

**Die Cornberger Fährten**  
**im Rahmen der Vierfüßler-Entwicklung**

Von  
**Hermann Schmidt**  
Göttingen

Mit 9 Tafeln und 57 Abbildungen

Herausgegeben vom Hessischen Landesamt für Bodenforschung

Wiesbaden 1959

Im Vertrieb beim Hessischen Landesamt für Bodenforschung, Wiesbaden, Mainzer Straße 25

Abhandlungen des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung

Herausgegeben vom  
Hessischen Landesamt für Bodenforschung

Heft 28

# **Die Cornberger Fährten im Rahmen der Vierfüßler-Entwicklung**

Von

**Hermann Schmidt, Göttingen**

Dienstexemplar

**Mit 9 Tafeln und 57 Abbildungen**

Herausgegeben vom Hessischen Landesamt für Bodenforschung

**Wiesbaden 1959**

Im Vertrieb beim Hessischen Landesamt für Bodenforschung, Wiesbaden, Mainzer Straße 25

Abb. hess. L.-Amt Bodenforsch.	28	137 S.	57 Abb.	9 Taf.	Wiesbaden, 24. 6. 1959
--------------------------------	----	--------	---------	--------	------------------------



## Inhalt

A. Einführender Teil	
Zielsetzung . . . . .	7
Möglichkeiten und Fehler in der Ichnologie . . . . .	11
Arbeitsweise . . . . .	16
Der Cornberger Sandstein . . . . .	21
Fundgeschichte . . . . .	24
Nachbarfunde . . . . .	27
Der Rahmen zur Bestimmung . . . . .	30
B. Beschreibender Teil	
Platten mit mehreren Fährten . . . . .	37
<i>Phalangichnus (Cotylosaurier)</i> . . . . .	40
<i>Akropus (Protorosaurier)</i> . . . . .	45
<i>Palmichnus (? Eosuchier)</i> . . . . .	48
<i>Chelichnus (Anomodontier)</i> . . . . .	50
<i>Barypodus (? Dinocephale)</i> . . . . .	56
<i>Harpagichnus (Theriodontier)</i> . . . . .	63
Rest der Vierfüßler . . . . .	66, 62
Arthropodenfährten . . . . .	67
Marken und Spuren . . . . .	69
Nachtrag zu den Beschreibungen . . . . .	69
Aufstellung nach der Größe . . . . .	75
C. Erdgeschichtlicher Teil	
Die Fährtenegesellschaft des Karbon . . . . .	77
Die Fährtenegesellschaft des Rotliegenden . . . . .	80
Die Fährtenegesellschaft des Oberperm . . . . .	86
Die Fährtenegesellschaft des Buntsandstein . . . . .	91
Die Fährtenegesellschaft des Keuper . . . . .	102
Die Fährtenegesellschaften vom Jura bis zum Tertiär . . . . .	109
D. Stammesgeschichtliche Anwendung	
<i>Anapsida</i> . . . . .	115
<i>Synapsida</i> . . . . .	118
<i>Sauromorpha</i> . . . . .	121
Zusammenfassung . . . . .	127

## A. Einführender Teil

### Zielsetzung

Die hier zu beschreibende Fährtenegesellschaft des Cornberger Sandsteins erweckte gleich bei den ersten Funden große Hoffnungen, und diese sind in wenigen Jahren durchaus erfüllt worden: Die für die Geschichte des Lebens so wichtige permische Reptilfauna, zuerst und am besten aus Südafrika bekannt, war bekanntlich über alle Kontinente verbreitet. Aus Mitteleuropa fehlten aber noch die Zeugnisse ihrer Anwesenheit, welche jetzt in Gestalt der Fährten des Cornberger Sandsteins festgestellt werden konnten. In diesem Sinne erschien die Bearbeitung dieser Fährten als lohnende Aufgabe. Eine flüchtige Durchsicht unserer Tafeln zeigt, daß die Erhaltung der Details nicht besonders gut ist; in dieser Richtung ließ sich also weniger herausholen als etwa bei den Chirotherien des Buntsandsteins. Vergleichen und immer wieder vergleichen war vielmehr die Aufgabe des Bearbeiters.

Im beschreibenden Teil werden 7 Gattungen und 16 Arten von Cornberger Reptilfährten dargestellt, die auf bestimmte Gattungen, Familien oder Unterordnungen bezogen werden konnten.

Ein Vergleich mit Skeletten permischer Reptilien genügte allerdings nicht, zur Vervollständigung mußte auch triadisches Material herangezogen werden. Auch ältere und jüngere Fährten waren zur Vervollständigung der Vergleiche notwendig. Für manche Fragen mußten auch rezente Fährten herangezogen werden. Zur Verbesserung des Urteils über fossile Fährten erscheint eine möglichst umfangreiche Kenntnis rezenter Fährten immer ratsam, solche sind auch in vielen derartigen Arbeiten berücksichtigt worden.

In den Kapiteln über ältere und jüngere Fährtenegesellschaften mußten auch Angaben gebracht werden, die gegenüber Cornberg keine Ähnlichkeiten, sondern nur Unterschiede betreffen. Nur mit Berücksichtigung der Unterschiede ließ sich die Eigenart dieser Gesellschaft ausreichend klarstellen. Dabei konnten natürlich nicht alle Einzelheiten unter Beweis gestellt werden, die Angabe der Literatur mußte oft genügen, wenn der vorgesehene Rahmen nicht gesprengt werden sollte.

So ist also unsere erdgeschichtliche Übersicht durchaus keine vollständige Ichnologie der fossilen Reptilien<sup>1)</sup>, wenn sie auch, durch neuere Literatur begünstigt, auf

---

<sup>1)</sup> Dazu sei verwiesen auf O. KUHN: Die Fährten der vorzeitlichen Amphibien und Reptilien — Bamberg (Verl. Meisenbach) 1958 und auf einen vom gleichen Verfasser vorbereiteten Beitrag, der im Fossilium Catalogus erscheinen soll. KUHN bringt ein sehr reiches Material und viele (510!) Abbildungen, die sehr nützliche Hinweise geben, wenn sie sich auch auf Teile der Fährten beschränken mußten. Leider konnten hier nur noch einige Namen berücksichtigt werden.

relativ breiter Basis aufzubauen versucht. Es soll vielmehr ein Versuch gemacht werden, die Folge der fossilen Fährtenengesellschaften mit der osteologischen Entwicklung des Reptilstammes zu vergleichen. Nach dem Stande der Forschung erscheint uns diese Aufgabe heute eher lösbar zu sein als vor einigen Jahrzehnten.

Es hat seinen besonderen Reiz zu sehen, wie die auf den ersten Blick sehr große Unsicherheit der Bestimmungen durch kritische Vergleiche vermindert werden konnte. Es zeigten sich zahlreiche Fehler, die in der Ichnologie gemacht worden sind. Damit werden aber die möglichen Annäherungen an die Wahrheit nicht vermindert, sondern vermehrt und verbessert.

Der besondere Nutzen unseres Gegenstandes liegt darin, daß hier eine große Lücke der Überlieferung geschlossen wird und sich nun erst die erdgeschichtliche Folge der Fährtenengesellschaften als ein wohl ungenaues, in den Grundzügen aber richtiges Spiegelbild dessen zeigt, was die Untersuchung fossiler Schädel und Skelette ergibt. In der Art unseres Schemas Abb. 57 läßt sich damit sogar ein einfacher Stammbaum begründen, der einerseits selbständig, andererseits aber auch durch seine Übereinstimmung mit dem auf Schädel begründeten Stammbaum brauchbar erscheint. Er dürfte gerade wegen seiner Einfachheit auch von didaktischem Wert sein, wenn er diese auch teilweise der Weglassung aquatisch angepaßter Zweige verdankt, was nicht vergessen werden darf.

Der Streit um Worte kann übrigens auch bei unserer Ichnologie fröhlich betrieben werden. Manche meinen, man müsse Paläoichnologie sagen, weil es um fossile Fährten geht. Dem ist zu entgegnen, daß wir grundsätzlich zugleich um rezente Fährten uns kümmern müssen, wenn wir Fehler bei der Deutung unserer Fossilien vermeiden wollen. Eine andere Richtung (SEILACHER 1953) rechnet zur Ichnologie gleichmäßig alle organischen Fährten, Spuren und Baue. Dabei treten die Wirbeltierfährten ganz in den Hintergrund gegenüber den vielen Wühlspuren, Grabgängen, und was es sonst am Meeresboden alles gibt. Es sieht bei dieser Betrachtungsweise fast so aus, als ob bei der Deutung von Wirbeltierfährten kaum noch ichnologische Probleme vorlägen, als ob es sich hier „nur“ um morphologisch-systematische Details handele. Einem solchen Standpunkt ist zu entgegnen, daß die Fährten der Vier- (und Zwei-)füßler innerhalb der Gesamt-Ichnologie immer noch den ersten Rang beanspruchen dürfen: Ihr Vorzug in bezug auf die Geschichte des Lebens liegt darin, daß sie uns von den einstigen Herren der Schöpfung berichten; in bezug auf die Geschichte der Erde darin, daß sie die stratigraphische Einstufung kontinentaler Schichtenfolgen ermöglichen können (Beispiel: Verrucano unter Keuper). Ein bereits umfangreiches Schrifttum hilft uns, den Bereich der möglichen Täter meistens ziemlich rasch einzuengen — die weiteren Ermittlungen sind gewiß nicht weniger interessant als die ersten Deutungsversuche der „Problematica“.

Man hat schon früher versucht, von den Fährten her ein erstes einfaches Bild aufzubauen, in welches danach die Kenntnis der Skelette und der Lebensumstände eingebaut werden konnte. Dieser Weg scheint durch die kritischen Fährtenstudien verschiedener Autoren in den letzten Jahrzehnten und durch das immer reichlicher verfügbare Material langsam immer gangbarer zu werden. Sehr richtig hat RÜHLE VON LILIENSTERN (1944, S. 368) die Fährtenkunde als einen unentbehrlichen, bisher nicht genügend beachteten Zweig der Paläontologie bezeichnet.

Bei der Aufstellung von Skeletten fossiler Tiere werden oft Fehler gemacht, die ein ichnologisch geschulter Blick vermeiden kann. Insbesondere werden eidechsenähnliche Tiere oft so aufgestellt, daß die Hinterfüße schräg nach rückwärts zeigen.

Das ist keine normale Stellung des lebenden Tieres, sondern eine allerdings oft angetroffene Fußstellung der Leiche; beim lebenden Tier stehen die Hinterfüße schräg vorwärts. In dieser Stellung treffen wir die Cornberger Fährte von *Protorosaurus* und sehen damit, daß die Rekonstruktion des Skelettes mit gerade vorwärts weisenden Hinterfüßen, welche WILLISTON gegeben hat, korrekturbedürftig ist.

Viele andere Reptilien werden entweder plattfüßig oder tänzerisch rekonstruiert, da das Augenmaß für den richtigen Fußballen allzuoft fehlt. Im Handbuch PIVETEAU'S S. 351 ist *Bradysaurus* plattfüßig abgebildet, S. 359 *Scutosaurus* unglugrad – die Wahrheit dürfte für beide in der Mitte liegen.

Speziell unsere Cornberger Fährten liefern Unterlagen dafür, ob die Anomodontier digitigrad waren, wie von HUENE meint, oder, wie uns richtig erscheint, plantigrad. Ebenso bekommen wir einen Anhalt für die Theriodontier, welche digitigrad waren, wie auch aus der Rekonstruktion von BROILI & SCHRÖDER hervorgeht, und nicht plantigrad, wie das ältere noch sehr verbreitete Skelettbild von „*Cynognathus*“ zeigt.

Schon seit langer Zeit werden fossile Fährten mit Gattungs- und Artnamen bezeichnet. Jede neue Fährtenart bedeutet grundsätzlich ein neues Tier, von dem zunächst nur Gestalt und Verwendung der Füße bekannt und damit vergleichbar werden. Diese Lage ist keineswegs hoffnungslos, weil ja Bewegung und Ernährung eng verbunden sind, unterschiedliche Füße also für die Tiere ebenso wichtig sind wie unterschiedliche Gebisse.

Manchem mag diese Grundlage allzu schmal erscheinen. Tatsächlich aber sind ja auch vollständige Skelette, sogar vollständige Schädel fossiler Vierfüßler nur seltene Ausnahmen, und weitaus die meisten Gattungen beruhen auf bescheidenen Resten, viele nur auf einzelnen Wirbeln oder Zähnen. Im Vergleich zu solchen ist eine Fährte kein schlechteres Dokument, zumal wenn sie gut ausgeprägt ist und aus vielen Fuß-eindrücken besteht. Gegenüber einzelnen Fuß-eindrücken ist allerdings Zurückhaltung geboten, weil viele Zufälligkeiten das richtige Bild verwischen können. Daher ist mit Recht davor gewarnt worden, solche einzelnen Fuß-eindrücke mit Artnamen zu benennen; wenn eine Fährte durch einen Namen als Begriff festgelegt werden soll, muß man fordern, daß jeder Fuß mindestens zweimal im Abdruck vorliegt.

Es könnte auch gesagt werden, daß sich aus der Fährte allein kein Tier rekonstruieren läßt. Eine Paarhuferfährte aus der afrikanischen Steppe beispielsweise kann zu sehr verschiedenen Tieren gehören, und viel mehr als die relative Größe ihres Erzeugers kann man aus ihr nicht ablesen, es sei denn, daß man sich gewisse sekundäre Merkmale gemerkt hat. Gegen die Verallgemeinerung dieses Vergleiches ist aber einzuwenden, daß es sich bei den Paarhufern um sehr spezialisierte Tiere handelt, die bereits weitgehende Bodenfreiheit gewonnen haben, wobei mit den Eindrücken der äußeren Zehen ein wichtiges Merkmal der Fährte verlorengegangen ist.

Die größeren Amphibien und Reptilien lassen sich leichter beurteilen. Die Unterfläche und die Druckverteilung der Vorder- und Hinterfüße, dazu deren Stellung, soweit sie sich aus Schrittlänge und Spurbreite ablesen läßt, sind echte Merkmale ihres Trägers. Längen und Richtungen der Zehen, ihre Gliederung und Endigung ergeben mehr Merkmale als mancher Knochen- oder Zahnfund.

Wenn wir aus fossilen Dokumenten die Stammesgeschichte der Vierfüßler aufbauen wollen, müssen wir ja überhaupt auf viele Merkmale verzichten, auf die der Rezent-Zoologe großen Wert legt, so auf die Fortpflanzungsorgane, die Haut oder das Verdauungssystem.

Vom Nervensystem bekommen wir eine beschränkte Kunde (Paläoneurologie) durch Schädelausgüsse. Wertvolle Beiträge hat die Untersuchung der Ohrregion fossiler Schädel gebracht. Im allgemeinen ist aber der vom Paläontologen studierte Schädel nur das Beiß- und Greiforgan; nur unter diesem Gesichtspunkt können wir uns seine verschiedenen Ausgestaltungen verständlich machen. Abgesehen von den im allgemeinen mit Recht bevorzugten Verknüpfungen im einzelnen handelt es sich etwa um folgendes:

Fische, Stegocephalen und Cotylosaurier zeigen noch den Schädel als ein zusammenhängend gepanzertes Vorderende, welches den Mund, die Beißmuskulatur, das kleine Gehirn und die meist ebenfalls kleinen Organe für das Sehen, Riechen und Hören umfaßt; soweit vorhanden, auch den Kiemenkorb. Für die Einteilung der Reptilien verwenden wir die grundlegende Beobachtung, daß der Kopf leichter und beweglicher wird dadurch, daß verschiedene oder mehrere Schläfenfenster im Bereich dieses Schädeldaches ausgespart werden. Der vom vergrößerten Gehirn beanspruchte Raum spielt erst bei den Vögeln und Säugetieren eine wichtige Rolle.

Aber der Schädelbau ist deshalb nicht das wichtigste Merkmal für die ersten Verzweigungen des Vierfüßlerstammes, weil diese schon im frühen Bereich der sogenannten Amphibien erfolgt sind. Das bei den heutigen Tieren so wichtige Kaulquappenstadium ist ja leider für den Paläontologen nicht greifbar – die Reste von Kiemenstützen bei der Jugendform *Branchiosaurus* helfen uns wenig. Die Eroberung des festen Landes war vielmehr verbunden mit einer Umgestaltung der Flossen zu Füßen und einem Umbau der Wirbelsäule zu ihrer tragenden Funktion. Die Wirbel, die relativ oft erhalten sind, bieten uns dabei die beste Hilfe. Schon bei Fischen wurde ja in verschiedener Weise der elastische Strang der Chorda dorsalis durch Knochenringe gestützt, an denen die Muskulatur zur Schängelung des Körpers angreifen konnte. Mit dem Landleben traten neue Beanspruchungen der Wirbelsäule auf, die demgemäß weiter versteift werden mußte. Die zuerst von GADOW 1896 unterschiedenen Aufbautypen, wie embolomer, gastrocentral, notocentral u. a. können in diesem Sinne verstanden werden. Dabei leuchtet am meisten ein, daß die hüpfende Bewegung der Frösche mit einem besonderen Versteifungstyp (dem notocentralen) verbunden ist; wie auch in diesem Stamme frühzeitig eine Festigung der Hinterhauptregion erfolgt ist, das haben die Untersuchungen von WATSON (1935) über *Amphibamus* und *Miobatrachus* gezeigt.

Demgegenüber erscheinen die Probleme der Extremitäten-Ausgestaltung im Bereich der Vierfüßler etwas bescheidener. Die grundsätzliche Lösung dieser Aufgabe hat ja schon im Bereich der Fische stattgefunden: Die Brustflosse devonischer Crossopterygerer wie *Sauripterus* oder *Eusthenopteron* zeigt bereits dieselben Elemente wie der Vorderfuß karbonischer Stegocephalen, etwa *Eogyrinus*, was schon oft in Vergleichsbildern gezeigt worden ist.

Die sehr verschiedenartigen weiteren Veränderungen der Füße in ihren Fußwurzeln, Mittelfüßen und Zehen sind zum großen Teil nicht unwichtig bei der weiteren Ausgestaltung der Vierfüßler, sie stehen grundsätzlich an Bedeutung nicht hinter den Veränderungen des Schädels zurück. Es ist für unsere Aufgabe sehr förderlich, daß Bob SCHAEFFER die Fußwurzeln fossiler Amphibien und Reptilien vergleichend untersucht und stammbaummäßig dargestellt hat (Abb. 54, S. 128).

Das Knochenmaterial, das gerade für die Füße nur selten in ausreichender Erhaltung vorliegt, kann durch richtig bestimmte Fährten einigermaßen ersetzt werden. Bestätigung und Ergänzung zu den Knochenfunden sind aber nur ein Teil dessen, was uns die fossilen Fährten geben können. In vielen Fällen, so auch bei unserem Cornberger Sandstein, handelt es sich außerdem um die einzigen Zeugnisse höheren Lebens aus einer erdgeschichtlichen Einheit. Wir erhalten dadurch die Belebung der Fundschichten, die zu deren zeitlicher und räumlicher Einordnung nicht entbehrt werden kann, wie im einzelnen noch gezeigt werden soll.

Wir wollen also mit der Analyse einer Fährtengruppe das Lebensbild der Fundschicht erreichen.

Andererseits aber, und das erscheint uns wichtiger, soll auch Licht auf die Entfaltung der Landwirbeltiere geworfen werden. Wir erwarten dabei ein zwar in Einzelheiten unscharfes, in seinen Grundzügen aber richtiges Bild dieses riesigen Gebäudes, das wir etwa mit dem Spiegelbild eines Schlosses im Teiche vergleichen möchten. Das früher so oft geübte Verfahren, aus der Kenntnis der heute noch lebenden Vertreter den Stammbaum zu rekonstruieren, ist nicht besser begründet.

