

## Differenzierung von ausgewählten Chirotherien der Trias mittels Landmarkanalyse

### Differentiation of selected Chirotherians from the Triassic by landmark analysis

Mit 5 Abbildungen

HENDRIK KLEIN & HARTMUT HAUBOLD

#### Zusammenfassung

Mit Hilfe der Landmarkanalyse wird anknüpfend an frühere Arbeiten versucht, die häufig subjektive Differenzierung von Fährtenformen am Beispiel Chirotherien zu objektivieren. Zum ersten mal wird ein breites Spektrum von Chirotherien mit dieser Analyse-Methode untersucht, dabei werden 15 Fußabdrücke von 11 Ichnotaxa berücksichtigt. Es sind überwiegend Typus-Exemplare bzw. Exemplare der Typus-Vorkommen. In der Diskussion werden Fixpunkte begründet, sogenannte Landmarken, deren Positionen die Voraussetzung der Homologie erfüllen. Die Landmarken eines Eindruckes werden jeweils zu einem Polygon verbunden, einer Abstraktion der ursprünglichen Eindruckform. In der überlagerten Projektion der Polygone werden Unterschiede und Ähnlichkeiten deutlich, welche taxonomisch relevante Aspekte wie Zehenproportionen, Kreuzachse und die generelle Morphologie der Fußabdrücke reflektieren. Zwei nach der Position der Landmarken alternative Analyse-Verfahren belegen auf unterschiedliche Weise die Differenzierung der untersuchten Taxa. Dabei kann erneut die Sonderstellung von *Chirotherium barthii* und *Chirotherium sickleri* innerhalb der Chirotherien als „moderne“ Fuß- und Fährtenformen früher Archosaurier begründet werden. Ebenso bestätigt sich eine separate Entwicklung von *Isochirotherium* im Rahmen der Chirotherien. Für *Brachychirotherium* verdeutlichen die Polygone von der Unteren zur Oberen Trias Tendenzen veränderter Zehenproportionen und eine Verbesserung des Lokomotionsapparates. *Synaptichnium diabloense* wird durch die Polygone als ancestrale, lacertoide Form bestätigt, und zusammen mit dem ursprünglichen *Brachychirotherium harrasense* ist eine Deutung als Basis-Chirotherien angezeigt. Die Landmarkanalyse lässt sich somit bei merkmalsreichen Formen wie den Fußabdrücken der Chirotherien anwenden. Die vorgelegten Basispolygone sind Richtwerte für weitere Studien an Archosaurierfährten der Trias. Die ichnotaxonomische Berücksichtigung der Ergebnisse sowie eine weitergehende Bewertung von Tetrapodenfährten nach Landmarken bleibt künftig zu diskutieren.

#### Abstract

Based on earlier studies, an attempt is made to replace the mostly subjective differentiation of chirotherian foot-imprint forms by more objective landmark analysis data. For the first time this method is applied to chirotherians generally and tested on 15 footprints representing 11 ichnotaxa, mostly specimens representing types or that originated from type localities. The position and homology of the landmarks are discussed and substantiated, and a polygon for each imprint is drawn by connecting the fixed points. Differences and similarities of the polygons are shown by superimposing them along a common baseline, reflecting taxonomically-relevant aspects, such as toe proportions, cross-axis angle and overall morphology. Two methods based on modified landmark positions independently demonstrate the differentiation of the studied taxa. The exceptional position of *Chirotherium barthii* and *Chirotherium sickleri* within chirotherians as “modern” foot and foot-imprint forms of early archosaur evolution is again demonstrated, and *Isochirotherium* as a separate chirotherian line is confirmed. The polygons of *Brachychirotherium* reflect tendencies towards a change in toe proportions and improvement of the locomotor apparatus between the Lower and the Upper Triassic. *Synaptichnium diabloense* is confirmed as an ancestral lacertoid form and interpreted as a basal chirotherian, as is the primitive *Brachychirotherium harrasense*. Thus, landmark analysis works well in forms like chirotherians, which display numerous features.

The basic-polygons presented in this analysis can be used as standard values for further studies of Triassic archosaur tracks. The ichnotaxonomic consideration of the results, together with a more extensive evaluation of tetrapod tracks by landmark data, remains to be discussed in the future.

## 1 Einführung

Als eindrucksvoller und gleichermaßen berühmter wie enigmatischer Fossilbeleg sind die Chirotherienfährten der Trias geeignet, die Diversität und Tendenzen in der Formentwicklung des Bewegungsapparates von frühen Archosauriern aufzuzeigen. Chirotherien geben dabei nicht zuletzt auch Hinweise auf den Beginn einer Entwicklung, in deren Verlauf etwa an der Wende Mittel-Obertrias in nahezu globaler Verbreitung Fährten vorliegen, welche die ersten Dinosaurier repräsentieren könnten (HAUBOLD & KLEIN 2002). Die merkmalsreiche Morphologie insbesondere der Fußabdrücke lässt vielfältige Möglichkeiten für eine Differenzierung erwarten, und in dieser Hinsicht sind die Voraussetzungen bei Chirotherien vergleichsweise günstiger als bei vielen anderen Tetrapodenfährten. Dennoch ist die Beschreibung und Bewertung von Unterschieden in der Morphologie der Abdrücke bei vergleichender Betrachtung der Stücke selbst oder von deren Fotos und Umriss-Skizzen erfahrungsgemäß recht subjektiv orientiert. Daraus resultiert die Idee, die Formen morphometrisch zu erfassen und die Unterschiede mit Hilfe anschließender Analysen zu objektivieren. Ausgangspunkt sind quantifizierbare, vergleichbare Daten, die weitgehend unabhängig von der Subjektivität des Betrachters sind. Die Wahl fällt

auf eine Methode, die als Landmarkanalyse bekannt geworden ist. Bei dieser wird die zu untersuchende Form in einzelne vorher festzulegende Fixpunkte aufgelöst, welche zu einem Polygon verbunden werden (SIEGEL & BENSON 1982, CHAPMAN 1990a, b, CHAPMAN & BRETT-SURMAN 1990, BOOKSTEIN 1991). Jedes Polygon kann mit den Polygonen anderer Exemplare verglichen werden, wobei vorhandene Ähnlichkeiten und Abweichungen durch Übereinanderprojektion sichtbar werden. In einer nächsten Stufe ist die quantitative Bearbeitung und Auswertung mittels Computerprogrammen möglich. Aufbauend auf dem ersten Versuch einer Differenzierung der Brachychirotherien aus dem Coburger Sandstein (KARL & HAUBOLD 1998, 2000) des Mittel-Keuper (basale Obertrias, Karn), wird diese Methodik nunmehr auf die Chirotherien generell angewendet. Dies erfolgt unter Beschränkung auf ausgewählte Taxa, um zunächst die Tragfähigkeit der Landmarkanalyse bei Chirotherien zu testen und dabei der Frage nachzugehen, ob sich mit dieser Methode prinzipielle Formentwicklungen innerhalb der Chirotherien aufzeigen lassen und wie weit diese mit bisherigen taxonomischen Erkenntnissen korrespondieren.

## 2 Zur Taxonomie der Chirotherien Bestimmung und Systematik

Die ersten Versuche, Chirotherienfährten einer Bestimmung und systematischen Gliederung zuzuführen, können in der bis heute gültigen, erstmaligen binären Benennung von Tetrapodenfährten durch KAUP (1835a, b) als *Chirotherium barthii* und *Chirotherium sickleri* gesehen werden. Seit die Formen 1833 durch SICKLER auf Flächen des Buntsandsteins bei Hildburghausen entdeckt und kurze Zeit später zum ersten Mal beschrieben worden waren (SICKLER 1834), sind *Chirotherium barthii* und *Chirotherium sickleri* die zentralen Ichno-Taxa des Thüringischen Chirotherien-sandsteins der Solling-Folge im Germanischen Buntsandstein und darüber hinaus. Die Zunahme von Funden zog dann im 20. Jh. Versuche einer prinzipiellen Differenzierung von Chirotherien nach sich. Zahlreiche Arten wurden unter *Chirotherium* von SOERGEL (1925) sowie RÜHLE v. LILIENSTERN (1938, 1939) beschrieben. Die Differenzierung in eine Groß- und Klein-Handgruppe geht auf PEABODY (1948) zurück. BEURLEN (1950) beschrieb als besonderen Morphotyp *Brachychirotherium*. Daraufhin wurde die von PEABODY vorgeschlagene Gliederung um eine Brachychirotherien-Gruppe erweitert (BAIRD 1957,

HAUBOLD 1967, 1971a). Nach weiteren Vergleichen der stetig angestiegenen Zahl von Formen und benannter Arten von Chirotherien differenzierte und diagnostizierte HAUBOLD (1971b) vier Ichnogenera: *Chirotherium* KAUP, 1835, *Isochirotherium* HAUBOLD, 1971, *Brachychirotherium* BEURLEN, 1950 und *Synaptichnium* NOPCSA, 1923. Diese bilden seither die Basis weiterführender Arbeiten zur Bestimmung und Systematik dieser Formen.

Zur Verdeutlichung der gebräuchlichen Systematik und oben genannten Unterteilung in vier Ichnogenera werden nachfolgend zunächst nochmals deren Diagnosen genannt (nach HAUBOLD 1971b, KARL & HAUBOLD 1998, 2000).

### ***Chirotherium*:**

Fußzeh III am längsten, Zeh IV länger als II, bei großen Arten kürzer, Fußzeh V etwas lateral hinter der Zehengruppe I-IV; Hand zu Fußfläche bei vollständiger Überlieferung der Eindrücke wie 1:2 bis 3,5. Schrittwinkel meist 160° bis 170°.

### ***Isochirotherium*:**

Fußzehen II und III am längsten, Zeh IV meist nur so lang wie I und oft lateral abgespreizt. Basispolster von

Zeh V proximal hinter der Metatarsal-Phalangenverbindung I-IV und bei großen Formen häufig mit dieser vereinigt. Distales Phalangensegment V nur noch gering belastet. Hand : Fußfläche = 1 : 4,5 bis 6,8. Schrittinkel ca. 165°. Fuß- und Handachsen stark auswärts gedreht, ca. 20°-30°.

**Brachychirotherium:**

Fuß-/Handstellung plantigrad bis semidigitigrad. Fußeindruck rundlich bis oval mit breiter Sohlfläche. Fußzehengruppe I-IV fast so breit wie lang. Winkel zwischen I und IV > 40°. Zehen generell mäßig gespreizt, kurz und plump mit kräftigen, rundlichen Polstern und schmalen Klauen. Zehen III und II am längsten, Zeh IV stets überliefert. Fußzeh V mit einem vom Metatarsal-Phalangen-Polster nicht oder nur mäßig abgesetzten Phalangensegment. Dieses ist meist schräg nach vorn gerichtet, niemals umgebogen. Die pentadactyle Hand ist kleiner, Handzehengruppe I-IV meist breiter als lang, sonst wie Fuß. Fährte der Typusart *Br. hassfurtense* unbekannt.

