of Wyoming. – *J. Paleont.*, **53**: 1428–1431, 4 Abb.; Tulsa/Okl.
- DEMATHIEU, G. R. & HAUBOLD, H. (1982): Reptilfährten aus dem Mittleren Buntsandstein von Hessen (BRD). – *Hall. Jb. f. Geowiss.*, **7**: 97–110, 6 Abb., 1 Tab.; Gotha.
- FALKENSTEIN, F. (1991): Saurier beim Waldhaus. Über die ältesten Fossilien im Landkreis Waldshut. – *Heimat am Hochrhein (Jb. Landkr. Waldshut)*, **16**: 70–78, 6 Abb.; Waldshut.
- (1994): Ein sensationeller Saurierfund. Das Waldhaus löst ein weltbekanntes Rätsel. – *Heimat am Hochrhein (Jb. Landkr. Waldshut)*, **19**: 104–109, 3 Abb.; Waldshut.
- FALKENSTEIN, F. & KRÄMER, F. (1990): Radiometrische Profilaufnahmen von Buntsandstein-Aufschlüssen im Raum Waldshut, Südschwarzwald. – *Jber. Mitt. oberrh. geol. Ver.*, **N. F. 72**: 291–302, 3 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.
- GALTON, P. M. (1985): The poposaurid thecodontian *Teratosaurus suevicus* v. MEYER, plus referred specimens mostly based on prosauropod dinosaurs, from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg. – *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, **116**: 1–29, 5 Abb., 5 Taf.; Stuttgart.
- HADERER, F.-O., DEMATHIEU, G. R. & BÖTTCHER, R. (1995): Wirbeltier-Fährten aus dem Rötquarzit (Oberer Buntsandstein, Mittlere Trias) von Hardheim bei Wertheim/Main (Süd Deutschland). – *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, **230**: 1–31, 10 Abb., 3 Taf., 3 Tab.; Stuttgart.
- HAUBOLD, H. (1971): Die Tetrapodenfährten des Buntsandsteins in der Deutschen Demokratischen Republik und in Westdeutschland und ihre Äquivalente in der gesamten Trias. – *Paläont. Abh.*, **A, 4**: 397–548, 34 Abb., 35 Taf., 22 Tab.; Berlin.
- (1984): Saurierfährten. – *Neue Brehm-Bücherei*, **479**, 231 S., 135 Abb., 19 Tab.; Wittenberg (2. Auflage).
- KREBS, B. (1965): *Ticinosuchus ferox* nov. gen. nov. sp. – In: KUHN-SCHNYDER, E. & PEYER, B., (Hrsg.): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen, XIX. – *Schweiz. paläont. Abh.*, **81**, 140 S., 68 Abb., 3 Taf., 9 Tab.; Basel.
- (1969): *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE), die Pseudosuchia und die Buntsandstein-Reptilien. – *Eclogae geologicae Helvetiae*, **62/2**: 697–714, 2 Abb., 2 Taf.; Basel.
- LEONARDI, G. (1994): Annotated atlas of South American tetrapod footprints (Devonian to Holocene). XXIV + 246 S., 27 Abb., 35 Taf., Brasilia (CPRM).
- LONG, R. A. & MURRY, P. A. (1995): Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States. – *Bull. New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci.*, **4**, V + 254 S., 200 Abb.; Albuquerque.
- ORTLAM, D. (1970): Die Randfazies des germanischen Buntsandsteins im südlichen Schwarzwald. – *Geol. Jb.*, **89**: 135–168, 3 Abb., 3 Taf.; Hannover.
- SOERGEL, W. (1925): Die Fährten der Chirotheria. Eine paläobiologische Studie. 92 S., 62 Abb.; Jena (Fischer).

- WILD, R. (1980): *Tanystropheus* (Reptilia: Squamata) and its importance for stratigraphy. – Mém. Soc. géol. France, N. S., 139: 201–206, 2 Abb., 2 Taf.; Paris. – [1980a]  
– (1980): Neue Funde von *Tanystropheus* (Reptilia: Squamata). – In: KUHN-SCHNYDER, E. & PEYER, B., (Hrsg.): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen, XXIV. – Schweiz. paläont. Abh., 102: 1–43, 14 Abb., 6 Taf.; Basel. – [1980b]
- ZHANG, F.-K. (1975): A new thecodont *Lotosaurus*, from Middle Triassic of Hunan. – Vertebrata Palasiatica, 13: 144–147, 1 Taf.; Beijing. – [Chinesisch mit engl. Zusammenfassung]

Anschriften der Verfasser:

Dipl.-Ing. K. Ebel, Reussenbachstr. 30, D-88677 Markdorf.

F. Falkenstein, Eschbacher Tal 1, D-79804 Dogern bei Waldshut.

Dipl.-Ing. F.-O. Haderer, Brahmstr. 6, D-73770 Denkendorf.

Dr. R. Wild, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie B \[Paläontologie\]](#)

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: [261\\_B](#)

Autor(en)/Author(s): Ebel Klaus, Falkenstein Franz, Haderer Frank-Otto, Wild Rupert

Artikel/Article: [Ctenosauriscus koeneni \(v. Huene\) und der Rausuchier von Waldshut - Biomechanische Deutung der Wirbelsäule und Beziehungen zu Chirotherium sickleri Kaup 1-18](#)