Eine gründlichere Kenntnis vom Stammbaum der Landwirbeltiere verlangt natürlich die Auswertung sämtlicher osteologischen Merkmale. Es gibt gute Lehrbücher, die dazu helfen, aber von dem, was hier zur Fährtenedeutung benötigt wird, bringen sie nur einen Teil, in vielen Fällen muß auf das Originalschrifttum zurückgegangen werden. Der Verfasser, der kein Reptilspezialist ist, bittet um Nachsicht, wenn dabei diese oder jene Veröffentlichung übersehen worden ist, die noch hätte benutzt werden sollen.

### **Möglichkeiten und Fehler in der Ichnologie**

Die Methode der Beschreibung hängt natürlich weitgehend vom jeweiligen Stoff ab. Die Cornberger Fährten haben den Vorteil, als lange Folgen auf großen Platten vorzuliegen, aber den Nachteil, daß das Relief im einzelnen meistens unscharf ist, so daß etwa die Längen und Richtungen der Zehen im allgemeinen nicht angegeben werden können.

Vergleiche mit anderen Fährten müssen stets in der Hauptsache nach den Bildern durchgeführt werden, eine Ordnung und Bestimmung verlangt aber geregelte Methoden der Beschreibung und Benennung. Im bisherigen Schrifttum findet man sehr verschiedene Arbeitsmethoden, die sich mehr oder weniger bewährt haben, aber auch manches, was sich als Sackgasse erwiesen hat. Wie so oft, so läßt sich auch hier

viel leichter feststellen, was sich nicht bewährt hat, und viel schwerer von vornherein ein allgemein richtiges Verfahren festlegen.

Häufige Beobachtung rezenter Fährten und ihrer wechselnden Ausbildung unter verschiedenen Bedingungen ist eine sehr empfehlenswerte Vorübung und hilft dazu, daß man sich nicht in irgendeinen Formalismus verliert. Es ist nicht schwer, eine Sammlung von Gipsabgüssen rezenter Tierfährten anzulegen, und man wird viel davon lernen. Dazu braucht man auf Wanderungen nur einen Beutel Gips und einen halben Gummiball mitzunehmen, Wasser ist meistens vorhanden, wo es Fährten gibt. Ziemlich leicht bekommt man Krötenfährten (Abb. 1, 2 und Taf. 8 Fig. 4); an diesen läßt sich leicht zeigen, daß der Gipsabguß, bei schrägem Licht betrachtet, mehr hergibt als die unmittelbare Photographie, was sich am besten an der Sichtbarkeit der Schwimmhautabdrücke erkennen läßt. Dem Verfasser liegt auch eine Seehundfährte vor (Taf. 8 Fig. 6); bei dieser wird die schiebende Wirkung besorgt durch den Vorderfuß, bei der Kröte durch den Hinterfuß. In beiden Fällen stehen die Zehen quer zur Bewegungsrichtung; Fußwurzeln und Zehenspitzen sind stark, die Zehenmitte schwach belastet. Wie unser Bild zeigt, hinterläßt ein junger Seehund noch Schleppspuren der Hinterfüße, was ein alter Seehund nicht tut.

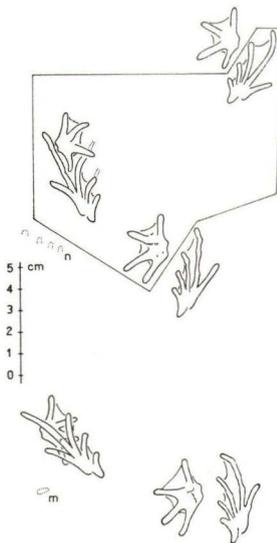


Abb. 1



Abb. 2

- Abb. 1. Krötenfährte am Rande eines Tümpels, Grube Marie-Caroline bei Göttingen (nach einem Photo von Dr. WUNDERLICH). Bei m und n kurze Schleifspuren der nach vorn umschlagenden Zehenspitzen. Die Richtungen der Fußachsen und die Lagebeziehungen zwischen Vorder- und Hinterfüßeindruck sind bei jedem Tritt etwas anders!
- Abb. 2. Analyse der auf Taf. 8 Fig. 4 links unten liegenden Fußeindrücke einer Kröte; gestrichelt die Schleifspuren der Zehenspitzen des Hinterfußes, dünn punktiert die Ränder der Schwimmhäute.

Von Insektenfährten wird unten beim Rotliegenden und beim Buntsandstein ein wenig die Rede sein. Um ihre Differenzierung zu erkennen, müßte man zunächst rezente Insektenfährten studieren, das ist überhaupt noch Neuland.

Das Experiment mit gefangenen Tieren hat bisher die Naturbeobachtung nur ergänzen, nicht ersetzen können. Im allgemeinen hat man sich wohl mit den Ergebnissen solcher Versuche zu früh zufriedengegeben, während unter natürlichen Bedingungen selbstverständlich die besten Stücke ausgewählt wurden.

Die hervorragende Qualität der Moenkopi-Fährtenarbeit von PEABODY (1948) ist großenteils durch umfangreiche Vorarbeiten an rezenten Amphibienfährten begründet.

Zu vier größeren Fährtenarbeiten des deutschen Schrifttums, auf denen sachlich aufgebaut wird und auf die wir des öfteren zurückkommen werden, ist kritisch folgendes zu bemerken:

Über die Fährten aus dem Rotliegenden Thüringens gibt es verschiedene Arbeiten von PABST; sie sind zusammengefaßt in der Z. D. Geol. Ges. 1900, im Gothaer Museumsführer von 1903 und in der Halleschen Akademieschrift von 1906.

Daß ein Fährtenpositiv auf der rechten Seite den Abdruck vom linken Fuß des Tieres zeigt, wurde dort sorgfältig dargelegt. Mit solchen Dingen wollen wir uns aber nicht unnütz aufhalten; wir bezeichnen im folgenden als rechts, was wir im Bilde rechts sehen, gleichgültig, ob wir ein Negativ oder ein Positiv abgebildet haben, denn bekanntlich ist es auch bei einer guten Photographie leicht möglich, daß Positiv und Negativ verwechselt wird. Vor allem wollen wir damit erreichen, daß wir Positiv und Negativ gleichmäßig zu Umrißzeichnungen verwenden und diese auf durchsichtiger Folie beliebig umdrehen können, was zur Kontrolle sehr nützlich ist.

PABST wollte mit seinen Fährtenarten nur die Funde von größter Ähnlichkeit miteinander verbinden. Er rechnete selbst damit, daß bei verschiedener Gangart desselben Tieres verschiedene seiner mit Namen festgelegten Fährtenarten erzeugt wurden. Eine weitere Befolgung dieser Methode würde eine endlose Menge unnötiger und dazu schwerfälliger Namen mit sich bringen. In der Folge ist auch der größte Teil der PABST'schen Namen nicht mehr verwendet worden. Zur Namensform ist zu sagen, daß nicht eigentlich Gattung und Art dabei gemeint waren; PABST hat vielmehr Namen geschaffen wie *Ichnium sphaerodactylum tambacense minus*, was von NOPCSA mit Recht als Monstrum abgelehnt worden ist.

1923 hat NOPCSA seinen Stämmen der Reptilien eine generelle Übersicht von Fährten und vergleichbaren Fußskeletten beigefügt. Wenngleich wir manche Einzelheiten heute anders sehen, ist diese Übersicht noch brauchbar und die kritischen Bemerkungen dabei sind noch lesenswert. Mit Recht vertrat NOPCSA den Standpunkt, daß man auch Fährten mit Gattungs- und Artnamen bezeichnen sollte. Seine Gruppenbegriffe wie salamandroid, lacertoid usw. bilden eine Grundlage für die Bearbeitung fossiler Fährten. Obwohl ABEL 1935 eine Wiederholung und kritische Weiterbildung dieser Begriffe gebracht hat, sind auch vom heutigen Standpunkt noch einige Bemerkungen zu NOPCSA's Begriffen notwendig:

Die beiden ersten Gruppen, die stegocephaloiden und die salamandroiden Fährten sind zwar mit Nutzen auseinanderzuhalten, die erste Gruppe ist wesentlich

plumper. Was jedoch NOPCSA zur Unterscheidung angibt, daß bei der ersten Gruppe die Zehen 1 und 5 rechtwinklig zueinander stehen, bei der 2. Gruppe die Zehen 3 und 4 stärker divergieren, ist keine brauchbare Alternative.

Zur dritten Gruppe, den lacertoiden Fährten, ist *Eumekichnium gampsodactylum* des Rotliegenden als Typus angegeben und als Merkmal die Bevorzugung der 4. Zehe, welche bei *Protorosaurus* und *Procolophon* in geringerem Maße vorhanden ist.

Als vierte Gruppe sind die rhynchocephaloiden Fährten genannt: „Der 4. Finger ist weniger verlängert, der 5. gleichfalls abduziert.“ Diese Definition genügt nicht, es hat Schwierigkeiten gegeben, bei denen letztlich stratigraphische Gründe entscheiden sollten (v. HUENE 1937). Übrigens haben die rezenten Rhynchocephalen keinen prinzipiell anderen Fußbau als die Lacertilier; unter diesen gibt es mehrere ohne starke Verlängerung der 4. Zehe. Es scheint also besser, die Gruppen 3 und 4 zusammenzulegen.

5. Crocodiloide Fährten: Fußbau und Fährte der Krokodile haben ihre Besonderheit — aber die angegebenen fossilen Beispiele stimmen nicht. *Synaptichnium* und *Batrachopus* sind Pseudosuchier, ihre Fährte weist auch nicht in die Richtung zu den Krokodilen, sondern in die Richtung zu den Dinosauriern. Der pseudosuchoide Typ: Zehen 1–4 nach vorn gerichtet, 5 als Gegenstütze in fersenähnlicher Verwendung — muß als selbständig ausgeschieden werden.

6. die dinosauroide Gruppe. Die Festlegung dieser Gruppe ist richtig, die fehlende Abtrennung von Vogelfährten praktisch unschädlich. *Chirotherium* ist jedoch hier fehl am Platze.

7. Die theromorphoide Gruppe: Ihre Aufstellung durch NOPCSA war ein Fortschritt, es wird aber wohl nicht dabei bleiben können, weil zu vieles in diese eine Kategorie passen soll. Theoretisch müßten nämlich auch die Säugetierfährten und die der Schildkröten, welche besondere Schwierigkeiten gemacht haben, hier untergebracht werden.

Über die Methode, fossile Fährten mit Gattungs- und Artnamen zu bezeichnen, hat NOPCSA sich in einem Sinne ausgesprochen, dem man durchaus zustimmen kann. Bei einigen Gattungen, die er aufstellte, fehlt leider die Bezeichnung des Typus, so daß diese nomenklatorisch keine Gültigkeit beanspruchen können.

Die Angabe von *Chirotherium* aus dem Perm stimmt nicht, die Arten *rubrum* und *pabsti* gehören nicht zu dieser Gattung.

Einen bedeutenden Fortschritt der Ichnologie bedeutet SOERGEL's Untersuchung über die Fährten der Chirotheria von 1925. Damit wurde ein zentrales Problem der Ichnologie gelöst, welches in den Veröffentlichungen von 1835 an immer wieder Schwierigkeiten gemacht hat. Am besten sieht man das aus der Schrift „Histoire de l'Ichnologie“ von WINKLER 1886. Eigentlich ist *Chirotherium* eine Fährte, das zugehörige Tier ein Pseudosuchier; in diesem Sinne ist in ROMERS' Vertebrate Paleontology *Chirotherium* nicht aufgeführt worden, ebensowenig bei COLBERT. Die Unterscheidung der Arten wurde bei PEABODY revidiert und fortgeführt. Einem Irrtum unterlag SOERGEL in bezug auf den Schädel des Pseudosuchiers *Mesorhinus* aus dem

Buntsandstein. Hätte er gewußt, daß die vielfach wiedergegebene Abbildung dieses Schädels mit langer Schnauze falsch ist, so hätte er dieses Tier als Erzeuger der *Chirotherium*-Fährte wohl in erster Linie in Betracht gezogen — natürlich nur für eine Art aus dem Buntsandstein, während die Chirotherien des Keupers anderen Tiergattungen zugeschrieben werden müssen.

Eine technisch-methodische Frage betrifft die Verdeutlichung der Fährten auf den Bildern. Wenn man solche, vielleicht aus übertriebener Wahrheitsliebe, unterläßt, kann man Bilder bekommen, an denen der Leser nicht sieht, was los ist. Leider gibt es derartige Bilder allzu viele. Mit Recht hat also SOERGEL Farben verwendet. In dem Sinne, das Fossil selbst zu verschonen und den Eindruck als Fährte deutlicher zu machen, hat er hell grundiert, wobei leider der äußere Rand der grundierten Fläche stört. Wir möchten diese Methode nicht verallgemeinern, aber es mag am anderen Material liegen, wenn wir es vorziehen, die Fährte als das wichtigere Objekt heller als den Untergrund erscheinen zu lassen. Es ist uns — wie oben gesagt — gleichgültig, ob wir mit einem Negativ oder einem Positiv arbeiten. Es hat sich sogar gezeigt, daß allgemein die Form im Positiv besser studiert werden kann. Dazu kommt, daß überhaupt die Fährte für uns nur in Vertretung des Fußes von Bedeutung ist und wir dessen Form in der natürlichen Abformung sehen wollen.

1935 erschien ABEL's Buch über die vorzeitlichen Lebensspuren. Damit ist nach genau 100 Jahren Ichnologie und etwa 50 Jahre nach der Zusammenstellung von WINKLER eine brauchbare und anregende Zusammenstellung über das Material gegeben worden. Viele seiner Deutungen sind auch nach unserer Ansicht richtiger als die vorhergehender Autoren. In anderen Fällen haben sich seither neue Gesichtspunkte ergeben. So sind die Erörterungen über *Micrichnus* und *Kouphichnium* S. 123–143 hinfällig geworden, da CASTER 1941 zeigen konnte, daß diese für Wirbeltiere so paradoxen Fährten von Limuliden erzeugt worden sind. Es ist sehr nützlich, daß in diesem Buch viele im Schrifttum zerstreute Abbildungen wiederholt werden konnten. In ABEL's Erläuterungen zu diesen sind schon einige Richtigstellungen vorhanden, einige weitere mögen hier folgen:

Fig. 41 ist eine stegocephaloide Fährte, aber kein *Korynichnium*.

Fig. 49 ist ein *Korynichnium*, dessen Zehen nur infolge ungewöhnlich festen Substrates schlanker erscheinen als sonst.

Fig. 52 *Otozoum* ist keine Fährte von *Plateosaurus*, siehe auch Seite 125.

Fig. 54 *Exocampe*, vierzehig, soll nach BAIRD ein Pseudosuchier sein.

Fig. 68b *Crucipes parvus* dürfte eher ein Limulide als ein Vierfüßler sein.

Fig. 69 *Limnopus* (nicht *Allopus*) *littoralis* wurde von BAIRD 1952 revidiert. Es hat vorn nur 4 Finger, und die Finger 2 und 3 sind nur halb so lang wie auf dieser Abbildung.

Nicht ohne Einspruch kann die Behauptung S. 67 bleiben, *Chirotherium* sei plantigrad gewesen; zweifellos war dies Tier digitigrad, weil seine Fußwurzel den Boden nicht berührte und der Mittelfuß schon ziemlich steil aufgerichtet war.

1939 hat RÜHLE von LILLENSTERN weitere Fährtenarten des Buntsandsteins beschrieben. Sein Material bestand fast ausschließlich in einer großen Fläche mit reicher

Fährtenfauna, die vom Verfasser selbst freigelegt worden war. Die Mehrzahl seiner Ergebnisse erscheint richtig, für andere tauchen Zweifel auf, welche später zu besprechen sind. Ein großer Vorteil ist es, daß Schrittfolgen von beträchtlicher Länge beschrieben, abgebildet und benannt werden konnten. Auf den Tafeln sind zahlreiche Einzelfährten wiedergegeben, wobei man wohl sieht, was gemeint war, aber vielfach nicht, was für ein Fuß zugrunde lag. Das betrifft insbesondere eine Fährte, von der nur jeweils zwei Kralleneindrücke überliefert sind. Hier ist die Zuordnung zu anderen, etwa später zu findenden vollständigen Fußabdrücken desselben Tieres ziemlich hoffnungslos; die Taufe mit eigenem Gattungs- und Artnamen (*Onychopus triadicus*) wäre besser unterblieben.

Die heikle Frage nach den vermeintlichen Schildkrötenfährten im Buntsandstein ist mit Heranziehung von rezentem Vergleichsmaterial erörtert worden, aber die große Mannigfaltigkeit der rezenten Schildkröten wurde nicht berücksichtigt, die rezenten Bilder befriedigen nicht. Insbesondere erstreckt sich die Beweisführung nicht auf *Agostopus*, das durchaus unklar bleibt.

Das Lebensbild, auf dem alle aus den Fährten erschlossenen Tiere gleichzeitig erscheinen, soll nicht abgelehnt werden, weil es Korrekturen erfordert — das ist ja bei allen Rekonstruktionsbildern der Fall —, es wäre aber zu wünschen gewesen, daß es sich auf die besser belegten Tiere beschränkt hätte.

Das große Lob, das Herr von HUENE dieser Arbeit zollt, ist dennoch nicht unberechtigt: zum erstenmal ist hier nicht nur die Beschreibung, sondern auch die Deutung einer europäischen fossilen Fährtenengesellschaft mit allen wissenschaftlichen Mitteln durchgeführt worden (für Nordamerika vgl. S. 105–107).

Was in der sonstigen Fährtenliteratur am meisten die Kritik herausfordert und vom Verfasser schon 1927 zur Sprache gebracht wurde, ist die mangelhafte Fragestellung bei den Untersuchungen. Es sollte nicht mehr vorkommen, daß Vierfüßlerfährten als zwei- oder dreizehig beschrieben werden, ohne daß man sich die Mühe macht festzustellen, welche Zehen man gezählt hat — so daß es sich später herausstellen kann, daß falsch gezählt wurde. Es gab noch 1936 ein neues „Dreizehentier“ aus dem deutschen Buntsandstein, wobei es sich um eine unvollständige Fährte handelte, deren Beschreibung nicht weiterführen konnte. Unvollständige Fußindrücke sollten vor allem nicht mit Namen belegt werden. Da einzelne Fußindrücke in der Regel durch Wiederholungen verständlicher oder vollständiger werden, müssen solche Wiederholungen unbedingt ausreichend geprüft werden. Mit Recht hat D. BAIRD davor gewarnt, daß Fährten, von denen weniger als vier Fußabdrücke vorliegen, mit eigenen Namen belegt werden.

### Arbeitsweise

Ohne eine wohlüberlegte, auf verschiedenen Erfahrungen beruhende Arbeitsweise können fossile Fährten nicht erfolgreich ausgewertet werden. Es muß aber vorausgeschickt werden, daß jedes neue Material neue Wege vorschreiben kann, und daß

Reptilfährten in Sandsteinen keineswegs als gleichartiges Material betrachtet werden dürfen.

In unserem Falle liegt ein grobkörniger, durch Eisen-Manganerze gebänderter Sandstein ohne tonige Zwischenlagen vor. Die Fährten liegen auf den Schichtoberflächen der Bankung und sind wahrscheinlich auf trockenem Sand getreten worden. Mit Gipsabgüssen ließ sich besser arbeiten als mit den Originalplatten, und zwar aus folgenden Gründen:

1. Das Relief ist auf dem Gipsabguß klarer, weil grobe Sandkörner und Farbklecken nicht stören.
2. Mit dem Gipsabguß läßt sich leichter hantieren, wenn schräge Beleuchtung von wechselnden Seiten anzuwenden ist. Der Sandstein selbst fällt in der Regel in dicken und schweren Platten an, die nach einer angedeuteten feineren Schichtung nicht mehr spalten.
3. Gegenüber der praktisch notwendigen Übermalung fallen bei Gipsabgüssen die Bedenken fort, die man den Originalplatten gegenüber haben könnte. Abwaschbare Farbe nehme man auf jeden Fall!