**Synaptichnium:**

Lacertoide Chirotherien, relativ klein, ca. bis 100 mm Fußlänge. Länge der Fußzehen von I bis IV zunehmend. Zeh V latero-proximal zur vorderen Zehengruppe. Größe Hand-/Fußfläche wie 1 : 1,8 bis 3,7, durchschnittlich 1 : 2,5. Relativ hohe Gangbreite, Schrittinkel selten über 160°, durchschnittlich nur bis 140°.

Nach wie vor bereitet aber die Identifikation der Formen von Chirotherien im Rahmen dieser vier Ichnogenera vielen Bearbeitern Schwierigkeiten. Das liegt vor allem darin begründet, dass

- maßgebliche Merkmale subjektiv nicht wahrgenommen werden und
- jeder einzelne Eindruck substrat- oder gangart-bedingt verändert sein kann.

Darüber hinaus gibt es im Verlauf der Trias Hinweise auf Übergänge in den Eindruckformen als Ergebnis evolutiver Veränderungen in der Anatomie der Erzeuger (HAUBOLD & KLEIN 2000, 2002). Vor diesem Hintergrund empfiehlt sich Zurückhaltung bei der Aufstellung z. B. neuer Arten oder Gattungen. Mitunter werden allerdings neue Taxa, für Chirotherien eingeführt, und dies auf wenig signifikante, variable Merkmale an nicht immer optimal überlieferten Eindrücken bezogen. Die Bewertung und Bestimmung der Eindruckbilder und Fährtenanordnung nach morphologischen Merkmalen und deren vergleichende Differenzierung hat somit scheinbar in eine „Sackgasse“ geführt. Aus dieser Situation resultiert ein Bedarf nach alternativen Methoden, mit denen sich die Morphologie und die Morphotypen von Chirotherien erfassen lassen, um deren Bestimmung und strukturelle Interpretation zu objektivieren.

### 3 Material

Bei der Auswahl des Materials wurden optimal überlieferte Formen der Typusexemplare sowie Exemplare von den Typusflächen und Typuslokalitäten bevorzugt. Dies ist für die Fixierung der zentralen Formen und den daraus folgenden prinzipiellen Formentwicklungen der Chirotherien mittels Landmarkanalyse notwendig. Die Basispolygone können künftig die Grundlage für vergleichende Studien an Chirotherien-Fährten anderer Flächen von Fährtenhorizonten in der Germanischen Trias und darüber hinaus bilden. Zusätzlich wurden Stücke zu wichtigen Taxa anderer Herkunft einbezogen, dazu gehören Belege von *Chirotherium barthii* aus der Moenkopi-Formation. Material bzw. Exemplare wurden aus folgenden Sammlungen berücksichtigt:

*Chirotherium barthii* - MS I Ba2 Fährte b, HF 21 Winzer XIX, Solling-Formation (Unt. Trias, Olenek), Typusfläche Hessberg bei Hildburghausen; MNA V-3290, Moenkopi-Formation (Olenek/Anis), Winslow, Arizona, USA.

*C. sickleri* - MB o. Nr. 1 und 2, Solling-Formation (Unt. Trias, Olenek), Typusfläche Hessberg bei Hildburghausen.

*Brachychirotherium hassfurtense*: UEN F22, Lectotypus (nach KARL & HAUBOLD 1998, 2000).

*B. thuringiacum*: UEN F38b, Mittlerer Keuper, Hassberge-Formation, Coburger Sandstein (Obere Trias, Karn), Hassberge, Nordbayern; MB

1969.54.244 Lectotypus (nach KARL & HAUBOLD 1998, 2000), Hassberge-Formation, Blasensandstein (Obere Trias, Karn), Südthüringen.

*B. parvum*: ANSP 15210, untere Newark Supergroup (Karn, Nor), Milford, New Jersey, USA.

*B. praeparvum*: HF 14-IV und *B. harrasense*: HF 10-VII, Solling-Formation (Unt. Trias, Olenek), Typusfläche, Harras bei Eisfeld, Thüringen.

*Isochirotherium soergeli*: MB Rühle VI, und *I. herculis* MB Rühle o. Nr., Solling-Formation (Unt. Trias, Olenek), Hildburghausen, Bad.

*I. marshalli*: Typus (nach PEABODY 1948), Moenkopi-Formation (Olenek, Anis), Holbrook, Arizona, USA.

*Synaptichnium diabloense*: Typus (nach PEABODY 1948), Moenkopi-Formation (Olenek, Anis), Canyon Diablo, Arizona, USA.

Die Abkürzungen beziehen sich auf die Sammlungen: ANSP - Academy of Natural Sciences, Philadelphia.

HF - Fährtenammlung Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg.

MB - Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin.

MNA - Museum of Northern Arizona, Flagstaff, USA.

MS - Naturhistorisches Museum Schleusingen.

UEN - Universität Erlangen-Nürnberg, Institut für Paläontologie.

## 4 Methodik

### 4.1. Die Landmarkanalyse, Grundlagen und Überblick

Bei der Landmarkanalyse, einer morphometrischen Methode, handelt es sich um eine vergleichende Beschreibung der Geometrie prinzipiell ähnlicher Objekte auf der Basis zuvor festgelegter Punkte. Diese Fixpunkte sollten die Voraussetzung der Homologie erfüllen. Angewendet auf fossile Wirbeltiere, konnten so z.B. die unterschiedliche Form und Lagebeziehung von Elementen des Schädels und Beckens von Hadrosauriern definiert und dargestellt werden (CHAPMAN & BRETT-SURMAN 1990). Grundsätzliche Ausführungen zur Verfahrensweise finden sich auch bei CHAPMAN (1990a, b). EGI & WEISHAMPEL (2002) analysierten so die Humeri verschiedener Hadrosaurier und verdeutlichten damit Trends in der ontogenetischen Entwicklung, welche mit einer veränderten Funktion der Vorderextremitäten bei Hadrosaurinen und Lambeosaurinen im Zusammenhang stehen. Als Landmarken werden an den zu vergleichenden Stücken homologe Punkte, z. B. Knotenpunkte von Suturen des Schädels, Muskelansatzstellen von Extremitätenknochen etc. bestimmt und zunächst jeweils zu Polygonen verbunden. Solche geometrischen Abstraktionen der ursprünglichen Formen lassen sich besser vergleichen und quantitativ weiterverarbeiten. Ihre Fassung ist zudem unabhängiger von den subjektiven Eindrücken des menschlichen Auges bzw. des Betrachters. In unterschiedlichen Analyse-Techniken, die häufig computergestützt sind, wie Resistant-Fit Theta-Rho, Bookstein's Coordinates, Generalized Procrustes etc. (BENSON et al. 1982, CHAPMAN 1990a, b, SIEGEL & BENSON 1982, BOOKSTEIN 1991) werden die Polygone anschließend übereinanderprojiziert, entweder entlang einer gemeinsamen Basislinie oder gemäß der berechneten geringsten Distanz einiger oder aller homologen Landmarken. Mit Hilfe von Vektoren kann man dann Richtung und Ausmaß der Verschiebung eines jeden Punktes deutlich machen. Evolutive oder ontogenetische Entwicklungen, geschlechtsspezifische Merkmale und taphonomisch bedingte Veränderungen lassen sich dabei dokumentieren. In einem festen Koordinatensystem kann man die Formen gegeneinander rotieren, vergleichen, Distanz-Koeffizienten berechnen und diese sogar in Cluster-Analysen weiterverarbeiten.

Auf fossile Tetrapodenfährten wurde die Landmarkanalyse erst in den letzten Jahren angewendet. RASSKIN-GUTMAN et al. (1997) definierten z.B. 6 basale Landmarken an tridactylen Fußindrücken von Dinosauriern und ergänzten diese durch rechnerische Punkte, sogenannte Pseudolandmarken. Mit diesem Verfahren wird aber nur der Umriss des Eindruckes vervollständigt. Ein anderer Weg wurde bei dem Studium von *Brachychirotherium* aus dem Coburger Sandstein des fränkischen Keupers gewählt (KARL & HAUBOLD 1998, 2000), indem aus homologen Punkten der Fußindrücke Polygone abgeleitet wurden. Alternativ zu den traditionellen Methoden der

morphologischen Differenzierung wurden in erster Linie Fußindrücke von den Flächen einer begrenzten lithostratigraphischen Einheit nach Polygonen verglichen. Damit war die bislang unklare Differenzierung von *Brachychirotherium hassfurtense* BEURLIN, 1950 und *B. thuringiacum* (RÜHLE v. LILIENSTERN, 1938) hinreichend zu begründen. Überdies deuteten sich aus der Form der Polygone Variationen in der Fußmorphologie an, welche deskriptiv und mit Messungen bislang nicht erfasst werden konnten. An diesen Stand wird hier angeknüpft. Und im Folgenden werden unter Berücksichtigung der anatomisch kontrollierten Besonderheiten der Chirotherien potentielle Landmarken zunächst hinsichtlich ihrer Stabilität im Eindruck diskutiert und dann in einer modifizierten und erweiterten Weise an ausgewählten Chirotherien der Trias getestet.

### 4.2 Möglichkeiten und Grenzen der Landmarkanalyse bei Fährten

Körperfossilien wie z.B. Skelettelemente von Wirbeltieren sind grundsätzlich stabile Formen, an denen auch im Falle taphonomisch bedingter Verzerrungen die Ausgangsform weitestgehend erkennbar bleibt. Ganz anders ist die Situation bei Tetrapodenfährten. Die Hand- und Fußindrücke ein und desselben Erzeugers können eine breite Formvariabilität aufweisen, deren Ursachen in der Interaktion mit dem unterschiedlich konsistenten Substrat liegt. Generell ist die Morphologie einer Eindruckform nicht nur von Parametern wie der Anatomie und Größe des Erzeugers, sondern auch von der Gangart, der Geschwindigkeit und von der Beschaffenheit des Substrates, also dessen Korngröße und Feuchtigkeitsgehalt, abhängig. Das Substrat ist der Hintergrund für vielfältige ichtologisch-taphonomische Prozesse, die überdies von der Diagenese des Sediments der Fährtenhorizonte überprägt worden sein können. All dies ist bei der Bestimmung von Fährten, ihrer Interpretation also auch bei einer morphometrischen Analyse von Fuß- und Handindrücken zu bedenken. Von entscheidender Bedeutung ist deswegen auch die Auswahl der Fixpunkte für eine Landmarkanalyse.

Nur wenn die gewählten Punkte das Kriterium der Homologie erfüllen, sich ihre Lage also auf eine anatomisch vergleichbare Positionen bezieht, ist eine qualifizierte Vergleichbarkeit der Eindrücke gegeben. Unter dieser Voraussetzung lassen sich Erkenntnisse über die Variabilität der Formen und ihre taxonomische Interpretation ableiten.

Die Punkte sollten daher an anatomische Strukturen geknüpft sein, die in den Eindrücken abgebildet sind und durch ihre eindeutige Identifizierbarkeit eine maximale Stabilität garantieren.

Diese Bedingungen werden nicht erfüllt von Punkten wie dem sog. Hypex oder dem proximale Ende tridactyler Fußindrücke von Dinosauriern (Vorschlag von RASSKIN-GUTMAN et al. 1997), da sie sich als instabil erweisen. Denn die Ausbildung der

betreffenden Positionen in den Eindrücken ist von Substrat und Gangart abhängig und deshalb sind sie als Landmarken nicht geeignet. Als bemerkenswert stabil erweist sich dagegen die Klauenbasis (KARL & HAUBOLD 1998, 2000). Dieser Bereich korrespondiert mit dem Drehpunkt, um den sich der Fußkomplex in allen Phasen während des Abrollens bewegt.

Zur Begründung dessen ist die Dynamik der Entstehung von Eindrücken zu bedenken. So werden bei plantigrader Fußhaltung anatomisch vorgegebene Proportionen annähernd originalgetreu im Eindruck abgebildet. Bei der an Chirotherien beobachteten zunehmenden Digitigradie und gleichzeitig verstärktem Eintauchen in das Substrat, wird der Fuß in seiner Projektion auf der abbildenden Fläche verkürzt. Diese Verkürzung ist in ihrem Betrag unterschiedlich in Abhängigkeit vom Winkel des Fußes zur Eindrucksebene bzw. der Fährtenfläche. Da der Winkel bei digitigrader Haltung zum proximalen Ende des Fußes hin jeweils an den Gelenken zwischen den Phalangen und besonders am Metatarsal-Phalangen-Gelenk vergrößert wird, erscheinen die betroffenen skelettalen Abschnitte im Eindruck unterschiedlich und damit sind sie unproportional verkürzt. Der Betrag der Verkürzung wächst zum proximalen Ende hin und ist nur im distalen Abschnitt am geringsten. Für die Landmarkanalyse folgt, die stabilsten Fixpunkte liegen im Eindruck prinzipiell an den distalen Zehenden (Klauenbasis). Instabil ist dagegen der proximale, häufig als „Ferse“ bezeichnete Rand. Geeignet für die Positionierung von Landmarken ist auch noch der Bereich der Phalangen bis zum Metatarsal-Phalangen-Polster.

Diese skizzierten Abläufe reflektieren ein ideales und etwas vereinfachtes Modell. In Realität liegen mitunter wesentlich kompliziertere Zusammenhänge und Abläufe vor. So gibt es recht unterschiedliche Bewegungsphasen des Fußes beim Aufsetzen, Belasten und Anheben, diese haben THULBORN (1990), sowie THULBORN & WADE (1989) eingehend beschrieben und als „touch down-“, „weight bearing-“ und „kick off“-Phase bezeichnet. Daraus folgt, dass bei der Interaktion mit dem unterschiedlich beschaffenen Substrat Effekte auftreten können, welche eine Bestimmung von Fixpunkten zusätzlich erschweren (s. hierzu auch GATESY 1999). Vielfältige Gleit- und Schleifbewegungen des Fußes auf wenig gefestigtem Untergrund welche anterior, posterior, lateral oder in das Substrat hinein orientiert sind, können im Eindruck überlagert dokumentiert sein. Damit ist dann sogar die Bestimmung der Klauenbasis erschwert. Nicht zuletzt können die Eindrücke als „undertracks“ vorliegen, die unter Umständen beträchtlich von einem optimalen Originaleindruck differieren. Das bedeutet, die Qualität der Überlieferung des zu untersuchenden Materials kann in einem breiten Spektrum variieren und somit auch die Ergebnisse einer Landmarkanalyse entscheidend kontrollieren. Nach diesen Gegebenheiten sollten nur die am besten überlieferten, also mit repräsentativen anatomischen Details erhaltenen Formen analysiert werden.

### 4.3 Zur Landmarkanalyse der untersuchten Chirotherien

Chirotherien bieten als plantigrade bis semidigitigrade, pentadactyle Formen prinzipiell günstigere Voraussetzungen für die Anwendung der Landmarkanalyse als z. B. tridactyle Eindrücke von Dinosauriern, indem Chirotherien in größerem Umfang Informationen der Zehenproportionen, der Metatarsal-Phalangen-Polster etc. liefern. Dennoch gelten auch hier grundsätzlich die zuvor diskutierten Aspekte. Chirotherien sind prinzipiell quadriped, jedoch im Vordergrund der Betrachtung stehen die Fuß eindrücke. Die im Vergleich zu den Füßen kleineren Handeindrücke mit nur wenig variierenden Zehenproportionen ermöglichen derzeit keine ausreichende Differenzierung. Eine gewisse Ausnahme bilden *Chirotherium barthii* und *Chirotherium sickleri* (HAUBOLD & KLEIN 2002).

Wie zuvor dargelegt, ist jeder auch noch so gut überlieferte Eindruck nicht nur eine Abbildung der Anatomie des Fußes, sondern auch der Aktivität seines Erzeugers, also der dynamischen Funktion seiner Autopodien. Die Anwendung einer Landmarkanalyse, die darauf abzielt, so entstandene stets variable Formen morphologisch zu abstrahieren und sogar mathematisch darzustellen, setzt also voraus, dass Variationen die aus dieser „Dynamik“ resultieren minimiert werden, um die Fehlergrenze zu limitieren. Dazu kommen potentielle Probleme die aus einem gewählten Ansatz für eine Analyse selbst folgen. Deshalb werden im Folgenden für die untersuchten Chirotherien zwei Methoden angewendet und deren Ergebnisse gegenübergestellt und diskutiert. Die Vorgehensweisen unterscheiden sich auf den ersten Blick nur geringfügig in der Auswahl der Fixpunkte. Es folgen aber jeweils unterschiedliche Möglichkeiten für die vergleichende Darstellung der Polygone und schließlich für die Differenzierung der Formen (Abb. 1, 2 und 3):

1. Die für den Generotypus von *Brachychirotherium* gewählte Verfahrensweise einer Landmarkdarstellung (KARL & HAUBOLD 1998, 2000) basiert auf insgesamt 7 Fixpunkten. Das sind zum einen die Klauenbasis der Fußzehen I-IV, die proximale Begrenzung von Zeh III (einschließlich Metatarsal-Phalangen-Polster), sowie zum anderen der jeweilige Mittelpunkt des Außenrandes der Zehen I und IV (Abb. 1a).

2. In Modifikation dieser Methode erfolgt im vorliegenden eine Reduktion auf 5 Fixpunkte, das sind die Klauenbasis der Fußzehen I-IV, sowie eine Zäsur, die sich, lateral zwischen dem freien Teil von Fußzeh IV und dem Metatarsal-Phalangen-Polster IV befindet (Abb. 1b). Dieser Punkt ist sogar bei durchschnittlich erhaltenen Eindrücken mit nur schwach überlieferten Polstern meist noch durch eine laterale Abspreizung von Zeh IV betont und als leichte Einschnürung zu erkennen. Diese ist so charakteristisch, dass sie praktisch nicht mit einer anderen Zäsur, z.B. zwischen distalen Phalangen oder Phalangen-Polstern verwechselt werden kann. Wegen ihrer lateral externen Position ist sie im Gegensatz zum Hypex auch nicht

von interdigitalen Spannungen im Substrat beeinflusst, welche gern irrtümlich als „Schwimmhäute“ wahrgenommen werden. Die Einschnürung liegt anterior zum Metatarsal-Phalangen-Polster, also in einem Bereich, der wie bereits begründet relativ stabil ist. Eine entsprechende Zäsur an der Medialseite der Fußindrücke, also zwischen dem freien Teil von Zeh I und dem Metatarsal-Phalangen-Polster I, lässt sich an wichtigen Typus-Exemplaren nicht eindeutig ausmachen und konnte daher nicht als Fixpunkt berücksichtigt werden.

Bei einem Vergleich hat die erstere Version Vorteile mit der vollständigeren Erfassung der Eindruckform durch eine höhere Anzahl Fixpunkte und die Einbeziehung der Metatarsal-Phalangen-Verbindung. Von Nachteil ist die instabilere Position der Punkte am proximalen Rand wegen einer Abhängigkeit von der Fußhaltung. Ferner sind die beiden lateral gelegenen rechnerischen Pseudolandmarken abhängig von der Bestimmung anderer Punkte. Deren überlieferungsbedingte Lage beeinflusst dabei automatisch das Polygon als Ganzes und Abweichungen können nicht mehr in ihrem Ursprung erkannt werden. Vorteile der zweiten Methode liegen in der stabilen Position und vergleichsweise sicheren Identifizierbarkeit aller Landmarken. Hervorzuheben ist, dass in den nach der zweiten Methode erstellten Polygonen Trends in der Umgestaltung der Eindruck bzw. Fußproportionen augenfälliger werden. Ein Nachteil ist die geringe Anzahl von Landmarken und der fehlende Einschluss der Metatarsal-Phalangen-Verbindung.

Im Ergebnis ergänzen sich die Informationen der nach beiden Methoden erstellten Polygone. Neben dem potentiell breiteren Ansatz ist die Landmarkenanalyse dennoch nicht als ausschließliches Mittel einer Differenzierung von Eindruckformen zu sehen. Charakteristische Merkmale von Chirotherien, wie z.B. die breiten Phalangen-Polster und schmalen Klauen von *Brachychirotherium* sind mit der Landmarkenanalyse nicht zu erfassen. Es verbleibt die Notwendigkeit ergänzender Beschreibungen der Formen.

Die pentadactylen Fußindrücke der Chirotherien bestehen neben der dominanten subparallelen Gruppierung der Zehen I-IV aus einem posterolateral gelegenen, unterschiedlich reduzierten Zeh V. Dessen Eindruck erscheint als rundovales Basispolster mit einem mehr oder weniger abgesetzten oder sogar fehlenden Phalangensegment. Zeh V war an der Stabilisierung des Fußes nur noch untergeordnet beteiligt, entsprechend variabel ist sowohl seine Gestalt, als auch seine Position im Fußindruck. Aus diesem Grunde wird dieser Teil nicht in die Polygone und damit auch nicht in die Analyse einbezogen. Selbst der z.B. bei *C. barthii* und *C. sickleri* charakteristisch ausgebildete und lateral rückwärts gebogene Phalangenteil ist im Rahmen der Landmarken weniger bedeutsam. Das gilt vor allem bei dem morphometrischen Vergleich z.B. mit *Brachychirotherien*. Bei diesen ist bestenfalls das Relikt der distalen Phalange am Eindruck beteiligt. Der Zeh V

entfällt für die Polygone und seine Ausbildung bleibt der beschreibenden Seite überlassen.

Man könnte weiterhin versuchen, einzelne Phalangen-Polster und deren Position bei sehr vollständig erhaltenen Eindrücken als Fixpunkte auszumachen. Es zeigt sich aber, dass die Anzahl der Phalangen-Polster der jeweiligen Zehen selbst bei *C. barthii* keineswegs homogen überliefert ist. Es gibt Polster, die sich in den Eindrücken zu einem größeren Komplex verbinden und es muss offen bleiben inwieweit und ob manche Polster überhaupt in einem engen Kontext mit der Fußanatomie des Erzeugers stehen. Es ist durchaus möglich, dass die Zehenpolster intraspezifisch relativ variabel gestaltet waren, und eine enge strukturelle Bindung an die Gelenke zwischen den Phalangen nicht oder nur untergeordnet zutrifft. Das lässt sich beispielsweise durch die Beobachtungen zusätzlicher Effekte bestätigen, welche nachweislich zu einer Verformung der Polster bei Belastung geführt haben. Nach eingehender Diskussion aller Argumente erscheint mit 7 bzw. 5 Landmarken eine repräsentative Analyse der Fußindrücke von Chirotherien in realistischer Weise praktikabel.