Es wird nicht empfohlen, die Übermalung nur auf Fotos auszuführen. Zunächst sind die Platten dafür zu groß. Hauptsächlich aber muß bei den undeutlichen Teilen immer wieder von verschiedenen Seiten beleuchtet werden, in kleinen Stücken ist dann durch Farbe zu markieren; Erkanntes ist nachzuprüfen und im Zweifelsfalle wieder zu löschen — bis schließlich nach Prüfung sämtlicher Fußindrücke einer Folge das Bild fertig ist. Da Pinselstriche zu hart werden können, wurde meistens trocken mit Kreide vorgearbeitet, die Kreidestriche wurden danach mit dem Borstpinsel verrieben. Bei dieser Arbeit ist jegliches Nebenlicht störend. Bei Tageslicht wähle man also die größte Entfernung vom Fenster, Lampenlicht lasse man ganz schräg einfallen. Bei schrägem Licht gemachte Fotos, mit dem anders beleuchteten Objekt verglichen, geben mitunter gute Hinweise.

### *Messungen*

Zu Vergleichszwecken brauchen wir Länge und Breite des Vierfußbildes, aber wir verwenden, um gleich kontrollieren zu können, zweckmäßig das Sechsfußbild. Wir brauchen ferner Länge und Breite des Vorderfußes und des Hinterfußes.

Das Vierfußbild ist ein unnatürlicher Ausschnitt aus der Fährte; unsere Abb. 1 zeigt im eingerahmten Feld rechts vorn einen Hinterfuß, rechts hinten einen Vorderfuß. In ihm ist keine Wiederkehr eines Fußindrucks enthalten, es ermöglicht aber die Placierung eines solchen. Wenn wir diese, um auch rechts Vorder- und Hinterfuß beieinander zu sehen, durchführen, dann erhalten wir das Sechsfußbild.

Der Begriff „Schrittlänge“ ist zweideutig. Im englischen Schrifttum bedeutet *pace* den Rechts-Linksschritt der Zweifüßler, der auch bei den Fährten der Dinosaurier und bei *Chirotherium* zu messen ist. Bei Vierfüßlern empfiehlt es sich nicht, dieses Maß zu verwenden. Hier wird der Fehler deutlich, daß man ja eine schräg zur Laufrichtung

liegende Strecke mißt und den Fortschritt in der Laufrichtung, den man eigentlich haben will, nur indirekt feststellt. Man mißt also bei Vierfüßlern — und solche kommen bei unseren Cornberger wie bei allen paläozoischen Wirbeltierfährten allein in Betracht — nur den Schritt eines Beines, also den Rechts-Rechtsschritt, den die Engländer stride nennen. Die im beschreibenden Teil angegebenen Werte sind immer Mittelwerte aus einer Anzahl von Messungen, die Schrittlängen sind an unserem Material stets einigen Schwankungen unterworfen.

PEABODY empfiehlt auch die Angabe eines Schrittwinkels, „pace angulation“ genannt, der sich zwischen den Verbindungslinien rechts-links und links-rechts für die Hinterfüße oder Vorderfüße ergibt. Auf diese Angabe wird verzichtet, sie läßt sich aus unseren Abbildungen jederzeit noch gewinnen.

Die Spurbreite ist der Zwischenraum zwischen den beiderseitigen Tangenten, sie schließt also die äußeren Zehenspitzen mit ein.

Länge und Breite der Füße können mit der Laufrichtung und senkrecht dazu gemessen werden. Manchmal steht aber die Fußachse nicht in der Laufrichtung. Dann muß sie für sich bestimmt werden, weil vernünftigerweise die Fußlänge in dieser Achse und nicht im Widerspruch zu ihr zu messen ist. Beim 5zehigen Fuß liegt natürlich die Fußachse in der 3. Zehe, da diese aber krumm sein kann, rechnen wir (mit PEABODY) vom Mittelpunkt der Gesamtfläche zur Spitze der 3. Zehe.

Wenn die Zehenspitzen tief eingedrückt und schräg vorwärts herausgehoben worden sind, kann die Fährte krallenähnliche falsche Spitzen zeigen, die natürlich nicht mitgemessen werden dürfen.

1927 habe ich vorgeschlagen, man soll auch die Winkel zwischen der Laufrichtung und den Richtungen der verschiedenen Zehen messen und angeben. 1928 hat F. E. KLINGNER für eine Cornberger Fährte solche Winkelmaße mitgeteilt, wenn auch mit der Bemerkung, daß die ungünstige Erhaltung der Fährte viele Fehlerquellen offenließ. Da auch die neuen Cornberger Fährten für solche Messungen nicht geeignet sind, wird auf diese Richtungsangaben verzichtet.

Durchsichtige Folien (Cellophan) erscheinen mir als das wichtigste technische Hilfsmittel. Die auf ihnen durchgezeichneten Umrisse kann man auf der Fährtenplatte Schritt für Schritt weiterrücken lassen und dabei die Richtigkeit der Umrisse ständig kontrollieren. Von der Folie wurde 1:1 auf Zeichenpapier übertragen.

### *Bearbeitung*

Ganz andere, nicht minder wichtige Erwägungen betreffen die Deutung fossiler Fährten. Die Frage nach der Normalform der Fährte wird jetzt abgelöst durch die Frage nach der Gestalt des Fährtenzeugers. Man muß sich klar sein, daß diese nicht 100%ig gelöst werden kann, daß sich aber die Zuverlässigkeit des ersten Eindrucks steigern läßt.

Immer sollte wenigstens der Versuch gemacht werden, zu ermitteln, welches Fußskelett und welches Tier die vorliegende Fährte erzeugt haben könnte. Dazu gibt es

die kritische Sichtung über den Tarsus der Reptilien von SCHAEFFER. An montierten Skeletten gibt es oft Fehler im Aufbau der Fußwurzeln; überlegen sind die in situ freigelegten Fußskelette. Noch sicherer als bei diesen geht man bei guten Röntgenbildern, wie wir sie besonders PEYER und KUHN-SCHNYDER verdanken.

Beobachtung rezenter Fährten ist die notwendige Vorschule für die Deutung fossiler Fährten. In vielen ichnologischen Arbeiten sind auf dieser Basis Vergleiche gezogen worden, und wenn sie nicht immer richtig sind, helfen sie doch dazu, die Fragestellung einzuengen. Es gehört also zur Sache, daß der Verfasser zu diesem Zweck eine Sammlung von Gipsabgüssen rezenter Fährten angelegt hat. Eine solche ist weit brauchbarer als eine Sammlung von Fotos, weil ja die im Freien angetroffene Fährte nur sehr selten in der optimalen Beleuchtung aufgenommen werden kann. Abb. 2 und Taf. 8 Fig. 4 zeigen an einer Krötenfährte von unebenem Boden einige der möglichen Modifikationen: Das gelegentliche Fehlen äußerer Zehen, das tiefe Eindringen der Zehenspitzen mit der Entstehung falscher Krallen usw.

Zur biologischen Fährtendeutung gehören jedenfalls möglichst vielseitige Fragestellungen. Solche können sich aus der Beobachtung rezenter Fährten ergeben und sind durch solche zu kontrollieren.

#### *Die Benennungsweise*

Wissenschaftliche Vergleiche und Bestimmungen fossiler Fährten werden sehr erschwert, wenn statt eines Namens irgendwelche Surrogate verwendet werden sollen: Solche haften nicht genügend im Gedächtnis, wenn sie formelhafter Natur oder zu schwerfällig sind.

Die Zahl der Gattungsnamen für fossile Reptilien ist ohne Zweifel bereits zu groß. Zur Unterscheidung sind vernünftigerweise die Artnamen da, die Gattungsnamen sollen zusammenfassen. Wenn in einem Fall ein Wirbel, in einem anderen etwa ein Schenkelknochen gefunden wurde, hat man mitunter beide mit neuen Gattungsnamen benannt, statt sie, was besser gewesen wäre, mit dem Zeichen der offenen Namengebung an eine bekannte Gattung anzuschließen.

Zweifellos hatte NOPCSA recht, als er 1923 darauf hinwies, daß mit formelhafter Bezeichnung fossiler Fährten ebensowenig gewonnen sei wie mit vielteiligen Namensungenständen. Leider hat er dann selber einige Gattungen eingeführt, bei denen entweder die Angabe des Unterschiedes gegenüber nächststehenden Gattungen oder die Angabe der typischen Art oder beides fehlte. Solche Gattungsnamen sind ungültig.

Sind Fährtennamen aber überhaupt echte Gattungs- und Artnamen, unterliegen sie überhaupt den internationalen Regeln für die zoologische Nomenklatur? Ausdrücklich gelten diese Regeln auch für Teile von Tieren und wenn ein Name einen Teil bezeichnet hat, zu dem weitere Teile des Tieres erst später bekannt werden, so heißt das Tier selbstverständlich nach dem zuerst gegebenen Teil. Bezeichnet nun der erste Name ausdrücklich eine Fährte, so können unzutreffende Namen zustande kommen, welche trotzdem gültig sind. Es fragt sich aber, ob eine Fährte als Teil eines Tieres

behandelt werden soll? Wir meinen ja, denn was benannt werden soll, ist ja im Grunde die Form des Tierfußes einschließlich ihrer typischen Stellung zum Tierkörper. Wenn uns davon nur eine Abformung vorliegt, bedeutet das für uns nichts grundsätzlich Fremdes, weil ja sehr viele Fossilien nur Abformungen von Körperteilen sind.

Es wurde neuerdings erwogen, ob die ausdrücklich nur für Teile von Tieren gegebenen Namen von den Namen der Tiere selbst eine gewisse Trennung und einen etwas anderen Schutz bekommen sollen. Raymond MOORE und Sylvester BRADLEY haben 1956 vorgeschlagen, daß mit offizieller Billigung der internationalen Nomenklaturkommission gewisse Gruppen von Partialnamen als Parataxa nomenklatorisch von den Tiernamen (Taxa) abgetrennt werden sollen. Der internationale Zoologenkongreß 1958 hat diesen Vorschlag nicht angenommen. In dem uns hier beschäftigten Bereich ist kein Fall bekannt, in dem die Gültigkeit oder Ungültigkeit eines Fährtennamens bestritten ist. Dagegen gibt es einige Fälle, in denen vorläufig Fährtenname und Skelettnamen nebeneinander gebraucht werden. Hier muß es späteren Überlegungen überlassen bleiben, ob einer der beiden Namen gestrichen werden muß.

NOPCSA meinte, es würde genügen, wenn die Fährtennamen mit der Endung *-ichnus* oder *-pus* gebildet würden. Die Tatsache, daß es auch einige Namen mit „*pus*“ gibt, die nicht für Fährten gegeben wurden (*Bradypus* = das Faultier) ist kein entscheidender Gegengrund. Namen wie *Saurichnites* und *Ornithichnites*, die niemals ernstlich als Gattungsnamen gemeint waren, müssen offenbar ausscheiden. Das ohne solche Gedächtnishilfe zu einem festen Begriff gewordene *Chirotherium* kann trotz verkehrten Wortsinnes nicht ausrangiert werden. *Chirotherium* ist ein Fährtenname, der unter gegenwärtigem Recht eigentlich einen bestehenden Gattungsnamen aus Prioritätsgründen ersetzen müßte; da aber nicht feststeht, welcher das sein würde, wird praktisch *Chirotherium* nicht als Tiername verwendet, erscheint z. B. nicht in der Vertebrate Paleontology von ROMER.

*Chelichnus* und *Chelonipus* sind Fährteengattungen, von denen hier mehrfach gesprochen werden muß — beide haben nichts zu tun mit *Chelone*, der Seeschildkröte. Vielleicht gehört *Chelonipus* zu den Schildkröten im weiteren Sinne, *Chelichnus* dagegen ist dasselbe wie der mit Recht auf Anomodontier bezogene *Dicynodontipus*, der aber leider als jüngeres Synonym zu streichen ist. Man sieht dabei, wie leicht Verwirrung eintreten kann, wenn ein Autor eine Erklärung im Namen festlegt und diese Erklärung später geändert werden muß. Leider sieht es so aus, als ob weitere bisher unbestrittene Namen, wie *Rhynchosaurichnus* (von HUENE für italienische Keuperfährten verwendet) dem Wortsinn nach falsch sind, trotzdem aber aus Prioritätsgründen beibehalten werden müssen.

Es geht also nicht nach dem einfachen Rezept: Man nehme den Namen der Gattung, Familie oder Ordnung, auf die man die Fährte beziehen will, und bilde den Namen der Fährte durch Anhängen von „*pus*“ oder „*ichnus*“. Beispielsweise hat man den Dinosauriern *Plateosaurus* oder *Compsognathus* zu Unrecht sehr verschiedene Fährten zugeschrieben. Jede Korrektur in der Bestimmung der Fährte bringt Verwirrung, wenn im Namen zuviel festgelegt worden ist. Selbstverständlich geht es nicht an, daß mit der Bestimmung auch der Name geändert wird, zumal wenn es sich um ein

häufig genanntes Objekt handelt, wie etwa die zu Unrecht auf *Plateosaurus* bezogene amerikanische Fährtenart *Otozoum*.

Es bleibt letzten Endes nichts anderes übrig: die Fährtennamen müssen nach den Regeln der Tiernamen behandelt werden, sie müssen Typus und Priorität berücksichtigen.

Bei der Beschreibung der Cornberger Fährten mußten einige mit neuen Namen belegt werden, nämlich *Harpagichnus*, *Phalangichnus* und *Palmichnus*. Diese Namen sind aus dem Erscheinungsbild abgeleitet, denn die eine Gruppe erinnert an Raubtierfährten, die andere besteht gewöhnlich aus den Eindrücken von Zehenreihen und die dritte erinnert an eine Handfläche. Zu diesen Namen werden Diagnosen gegeben und die Typen bezeichnet. Dasselbe Verfahren wird für die Arten durchgeführt.

Bei der Form der Artnamen ist zu bedenken, daß die Zusammensetzungen mit *-ichnus* (*-ichnos*) wie dieses Wort als Neutra zu betrachten sind.

### Der Cornberger Sandstein

In den Erläuterungen zur geologischen Spezialkarte Blatt Sontra (Berlin 1876) schreiben BEYRICH und MOESTA S. 4–5: „Bei Sontra, Rockensüß und Kornberg lagert unter dem Kupferschiefer ein mäßig grobkörniger hellgrauer Sandstein in dicken Bänken und auch plattenförmig abgesondert, der nur hier und da vereinzelte Quarzstücke zeigt und in seiner petrographischen Ausbildungsweise dem Richelsdorfer Gebirge fremd ist. Derselbe bildet ein geschätztes Baumaterial der Gegend und wird zu feinen Architekturstücken sowohl als auch zu Schleifsteinen verarbeitet. Seine Mächtigkeit beträgt 40–50 Fuß, was an einem zufällig in Cornberg eingegrabenen Schächtchen festgestellt werden konnte. Unter demselben folgt normal rotgefärbtes Konglomerat. Es ist diese Sandsteinablagerung als eine obere Abteilung des Rotliegenden mit dem Namen Cornberger Sandstein belegt worden.“

Später haben sich BRANDES 1912 und KÜHNE 1923 über den Cornberger Sandstein geäußert. Eine gründliche geologische Bearbeitung finden wir bei G. RICHTER 1940. Dieser schließt sich (S. 290) der Ansicht von BRANDES an, daß es sich um eine Dünenbildung handelt. „Die große flächenhafte Verbreitung der scharfgratigen Formen und die vollkommene Geröllfreiheit spricht m. E. entschieden gegen Wassertransport“. — „Er geht allmählich aus dem typischen Rotliegenden hervor. Allerdings stellt er ein vollkommen selbständiges Sediment dar, das den älteren Schichten aufgelagert ist.“

Die Verbreitung, die für einen großen Teil des Richelsdorfer Gebirges durch neuere Bohrungen bekannt wurde, hat RICHTER im Kartenbild und im Schnittbild dargestellt. Danach erstreckte sich im Nordwesten, im Raume Rotenburg/Waldkappel/Eschwege, ein Landrücken, welcher der Abtragung unterlag. An ihn lehnte sich in einer Mindestbreite von 5 km der Cornberger Sandstein im Raume Bebra/Cornberg/Sontra, an welchen im Südosten ein dritter Raum anschließt, der zwischen Kupferschiefer und Rotliegendem ein geringmächtiges Konglomerat („Zechsteinkonglo-

merat“) besitzt. Das Schnittbild läßt die zeitliche Folge erkennen: Auf die Grundgebirgsschwelle legt sich im südöstlichen Bereich mit zunehmender Mächtigkeit das Rotliegende. Im Randgebiet der Schwelle liegt der Cornberger Sandstein teilweise, wie bei Cornberg, noch auf Rotliegendem, teilweise auch, wie in der Bohrung Eschwege 3, auf dem Grundgebirge. Das vorrückende Meer des Kupferschiefers hat den größten Teil der Dünenlandschaft mit seinem Sediment zugedeckt, mußte aber einzelne Rücken offenlassen: Beispielsweise im Steinbruch Rockensüß ist ein Auskeilen des Kupferschiefers zu sehen. Auch der Zechsteinkalk ist örtlich nicht in voller Mächtigkeit vorhanden. Es liegen also dieselben Verhältnisse vor wie bei den Mansfelder Flözbergen, aber im Gegensatz zu dort hält sich hier die Dünenbildung an den Schwellensaum, nicht an die tiefste Stelle der Senke.

Ogleich nun RICHTER's Schnittbild den Cornberger Sandstein beckenwärts in das Zechsteinkonglomerat übergehen läßt, ordnet sein Text beide verschieden ein: Dem alten Herkommen gemäß rechnet er den Cornberger Sandstein noch zum Rotliegenden als letztes Sediment der Unterperm-Zeit, dagegen das Zechsteinkonglomerat als erste Ablagerung des Zechsteinmeeres, welches aber eigentlich nur eine zusammengespülte Geröllhülle des Untergrundes sei. Dabei ist zu erinnern, daß dieses Zechsteinkonglomerat an manchen Stellen eine kleine marine Fauna von Zechsteincharakter mit *Productus cancrini* enthält. Wir meinen, daß es das Zechsteinmeer selber war, welches mit einem vorgefundenen verschiedenkörnigen Sediment von Rotliegend-Alter eine Sonderung vorgenommen hat: es hat Sand am Strande ausgeworfen, aus dem sich die Dünen bilden konnten, es mußte dagegen die Gerölle liegen lassen oder nur wenig bewegen, wobei sie sich örtlich mit den Schalen von Bodentieren mischen konnten.

Eine solche Erklärung liegt uns nahe, weil an den Küsten der Nord- und Ostsee ähnliches vor sich geht: hier wird Geschiebemergel aufbereitet, wobei die Steine liegenbleiben und ein Teil des Sandes zur Bildung von Dünen auf den Strand geworfen wird. Die feinsten Bestandteile bleiben vorläufig in der Schwebelage, bis sie schließlich in den Stillwasserbereichen von Küstengewässern oder in tieferen Meeresteilen abgelagert werden.

Bohrungen haben übrigens den Cornberger Sandstein auch in anderen Gegenden angetroffen, nämlich einerseits im Weserbergland im Bereich Hameln-Osnabrück, andererseits am Südrand des Zechsteinmeeres bei Kissingen. RICHTER-BERNBURG nennt 1955 S. 877 noch Allendorf, südl. von Marburg.