Zur Vergleichbarkeit der Punkte bzw. der Polygone wurden diese entlang einer gemeinsamen Basislinie übereinander projiziert. Als Basislinie dient in der ersten Version die Verbindung des proximalen Randes von Zeh III mit dem Mittelpunkt des Außenrandes von Zeh IV (Abb. 1a). In der zweiten Version ist es die Verbindung zwischen der Klauenbasis von Zeh I und der beschriebenen Zäsur am lateralen Rand von Zeh IV. Dieser Punkt ist hier mit 0 bezeichnet (Abb. 1b). Der gemeinsame Bezugspunkt der übereinander projizierten Polygone ist die jeweilige Mitte dieser Basislinie. Die berücksichtigten Polygone wurden sowohl in ihrer Größe einander angeglichen als auch im gleichen Maßstab dargestellt. Damit war gewährleistet, dass eventuell gegebene Allometrien im Wachstum der Füße nicht von vornherein ausgeklammert sind. Mit solchen Allometrien ist durchaus zu rechnen. Allerdings liegen Untersuchungen des Fußkomplexes nach Rezentmaterial hinsichtlich der Veränderung von Zehenproportionen bei Archosauria kaum vor. Neuerdings untersuchten FARLOW & BRITTON (2000) Serien der Wachstumsstadien von *Alligator* und *Crocodylus* und ermittelten unterschiedliches Längenwachstum für Rumpf, Extremitäten, einzelner Abschnitte dieser Elemente und auch der Autopodien. Die Autoren spekulieren auch mit der Möglichkeit, dass z.B. unterschiedliche Formen aus der Moenkopi-Formation mit Wachstumsallometrien zu erklären sind und sich teilweise auf identische Erzeuger beziehen lassen. Dies darf mit Nachdruck bezweifelt werden. Die Erzeuger der Formen wie *Synaptichnium diabloense*, *Chirotherium barthii*, *C. sickleri* oder *Isochirotherium marshalli* beziehen sich ganz sicher auf biologisch unterschiedliche Taxa, sind also nicht nur das Ergebnis bestimmter Wachstumsstadien. Ausserdem handelt es sich bei den Erzeugern von Chirotherien im Vergleich zu rezenten Krokodilen um lokomotorisch und ökolo-

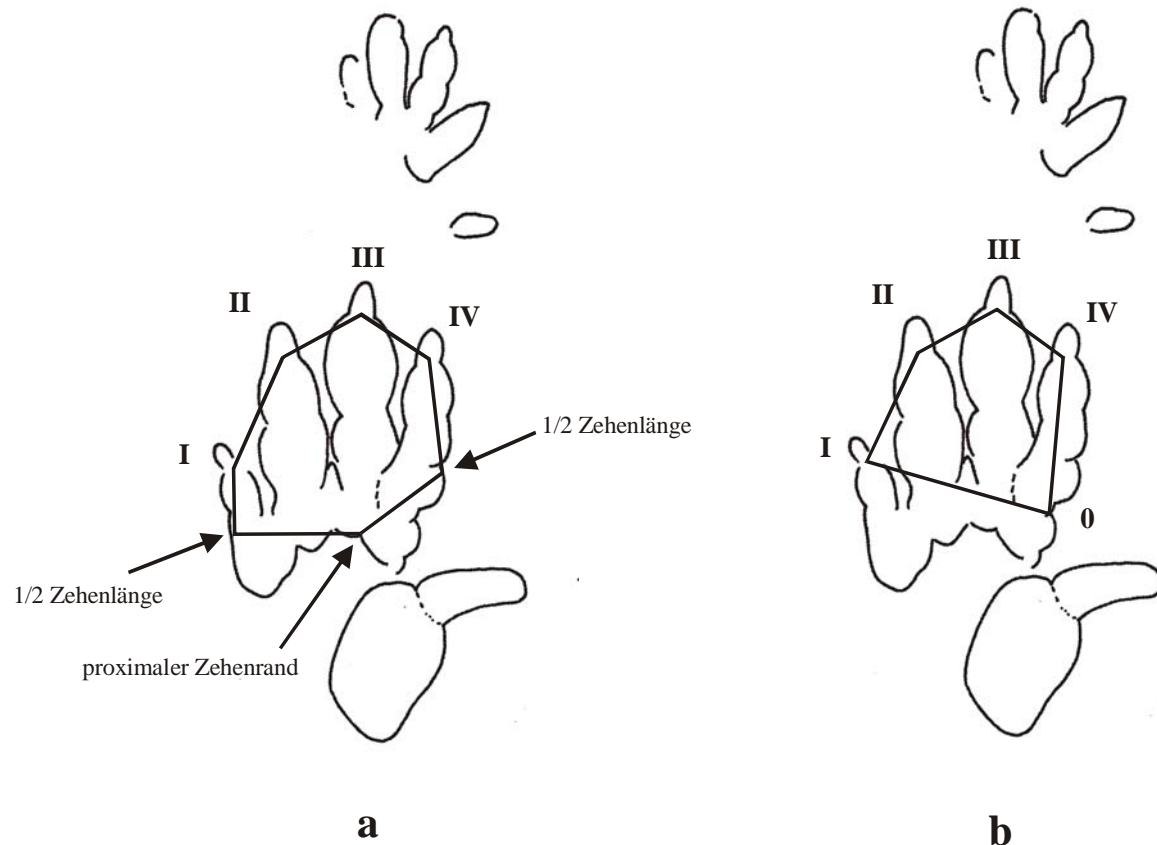
gisch unterschiedliche Erzeuger, und somit können die Studien nicht uneingeschränkt übertragen werden.

Die in Kap. 5 angewendete Analyse-Technik durch überlagerte Projektion der Polygone beschränkt sich zunächst auf eine graphische Basis. Als Vorlagen für die Positionierung der Landmarken dienten Fotos der untersuchten Exemplare, sowie Umriss-Zeichnungen, die nach diesen Fotos und unter Einbeziehung der Original-Stücke angefertigt wurden.

Für die folgende Analyse wurden Typusexemplare und weitere Beispiele von Eindrücken der Typusflächen ausgesucht, an denen dank optimaler Überlieferung die Fixpunkte eindeutig identifizierbar waren. Die Positionierung der Landmarken und der daraus resultierenden Polygone an den einzelnen Exemplaren ist in den Abbildungen 2 und 3 dargestellt. Es handelt sich um Belege zu folgenden Ichnotaxa:

*Chirotherium barthii* KAUP, 1835,  
*Chirotherium sickleri* KAUP, 1835,  
*Brachychirotherium harrasense* (HAUBOLD, 1967),  
*Brachychirotherium praeparvum* (HAUBOLD, 1967),  
*Brachychirotherium hassfurtense* BEURLEN, 1950,  
*Brachychirotherium thuringiacum* (RÜHLE V.  
 LILIENSTERN, 1938),  
*Brachychirotherium parvum* (HITCHCOCK, 1889)  
*Isochirotherium soergeli* (HAUBOLD, 1967)  
*Isochirotherium herculis* (EGERTON, 1837),  
*Isochirotherium marshalli* (PEABODY, 1948) und  
*Synaptichnium diabloense* (PEABODY, 1948).

Die Benennung und Synonymie dieser Taxa ist bei HAUBOLD (1971b) aufgeführt.

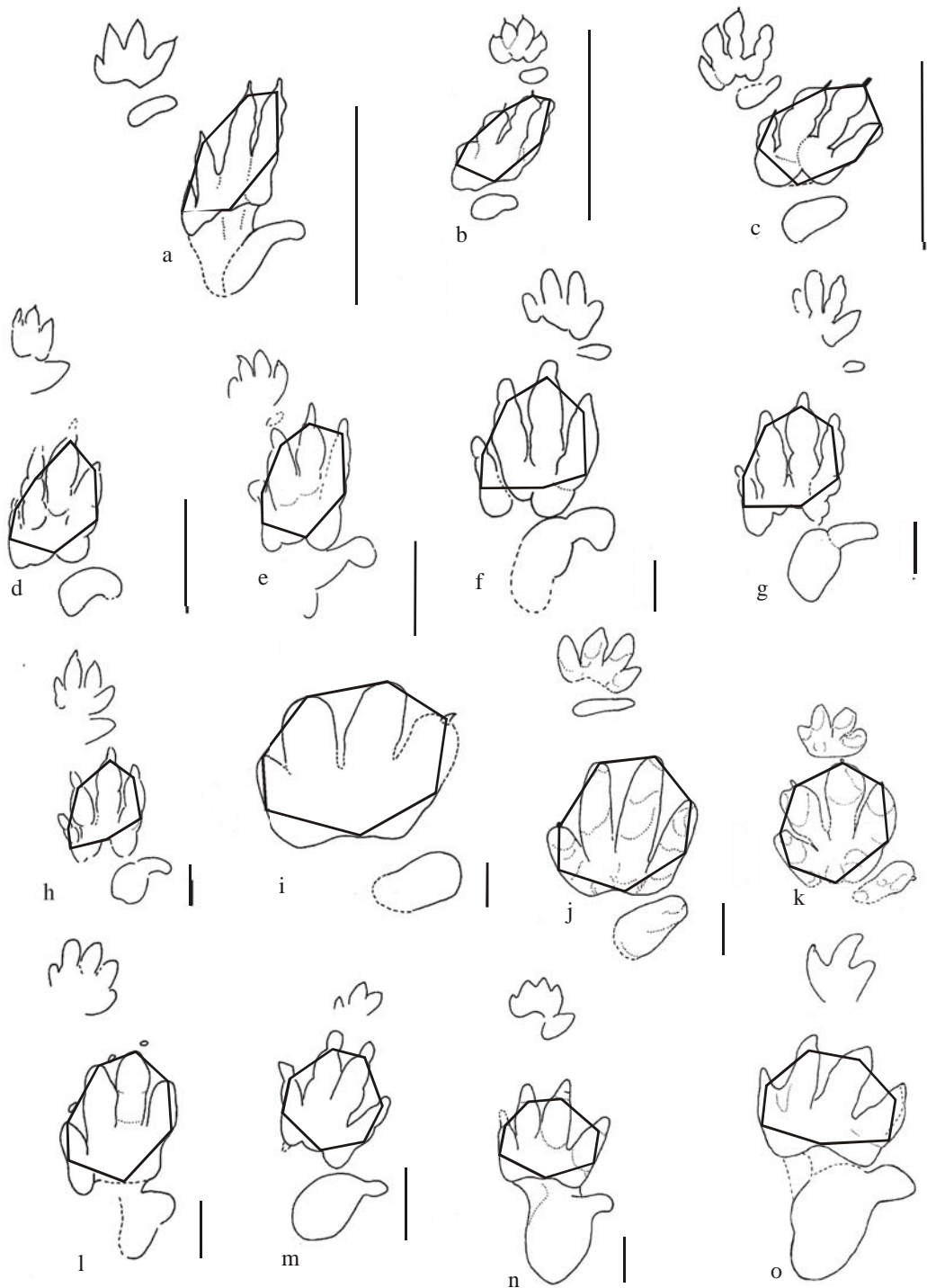


**Abb. 1:**

Auswahl der Fixpunkte für die Landmarkanalyse am Beispiel von *Chirotherium barthii* nach zwei alternativen Methoden.

**a** -Version nach KARL & HAUBOLD (1998, 2000).

**b** - modifizierte Version.



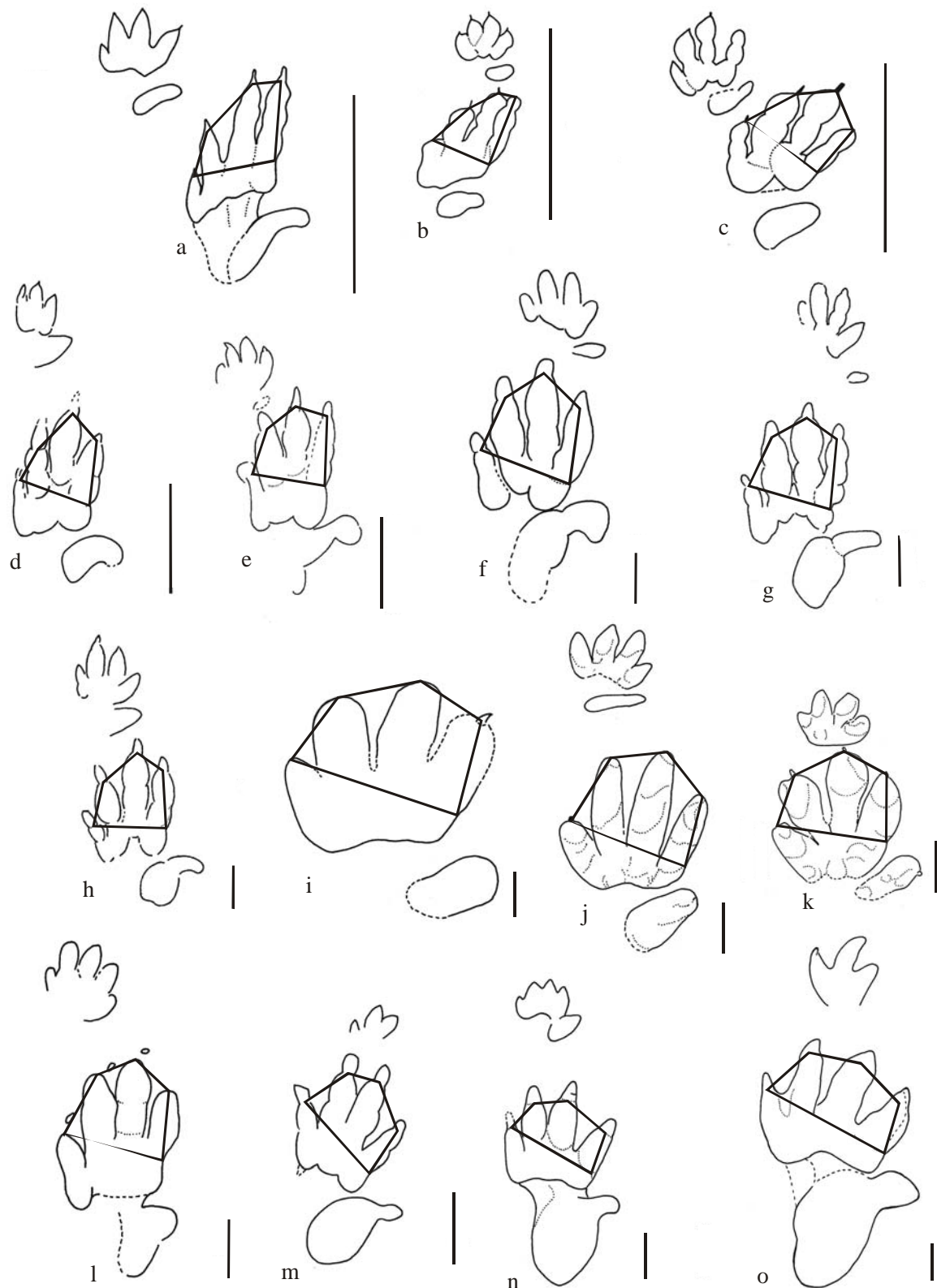
**Abb. 2:**

Position der Landmarken und Polygone an 15 analysierten Fußindrücken von Chirotherien (Version KARL & HAUBOLD 1998, 2000).

- |           |   |        |  |
|-----------|---|--------|--|
| a -       | <i>Synaptichnium diabloense</i> Typus (n. PEABODY 1948)                               | b -    | <i>Brachychirotherium harrasense</i> HF 10-VII                 |
| c -       | <i>B. praeparvum</i> HF 14-IV (n. HAUBOLD 1967)                                       | d, e - | <i>Chirotherium sickleri</i> MB o. Nr. 1,2                     |
| f, g, h - | <i>C. barthii</i> HF 21 Winzer XIX, MS I Ba 2 Fährte b (n. HAUBOLD 1971a), MNA V-3290 |        |  |
| i -       | <i>Brachychirotherium hassfurtense</i> UEN F22 Lectotypus                             |        |  |
| j, k -    | <i>B. thuringiacum</i> MB 1969.54.244 Lectotypus, UEN F38b (n. KARL & HAUBOLD 1998)   |        |  |
| l -       | <i>B. parvum</i> ANSP 15210   | m -    | <i>Isochirotherium soergeli</i> MB Rühle VI (n. HAUBOLD 1971a) |
| n -       | <i>I. marshalli</i> Typus (n. PEABODY 1948)   | o -    | <i>I. herculis</i> MB Rühle o. Nr.                             |

Maßstab jeweils 5 cm.





**Abb. 3:**  
 Wie in Abb. 2, Polygone und Landmarken jedoch nach der modifizierten Version für 15 Fußeindrücke der 11 untersuchten Ichnotaxa von *Synaptichnium*, *Brachychirotherium*, *Chirotherium* und *Isochirotherium*. Maßstab jeweils 5 cm.

## 5 Die Analyse der Fußindrücke

Der entscheidende Ansatz der Analyse der dokumentierten Fußindrücke von Chirotherien besteht in der Projektion der ermittelten Polygone entlang einer Basislinie, dargestellt in Abb. 4. Auf der linken Seite sind die Polygone nach der Methode mit 7 Punkten (KARL & HAUBOLD 1998, 2000) und auf der rechten Seite die Polygone nach der zweiten, zuvor diskutierten Methode zusammengestellt. Um die optische Information der Polygone und zugleich die prinzipiellen Unterschiede beider Methoden deutlich zu machen, wurde für die Darstellung zunächst jeweils ein Taxon der vier Chirotherien-Gattungen ausgesucht. Zudem sind die Polygone entlang der Basislinie in ihrer Größe angeglichen. Es handelt sich um Polygone von *Chirotherium barthii*, *Brachychirotherium hassfurtense*, *Isochirotherium soergeli* und *Synaptichnium diabloense* (Abb. 4a, b). In den weiteren Darstellungen (Abb. 4c-j) sind dann die Polygone jeweils ausgewählter Arten der Gattungen auf die Basislinie projiziert. Um die Beziehungen authentisch zu präsentieren, sind die Polygone aller berücksichtigten Formen im gleichen Maßstab dargestellt. Die Bilder erlauben die im folgenden diskutierte Auswertung.

### Vergleich der vier chirotheriiden Ichnogenera (Abb. 4a, b)

Die Polygone zeigen in beiden Versionen eine klare Differenzierung und die Bestätigung der 4, jeweils als Ichnogenera bezeichneten Hauptgruppen. In Version 1 (Abb. 4a) werden vor allem die unterschiedlichen Zehenproportionen deutlich. Das Polygon von *Isochirotherium soergeli* ist gegenüber den anderen insgesamt durch die gleichen Seitenlängen zwischen den Punkten I-II und III-IV symmetrischer und „rundlicher“. Darin ist die Betonung der Zehen II und III gegenüber I und IV reflektiert, also die charakteristischen Proportionen von den Isochirotherien. Die Polygone der Version 2 (Abb. 4b) demonstrieren eine Verdrehung von *C. barthii* und *I. soergeli* gegen den Uhrzeigersinn und von *B. hassfurtense* und insbesondere *S. diabloense* im Uhrzeigersinn. Diese Verdrehung oder auch die Orientierung des Punktes III nach links bzw. rechts folgt aus der Lage zu einer Achse x, das ist die Senkrechte auf der Mitte der Basislinie 0-I. Die jeweils erkennbare Rotation ist kontrolliert von den unterschiedlichen Kreuzachsen und den Zehenproportionen der für den Chirotherien-Fußabdruck maßgeblichen Zehengruppe I-IV.

### *Chirotherium* (Abb. 4c, d)

Version 1 (Abb. 4c) veranschaulicht die prinzipielle Ähnlichkeit der Polygone mehrerer Exemplare von *C. barthii* und deutet auf eine gewisse Homogenität innerhalb dieses Taxons hin. Allerdings sind die Polygone unterschiedlich rotiert, das ist bedingt durch die variable Position der proximalen Begrenzung von Zeh III. Dieser Punkt ist Teil der Basislinie und beeinflusst somit die Orientierung des Polygons insgesamt (vgl. unter 4.3). In Version 2 (Abb. 4d) tritt

dagegen ein Versatz im Uhrzeigersinn bezogen auf x nur bei der Form aus der Moenkopi-Formation (MNA V-3290) gegenüber den beiden Exemplaren aus dem Thüringischen Chirotheriensandstein auf. Diese Abweichung resultiert aus dem vergleichsweise kurzen Zeh I bei MNA V-3290 (vgl. Abb. 3f, g, h), welcher über den Punkt I den Verlauf der Basislinie bestimmt. Ob diese Beobachtung als spezifische Besonderheit gewertet werden kann, oder Teil einer „normalen“ Variabilität darstellt, wäre weiterhin zu testen. Die Polygone von *C. sickleri* zeigen nach beiden Analyse-Methoden eine erhebliche Divergenz zueinander, und das obwohl die Eindrücke jeweils von der Typus-lokalität Hessberg bei Hildburghausen stammen. Der Grund dafür liegt in den relativ langen Zehen II und IV im Verhältnis zu III bei dem größeren Exemplar (MB ohne Nr.-2, vgl. Abb. 2d, e und 3d, e). Dieses Polygon zeigt sogar eine gewisse Ähnlichkeit zu denen von *C. barthii* (z.B. MS I Ba 2 Fährte b). Danach könnte man ein juveniles *C. barthii* vermuten. Allerdings zeigt das Exemplar an den Handeindrücken und in dem Fährtenmuster typische Merkmale von *C. sickleri*, die im Polygon nicht erfasst sind. Es wäre zu diskutieren, ob Fußindrücke juveniler *C. barthii* denen von adulten *C. sickleri* gleichen können. Version 1 der Analyse differenziert beide *C. sickleri*-Exemplare etwas deutlicher von *C. barthii* als Version 2, indem eine Rotation im Uhrzeigersinn *C. sickleri* kennzeichnet. Lediglich das kleinere Exemplar von *C. sickleri* (MB ohne Nr.-1) lässt sich mit Version 2 deutlich gegen *C. barthii* abgrenzen. Alle Formen sind aber bezogen auf die x-Achse links orientiert, also gegen den Uhrzeigersinn gedreht.