Wo andererseits eine Windaufbereitung von Rotliegend-Sedimenten stattgefunden hat, wie RICHTER-BERNBURG 1955 S. 879 schildert, hat sich die Rotfärbung der Sandkörner erhalten, wie beim Walkenrieder Sand.

Unsere stratigraphische Einordnung des Cornberger Sandsteins im Oberperm läßt sich also durch eine Gleichzeitigkeit mit den fossilführenden Konglomeraten des unteren Zechstein begründen. Gleichzeitig beruht sie auf der Bestimmung der Reptilfährten, welche sich gegenüber denen des Oberrotliegenden Thüringens als völlig neuartig erwiesen haben. Dies wurde vom Verfasser zuerst mitgeteilt in einem Vortragsbericht der Osnabrücker Paläontologen-Tagung 1952.

Die Ausscheidung eines Mittelperm ist nicht üblich; sie würde hier die Situation nur verdunkeln, indem einerseits oberes Rotliegend, andererseits unterer Zechstein gemeint sein könnte.

Sollten einmal Tonlinsen im Cornberger Sandstein gefunden werden, so wird man damit rechnen können, daß sie Coniferenpollen enthalten wie das Zechsteinsalz, in welchem *Pityosporites zapfei* und *schaubergeri* durch W. KLAUS (1955, S. 785) als typische Elemente des oberen Perm erkannt worden sind.

Die Vorstellung MÄGDEFRAU's über die Flora am Strande des Kupferschiefermeeres stimmt damit überein; sie ist auf ganz anderem Wege gewonnen worden, nämlich mit Hilfe der Pflanzenreste, die in ziemlicher Menge in das Kupferschiefermeer eingeschwemmt worden sind und als Fossilien bei Mansfeld sowohl als auch bei Richelsdorf gefunden wurden. Wir können deshalb das Landschaftsbild MÄGDEFRAU's einigermaßen für die Landschaft des fährtenführenden Cornberger Sandsteins verwenden. Dabei ist allerdings zu bemerken, daß in den Steinbrüchen von Cornberg und Rockensüß weder Pflanzenreste noch Wurzelspuren gefunden worden sind. Wir haben es also mit größeren vegetationsfreien Flächen zu tun, als auf MÄGDEFRAU's Bild erscheinen.

Winkelschichtung in viel größeren Partien als etwa im Buntsandstein, gleichmäßiges Material ohne Zwischenlagen und eine gute Bankung, bedingt durch gutes Lösen auf einigen von vielen Schichtflächen zeichnet den Cornberger Sandstein aus, der mit keinem anderen Sediment Deutschlands zu verwechseln ist.

In Gestein und Fährteninhalt ist der etwa altersgleiche Coconino-Sandstein von Arizona sehr ähnlich, wie schon ABEL zu der ersten Cornberger Fährtenplatte geäußert hat (Etikett zu der von KLINGNER beschriebenen Platte GöC 1).

ABEL schreibt 1935, S. 103, über den Coconino-Sandstein: „Ausgesprochene Kreuzschichtung, Dünenbildungen eines ausgedehnten Wüstensandes der Permzeit. Das geht schon daraus hervor, daß die plattigen Sandsteine ihre Schichtentrennung nicht etwa einem Gesteinswechsel verdanken, sondern dem Umstande, daß die Oberfläche des Sandes eine Zeitlang freilag und in der Sonne erhärtete, wie man dies in Wüstengebieten beobachten kann, und daß dann auf die erhärtete Oberfläche wieder feiner Sand geblasen wurde, der die Vertiefungen der früheren Oberfläche ausfüllte und abformte. So erklärt es sich, daß man im Coconino-Sandstein beim Spalten der Platten auf der einen Platte die vertiefte Fährte, auf der anderen den scharfen Abdruck derselben vorfindet... Wenn der Sand noch nicht erhärtet war, als die Tiere darauf schritten, sehen die Fährten wie in Fig. 77 aus.“

Diese Fig. 77 ABEL's zeigt Sandbeulen hinter den Fußindrücken, eine Erscheinung, die den Fährten des Rotliegenden und des Buntsandsteins durchaus fehlt. Die Amerikaner erklären das mit „going up hills“<sup>1)</sup>. Ich habe jedoch den Eindruck, daß es sich nicht nur um eine Erscheinung bei ansteigenden Fährten handelt, und habe deshalb allgemeiner von „Rückschubsandhäufchen“ gesprochen. Die Erscheinungsweise ist hier wie dort die gleiche (Taf. 3 Fig. 4, Taf. 8 Fig. 1).

<sup>1)</sup> GILMORE 1926 p. 24: „The flow of sand crowded out by the heel of the hindfoot“.

Von der Fährtenfauna stimmt, wie unten gezeigt wird, etwa die Hälfte der Gattungen überein, vielleicht noch etwas mehr.

Für den Cornberger Sandstein ist nur noch wenig hinzuzufügen. Bei der Beschreibung seines organischen Inhalts wird ausgeführt, daß gelegentlich Sandrinnsale in Verbindung mit Fährten auftreten, wobei offenbar die Zeheneindrücke als Rinnen für sandbeladenes Wasser gedient haben, während die ebenen Sandoberflächen frei von Fließrinnen geblieben sind. Das spricht für die von ABEL beschriebene Verhärtung. Unsere „Schlangenfährte“ könnte möglicherweise auch durch Winddrift eines größeren Gegenstandes zustande gekommen sein.

Die allgemein das Gestein kennzeichnende braune und gelbe, von Küften oder Schichtfugen ausgehende Bänderung, durch welche die Beobachtung der Fährten oft sehr erschwert wird, entstand durch nachträglich einfiltrierte Lösungen von Eisen- und Manganerzen, ebenso wie die nicht seltenen Dendriten. Die Bänderung kann abgerissen sein, ohne daß dabei der Zusammenhang des Gesteins gestört ist: verheilte kleine Verwerfungen. Man kann daraus schließen, daß die Farbringe — wenigstens an dieser Stelle — vor der Verfestigung des Gesteins entstanden sind.

### Fundgeschichte

Über die erste Fährte aus dem Cornberger Sandstein berichtete 1928 F. E. KLINGNER, damals Assistent am Geologisch-Paläontologischen Institut Göttingen. Der Fund war durch die Aufmerksamkeit des Herrn Kienzler in Bebra zugänglich geworden.

Diese Platte steht noch heute im Göttinger Institut. O. ABEL ließ 1937 folgendes Schausammlungsetikett dazu schreiben: „Reptilienfährte aus dem Cornberger Sandstein, Cornberg bei Bebra“ — „Einzig bekanntes Fossil aus den obersten Rotliegendeschichten Deutschlands. Die Fährte zeigt eine auffallende Ähnlichkeit mit der als *Laoporus schucherti* LULL (= *L. noblei* LULL) aus dem Coconinosandstone (Perm) vom Hermit Trail, Grand Canyon, Colorado/USA beschriebenen Fährte, wie sie im Wandschrank ausgestellt ist.“

Die auffallende Ähnlichkeit mit einem amerikanischen Vorkommen wurde also schon am ersten Fundstück erkannt; sie hat seither mehrere gute Bestätigungen gefunden.

Neue Funde wären schwerlich den Geologen entgangen, welche in den Jahren danach den keineswegs abgelegenen Cornberger Steinbruch — sieht man doch vom Hamburg-Münchener Schnellzug in den Bruch hinein — besucht haben. Aber erst 1951 wurden neue Funde gemeldet, und zwar durch Baurat i. R. Arthur Milde, der damals in dem benachbarten Nentershausen wohnte. Seiner Anregung entsprechend fuhr ich am 14. 11. 51 nach Cornberg, wo der Besitzer des Steinbruchs, Herr Adam Schuchardt, dem Göttinger Museum eine Platte (GöC 2, mit *Chelichnus*) überließ. Mit seiner freundlichen Hilfe konnten wir an zwei Stellen Fährten im anstehenden Gestein sehen, und zwar an einer Stelle eine ziemlich große Einzelfährte, an einer

anderen Stelle eine größere Zahl von Fährten, deren Einzeleindrücke, etwa 2 cm lang, sich nicht gut zusammenordnen ließen, in einzelnen Fällen aber schärfer erhalten waren als bei allen seitherigen Funden. Nach Eintritt besserer Witterung — es schneite bereits — sollte diese Fläche weiter freigelegt und abgebaut werden. Im März 1952 lag allenthalben noch Schnee, und als ich im April kam, war die Wand eingestürzt und nichts mehr zu finden. Neue Funde kamen späterhin mit Abständen zum Vorschein, sie wurden hauptsächlich durch die regen Bemühungen des Herrn Milde, nunmehr in Kassel, sichergestellt.

Bereits 1951 hatte einige Stücke auch das zuständige Kreis-Heimatmuseum in Rotenburg/Fulda durch Herrn Milde überwiesen bekommen. Als Rotenburger Museumsleiter ist Herr Fritz Bickel mit Erfolg um weitere Funde bemüht gewesen. Landrat Dr. Seraphim, der bald erkannte, daß der Kreis Rotenburg in diesen Fährten einzigartige Dokumente besaß, förderte weitere Erwerbungen. So erhielt Rotenburg die größte und wertvollste der Cornberger Platten (RoC 6), aber auch gute Stücke aus Rockensüß, dem anderen der beiden derzeit betriebenen Steinbrüche im Cornberger Sandstein, welcher Wilhelm Schuchardt gehört. Eine der ersten Rockensüßer Platten (MaR 1) erwarb 1952 stud. geol. Bischoff für das Marburger Geologisch-Paläontologische Institut. 1952 war überhaupt das beste Fundjahr des Rockensüßer Bruches, diese Jahreszahl ist auf mehreren Platten des Rotenburger Museums eingemeißelt.

Im November 1952 schrieb mir Herr Bickel von neuartigen Funden, und Dr. Lüttig brachte daraufhin Fotos einer eigenartigen Spur mit, welche sich sowohl auf einer neuen Platte im Rockensüßer Steinbruch als auch auf der Platte fand, die bereits vor der Haustür des Richelsdorfer Altersheimes eingemauert war. Es war die Skorpionsfährte *Octopodichnus*, welche wieder in gleicher Weise im amerikanischen Coconino-Sandstein vorkommt.

Der große Vorplatz des Rotenburger Jugendhofes ist mit Cornberger Platten belegt. Bei Nässe und schrägem Licht sieht man dort eine ganze Anzahl von kleinen Ausschnitten aus Fährtenplatten. Alle Bemühungen um diese ergaben nur die bekannten Formen der Museumsplatten, aber für selbständige Feststellungen fehlten auf diesen kleinen Platten die Wiederholungen, durch welche auf den größeren Platten der Museen auch Erhaltungsmängel ausgeglichen werden. Somit kann den Stücken des Rotenburger Jugendhofes kein Wert beigelegt werden.

Geringwertige Platten sind sicher noch unbeachtet hier oder da verbaut worden, bei besseren ist das dank der Aufmerksamkeit der beiden Herren Schuchardt nicht anzunehmen. Es sei noch berichtet, daß 1953 das Kasseler Museum eine größere Platte (KaC 1) erhielt mit verschiedenen Spuren, darunter *Akropus* in langer gerader Folge, wahrscheinlich eine Fortsetzung der Rotenburger Hauptplatte. Kassel besitzt auch eine sehr brauchbare Serie von Gipsabgüssen nach der Milde'schen Fährten-sammlung.

Gipsabgüsse waren auch für mich die Grundlage der Bearbeitung. Es wurde bereits gesagt, welche Vorteile das vor dem unmittelbaren Arbeiten mit den Sandsteinplatten hat. Die Mißerfolge des Winters 1951/52 wären übrigens vermieden worden, wenn wir damals schon Latex-Paste hätten bekommen können; damit hätten sich

gerade an den geeigneten Schichten im Steinbruch transportable Negative herstellen lassen, was bei Verwendung von Gips sehr umständlich gewesen wäre.

Bisher hat noch jedes Jahr etwas Neues an Cornberger Fährten gebracht, wir haben also begründete Hoffnung auf Fortsetzung<sup>1)</sup>. Aber auch wenn eine längere Pause eintritt, wird die Wirkung der Funde weitergehen können: Zur Beantwortung der durch sie aufgeworfenen Fragen werden noch zahlreiche Vergleiche, namentlich



Abb. 3. Kartenskizze zu den Fährtenvorkommen in den Flußgebieten von Weser und Main. Die Pfeile dienen nur zur Verbindung zwischen Formationsnamen und Fundorten.

auch an fossilen Fußskeletten fremder Sammlungen, durchzuführen sein. Der Verfasser konnte lediglich auf Grund der ihm zugänglichen Literatur eine Annäherung an die Wahrheit suchen, mit der er einen Fortschritt erreicht zu haben glaubt. Er ist sich aber bewußt, daß manche Frage in Zukunft noch besser zu beantworten sein wird.

<sup>1)</sup> Ein Nachtrag S. 69-74 berichtet über Funde, die während der Drucklegung dieser Arbeit gemacht wurden.

Die Hauptsache aber war die Gewinnung des Materials, und es war ein ganz seltener Glücksfall, daß sich in der Person des Herrn Milde jemand gefunden hat, der unter vielen persönlichen Opfern immer wieder diese Aufgabe vorangetrieben hat. Der normale Weg, der früher selbstverständlich war und es wieder werden sollte, wäre der, daß den wissenschaftlichen Einrichtungen ausreichend Geld und Raum zur Erwerbung derartiger wichtiger wissenschaftlicher Funde gegeben würde.

Einem größeren Kreise das Verständnis für die Funde zu vermitteln, war die Aufgabe eines illustrierten Aufsatzes des Verfassers in der Zeitschrift „Hessische Heimat“, Jg. 5, Heft 3 (Februar 1956) und eines zweiten in „Forschungen u. Fortschritte“ 1958.

Darin war die Rede von dem Fährtenviereck zwischen Werra und Main mit den Endpunkten Würzburg, Hildburghausen, Gotha und Rotenburg (Abb. 3). Hildburghausen hat in den Jahren nach 1835 die großen Museen Europas mit Buntsandsteinfährten versorgt, den berühmten, viel verkannten Chirotherien. Viel reichere Funde an Fährten und Skeletten aus der Triaszeit bietet heute das Museum RÜHLE VON LILIENSTERN'S auf Schloß Bedheim. Das Geologische Institut der Universität Würzburg besitzt interessante Platten aus den „fränkischen Chirotherien-Schichten“ (Buntsandstein), die H. KIRCHNER veröffentlicht hat.

Anders ging es in Gotha: Frühzeitig wurden die reichen Funde von Tambach im Gothaer Museum gesammelt und von dem Gothaer W. PABST wissenschaftlich ausgewertet, was allerdings zu Beginn dieses Jahrhunderts in viel geringerem Maße möglich war als heute. Erst als der Bedarf des Gothaer Museums befriedigt war, gingen Tambacher Platten auch an andere Museen und Universitätsinstitute, wo sie unentbehrliche Anschauungsmittel geworden sind.

Die dritte Fährtenengesellschaft, der Gegenstand dieser Abhandlung, versammelt sich jetzt in Rotenburg.

Die vierte Gruppe, Fährten der oberen Trias betreffend, ist derzeit noch klein und zerstreut. Von ihnen sind manche in Privatbesitz; die derzeit beste Serie hat wohl das Geologische Institut zu Erlangen.

### Nachbarfunde

Räumlich und zeitlich schien zunächst die Fährtenengesellschaft aus dem Oberrotliegenden Thüringens am nächsten benachbart zu sein, besonders die von Tambach, von der ein großes und schönes Material im Gothaer Museum liegt. Es zeigte sich jedoch fast keine Verwandtschaft mit unserer Cornberger Fährtenengesellschaft, so daß zwischen beiden nicht nur ein Wechsel der Umwelt, sondern auch eine bedeutende Zeitspanne anzusetzen ist. Dagegen könnte vielleicht eingewendet werden, daß eine solche irgendwo in der Nähe auch Ablagerungen hinterlassen haben müßte. Das erscheint uns nicht notwendig, wir wissen vielmehr, daß der Ingression des Zechsteinmeeres eine Periode vorausgegangen ist, welche ganz allgemein wüstenhafte Ver-

witterungsprodukte erzeugt hat, die nicht umgelagert worden sind. Überhaupt machen wir ja immer wieder die Erfahrung, daß die durch Ablagerungen belegte Zeit kleiner ist als diejenige, welche uns im gleichen Gebiet nur Lücken hinterlassen hat. Das ist sogar im Meere der Fall, viel mehr noch unter festländischen Bedingungen.

Zeitlich und nach dem Fährteninhalt bedeutend näher als Tambach steht den Cornberger Funden die Gruppe der Fährten aus dem unteren Zechstein Englands.

In England gibt es Fährten des Rotliegenden und des unteren Zechstein, die Fortsetzung bietet dann ein Vorkommen in Schottland, das wahrscheinlich in den oberen Zechstein gehört.

Mit dem Rotliegenden von Tambach hat HARDAKKER 1912 die Fährten von Hamstead bei Birmingham mit Recht verglichen. Alle 11 Fährtenarten von Hamstead stimmen mit Arten des deutschen Rotliegenden überein, 8 von ihnen sind in Umrißzeichnungen neben den deutschen Arten abgebildet, so daß die allgemeine Übereinstimmung nicht bezweifelt werden kann. Kleine Zweige von *Walchia* (wie bei Tambach) und verschiedene Insektenfährten (wie bei Nierstein) sind auch dabei.

In die Gruppe des Magnesian Limestone, also in den unteren Zechstein, gehören die fährtenführenden Sandsteine von Mansfield, Dumfries, Penrith und Exeter, die schon sehr früh bekannt wurden und von HICKLING 1906 und 1909 kurz und klar beschrieben worden sind (Abb. 4).

Unter Ausschaltung von 8 älteren Namen nennt HICKLING 17 Fährtenarten. Sie sind ganz gleichmäßig über die genannten Fundorte verteilt, aber diese Unterschiede sind für uns unwesentlich. Annäherungsweise läßt sich nach Text und Bildern HICKLING's das Vorkommen folgender Arten feststellen:

	England	Cornberg	Coconino
Lacertoid:	X <sub>5</sub> , cf. <i>Phalangichnus</i>	+	—
Anomodontier	Cl <sub>1</sub> = <i>Chelichnus duncani</i>	+	} ~ +
	Cl <sub>2</sub> = <i>Chelichnus duncani ambiguus</i>	+	
	Cl <sub>4</sub> = <i>Chelichnus bucklandi</i>	+	
Anomodontier ?	Cl <sub>3</sub> <i>Batrachichnus lyelli</i>	—	
? Dinocephalen	H <sub>P1</sub> = <i>Herpetichnus sauroplesius</i>	}	} ~ +
	H <sub>P2</sub> = <i>Herpetichnus loxodactylus</i>		
Theriodontier	X <sub>2</sub> (Taf. 2 Fig. 9)	}	}
	X <sub>3</sub> (Taf. 1 Fig. 3)		
	X <sub>4</sub> (Taf. 1 Fig. 2)		

Das besagt im einzelnen: Ausgesprochen lacertoide Fährten fehlen. Bei X<sub>5</sub> auf HICKLING's Taf. 1 Fig. 4, das an unser *Phalangichnus* erinnert, ist die 4. Zehe nicht

länger als die dritte. Sie ist es wohl bei Taf. 2 Fig. 14, einer wenig charakteristischen Fährte.

Die kleinen Anomodontier herrschen vor wie bei uns. Cl<sub>7</sub> könnte vielleicht ein großer Anomodontier sein.

Hp<sub>1</sub> und Hp<sub>2</sub> erinnern an die Coconino-Gattungen *Barypodus* und *Agostopus*, die von uns vermutungsweise auf Dinocephalen bezogen werden.