### *Brachychirotherium* (Abb. 4e, f)

In Version 1 (Abb. 4e) ist *B. hassfurtense* (UEN F 22 - Lectotypus) gegenüber *B. thuringiacum* (MB 1969.54.244 - Lectotypus und UEN F 38) differenziert, und das bestätigt die Abgrenzung beider Arten (KARL & HAUBOLD 1998, 2000). Die Polygone von *B. thuringiacum* sind zu denen von *B. hassfurtense* im Uhrzeigersinn versetzt. Version 2 (Abb. 4f) zeigt ebenfalls eine unterschiedliche Rotation, allerdings mit umgekehrtem Vorzeichen. Das resultiert aus der anders gewählten Basislinie. Für *B. thuringiacum* ergibt sich dabei eine stärkere Annäherung von III zur x-Achse im Vergleich zu *B. hassfurtense*. Das ist teilweise durch die unterschiedlich schiefe Kreuzachse bedingt. Für *B. parvum* (ANSP 15210) aus der Oberen Trias der Newark Supergroup folgt nach beiden Versionen eine größere Ähnlichkeit des Polygons mit dem von *B. thuringiacum*. Version 1 zeigt einen Versatz im Uhrzeigersinn gegenüber *B. hassfurtense* und *B. thuringiacum*, *B. parvum* lässt also als kleinste Form in dieser Reihe eine noch weitergehende Rotation erkennen. Durch die nahezu rechtwinklige Kreuzachse bei *B. parvum* ergibt sich nach Version 2 ein symmetrisches Polygon mit starker Annäherung von III an x. Es fällt auf, dass der Grad der Rotation

offenbar zum Teil von der Größe des berücksichtigten Eindrucks kontrolliert ist. Sehr große Exemplare, wie der Lectotypus von *B. hassfurtense* neigen vermutlich aufgrund des höheren Körpergewichtes und der daraus resultierenden höheren Belastung der Füße zu einer breiteren Eindruckform. Da diese Veränderungen im Vergleich zu den kleineren Eindrücken nicht proportional ist, wirkt sich die Verbreiterung in einer Rotation des Polygons aus. Der Mittelpunkt des Aussenrandes von Zeh IV verändert nämlich im Beispiel von *B. hassfurtense* seine Position mit der Breite des Eindruckes und beeinflusst so als Teil der Basislinie in Version 1 die Orientierung des Polygons. Dies ist bei der Interpretation zu berücksichtigen, und es stellt sich die Frage, inwiefern die Größe der Formen die Form der Polygone kontrolliert.

***Brachychirotherium praeparvum*, *B. harrasense*, *Synaptichnium diabloense*** (Abb. 4g, h)

Die bislang nur mit kleinen Formen aus der hohen Unteren Trias bekannten Arten sind gesondert dargestellt. Für diese ergeben beide Untersuchungsmethoden eine sehr gute Differenzierung. Deutlich ist die Distanz des Polygons von *B. praeparvum* gegenüber denen von *B. harrasense* und *S. diabloense*. Die Form von *B. praeparvum* liegt demnach näher an jenen oben besprochenen moderneren Brachychirotherien, insbesondere *B. parvum* und *B. thuringiacum* (vgl. Abb. 4g,

h und 4e, f). Allerdings ist das Polygon von *B. praeparvum* in Version 2 stärker im Uhrzeigersinn rotiert (vgl. Abb. 4f und 4h), das folgt aus der schiefen Kreuzachse. Die Polygone von *B. harrasense* und *S. diabloense* erscheinen auf den ersten Blick ähnlich durch ihre Ausrichtung, sie sind aber anhand der Seitenlängenverhältnisse und der damit verbundenen Rotation zu differenzieren. Version 1 zeigt einen stärkeren Versatz im Uhrzeigersinn bei *B. harrasense* gegenüber *S. diabloense* (Abb. 4 g). Aus Version 2 ergibt sich wegen der anders gewählten Basislinie in der Rotation, also in der Lage von III, das umgekehrte Verhältnis (Abb. 4 h).

***Isochirotherium*** (Abb. 4i, j)

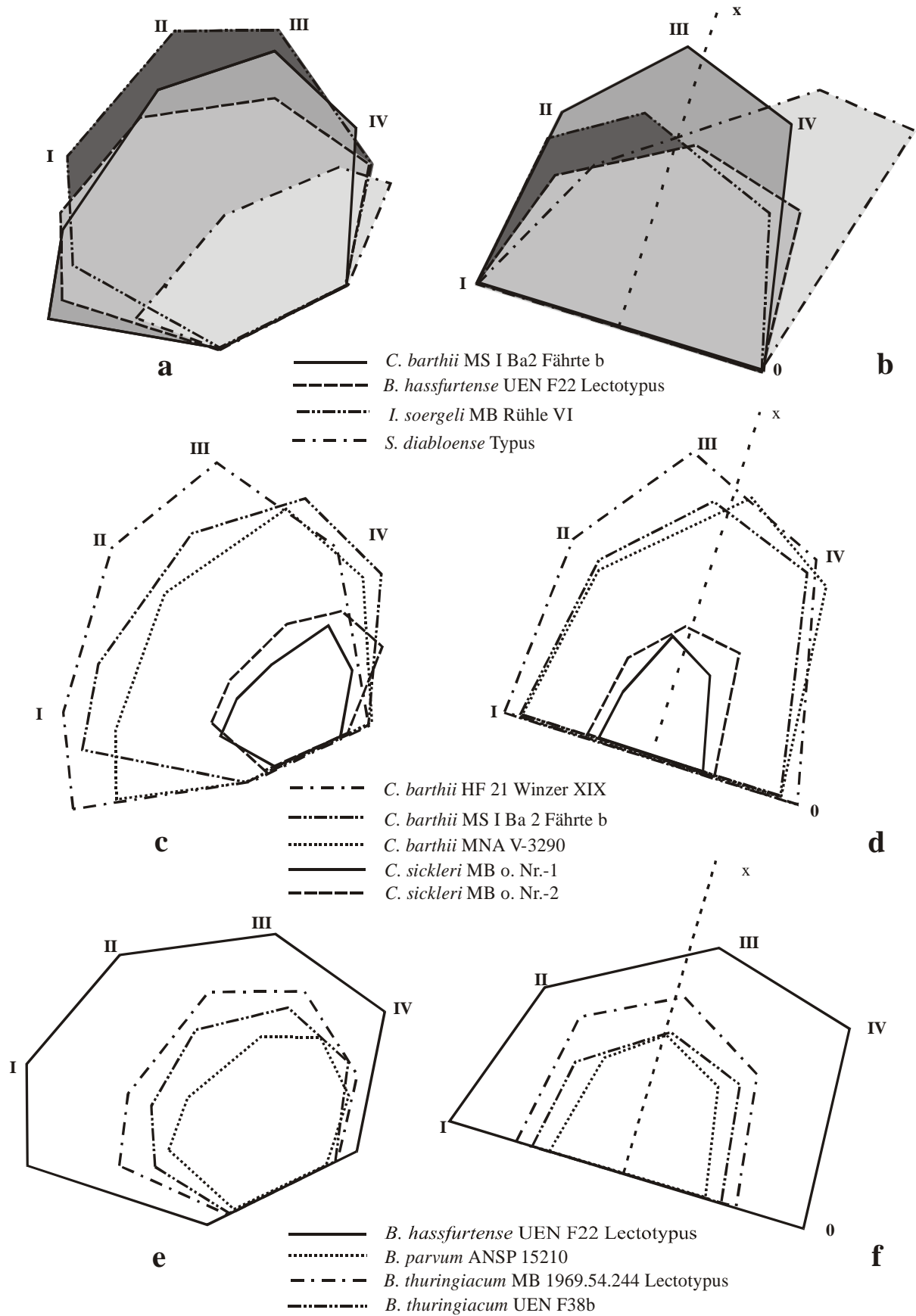
Bemerkenswert ist der im Uhrzeigersinn zunehmende Versatz aller Fixpunkte von *I. herculis* über *I. marshalli* zu *I. soergeli* in den Polygonen der Version 1 (Abb. 4i). Nach Version 2 sind *I. soergeli* und *I. marshalli* gegenüber x nach links und *I. herculis* im geringen Grade nach rechts versetzt. Auch hier ergibt sich, wie bei *Brachychirotherium*, eine gewisse Beziehung zwischen der Größe des Eindruckes einer bestimmten Form und der Orientierung des Polygons. Das muss bei einer sehr großen Form wie *I. herculis*, wie bereits für *B. hassfurtense* dargelegt, bei der Auswertung besonders berücksichtigt werden.

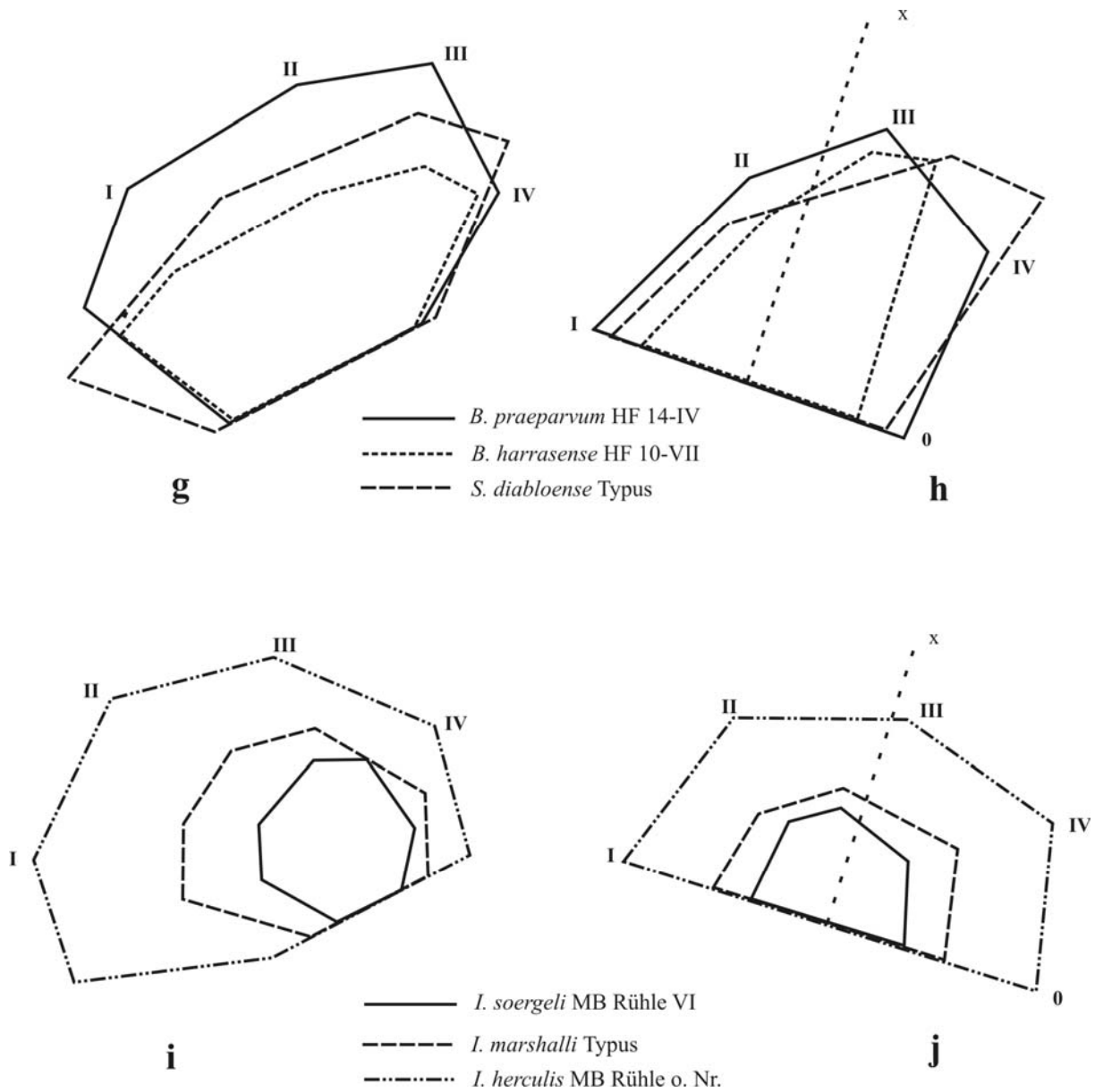
## 6 Diskussion der Ergebnisse und Schlussfolgerungen

Die vergleichende Auswertung der Polygone als wesentliche Stufe der hier präsentierten Landmarkanalyse stützt zunächst weitgehend den Status der berücksichtigten Taxa und somit von einer mehr formalen Seite die bisherige deskriptive Differenzierung der Chirotherien nach Merkmalsdiagnosen. Darüber hinaus werden aber in der Tendenz zusätzliche Aspekte erkennbar. So kann eine Sonderstellung von *C. barthii* und *C. sickleri* innerhalb der Chirotherien als „moderne“ Fuß- und Fährten-Formen innerhalb der frühen Archosaurier begründet werden. Im Kontext mit der Herausbildung der dinosauroiden Tridactylie und Bipedie an Eindruckformen und Fährten von *C. barthii*, *Sphingopus* und dem Komplex *Parachirotherium-Atreipus-Grallator* haben das Verf. bereits mit morphologischen und anatomischen Vergleichen dargelegt (HAUBOLD & KLEIN 2002) und können dies nun in der Form und Orientierung der Polygone weiter begünden. Das unterstützt die Interpretation von *C. barthii* als präornithodire Form. Das bedeutet, in *C. barthii* ist vermutlich eine Prädisposition des Dinosaurierfußes zu sehen, jedenfalls ist das nach dem derzeitigen Stand eine angemessene Interpretation (Abb. 4a-d, Abb. 5a und b). Im einzelnen folgen aus den Polygonen, also aus der Bewertung der berücksichtigten Formen nach den Prinzipien einer Landmarkanalyse, Hinweise für die Taxonomie der Chirotherien, welche abschließend erläutert werden sollen.

*Chirotherium barthii* und *C. sickleri* lassen sich relativ gut von der Gruppe mit *Brachychirotherium* und *Synaptichnium* abgrenzen (Abb. 4a u. b). Ebenso kann man *C. barthii* von *C. sickleri* nach beiden Versionen der Analyse prinzipiell unterscheiden, so dass ein separater Status dieser Taxa innerhalb der Gattung *Chirotherium* bestätigt wird (Abb. 4b und c).

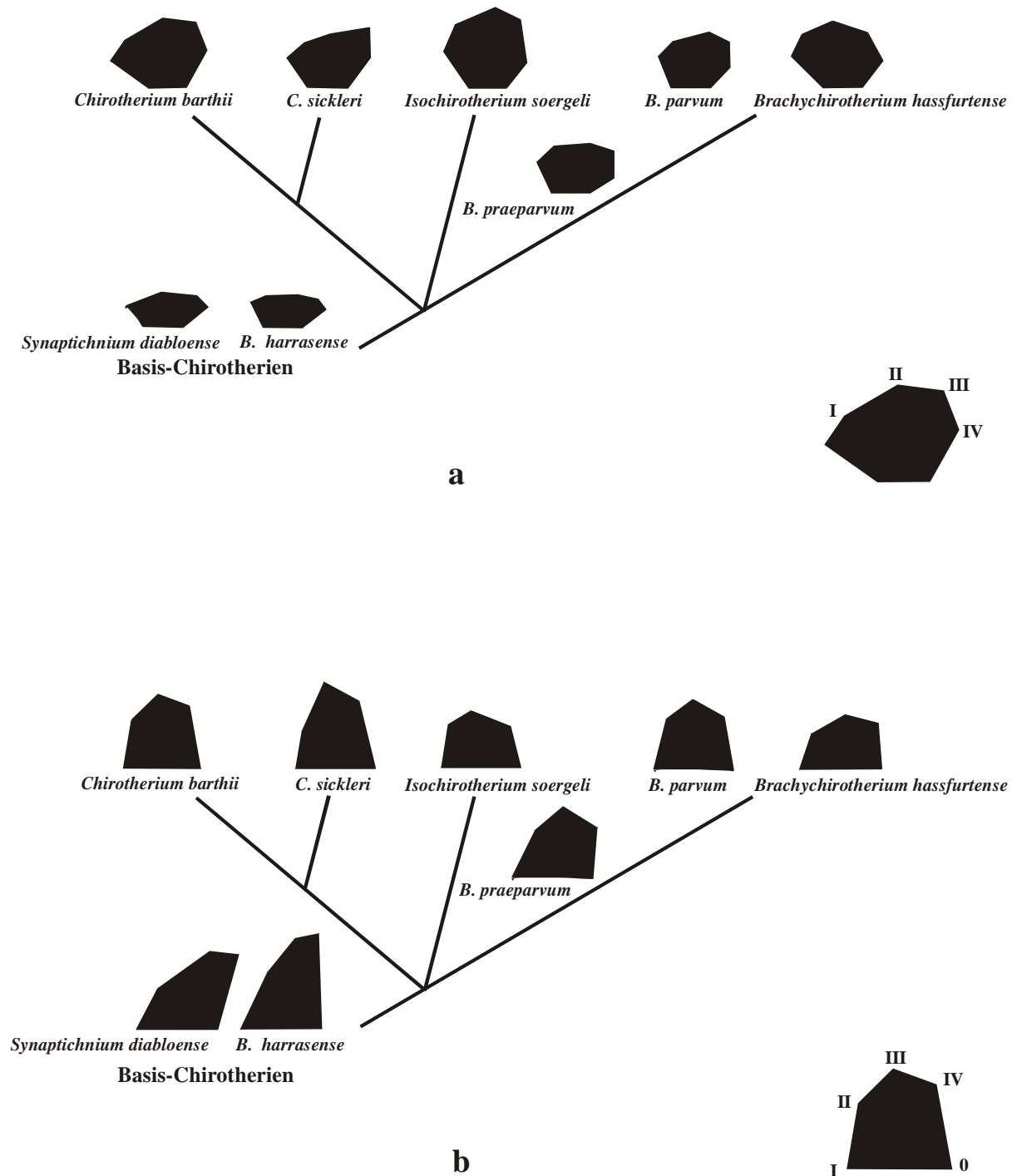
Bei den Brachychirotherien verdeutlicht die Analyse einen Trend, der sich an den Befunden in stratigraphischer Folge von der Unteren bis zur Oberen Trias verfolgen lässt. Am Beginn stehen Formen mit stärker rotierten, asymmetrischen Polygonen, bestimmt als *Brachychirotherium harrasense* und *B. praeparvum*. In der Oberen Trias haben Formen wie *B. parvum*, *B. thuringiacum* und *B. hassfurtense* eine ausgeprägtere Symmetrie (Abb. 4e-h, Abb. 5a und b). In diesem Wandel kann eine Entwicklung gesehen werden, welche auf eine effektivere Laufleistung hinzielt. Das war korreliert mit einer zunehmend geringeren Gangbreite und stärker parallel zur Laufrichtung orientierten Fußindrücken. In diesem Zusammenhang wurde die Kreuzachse zunehmend rechtwinklig. Die Polygone von *B. harrasense* repräsentieren vermutlich das bislang ursprünglichste Stadium von *Brachychirotherium*, wie aus den Zehenproportionen mit einem langen Zeh IV folgt: IV=III und IV>III (vgl. Abb. 4e, f und g, h). Dies deckt sich mit Aussagen nach morphologischen Studien (HAUBOLD 1967, 1971a, b).





**Abb. 4:**

Vergleich der ermittelten Polygone durch Übereinanderprojektion entlang einer gemeinsamen Basislinie, jeweils links entsprechend der Methode von KARL & HAUBOLD (1998) rechts nach der modifizierten Version. Die Polygone in a-b sind in der Größe angeglichen, die unter c-j sind jeweils maßstäblich für die Ichnogenera *Chirotherium*, *Brachychotherium* und *Isochirotherium*, dargestellt.



**Abb. 5:**

Beziehung der untersuchten Formen der Chirotherien. Hypothese auf der Basis der nach beiden Methoden ermittelten Polygone, a und b. Rechts jeweils das Basispolygon, vgl. Abb. 1.

Deutlich werden die Sonderstellung von *C. barthii* und *C. sickleri* als „moderne“ Formen gegenüber *I. soergeli*, sowie Tendenzen der morphologischen Entwicklung bei den Brachychirotherien. Als ursprünglich erweisen sich im Vergleich dazu *S. diabloense* und *B. harrasense*.

Auffällig ist die Ähnlichkeit in den Zehenproportionen zu *Synaptichnium diabloense*. Die Deutung geht dahin, dass beide Formen Basis-Chirotherien repräsentieren oder diesen zumindest nahe stehen. Denn in den Proportionen von *B. harrasense* kann man den morphologischen Ausgangspunkt für die

Entwicklung zu geologisch jüngeren Brachychirotherien sehen (Abb. 5a und b).