Am wichtigsten sind für uns die Fährten, welche Krallen mit kräftigen Krallenballen, also Raubtierhabitus zeigen und hier als *Harpagichnus* bezeichnet werden. Auf ihre Raubtierähnlichkeit habe ich schon 1927 hingewiesen. Diese Tiere, sehr wahrscheinlich Theriodontier, sind mit kleinen Formen (X<sub>2</sub> und X<sub>3</sub>) und mit einer großen (X<sub>4</sub>) vertreten. Aus dem amerikanischen Coconino sind sie nicht bekannt geworden.

Die hier nicht genannten Fährten X<sub>1</sub> und Cl<sub>5</sub> stammen von Elgin in Schottland. Von ihnen ist Cl<sub>5</sub> bemerkenswert dadurch, daß die Hand wesentlich größer ist als der Fuß, was als Hinweis auf *Lystrosaurus* und etwas jüngeres Alter verwendet werden kann. Elgin könnte nach allem, was wir davon wissen, oberer Zechstein sein. Von den

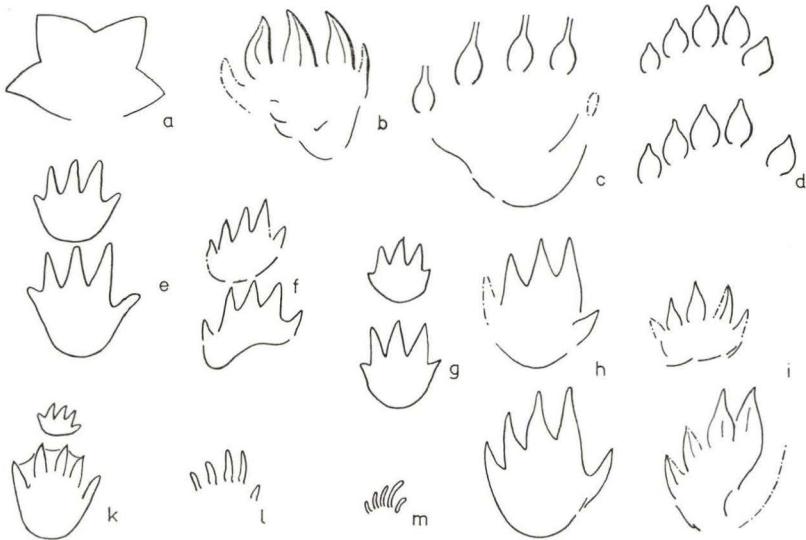


Abb. 4. Die von HICKLING beschriebenen Fährten aus dem Perm von Mansfield, Dumfriesshire und Penrith. — Die Zahl hinter dem Namen bedeutet jeweils die Fußbreite in cm.

- |   |   |
|---|---|
| a) <i>Marpurgichnium</i> sp. 7              | g) <i>Chelichnus bucklandi</i> 2        |
| b) <i>Loxodactylum</i> 7                    | h) <i>Chelichnus</i> sp = Cl. 7         |
| c) X 4 (cf. <i>Gordonia</i> nach NOPCSA) 10 | i) <i>Sauroplesius</i> 5                |
| d) X 2 ( <i>Harpagichnus</i> n. sp) 3       | k) Cl 3 = <i>Batrachnus lyelli</i> 2, 6 |
| e) <i>Chelichnus duncani</i> 4              | l) X 5 = ? <i>Phalangichnus</i> sp 4    |
| f) <i>Chelichnus ambiguus</i> 4             | m) Lc 1 (lacertoide Fährte) 2           |

dortigen Reptilresten gehört der Schädel von *Geikia* zu den spezialisierten Anomodontiern, er wird von HUENE in eine eigene Familie neben die Lystrosauriden gestellt.

WATSON & HICKLING haben sich (1914 S. 399) über das Alter des Elginia-Sandsteins von Moray in Schottland geäußert. *Elginia mirabilis* ist ein Pareiasaurier, mit ihr kommen die Dicynodontier (Anomodontier) *Gordonia juddiana* und *Geikia elginense* vor, die auf die südafrikanische Cistecephalus-Zone des oberen Perm hinweisen. In die Nähe gehört der Cumingstone-Sandstein, der zwei häufige Fährtenarten mit Mansfield gemeinsam hat. Auf diesem Wege sind die Reptil- und Fährtenvorkommen von Elgin mit denen Englands verbunden. In der Erklärung zur Fig. 1 des genannten Aufsatzes wird auf das Sandhäufchen hinter dem Fuß Eindruck hingewiesen, durch welches die Ähnlichkeit mit dem Cornberger Fährtenvorkommen noch augenfälliger wird.

Der amerikanische Coconino-Sandstein, den wir vielfach zum Vergleich heranziehen, gilt auch für älteres Oberperm. Zu den in der obigen Zusammenstellung genannten Beziehungen kommen noch einige Fährten von Wirbellosen und ein Stegocephale, der allerdings wenig besagt. Sehr auffällig ist die Übereinstimmung in der Fährte der Skorpione *Octopodichnus* und *Paleohelcura*. Es fehlen jedoch hier wie dort die Insektenfährten, die im Rotliegenden verbreitet sind und im Buntsandstein wieder erscheinen.

Räumlich nah, aber zeitlich entfernt ist die Nachbarschaft zwischen Cornberger Sandstein und deutschem Buntsandstein; die große Salzfolge des Zechsteins liegt dazwischen. Dennoch gibt es einige Gemeinsamkeiten: *Chelichnus* und *Akropus* kehren wieder. *Chirotherium*, das gleich zu herrschender Stellung gelangt, ist die wichtigste Neuerscheinung. Als etwas Neues kommen auch die *Chelonipus*-Fährten hinzu, die im Habitus, vielleicht auch in der Wirklichkeit zu den Schildkröten gehören.

Wir mußten uns hier mit kurzen Andeutungen begnügen. Wenn die Stellung der Cornberger Fährten richtig erkannt werden soll, brauchen wir jedoch nicht nur die nächsten Nachbarschaften, sondern einen allgemeinen Überblick über die fossilen Fährten. Ein solcher soll im zweiten Teil dieser Arbeit, hinter den Beschreibungen, versucht werden.

### Der Rahmen zur Bestimmung der Cornberger Fährten

Wenn man Vergleiche mit Fährten durchführen will, kann das rein formal geschehen, und es gibt Gattungsnamen, die nur für Fährten gemeint sind, ohne daß dabei versucht worden ist das Tier zu ermitteln, welches diese Fährte getreten hat. Bei solchem rein formellen Verfahren ist man jedoch erheblichen Irrtümern ausgesetzt, da die Fährten durch verschiedenen Boden und unterschiedliche Gangarten des Tieres stark beeinflußt sein können.

Die Mehrzahl der fossilen Fährten ist schon in der Benennung auf ein bestimmtes Tier bezogen worden: wenn auch nicht auf eine bestimmte Gattung, so doch auf eine Familie oder Unterordnung. Leider hat das vielfach zu sachlich falschen Namen geführt. Wir müssen also weiterhin mit einem Kompromiß vorliebnehmen.

Es gibt eine Anzahl größerer Kategorien für die Fährten: Diese entsprechen nicht den Ordnungen der Tiere, aber sie sind auf diese bezogen.

Wir tun also gut, die Ordnungen der Reptilien aufzuzählen, ehe wir die Fährtengruppen bereitstellen. Auf Reptilien können wir uns nämlich beschränken, weil in der Zeit des Cornberger Sandsteins die Amphibienfährten nicht mehr wichtig und Säugtiere noch nicht vorhanden sind.

Die Aufzählung der Ordnungen rezenter Reptilien ist leicht, die der fossilen schwer. Zahl und Reihenfolge sind bei v. HUENE 1956 erheblich anders als bei ROMER 1953. Dabei gehen die Anschauungen über den Stammbaum gar nicht wesentlich auseinander, es kommt nur darauf an, wie weit man die Aufteilung der Hauptäste in die Wurzelgruppen zurückverfolgen und das in der Reihenfolge darstellen will. Dabei handelt es sich speziell darum, ob man die Wurzelordnung Cotylosauria bestehen läßt oder nicht. Bei HUENE geht ein Teil derselben als 8. Ordnung, (der Begriff Amphibia für 1-7 ist ausrangiert), ein anderer Teil als 12. Ordnung von insgesamt 26, deren letzte die Squamata (Eidechsen und Schlangen) sind.

Wir meinen, daß ein System die Tradition wahren sollte, so lange es dadurch nicht falsch wird, und geben deshalb dem System ROMER's mit seinen 16 Reptilordnungen den Vorzug, das auch im Handbuch PIVETEAU's 1955 befolgt wurde.

Die Sache wird für uns einfacher dadurch, daß wir 5 Ordnungen weglassen können: Für uns scheiden aus die Ichthyosaurier und Sauropterygier als Wassertiere, die Pterosaurier als Flugtiere, ferner die Ornithischia, weil sich ihre Fährten nicht grundsätzlich von denen der anderen Dinosaurier unterscheiden. Schließlich würden wir auch die Ictidosaurier an ihren Fährten von den anderen Therapsiden nicht unterscheiden können, zu denen sie übrigens von HUENE und anderen als Unterordnung gerechnet werden.

Wir haben es also mit den nachfolgenden 11 Ordnungen zu tun, die wir mit der Zeit ihres Vorkommens aufzählen; Vorstadien und Reste sind dabei in () gesetzt.

1. Cotylosauria — Karbon, Perm (Trias)
  - 1a) Captorhinomorpha
  - 1b) Diadectomorpha
2. Chelonia (= Testudinata) — (Perm), Trias bis jetzt
3. Protorosauria — Perm (Trias)
4. Eosuchia — Perm
5. Rynchocephalia — Trias bis (jetzt)
6. Squamata — Trias bis jetzt
  - 6a) Lacertilia
  - 6b) Ophidia
7. Thecodontia — Trias
  - 7a) Pseudosuchia
  - 7b) Phytosauria

8. Crocodilia — ob. Trias bis jetzt
9. Dinosauria — Trias bis Kreide
10. Pelycosauria — Karbon bis Perm
11. Therapsida — Perm bis Trias.

Diesen 11 Ordnungen steht das von NOPCSA 1923 geschaffene Hauptssystem der Fährten gegenüber. Seine beiden ersten Gruppen können wir hier weglassen, weil sie für Amphibien gelten und vom älteren Perm an weniger wichtig sind: Sie heißen salamandroide und stegocephaloide Fährtengruppe und sind untereinander nicht immer scharf geschieden. Außerdem müssen wir die rhynchocephaloide Fährtengruppe streichen, weil ihre Trennung von der lacertoiden in der von NOPCSA gedachten Weise sich nicht durchführen ließ.

Wir haben demnach hier zu unterscheiden:

- a) lacertoide Fährten
- b) crocodiloide Fährten
- c) dinosauroide Fährten
- d) theromorphone.

Die Gruppe a paßt für die unter 3), 5), 6) und 1a) genannten Reptilien, Gruppe b für 8), c für 9) und d für 11), 2) und ? 1b.

Für die unter 7) genannte Ordnung ist seither längst eine neue Fährtengruppe nötig geworden.

Zu den unter 10 und 1b genannten Reptilien sind ebenfalls seither einige Fährten gerechnet worden, speziell solche des Rotliegenden.

Einige Fragen über den Umfang dieser Begriffe, ihre Abgrenzung gegeneinander und ihre Anwendung sollen im 4. Kapitel besprochen werden. Hier folgen zunächst nur die nötigsten Erläuterungen.

Ehe wir nämlich versuchen, bei räumlich oder zeitlich benachbarten Funden Vergleichsmöglichkeiten für die Cornberger Fährten zu finden, tun wir gut, unter den genannten größten Kategorien diejenigen zu bestimmen, mit denen wir es zu tun haben.

Wie schon aus unserer Gegenüberstellung erhellt, hatten die Cotylosaurier keinen einheitlichen Fuß- und Fährtentyp, auch ihre Unterordnungen hatten es nicht. Die verschiedenen Entwicklungsrichtungen, die aus dieser Wurzelgruppe hervorgehen, zeigen sich eben nicht nur im Schädelbau, sondern teilweise auch schon in den Fährten:

Bei den Captorhinomorpha handelt es sich um flinke räuberische Tiere mit Fanggebissen, *Labidosaurus* und *Captorhinus* sind aus Skeletten bekannt. Ihre Füße zeigen die lacertoide Staffelung der Zehen, das Größerwerden in der Reihe von der ersten bis zur vierten Zehe, sind aber noch ziemlich breit. *Limnoscelis* ist sogar ausgesprochen kurzzebig. Die Zehenstaffelung steht im Zusammenhang mit dem

sogenannten Schieblauen; die Spitze der 4. Zehe hat den längsten Hebelarm für die vom Fuß zu leistende Drehbewegung des Beckens. Die Captorhinomorpha sind ausgesprochen unterpermisch.

Bei den Diadectomorpha, deren Schädelbau primitiver bleibt, haben wir 2 Familien mit kurzen starken Zehen, die am Ende breite Klauen tragen, die Diadectidae und die Pareiasauridae. Zu den ersten wird die Rotliegend-Fährte *Korynichnium sphaerodactylum* gerechnet (Abb. 5); hier ist die 4. Zehe noch die längste, was bei der

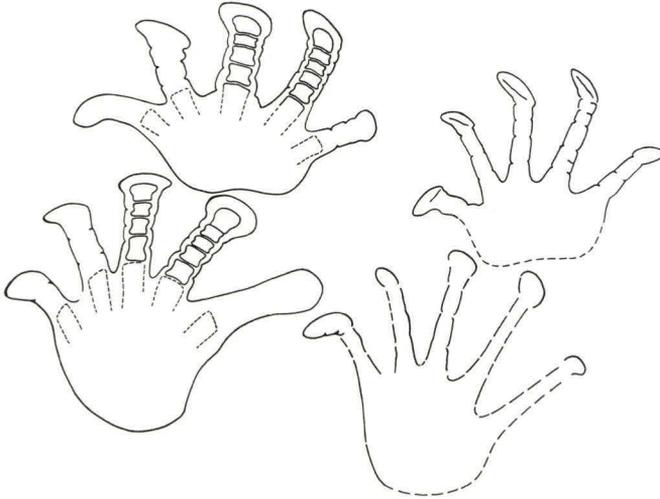


Abb. 5. *Korynichnium sphaerodactylum* PABST aus dem Rotliegenden von Tarnbach. Hand und Fußabdruck, links in normaler Erhaltung, rechts von einer anderen Fährte neben dieser, welche entstand, als der Boden schon fast trocken war. Zehe 5 ist bei beiden länger als normal. — Nach ihrer Gliederung hatte die 4. Zehe (im Unterschied zu den Pareiasauriern!) fünf Glieder, wie auf der linken Figur versuchsweise eingezeichnet ist. — Etwa  $\frac{2}{5}$  der natürlichen Größe.

zweiten Familie nicht der Fall ist. Eine 3. Familie, die Procolophonidae, hat schlankere Zehen, ihre Fußachse steht nur wenig schräg. *Procolophon*-Fährten sind aus Perm und Untertrias schon mehrfach angesprochen worden, sie sind aber wenig charakteristisch.

Eine starke Zehenverkürzung kennzeichnet den Fuß der Schildkröten. Kurz-zehige Fährten aus Perm und Trias, und zwar nicht nur die in diesem Sinne benannten Gattungen *Chelichnus* und *Chelonipus*, sind auf Schildkröten bezogen worden. Für *Chelichnus* gibt es aber eine wahrscheinlichere Deutung im Bereich der Therapsida (11. Ordnung).

Die Ordnungen 3, 4, 5 und 6 haben lacertoide Füße mit nur geringen Abwandlungen. Die Fußbeugung erfolgt hier hauptsächlich innerhalb der Fußwurzel, im

sogenannten Intertarsalgelenk. Auch an fossilen Fußskeletten läßt sich nicht selten erkennen, daß dies bevorzugt ist (SCHAEFFER 1941, Fig. 11, S. 426).

Meistens ist die 5. Zehe gemeinsam mit ihrem Metatarsale vom übrigen Fuß abgespreizt. Diese Abspreizung unterbleibt bei Wasserbewohnern, was man recht deutlich an einigen Skeletten sieht, die PEYER und KUHN-SCHNYDER aus dem lombardischen Muschelkalk so ausgezeichnet beschrieben haben. Ein wenig sieht auch der Fuß von *Protorosaurus* nach einem Schwimmfuß aus, weil seine 5. Zehe lang und nur wenig abgewinkelt ist. Deutlicher wird die Sache, wenn, wie bei den genannten lombardischen Formen, 1. und 5. Zehe verstärkt sind (Abb. 52, S. 123). Die Abformung von Schwimmhäuten in der Fährte darf man nur bei besonders guter Erhaltung erwarten. Angaben dieser Art sind manchmal nicht ausreichend belegt.

Lacertoiden Körperbau und lacertoide Fährten gibt es schon im Oberkarbon; das Skelett *Petrolacosaurus* und die Fährte *Collottesaurus*, beide amerikanisch, passen gut zusammen. Im Rotliegenden sind sie verbreitet: *Trentinosaurus* und *Eumekichnium*.

Es trifft leider nicht zu, daß die Fährten der Rhyngocephalen sich allgemein von denen der Lacertilier unterscheiden ließen, wie NOPCSA gemeint hat. Für uns sind besonders die Fährten mit nur geringer Staffelung der Zehenlängen interessant. Der rezente Rhyngocephale *Sphenodon* hat nur im Vorderfuß eine verminderte Staffelung, während bei den Eidechsenfamilien der Agamiden und Scinciden Vorder- und Hinterfüße ganz geringe Staffelung zeigen. Eher als von einer rhyngocephaliden könnte man also von einer scinciden Fährtengruppe sprechen.

Bei unseren Permährten kam es besonders darauf an, das Verhalten der 5. Zehe festzustellen, die sehr oft in den Fährten erst nach längerem Suchen irgendwo zu finden war. Wir glauben da mit folgender Beurteilung ungefähr das Richtige zu treffen:

Hat die 5. Zehe keine Sonderstellung, so kann es sich noch um Cotylosaurier handeln.

Ist sie abgespreizt, so kommen die Ordnungen Protorosauria (3), Rhyngocephalia (5) und Lacertilia (6) in Frage. Von diesen ist im Perm nur die erste (3) vorhanden.

Ist die 5. Zehe verselbständigt, so daß sie den anderen gegenüber als Gegenstütze (fersenähnlich) verwendet werden kann, so können wir die Tendenz zum pseudosuchoiden Fährtentyp feststellen. Es wird hier vermutet, daß eine in dieser Richtung differenzierte Permährte einem Eosuchier (4. Ordnung) zugerechnet werden darf. Erst in der Trias gibt es typisch pseudosuchoide Fährten, nämlich das bekannte *Chirotherium*. Bei einigen anderen Pseudosuchiern wie bei *Aëtosaurus* ist jedoch die 5. Zehe reduziert und in der Fährte nicht mehr unbedingt zu erwarten.

Die 5. Zehe ist ganz rudimentär bei den Krokodilen (Ordnung 8, Fährtengruppe b). Bei diesen zeigt der Hinterfuß eine Ferse und lange geradeaus gerichtete Zehen 1–4; die Zehen des Vorderfußes sind sehr kurz und keine von ihnen hat mehr als drei Glieder (Abb. 41e, S. 106).

Bei den Dinosauriern (Ordnung 9, Fährtengruppe c) rückt auch die erste Zehe heraus, die Fährte der Dinosaurier gleicht also einer großen Vogelfährte.

Dinosaurier und Krokodile erscheinen erst in der oberen Trias.

Besonders wichtig für uns ist die thermomorphoide Fährtengruppe. Nach ihrer Definition bei NOPCSA ist sie sehr umfangreich; sie umfaßt die Fährten der sehr unterschiedlichen säugetierähnlichen Reptilien (11. Ordnung), der Pelycosaurier (10) und der Schildkröten (2). Wir können, wie es scheint, die Pelycosaurier-Fährten abtrennen. Sie ähneln der crocoidalen Gruppe durch langen Fuß mit Ferse und darin, daß die nicht sehr verschiedenen Zehen nach vorn gerichtet sind. Sie unterscheiden sich aber von dieser durch die 5. Zehe, die weder verselbständigt noch rudimentär geworden ist. Die Ferse der Rotliegend-Fährte *Herpetichnium acrodactylum* erinnert an die bei SCHAEFFER, Fig. 11 u. 18, dargestellte Fußwurzel von *Varanosaurus*; allgemein paßt diese Fährte zum Fußskelett von *Haptodus* (*Pantelosaurus*) *saxonicus*, das nach einem Gipsabguß des Originals in unserer Abb. 6 dargestellt ist.

In SCHAEFFER's Figur 18 sieht man, daß die Fußwurzeln der Therapsida breit waren. Besonders die proximalen Tarsalia sind groß. Sie tragen das Hauptgelenk, während das Intertarsalgelenk verschwindet. Aus diesen Bildern geht nicht hervor, welche von diesen Tieren noch Sohlengänger waren. Man würde einen kleinen Beitrag

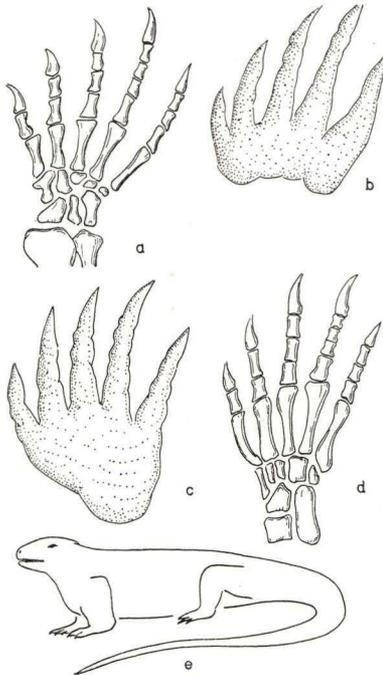


Abb. 6. a und d Hand- und Fußskelett von *Haptodus* (*Pantelosaurus*) *saxonicus* HUENE, e Rekonstruktion dieses Tieres nach ABEL 1935. — b und c Hand- und Fußabdruck von *Herpetichnium acrodactylum* PABST, ziemlich gut zu a und d passend. — Beides aus mitteldeutschem Rotliegendem, etwa  $\frac{2}{5}$  natürlicher Größe (e =  $\frac{1}{15}$ ).

dazu bekommen, wenn man prüft, in welcher Weise die Mittelfußknochen aneinander passen.

Zieht man die Fährten zu Rate, so kann man wahrscheinlich machen, daß die Anomodontia und die Dinocephalia Sohlengänger gewesen sind, die Theriodontia jedoch Zehengänger, wie das auch auf neueren Skelettrekonstruktionen, besonders bei BROILI & SCHRÖDER 1935, S. 317, angegeben ist.

NOFCSA's theromorphoide Fährtengruppe muß also geteilt werden, was etwa so aussehen kann:

Sohlengänger mit fünfgliedriger 4. Zehe als längster: pelycosauroid.

Sohlengänger mit gleichmäßig kurzen Zehen: chelichnoid

Zehengänger mit gleichmäßig kurzen Zehen und spitzen Krallen: harpagichnid.

Leider sind die Schildkröten noch nicht befriedigend untergebracht: ein Teil von ihnen (Elefantenschildkröte) hinterläßt eine chelichnoide Fährte, ein anderer Teil (*Testudo graeca*) ist im Vorderfuß unguigrad. Die Wahrscheinlichkeit, daß bei uns Fährten der seltenen permischen Schildkrötenvorläufer gefunden werden, ist sehr gering.

## B. Beschreibender Teil

### Platten mit mehreren Fährten

In den beiden Steinbrüchen des Cornberger Sandsteins — Cornberg, Steinbruch von Adam Schuchart, und Rockensüß, Steinbruch von Wilhelm Schuchart — handelt es sich nicht um durchlaufende fährtenführende Schichten, wie überhaupt hier durchlaufende Schichtflächen nicht vorhanden sind, sondern alles aufgelöst ist in Serien, die winkelig gegeneinander abgesetzt sind.

Bemerkenswert ist dabei die Mannigfaltigkeit dieser Fährtengesellschaft: Fast jeder bisherige Fund hat einen Beitrag geliefert, mit etwa 50 heute vorliegenden Platten sind 16 Fährtenarten belegt.

Für die Deutung ist es sehr vorteilhaft, daß die Fährten sehr selten durcheinanderlaufen; nur in einem Falle blieb es unklar, ob drei oder mehr Fährten derselben Art über die Platte liefen (MiC 10 mit *Barypodus mildei*, Taf. 5 Fig. 1).

Auf den besonders großen und guten Platten sieht man jedoch meistens Fährten verschiedener Tiere. Deshalb brauchen wir zunächst von diesen eine Übersicht, wobei auch einige Maße von solchen Fährten mitzuteilen sind, die unter die Artbeschreibungen nicht aufgenommen werden konnten.

Es fällt auf, daß mehrfach je eine größere und eine kleinere Fährte fast denselben Weg nimmt. Man könnte daran denken, daß hier Jungtiere erwachsenen Artgenossen nachgelaufen sind, aber im deutlichsten Falle scheint doch das kleinere Tier einer anderen Gattung anzugehören.

Als biologischer Befund läßt sich nur etwas anderes aussagen, nämlich, daß die Fährte des raubtierähnlichen Reptils nur einmal gefunden wurde, die der kleinen pflanzenfressenden (da zaharmen) Anomodontier dagegen ziemlich häufig.

Die große Rotenburger Akropus-Platte RoC 6 (Taf. 1)

Aufrecht gestellt zeigt diese Platte:

1. eine gradlinig verlaufende *Akropus*-Fährte von fast 2 m Länge mit 18–19 Doppelpaaren von Fußindrücken. Diese sind auf schräger Fläche entstanden, wobei die rechte Seite höher lag als die linke, denn auf der linken Seite der Fährte liegen schräg hinter den Fußindrücken die üblichen Sandbeulen. Die kürzeren Vorderfüße sind nach rechts gerückt, sie vermeiden das linke Viertel der Spur.
2. Die oberste von drei kleineren Reptilfährten, welche die Platte von links nach rechts (also ursprünglich ansteigend) queren, ist von den beiden anderen etwas verschieden. Nur zwei Hinterfußindrücke sind deutlich erhalten, andere sind anscheinend beim Spalten der Platte im Negativ hängengeblieben. Ihre Achse liegt schräg, es dürfte sich um die Gattung *Phalangichnus* handeln.

3. u. 4. Die beiden anderen querenden Fährten, von denen 9–12 Doppelpaare von Fußindrücken erhalten sind, gehören zu *Chelichnus duncani*. Ihre Regelmäßigkeit wird beim Queren der *Akropus*-Fährte nachhaltig gestört, sie sind also später entstanden als diese.
5. Die 5. Fährte dieser Platte weist auf ein noch kleineres Reptil, vielleicht ein junges *Chelichnus*; sie verläuft vorwiegend in der Fährte 3, in unserem Bilde erst ein wenig unter dieser, nachher darüber.
6. Von einer *Octopodichnus*-Fährte sind etwa 9 punktförmige Fußindrücke oberhalb der Mitte der Platte am linken Rande der *Akropus*-Fährte sichtbar. Mitten in dieser sieht man einzelne Fußindrücke von der anderen Körperseite dieses *Octopodichnus*.
7. Eine kleinere zarte Skorpionsfährte auf der linken Seite der Platte mit mehr als 40 Schritten ist besonders wichtig. Sie beginnt mit einem Bogen oben links und zieht sich dann bis an die untere Ecke. Dort wird sie etwas anders: während nämlich vorher die Fußindrücke jeder Seite im Dreieck angeordnet waren, liegen sie jetzt in einer schräg nach vorn weisenden Linie. Eine leichte Schlepplspur des Postabdomens kommt hinzu. Damit ist die Fährtenart *Paleohelcura* eindeutig gekennzeichnet.
8. Schräg durch die Mitte der Platte läuft noch ein kurzes Stück einer zweiten *Paleohelcura*-Fährte.
9. Neben (im Bilde über) der rechten (unteren) *Chelichnus*-Fährte, Nr. 4, läuft noch eine vorläufig nicht bestimmbar kleine Fährte.

Die Kasseler *Akropus*-Platte ist wahrscheinlich eine Fortsetzung dieser großen Rotenburger Platte. Auch sie wird von mehreren *Chelichnus*-Fährten gequert.

#### MiC 44 von 1956.

Diese Platte gehört zusammen mit MiC 42, 41 und 39. Es handelt sich um eine gradlinig laufende *Phalangichnus*-Fährte in Verbindung mit einer in gleicher Richtung, aber etwas gebogen laufenden kleineren Fährte, wie Abb. 7 zeigt. Die Erhaltung der kleineren Fährte läßt ein sicheres Urteil nicht zu, dem Anschein nach handelt es sich um ein *Chelichnus*.

#### Platte Göttingen 1928

Die erste Cornberger Platte, über die KLINGNER 1928 und H. SCHMIDT 1952 berichtet haben, enthält eine Fährtenart (A bzw. Ed, S. 58) von der sonst kein Fund vorliegt. Die andere Fährte (B) dieser Platte, mit  $6\frac{1}{2}$  Trittpaaren gut belegt, ist ein *Chelichnus bucklandi*, bei dem in einer Kurve die Füße so verstellt wurden, daß alle Zehen im Bilde nach links zeigen, wo das Tier A noch gewesen sein kann. Die Sandbeulen hinter den Fußindrücken könnten vermuten lassen, daß die belaufene Oberfläche nach rechts abfiel; dagegen spricht aber, daß sie jeweils mitten hinter den Füßen liegen und mit diesen ihre allgemeine Richtung ändern.

## Eingangsplatte des Richelsdorfer Altersheims

Schräg über diese Platte läuft etwa ein Meter lang eine Fährte mit undeutlichen Fußindrücken. Die undeutlich erhaltenen, nicht zählbaren Zehen weisen nach vorn und sind kürzer als die Fußsohle, so daß die Gattung *Chelichnus* vorzuliegen scheint. Mit 23 cm ist die Schrittlänge dafür relativ groß und die Spurweite mit 15 cm im Verhältnis dazu klein, von ihr bleibt bei 7 cm Fußbreite kaum noch eine lichte Spurweite in der Mitte frei. Vorderfußindrücke sind nicht zu sehen, es wird angenommen, daß die Hinterfußindrücke in diese hineingetreten worden sind.

Über die Ecke dieser Platte läuft eine viel kleinere Fährte mit den Maßen der kleineren *Chelichnus*-Arten: Schrittlänge 10 cm, Spurbreite 9 cm, Fußbreite 2 bzw. 2,5 cm. Hier liegen Vorder- und Hinterfuß links zweimal, rechts einmal deutlich hintereinander.

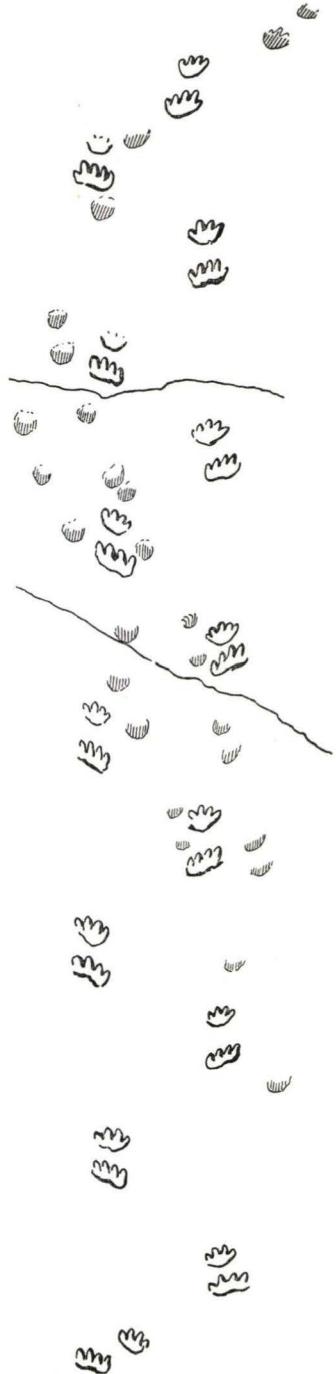
Auf der linken Seite läuft über 67 cm eine *Octopodichnus*-Fährte mit 8 mal 3 Fußindrücken, was einer Schrittlänge von 8 cm entspricht.

Die große *Octopodichnus*-Platte RoR 7

(aus der Taf. 7 Fig. 3 genommen ist) hat oben sechs fremde unscharfe Fußindrücke von 5 bis 6 cm Durchmesser bei geringer Spurbreite. Unten auf dieser Platte sieht man von einer dritten Fährte 10 Doppelpaare mit 11 cm Schrittlänge und 10 cm Spurbreite, von der bei 3 cm Fußbreite ein beträchtlicher Mittelstreifen frei bleibt. Hier dürfte es sich um eine der kleineren *Chelichnus*-Arten handeln.

Die große *Barypodus*-Platte RoC 1 + 2 (Taf. 5 Fig. 2) enthält noch einige ungünstig erhaltene Fährten, bei denen statt der Fußindrücke nur jeweils 2–4 Zehen eingedrückt sind; diese Tatsache und die Anordnung verweisen auf *Phalangichnus*. Die Größe ist aber geringer als sonst, die Schrittlänge beträgt nur 8, die Spurbreite nur 7 cm.

Abb. 7. Doppelfährte: *Phalangichnus alternans* und *Chelichnus* sp. — Zusammengesetzte Platte MiC 41–44 (1956).  $\frac{1}{6}$  der natürlichen Größe.



***Phalangichnus novum ichnogenus***

Generotyp: *Ph. alternans* (siehe unten)

Eine Reptilfährte des Perm, an welcher vier mit den Enden in einer Reihe stehenden Zehen des Hinterfußes und drei ebenso angeordnete des Vorderfußes hauptsächlich beteiligt sind. Die 5. Zehe des Hinterfußes sowie die 1. und 5. des Vorderfußes liegen außerhalb der Reihe und können in der Fährte fehlen.

Die Fußwurzeln wurden nicht eingedrückt, doch entstanden durch Rückschübe von Sand des öfteren „falsche Sohlen“.

Der Name nimmt Bezug auf den Eindruck: Zehenreihen.

Eine irreführende Ähnlichkeit mit Schildkrötenfährten kann vorkommen, jedoch handelt es sich hier nicht um Krallen, sondern um längere oder kürzere Teile der Zehen selbst, zweitens sind hier die Zehen von innen nach außen gestaffelt und nicht in der Laufrichtung verkürzt, wie einige vollständige Fußabdrücke beweisen.

Zum lacertoiden Fährtentyp besteht eine Ähnlichkeit, doch ist im ganzen die Fährte plumper. Die 5. Zehe ist schwach und nicht so abgespreizt wie bei den Protosauriern und Lacertiliern, aber auch nicht belastet wie bei den Eosuchiern.

Zweifellos ist die Zuordnung zu einer bestimmten Reptilgruppe gerade deshalb sehr schwierig, weil keine Spezialisierung in irgendeiner Richtung zu erkennen ist. Auch die Procolophoniden glauben wir ausschalten zu können, wenigstens insofern diese eine Abschwächung der beiden letzten Zehen gegenüber den anderen besitzen; die von A. H. MÜLLER als *Procolophonichnus* bestimmte Fährte aus dem Rotliegenden

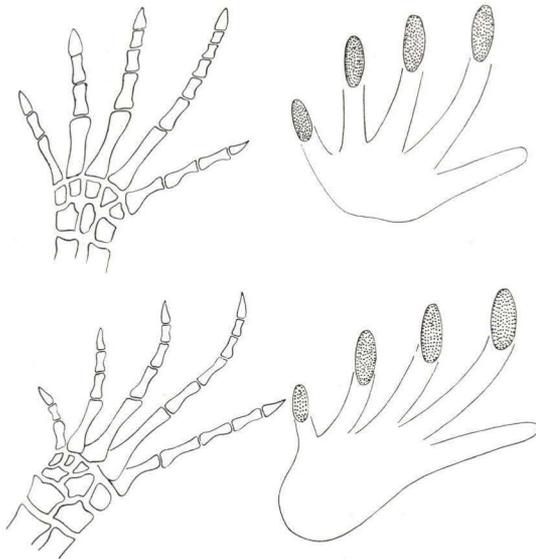


Abb. 8. Hand- und Fußskelett von *Nyctiphruetus* (nach EFREMOW 1940, S. 440, nur Haltung etwas geändert), daneben *Phalangichnus*.

von Tambach zeigt das recht gut, während die bei RÜHLE VON LILIENSTERN beschriebene Fährte des Buntsandsteins, die hierhin gehören soll, für eine nähere Bestimmung zu undeutlich ist.

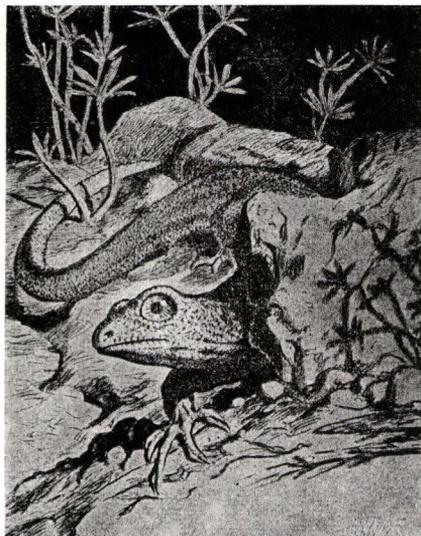
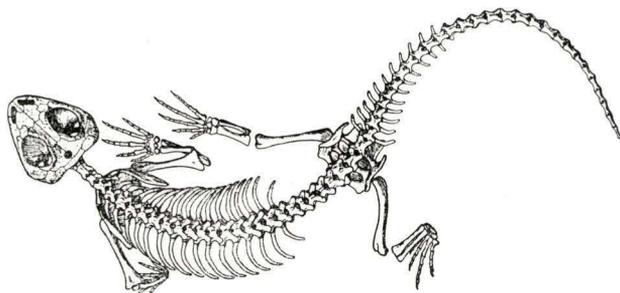


Abb. 9. *Nyctiphruetus acudens*, aus dem Perm Rußlands, Skelett und Lebensbild nach EFREMOW 1941. (Aus den auffallend großen Augenhöhlen wurde auf nächtliche Lebensweise geschlossen.)

Eine andere Familie der Unterordnung Procolophonia könnte jedoch in Betracht kommen. Die von EFREMOW 1940 abgebildeten Fußskelette von *Nyctiphruetus* und *Nycteroleter* würden mit unserer Fährte ungefähr übereinkommen (Abb. 8, 9). Jedenfalls ist in erster Linie an einen der vielen schlanken Cotylosaurier zu denken.

Material: Rotenburg RoR 5, Holotyp, ein Negativ = Taf. 3 Fig. 3/4

*Phalangichnus alternans* nova ichnospezies

Taf. 3 Fig. 3, 4; Abb. 7, 10

Rotenburg RoR 1 a + b (+ und —); RoR 2 (Verlängerung von 1)

Rotenburg RoR 3 (mit einer schiefen Klaue)

sämtlich aus dem Cornberger Sandstein von Rockensüß, ferner Cornberg: MiC 41–44 (Abb. 7, S. 39).