Noch klarer wird diese Interpretation unter Einbeziehung der Fußindrücke von *Synaptichnium*. Die Zehenproportionen zeigen eine Zunahme der Länge von I nach IV. An dem Typus von *S. diabloense*

(Abb. 2a, 3a) fällt ferner eine erhebliche Distanz zwischen den Zehen II und III auf. In diesen Proportionen und der vergleichsweise zu anderen Chirotherien größeren Spreizung der Zehen wird die ancestrale, lacertoide Fußform transparent. Die Polygone von *Synaptichnium* bestätigen diese schon mehrfach formulierte Interpretation.

*Isochirotherium* stellt mit der zunehmenden Dominanz des II. Fußzehs eine Sonderentwicklung im Rahmen der Chirotherien dar (HAUBOLD 1971b). Dieses Merkmal wird zwangsläufig in beiden Analyse-Verfahren bestätigt (Abb. 4a, b, i, j). Die besondere Konstellation der Zehenproportionen ist korreliert mit der bei Isochirotherien einzigartigen Kombination von geringer Gangbreite und starker Auswärtsdrehung der Füße. Damit war eine Verlagerung der Schwerpunktes bzw. eine veränderte Belastung der Füße verbunden, durch diese Veränderungen liegt die Achse der Hauptbelastung weiter medial und parallel zum II. Zeh. Ein weiterer Aspekt dieser Umgestaltung sind die vergleichsweise kleinen Handeindrücke (Klein-Hand-Chirotherien). Isochirotherien lassen offenbar ein anderes und sogar geologisch früheres Konzept in Richtung Bipedie vermuten. Die für einen bipeden und aufgerichteten Gang bei der anatomischen Konstellation des Bewegungsapparates der Archosaurier wohl funktionell sinnvolle Tridactylie wurde bei *Isochirotherium* von der Zehengruppe I-III bei Dominanz von Zeh II realisiert. Diese alternative Morphologie innerhalb der Chirotherien tritt vor allem auch in den Polygonen nach der Version 1 hervor (Abb. 4a, i).

Mit der Anwendung von Methoden der Landmarkanalyse kann die bisherige taxonomische Differenzierung der Chirotherien bestätigt und um eine formneutrale Betrachtungsweise erweitert werden. Das ersetzt nicht die detaillierte Beobachtung und Beschreibung weiterer, von in den Landmarken und den Polygonen

nicht erfasster Merkmale. Als Teil einer komplexen Untersuchung von Fährtenformen bietet sich aber eine bedeutsame Ergänzung. Neben zusätzlichen Hinweisen und Möglichkeiten für eine Bestimmung, ist sie geeignet, schwer vergleichbare subjektive Bewertungen der Eindruckformen zu überbrücken. Aus diesem Ergebnis folgt das Potential für künftige Aufgabenstellungen. Das ist die Integration der Landmarkbewertung in die Ichnotaxonomie.

Ebenso wichtig ist, dass auch bestimmte evolutive Trends innerhalb der Chirotherien sichtbar gemacht werden können. Die Darstellung (Abb. 5a und b) vermittelt die Divergenzen in der Form der Polygone. In diesem frühen Entwicklungs-Stadium der Landmarkanalyse in Verbindung mit Chirotherien können und sollen diese Aspekte noch nicht näher interpretiert werden. Die Chirotherien haben seit ihrer Entdeckung um 1830 viele und verwirrende Deutungen erfahren. Und die Neigung zu Überinterpretationen lässt sich wie ein roter Faden bis in die Gegenwart verfolgen. Pauschal werden beispielsweise Chirotherien derzeit als sog. Crurotarsi interpretiert. Dabei wird übersehen, dass eine Übertragung der anatomischen Kriterien der Crurotarsi in Bezug auf die Morphologie der *Chirotherium*-Füße bislang keineswegs befriedigend begründet worden ist.

Als zentrales Resultat kann nunmehr mit einer morphologischen Abstraktion die bemerkenswerte Diversität von Chirotherien bestätigt werden, und das ist ein weiterer Anhaltspunkt für die mit Skelettresten bislang nicht dokumentierte frühe Diversität der Lokomotionsmuster der Archosauromorpha. Ob die Landmarkanalyse zusammen mit anderen Darstellungen und deren Auswertung auf einen gangbaren Weg für ein qualifizierteres Verständnis der Chirotherien und ihrer Erzeuger führen wird, soll weiteren Studien vorbehalten bleiben.

## Literatur

- BAIRD, D. (1957): Triassic reptile footprint faunules from Milford, New Jersey.- Bull. Mus. Comparative Zoology, **117**: 449-520; Harvard.
- BENSON, R. H., CHAPMAN, R. E. & SIEGEL, A. F. (1982): On the measurement of morphology and its change.- Paleobiology, **8**: 328-339; Lawrence, KS.
- BEURLEN, K. (1950): Neue Fährtenfunde aus der fränkischen Trias.- N. Jb. Geol. Paläont., Mh. **1950**: 308-320; Stuttgart.
- BOOKSTEIN, F. L. (1991): Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology.- 435 S.; New York (Cambridge University Press).
- CHAPMAN, R. E. (1990a): Shape analysis in the study of dinosaur morphology.- In: CARPENTER, K. & CURRIE, P. J. [eds.]: Dinosaur Systematics Approaches and Perspectives.- S. 21-41; New York (Cambridge University Press).
- CHAPMAN, R. E. (1990b): Conventional Procrustes approaches.- In: ROHLF, F. J. & BOOKSTEIN, F. L. [eds.]: Proceedings of the Michigan Morphometrics workshop (Special Publication, 2).- S. 249-267; Ann Arbor (The University of Michigan Museum of Zoology).
- CHAPMAN, R. E. & BRETT-SURMAN, M. K. (1990): Morphometric observations on hadrosaurid ornithopods.- In: CARPENTER, K. & CURRIE, P. J. [eds.]: Dinosaur Systematics Approaches and Perspectives.- S. 163-177; New York (Cambridge University Press).
- EGI, N. & WEISHAMPEL, D. B. (2002): Morphometric Analyses of Humeral Shapes in Hadrosaurids (Ornithopoda, Dinosauria).- Senckenbergiana lethaea, **82** (1): 43-58; Frankfurt.
- FARLOW, J. O. & BRITTON, A. (2000): Size and body proportions in *Alligator mississippiensis*: implications for archosaurian ichnology.- Paleont. Soc. Korea Special Publication, **4**: 189-206.
- GATESY, S. M., MIDDLETON, K. M., JENKINS, F. A. & SHUBIN, N. H. (1999): Three-dimensional presser-

- vation of foot movements in Triassic theropod dinosaurs.- *Nature*, **399**: 141-144; London.
- HAUBOLD, H. (1967): Eine Pseudosuchier-Fährtenfauna aus dem Buntsandstein Südthüringens.- *Hallesches Jahrb. mitteldt. Erdgesch.*, **8**: 12-48; Leipzig.
- HAUBOLD, H. (1971a): Die Tetrapodenfährten des Buntsandsteins.- *Paläont. Abh. A, IV*, **3**: 395-548; Berlin.
- HAUBOLD, H. (1971b): *Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium*.-Handbuch der Paläoherpetologie (ed. O. KUHN), **18**: 1-124; Stuttgart (Fischer).
- HAUBOLD, H. & KLEIN, H. (2000): Die dinosauroiden Fährten *Parachirotherium* – *Atreipus* – *Grallator* aus dem unteren Mittelkeuper (Obere Trias: Ladin, Karn, ?Nor) in Franken.- *Hallesches Jahrb. Geowiss.*, **B 22**: 59-85; Halle (Saale).
- HAUBOLD, H. & KLEIN, H. (2002): Chirotherien und Grallatoriden aus der Unteren bis Oberen Trias Mitteleuropas und die Entstehung der Dinosauria.- *Hallesches Jahrb. Geowiss.*, **B 24**: 1-22; Halle (Saale).
- KARL, C. & HAUBOLD, H. (1998): *Brachychirotherium* aus dem Coburger Sandstein (Mittlerer Keuper, Karn/Nor) in Nordbayern.- *Hallesches Jahrb. Geowiss.*, **B 20**: 33- 58; Halle (Saale).
- KARL, C. & HAUBOLD, H. (2000): Saurierfährten im Keuper (Obere Trias) Frankens, die Typen von *Brachychirotherium*.- *Ber. Naturwiss. Ges. Bayreuth*, **XXIV**: 91-120; Bayreuth.
- KAUP, J. J. (1835a): Über Thierfährten bei Hildburghausen.- *N. Jb. Min. Geol. Paläont.*, **1835**: 227-228; Stuttgart.
- KAUP, J. J. (1835b): Fährten von Beuteltieren.- In: *Das Tierreich*.- 246-248; Darmstadt.
- PEABODY, F. E. (1948): Reptile and amphibian trackways from the Moenkopi Formation of Arizona and Utah.- *Univ. California Publ., Bull. Dept. Geol. Sci.*, **27**: 295-468; Berkeley.
- RASSKIN-GUTMAN, D., HUNT, G., CHAPMAN, R. E., SANZ, J. L. & MORATALLA, J. J. (1997): The shapes of tridactyl dinosaur footprints: Procedures, problems and potentials.- In: WOLBERG, D. L. et al. [eds.]: *Dinofest Internat. Proceedings*.- S. 377-383; Philadelphia (Acad. Nat. Sci.).
- RÜHLE v. LILIENSTERN, H. (1938): Fährten aus dem Blasensandstein (km 4) des Mittleren Keupers von Südthüringen.- *N. Jb. Min. Geol. Paläont. (B)*, **BB.**, **80**: 63-71; Stuttgart.
- RÜHLE v. LILIENSTERN, H. (1939): Fährten und Spuren im *Chirotherium*-Sandstein von Südthüringen.- *Fortschr. Geol. Paläont*, **12**, 40: 293-387; Berlin.
- SICKLER, F. K. L. (1834): Sendschreiben an Dr. Blumenbach über die höchst merkwürdigen Reliefs der Fährten urweltlicher Tiere in den Hessberger Steinbrüchen bei Hildburghausen.- *Programm des herzoglichen Gymnasiums zu Hildburghausen*.- 16 S.; Hildburghausen (Kesselring).
- SIEGEL, A. F. & BENSON, R. H. (1982): A robust comparison of biological shapes.- *Biometrics*, **38(2)**: 341-350.
- SOERGEL, W. (1925): *Die Fährten der Chirotheria*.- 92 S.; Jena (Fischer).
- THULBORN, R. A. (1990): *Dinosaur Tracks*.- 410 S.; London (Chapman & Hall).
- THULBORN, R. A. & WADE, M. (1989): A footprint as a history of movement.- In: GILLETTE, D. D. & LOCKLEY, M. G. [eds.]: *Dinosaur Tracks and Traces*.- S. 51-56; New York (Cambridge University Press).

Anschriften der Verfasser:

Hendrik Klein

Weinleite 4

D-92348 Berg

e-mail: [klein.dinotracks@web.de](mailto:klein.dinotracks@web.de)

Prof. Dr. Hartmut Haubold

Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum

Von-Seckendorff-Platz 3

D-06120 Halle (Saale)

e-mail: [haubold@geologie.uni-halle.de](mailto:haubold@geologie.uni-halle.de)