Derivatio nominis: Der alternierende (normale) Gang ist der Hauptunterschied gegen die andere Art dieser Gattung.

Vorderfuß: Der Größe nach  $\frac{2}{3}$  bis  $\frac{3}{4}$  des Hinterfußes. Die 4. Zehe ist nicht oder nur sehr wenig länger als die dritte; relativ stark ist auch die zweite. Die 1. und 5.,



Abb. 10. *Phalangichnus alternans*, nach dem Holotyp (RoR 1+2) —  $\times \frac{1}{3}$ .

beide kürzer und in der Fährte öfter fehlend, stehen zueinander in einem rechten Winkel, den die 3. Zehe halbiert, ihrerseits in der Laufrichtung stehend.

Hinterfuß: Hier ist die 4. Zehe erheblich länger als die dritte. Die erste wird stärker aufgesetzt als die fünfte. Der Winkel zwischen 1. und 5. Zehe ist kleiner als  $90^\circ$ , etwa  $60^\circ$ , soweit die schlecht begrenzte Ferse eine Messung erlaubt. Die Winkelhalbierende, die zwischen 3. und 4. Zehe liegt, weicht um  $60\text{--}80^\circ$  von der Laufrichtung ab.

Verteilung: Die Zwischenräume zwischen linker und rechter Vorderfußreihe sind größer als die zwischen den beiden Hinterfußreihen. Der Gang ist regelmäßig alternierend, die rechten Fußpaare liegen jeweils gegenüber der Lücke zwischen zwei linken.

Maße: Schrittlänge 10–15 cm

Spurbreite 10–12 cm

Fußlänge vorn 2,3 cm — hinten 4,8 cm

Fußbreite vorn 2,8 cm — hinten 2,9 cm.

Schwanzspur: Rechts von den beiden letzten Trittpaaren der Platte RoR 2 (die vor RoR 1 gehört) sieht man drei Doppelpunkte, die möglicherweise zu einer Schwanzspur gehören. Die nächsten Schritte davor sind verkürzt. Das Zentrum der kürzeren Schritte liegt 25 cm vor dem mittleren Doppelpunkt, vielleicht entspricht das ungefähr der Schwanzlänge. Eine Körperlänge anzugeben, scheint mir jedoch zu gewagt, besonders im Hinblick auf die heutigen Skinke, die bei ähnlichem Fußbau einen unerwartet langen Körper besitzen.

Eine andere Besonderheit hat die Platte RoR 3, die eingemeißelt „52,6“ trägt: Im linken Vorderfuß ist hier die dritte Zehe von der ihr zukommenden Geradeausrichtung abgewichen, sie legt sich nach links so an die 4. Zehe, daß die Spitzen sich berühren. Dieses Bild erscheint fünfmal, es handelt sich also nicht um einen Zufall, sondern um eine kranke Zehe. Die Art der Anlehnung spricht dafür, daß diese Zehenspitzen krallenartig verstärkt waren, worüber die grobsandigen Oberflächen sonst keine Auskunft geben.

Möglicherweise von denselben Reptilien getreten sind noch drei sehr verschiedene Fährten: auf der linken Seite der Großplatte RoC 6 befindet sich eine sehr flache Fährte mit etwa 4 Fußpaaren jederseits. Alle Zehen sind etwas mehr abgespreizt, so daß diese Fährte nahezu salamandroid erscheint. Diese Besonderheit könnte aber auf den harten Boden zurückgeführt werden. Die Schrittlänge ist etwa 11, die Spurbreite etwa 9 cm.

Eine andere Platte, Sammlung Milde 1956, zeigt eine tiefeingetretene Fährte mit schlecht gesonderten Zehen (Taf. 8 Fig. 1). Hier ist die Schrittlänge 15 cm, die Spurbreite 12 cm. Vielleicht ist diese Fährte auf besonders lockerem Sand getreten worden (MiC 44).

Drittens ist hier die neue Platte des Gymnasiums zu Sontra zu nennen, die mir Lehrer Credée freundlicherweise zugänglich machte. Die jederseits fünfmal sichtbaren Vorder- und Hinterfußindrücke sind meistens miteinander verschmolzen und die Zehen undeutlich. Es läßt sich aber noch ein Fährtenbild von Gestalt und Ausmaß unserer Art rekonstruieren, mit Schrittlängen von 17 cm und einer Spurbreite von 9 cm (vorn nur 7). Sehr deutlich gehört zu jedem Schritt eines rechten Hinterfußes ein Bogen der Schwanzspur nach rechts, zu jedem Schritt eines linken Hinterfußes ein Bogen nach links. Die schmalspurige Ausbildung dieser Fährtenart ist also mit einer regelmäßig gewellten Schleifspur des Schwanzes verbunden (Taf. 9 Fig. 5).

Auch bei den obenbeschriebenen Fährten dieser Art zeigen sich Unterschiede, welche auf die Bodenbeschaffenheit zurückgeführt werden können. Besonders lehrreich ist die Platte RoR 1, bei der das letzte linke Fußpaar nur die Phalangen zeigt, während man rechts davor auch die Fußwurzel und weiter vorn lauter „falsche Sohlen“-Rückschubsandhügelchen sieht.

Diese Fährte auf die rhynchosauride Gruppe zu beziehen, halte ich nicht für ratsam, weil im Perm keine Rhynchosaurier da waren, zweitens weil HUENE's *Rhynchosaurichnus* aus dem Keuper ganz anders aussieht und drittens weil die Abspreizung der 5. Zehe fehlt. Eher ist eine Zurechnung zu dem schlankgebauten Teil der Cotylosaurier möglich, wie oben gesagt wurde.

*Phalangichnus simulans* nova ichnospezies

Taf. 2 Fig. 3, 4; Abb. 11

Material: Sammlung Milde, MiC 6-P 135, Holotyp = Taf. 2 Fig. 3  
MiC 31, beide von Cornberg

Derivatio nominis: von simul = zugleich, hier bezogen auf die nebeneinanderstehenden Zehenenden und auf die Gangart.

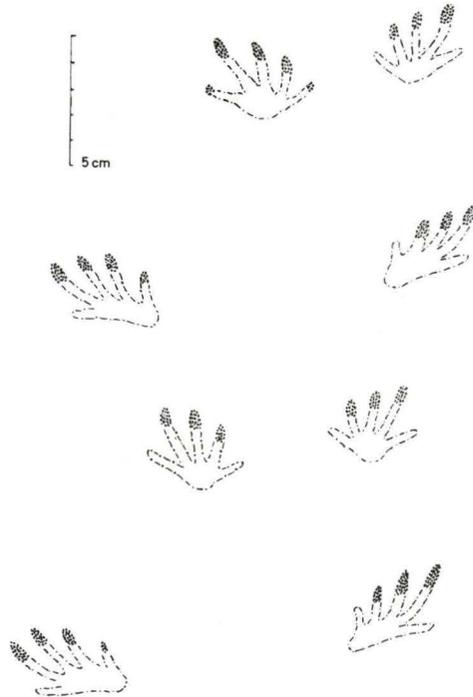


Abb. 11. *Phalangichnus simulans*, nach dem Holotyp (MiC 6) —  $\times 1/3$ .

Vorbemerkung: Der erste Eindruck erinnert an eine Schildkrötenfährte. Bei solchen aber erscheinen Eindrücke der Krallen, nicht der Zehen. Nachdem nun bei *Phalangichnus alternans* und in etwas anderer Weise auch bei rezenten Kröten ein Zehengang beobachtet wurde, liegt eine Deutung nach dieser Richtung näher.

Vorderfuß: Die Zehen 2, 3 und 4 sind gleichmäßig gestaffelt, ihre Spitzen liegen in grader Reihe. Die 5. Zehe wurde einmal als schwache Andeutung in normaler Lage beobachtet.

Hinterfuß: Ebenfalls eine grade Front von drei Zehenspitzen; etwas weiter entfernt und ein wenig zurückgesetzt, sieht man mitunter die Spitze der ersten Zehe. Die 5. Zehe wurde nicht beobachtet. Am Holotyp konvergieren die Spitzen der 3. und 4. Zehe ein wenig.

Verteilung: Die Entfernung vom linken zum rechten Vorderfuß ist nicht dieselbe wie die von diesem zum nächsten linken. Ebenso ist die Verteilung der Hinterfüße. Die Bewegung kann also eher mit einem kurzen Galoppieren als mit einem Traben verglichen werden. Bei dem 2. Exemplar (Taf. 2 Fig. 4) ist diese Besonderheit nicht so stark ausgebildet als beim ersten, aber die genannten Entfernungen sind auch hier etwas verschieden.

Maße; die des 2. Exemplars in ();

Schrittlänge: 14 (14) cm

Spurbreite: 17 (12) cm

Spurbreite für die Vorderfüße: 11 (12) cm

Fußlänge: 3,5 (3,5) vorn und 4,5 (4,5) hinten

Fußbreite: 3,5 (3,5) vorn und 2,5 ? (3,0 ?) hinten

(Fußlänge und Fußbreite sind für den zeichnerisch vervollständigten Fuß angegeben).

Beziehungen: Die andere Gangart allein würde eine Abtrennung von *Ph. alternans* nicht unbedingt erfordern. Es kommt hinzu, daß die Spitzen der Finger 2, 3, 4 dort in einem Bogen, hier in einer Reihe angeordnet sind.

### *Akropus diversus nova ichnospezies*

Taf. 1, Taf. 2, Fig. 1,2; Abb. 12

Zurechnung: Fährte ngattung *Akropus* RÜHLE v. LILIENSTERN, 1939 — Bezug auf das Skelett von *Protorosaurus* H. v. MEYER 1856, Ordnung Protorosauria.

Material: Kassel, Naturkunde-Museum (KaC 1, Holotyp = Taf. 2 Fig. 1)

Rotenburg/Fulda RoC 6, Großplatte = Tafel 1

Slg. Milde MiC 24 (P 647) = Taf. 2 Fig. 2

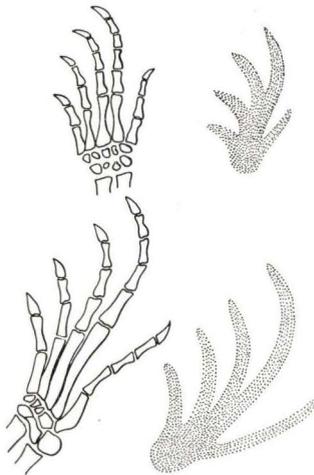


Abb. 12. Hand- und Fußskelett von *Protorosaurus speneri*, nach H. v. MEYER; daneben *Akropus diversus* mit ganz ähnlichen Proportionen.

*Derivatio nominis*: aus der auffallenden Divergenz der Fußachsen, sowohl zwischen vorn und hinten als auch zwischen rechts und links.

Zwischen den drei genannten umfangreichen Fährtenfolgen besteht kein Unterschied. Die Platte RoC 6 zeigt 18–19 Fußpaare jederseits. Anhangsweise werden zwei weitere Platten der Sammlung Milde besprochen, die vielleicht hierhergehören.

**Vorderfuß**: Die Eindrücke sind viel schwächer und kleiner als die des Hinterfußes. Die erste Zehe ist kurz und nur selten sichtbar. Die Zehen 2, 3 und 4 sind stark gestaffelt, 4 ist etwa doppelt so lang wie 2. Meistens sind die Zehen 2 bis 4 so gekrümmt, daß die Verbindungslinie der Spitzen nahezu parallel zur Fußachse steht, welche durch das Metacarpale 4 zu legen ist. Die 5. Zehe ist wieder nur selten sichtbar, sie ist anscheinend nicht länger als die erste; sie ist abgespreizt, aber nicht rechtwinklig. Auf der Platte MiC 24 ist links keine Zehenkrümmung zu sehen, dafür ist sie rechts um so stärker.

**Hinterfuß**: Die ausgesprochen lacertoide Gestalt läßt diese Fährte stets leicht erkennen. Die Staffelung der Zehen ist stark, die 4. Zehe ist wieder ungefähr doppelt so lang wie die zweite. Da jedoch die Grenze zwischen Zehenbeginn und Mittelfuß schlecht auszumachen ist, vergleicht man besser die Strecken von der Ferse bis zu den Zehenspitzen, wobei dann für vier das Doppelte von eins gemessen wird. Die Zehenenden sind meistens — aber nicht immer — so gekrümmt, daß die Spitzenverbindung der Fußachse (Grundrichtung von vier) parallel wird. Die 5. Zehe ist schon im Mittelfuß um 40–50° abgespreizt, im äußeren Teil ist sie wieder herangebogen.

Für eine lacertoide Fährte sind die Schrittlängen auffallend kurz, so daß von einem watschelnden Gang gesprochen werden kann. Der Winkel zwischen Fußachse und Laufrichtung ist auf der rechten Seite 50–60°, auf der linken Seite 70–80° im Hinterfuß — und rechts 20°, links 40° im Vorderfuß, für den allerdings nur eine grobe Schätzung möglich ist. Es entspricht dieser Asymmetrie, daß die Vorderfüße durchaus nicht gleichmäßig vor den Hinterfüßen stehen, von deren Spurbreite sie vielmehr nur die linken  $\frac{2}{3}$  beanspruchen. Dabei kann die Spitze des linken Vorderfußes noch ein wenig über die allgemeine Spurbreite hervorragen, während die Spitze des rechten Vorderfußes in der Höhe der rechten Ferse steht.

Unregelmäßigkeit des Ganges ist mehrfach zu beobachten im Sinne einer Verkürzung der Schritte, wobei die Laufrichtung beibehalten wird.

Mittlere Maße: Schrittlänge 11 cm

Spurbreite vorn 8–10 cm, hinten 17 cm

lichte Spurbreite der Hinterfüße 7 cm

Fußlänge vorn 2,8 cm, hinten 5,5 cm

**Belastung**: Die Belastung der Vorderfüße dürfte kaum  $\frac{1}{4}$  derjenigen der Hinterfüße gewesen sein. In diesen verteilte sich der Druck so, daß fast die Hälfte auf den distalen Teil des Mittelfußes kam und die andere Hälfte auf die Zehenspitzen 1–4. Die 5. Zehe und die Fußwurzel sind nur wenig belastet.

**Besonderheiten**: Nur mit Vorbehalt werden hier noch folgende Platten abgeschlossen: Bei MiC 29 hat man den Eindruck, daß ursprünglich eine *Akropous*-Fährte

auf schwach geneigter Fläche vorlag und daß quer dazu Wasser herübergeflossen ist, wobei die Zeheneindrücke als Fließrinnen dienten und teils verlängert, teils auch verwischt wurden. Die Platte MiC 25 (mit einer Längsverwerfung) könnte ein größerer *Akropus* sein.

Bestimmung: Eine Ähnlichkeit im Habitus besteht zu der Rotliegend-Fährte *Eumekichnium* NOPCSA 1923 mit der Typusart *gampsodactylum* PABST von Friedrichroda. Dort ist jedoch die 5. Zehe fast rechtwinklig abgespreizt, wie wir das vielfach bei Eidechsen finden, allerdings nicht bei NOPCSA's Typus der lacertoiden Fährten.

Größere Ähnlichkeit besteht mit den lacertoiden Fährten, die RÜHLE VON LILIENSTERN 1939 aus dem Buntsandstein als *Akropus* und *Hamatopus* beschrieben hat. Auf das besondere Merkmal der 2. Gattung, die Hakenbiegung der Zehenenenden, können wir hier keinen Wert legen, weil unsere Fährten dies in einem Falle zeigen, in einem anderen nicht, vielleicht in Abhängigkeit von Eigenschaften des Bodens. *Hamatopus* scheidet jedoch aus wegen seines noch viel kleineren Vorderfußes. Von *Akropus langi* RÜHLE (Abb. 35<sub>4</sub>, S. 94) unterscheidet sich unser *Akropus diversus* in der Gestalt des Hinterfußes ein wenig: Die 5. Zehe ist dort nicht abgebildet und beschrieben, ihre Darstellung auf einem schematischen Bilde braucht nicht unbedingt der Wirklichkeit zu entsprechen. Der Hauptunterschied liegt darin, daß Schrittlänge und lichte Spurbreite im Vergleich zur Fußlänge dort doppelt so groß sind wie hier und die Hinterfußachsen nur um 45° von der Laufrichtung abweichen.

Es sei noch bemerkt, daß die karbonische Fährte *Colletosaurus* („*Neolacerta*“) und das dazu passende Fußskelett des karbonischen *Petrolacosaurus* eine viel geringere Abspreizung der 5. Zehe zeigen. NOPCSA hat neben „*Neolacerta*“ das Fußskelett von *Eosauravus* gestellt, das aber wegen zu langer 5. Zehe bedeutend weniger paßt.

Es lag nahe, das Fußskelett von *Protorosaurus* zu prüfen, dessen Vorkommen im Kupferschiefer, besonders Hessens und Thüringens (mehrere Exemplare aus dem Richelsdorfer Gebirge!), zeitlich und räumlich in die nächste Nachbarschaft gehört. Nach den sehr sorgfältigen Tafeln Hermann von MEYER's gepaust, zeigen uns die Fußskelette die beste denkbare Übereinstimmung mit den vorliegenden Fährten; auch das Größenverhältnis zwischen Vorder- und Hinterfuß paßt gut (Abb. 12). Insbesondere sind hier Grundphalange und Metatarsale der 4. Zehe länger und kräftiger als die der anderen, und der 5. Strahl, etwa so lang wie der zweite, ist schon im Metatarsale abgespreizt — im Vorderfuß ein wenig stärker —, ohne daß dabei ein rechter Winkel erreicht wird. Die enge Verbindung der Metatarsalia untereinander und mit der schmalen Fußwurzel ist auch bemerkenswert. Die bei H. v. MEYER abgebildeten Fußskelette stammen von etwas größeren Tieren als unsere Fährten, ihre Maße sind diesen gegenüber  $\times 1,6$  und  $\times 1,7$ .

Angesichts dieser guten Übereinstimmung würden wir nicht zögern, auch für die Fährte den Namen *Protorosaurus* anzuwenden, wenn nicht bereits die von ihrem Autor auf Protorosauriden bezogene FährtenGattung *Akropus* existierte und grundsätzlich zunächst Fährten mit Fährten verglichen werden müßten.

Biologisch läßt sich der watschelnde Gang vielleicht in dem Sinne deuten, daß *Protorosaurus* hauptsächlich ein Wasserbewohner war und nur ausnahmsweise auf

das Land ging. Die Umstände sprechen ja dafür, daß der Cornberger Sandstein eine Dünenbildung am Strande des Kupferschiefermeeres war.

Abb. 13 zeigt zwei Rekonstruktionen von *Protorosaurus* in Verbindung mit *Akropus diversus*; die linke (ABEL) paßt besser dazu als die rechte (WILLISTON).

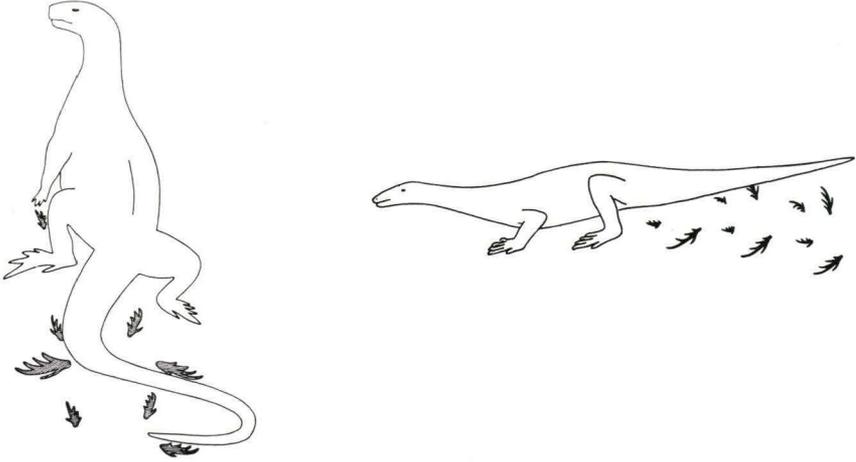


Abb. 13. *Protorosaurus* in verschiedenen Rekonstruktionen, zum Vergleich der Fußstellungen mit der *Akropus*-Fährte: rechts nach WILLISTON (1914), links nach ABEL (1939).

### *Palmichnus novum ichnogenus*

Generotyp durch Monotypie *Pa. renisum*, siehe unten.

Derivatio nominis: nach palma (lat.) = die flache Hand.

Eine Reptilfährte des Perm, bei der ein erheblicher Teil der Last auf dem wenig abduzierten Metatarsale 5 liegt. Die Fußwurzelregion schließt sich an dies an. Die Metatarsalia 1–4 sind nur wenig belastet. Die Druckverteilung im Vorderfuß ist ähnlich.

Der mehr subquadratische Umriß und die Eindellung in der Fußfläche zwischen den Zehen 1–4 einerseits und 5 andererseits unterscheiden diese Fährte von *Phalangichnus*, welches in Größe und allgemeinem Habitus ähnlich erscheinen kann.

In der besonderen Druckverteilung kann ein Vorstadium des *Chirotherium*-Fußes gesehen werden. Diese Fährte wird deshalb vermutungsweise auf *Eosuchier* bezogen. Bei solchen sind Fußskelette bekannt mit einem Metatarsale 5, welches wesentlich kürzer ist als 4, dabei aber kräftig. Bei den Pseudosuchiern ist die Differenzierung der Zehen weiter fortgeschritten, auch kommen solche im Perm noch nicht in Betracht. Unter den permischen Eosuchiern hat *Palaeagama* ein Metatarsale 5, welches nur halb so lang ist wie das Metatarsale 4, so daß bei diesem Fuß die 5. Zehe auch hinter die anderen gerückt sein muß; die Zehen selber liegen leider nicht vor.

*Palmichnus renisum* nova ichnospezies

Taf. 3 Fig. 1, 2; Abb. 14

Material: Marburg MbR 1, Holotyp = Taf. 3 Fig. 1 und 2  
 Rotenburg RoR 52/5

Derivatio nominis: *renisum* = zurückgestützt, wegen der Belastung des hinteren = äußeren Fußrandes.

Vorderfuß: alle Zehenspitzen stehen in einem ziemlich gleichmäßigen Halbkreis, nur die vierte ragt ein wenig daraus hervor. Erste und fünfte Zehe sind kaum schwächer als die anderen, vierte und fünfte voneinander tief getrennt. Die Richtungen der Zehen 1 und 5 bilden einen stumpfen Winkel, etwa  $110^\circ$ .

Hinterfuß: Auch hier bilden die Zehenspitzen 1–4 einen Bogen. 5 ragt in bezug auf die Spurbreite weiter hinaus als 4. Vier ist im vorderen Teil einwärts gebogen. In der Mittelfußregion besteht eine tiefe Teilung zwischen 1–4 einerseits und 5 andererseits.

Anordnung: Die lichte Spurbreite ist zwischen den Vorderfüßen größer als zwischen den Hinterfüßen, sie ist ungefähr so groß wie eine Fußbreite.

Maße: Schrittlänge 14–15 cm  
 Spurbreite 12 cm  
 Fußlänge vorn 3,0 cm — hinten 3,4 cm  
 Fußbreite vorn 2,5 cm — hinten 3,0 cm

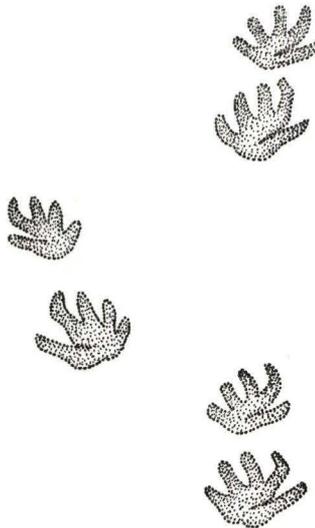


Abb. 14. *Palmichnus renisum*, nach dem Holotyp (Marburg R 1, 1952) —  $\times \frac{1}{3}$ .

Wir wollen den Einwand nicht ungeprüft lassen, ob nicht der Unterschied gegen *Phalangichnus* — dort fehlt die Belastung am Grunde der 5. Zehe — schon durch verschiedene Gangart gleichartiger Tiere erklärt werden könne. Dagegen ist zu bemer-

ken, daß bei den *Phalangichnus-Fährten* der Platten RoR 1, 2 und 3 mehrfach der äußere Rand des Fußes sichtbar ist, und zwar stets mit kurzer, unbelasteter 5. Zehe. Die auch im Skelett nicht immer deutliche Grenze zwischen Cotylosauriern und Eosuchiern scheint uns also bei den Fährten zwischen *Phalangichnus* und *Palmichnus* zu liegen.

### Fährte ngattung *Chelichnus* JARDINE 1853

Generotyp: *Testudo duncani* OWEN 1831

Die Gattung beruht auf Material aus dem Perm Englands, das ich nur nach Abbildungen beurteilen kann. Eine Diagnose hat JARDINE 1853 nicht gegeben.

Die Schildkröten-Ähnlichkeit, die der Name ausdrückt, besteht in den kurzen bekrallten Zehen, die geradeaus gerichtet sind. Hand und Fuß sind wenig verschieden.

Die Fußsohle ist etwas länger als die Zehen, sie trägt mehr Gewicht als diese und wird meistens in voller Länge aufgesetzt (plantigrad); bei einer Art (*ambiguus*) kann jedoch die Fersenregion angehoben sein, also die ulnare Partie des Vorderfußes und die fibulare des Hinterfußes.

Eine gewisse Schildkrötenähnlichkeit besteht ferner in der Anordnung der Fährte als breite Spur mit kurzen Schritten.

Daß diese Schildkrötenähnlichkeit täuscht, wissen wir hauptsächlich durch RÜHLE VON LILIENSTERN, welcher — allerdings ohne sich mit *Chelichnus* auseinanderzusetzen — eine zugehörige Fährte des Buntsandsteins auf einen Dicynodontier bezogen (1940) und andere Fährten (1938) mit größerem Recht auf Schildkröten bezogen hat.

Schwimmhäute — die ja bei einigen Schildkröten vorkommen — wollen einige Bearbeiter bei *Chelichnus megachirus* und anderen englischen Formen gesehen haben. Nach den Abbildungen ist das hauptsächlich deshalb schwer zu glauben, weil diese Ränder die Spitzen der Krallen verbinden und nicht — wie es sein müßte — deren Grund. Unser Material zeigt mitunter eine ähnliche Abrundung der Fußindrücke, wie das bei trockenem, leicht verkrustetem Sand ganz natürlich ist.

Der Umfang dieser Gattung läßt sich am besten beurteilen nach HICKLING 1909, obgleich dort mit Zahlen und Buchstaben gearbeitet wird. Sieben Arten werden dort unterschieden, und nach dem Text gehören HICKLING's Symbole und frühere Art-namen folgendermaßen zusammen:

Cl <sub>1</sub> = <i>Chelichnus duncani</i> OWEN	Cl <sub>5</sub> = <i>Chelichnus megachirus</i> HUXLEY
Cl <sub>2</sub> = <i>Chelichnus ambiguus</i> JARDINE	Cl <sub>6</sub> = <i>Chelichnus</i> ? <i>duncani</i> OWEN
Cl <sub>3</sub> = <i>Chelichnus lyelli</i> HARKNESS	Cl <sub>7</sub> = <i>Chelichnus</i> n. sp. HICKLING 1809,
Cl <sub>4</sub> = <i>Chelichnus bucklandi</i> JARDINE	Mansfield

Für 6 englische Arten liegen demnach Abbildungen und Beschreibungen vor (vgl. Abb. 4, S. 29). Drei von ihnen weichen so stark ab, daß sie auf die Dauer nicht bei der Gattung *Chelichnus* bleiben können: bei *lyelli* HARKNESS ist die Hand sehr viel kleiner als der Fuß. Bei *megachirus* HUXLEY ist umgekehrt die Hand viel größer als der Fuß,

was schon NOPCSA mit Recht als Hinweis auf die Lystrosauriden betrachtet hat. Bei  $Cl_7$  sitzt die 5. Zehe weit hinten, wie etwa bei unserem *Palmichnus*; diese Art ist nicht plantigrad und deshalb zu einer anderen Gattung zu stellen.

Von den englischen Arten HICKLING's bleiben bei *Chelichnus* also *duncani*, *ambiguus* und *bucklandi*. Bei den beiden ersten können Größenverhältnis und Stellung der Zehen als normal oder harmonisch bezeichnet werden, *ambiguus* zeichnet sich durch die angehobene Ferse aus. Bei *bucklandi* sind nur die drei mittleren Zehen bzw. Krallen kräftig ausgebildet, 1 und 5 sehr klein.

Nach den vorliegenden Abbildungen und Beschreibungen scheint die häufigste Fährte des amerikanischen Coconino-Sandsteins auch ein *Chelichnus* zu sein. GILMORE hat das 1927 schon angedeutet. Damit entfällt als jüngeres Synonym von *Chelichnus* der Name *Laoporus*, den LULL 1911 gegeben hat (gebildet aus den griechischen Wörtern *Las* = Stein und *Porus* = Fährte).

Ebenso halte ich die Gattung *Dicynodontipus*, die RÜHLE VON LILIENSTERN 1940 für eine Form des deutschen Buntsandsteins gegeben hat, für ein Synonym von *Chelichnus*. RÜHLE's Art *hildburghausense* bleibt bestehen, muß aber noch gegen andere Arten von *Chelichnus* abgegrenzt werden. Das ist insofern nicht einfach, als RÜHLE keinen Versuch einer Vergleichung mit einer anderen Buntsandsteinart dieser Gattung gemacht hat. Eine solche liegt aber seit 1876 vor, nämlich *geinitzi* HORNSTEIN von Karlshafen an der Weser (Abb. 38, S. 96). HORNSTEIN's Original befindet sich noch in Kassel im Naturkundemuseum und ist unter den anderen Platten gleicher Herkunft daran zu erkennen, daß diese Platte nicht nur zahlreiche Fußindrücke von *Chelichnus* führt, sondern auch zweimal von einer sehr kleinen Chirotherien-Fährte durchlaufen ist. *Chelichnus hildburghausense* unterscheidet sich von *Ch. geinitzi* durch eine Hand, welche etwas einwärts gestellt wird, etwas breiter ist als der Fuß und eine wesentliche kürzere Sohle hat als dieser.

Die Beziehung auf Anomodontier (Dicynodontier) hat schon NOPCSA (1923, S. 139) bemerkt. Sie ergibt sich aus dem Abb. 15 wiedergegebenen Fußskelett des Anomodon-

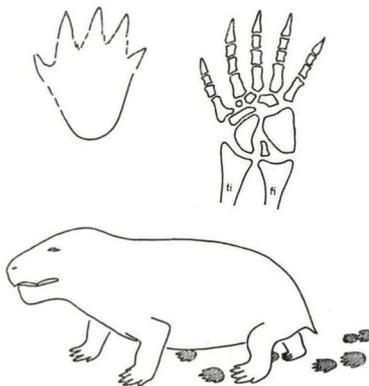


Abb. 15. *Emydopsis*, Rekonstruktion (nach DUNBAR's Lehrbuch), Fußskelett (nach BROOM) und daraus erschlossener Fußabdruck zum Vergleich mit *Chelichnus*.

tiers *Emydopsis*, in dessen Fußwurzel das Tibiale und das Fibulare<sup>r</sup> besonders groß sind; dadurch ist die lange Fußsohle gegeben. Vor ihnen besteht noch eine Beugemöglichkeit nach Reptilart als Intertarsalgelenk, und zwar in sehr schräger Lage, was bei angehobener Ferse etwa der Fährte von *Chelichnus ambiguum* entspricht. Die Hauptgelenkung ist aber deutlich epitarsal wie sonst bei Theromorphen und Säugetieren. Die allgemeine Körperform der Anomodontier ist ebenso wie ihr Schädel den Schildkröten nicht unähnlich, wenn auch die Panzerung anders ist und keine wirkliche Verwandtschaft besteht. Schildkrötenähnlich — und damit hat der Name doch eine gewisse Berechtigung — ist der kurze Schritt, die kurzen Zehen und die verhältnismäßig breite Spur, also die Merkmale, die auf plumpe Tiere schließen lassen.

Außer *Chelichnus duncani*, *ambiguum* und *bucklandi*, die ich schon 1952 melden konnte, gibt es im Cornberger Sandstein noch mindestens eine größere Art mit Schrittlängen bis über 45 cm, die ich mit Rücksicht auf die Fußform vorläufig auch zu *Chelichnus* stelle: *tripodizon* n. sp.

*Chelichnus duncani* OWEN

Taf. 4 Fig 3, 4; Abb. 16

Material: Göttinger Platte Gö C 52/11, 40 cm lang mit 4 Fußpaaren jederseits.

Slg. Milde Mi C 35 (1956), 37 cm lang mit 4 Fußpaaren jederseits.

Beschreibung: Die kleineren Eindrücke (Hand) liegen jeweils nahe vor dem größeren Eindruck (Fuß), welcher die größere Sohle zeigt.

Die Zehenrichtungen weichen von der Laufrichtung nur wenig ab, nur die 5. Zehe steht quer, sie ist im Fuß größer als in der Hand. Die Zehen sind ziemlich kurz und tragen keine starken Krallen, indessen erlaubt die Erhaltung keine genaueren Angaben dazu. Man sieht allenfalls noch, daß die erste Zehe kleiner ist als die zweite, in den meisten Fällen ist sie nicht erkennbar.

Maße: — in cm, die erste Zahl für GöC 52/11, die zweite für MiC 35

Schrittlänge 9–8,6

Spurbreite 8,5–8,0

Fußlänge vorn 1,9–2,0

Fußlänge hinten 2,3–2,4

Fußbreite vorn 2,0–2,2

Fußbreite hinten 2,4–2,5

Die zweite Kolonne zeigt bei etwas größeren Füßen einen etwas kürzeren Schritt und geringere Spurbreite — es wird angenommen, daß sich darin nur eine ruhigere Gangart ausdrückt.

Besonderheit der Ausbildung: Sandbeulen hinter der Fährte zeigt GöC 52 nicht. Bei MiC 35 liegen solche seitlich, das Tier lief also über eine nach rechts abfallende Fläche.

Die querenden *Chelichnus*-Fährten auf den großen *Akropus*-Platten in Rotenburg und Kassel gehören vielleicht, aber nicht sicher, hierher. Ihre Fußsohlen sind undeut-

lich, gelegentlich erscheint auch die 4. Zehe des Fußes etwas zu lang, was aber vielleicht durch die ansteigende Fläche bedingt ist.

*Chelichnus ambiguum* JARDINE

Taf. 4 Fig 2; Abb. 17

Material: Göttinger Platte GöC 52/12, 60 cm lang mit 4 Fußpaaren jederseits.

Rotenburger Museum RoR6, 150 cm lang mit 11 Fußpaaren jederseits.

Rotenburger Museum RoR 7 (1955) 240 cm lang mit 18 Fußpaaren jederseits.

Die Fundorte sind also Cornberg und Rockensüb.



Abb. 16.

Abb. 17.

Abb. 16. *Chelichnus duncani* (Tafel 4 Fig. 4) —  $\times \frac{1}{3}$ .

Abb. 17. *Chelichnus ambiguum* (Tafel 4 Fig. 2) —  $\times \frac{1}{3}$ .

Wie in den Zeichnungen HICKLING's zu Cl<sub>2</sub>, erscheint auch bei uns eine kleine Fährte von allgemeinem *Chelichnus*-Habitus, bei der die Fußwurzelregion des Hinterfußes nicht oder wenig eingedrückt ist.

Die Zehen sind, soweit die dafür ungünstige Erhaltung erkennen läßt, ähnlich ausgebildet wie bei *Ch. duncani*, die 5., vielleicht auch die erste, jedoch weniger abgespreizt.

Die Maße sind für GöC 52/12: Die Schrittlänge 11–12 cm

Die Spurbreite 11–12 cm

Fußlänge vorn 1,5, hinten 2,0 cm

Die Fußbreite vorn 1,6, hinten 1,8 cm

Auf der Platte RoR 6 lassen sich Länge und Breite der Fußindrücke wegen mangelhafter Erhaltung nicht messen; für Schrittlänge und Spurbreite sind 13 und 12 cm anzugeben. Bei RoR 7 ist die Schrittlänge ebenfalls 13 cm, die Spurbreite aber nur

7 cm, so daß nur eine geringe lichte Spurweite übrigbleibt. Es wird angenommen, daß die Spurbreite des einzelnen Tieres etwas veränderlich ist und nicht etwa eine andere Fährtenart vorliegt.

Von *Chelichnus duncani* unterscheidet sich unsere Art auf den ersten Blick durch die größeren Zwischenräume, die auf längeren Schritt, z. T. aber auch auf die meistens unvollständige Ausprägung der Fußsohle zurückgehen.

*Chelichnus bucklandi* JARDINE

Abb. 18

Material: GöC 28/1 von Cornberg.

Nach den Zeichnungen HICKLING's unterscheidet sich sein Cl<sub>4</sub> = *Chelichnus bucklandi* JARDINE von dem sonst nahestehenden *Chelichnus duncani* dadurch, daß die

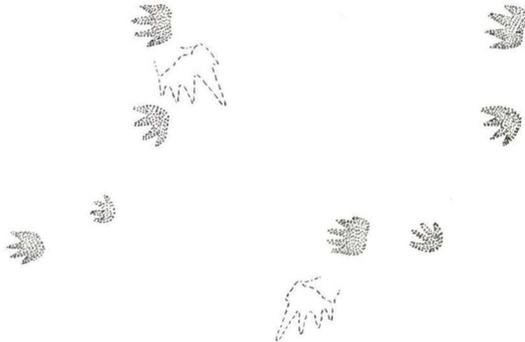


Abb. 18. *Chelichnus bucklandi* (flächig punktiert) und Fährte Ed I (Umriß gestrichelt) umgezeichnet aus der Platte GöC 1928/1 —  $\times \frac{1}{3}$ .

Hand deutlich kleiner ist als der Fuß und daß erste und fünfte Zehe in Hand und Fuß sehr klein sind, die drei mittleren Zehen jedoch gleichmäßig stark.

Der Vergleich mit JARDINE's Original-Tafel von 1853 befriedigt nicht; dennoch wird hier angenommen, daß HICKLING's Interpretation korrekt war.

Unsere Platte wurde von KLINGNER 1928 und von H. SCHMIDT 1952 ohne Namen abgebildet. Die Tatsache, daß sämtliche Fußachsen verdreht sind, so daß die Krallen nach links zeigen, sollte 1952 beschrieben und erklärt werden. Als Ursache bot sich gemäß der anderen Fährte auf dieser Platte ein anderes Tier, gegen das im Weiter-schreiten Abwehrstellung bezogen war. Sonst ist die Anordnung der Fußeindrücke ziemlich regelmäßig.

Folgende Maße lassen sich feststellen:

Schrittlänge 11 cm (im Bogen bis 15 cm)

Spurbreite 10 cm

Fußlänge vorn 1,4 cm, hinten 1,6 cm

Fußbreite vorn 1,5 cm, hinten 1,8

Auf meiner Zeichnung, die ich teilweise in Abb. 21 wiederhole, sind auch die Sandaufbeulungen eingetragen, deren Lage ich auf die Fliehkraft in der rasch durchlaufenen Kurve bezogen habe. Da jedoch eine kleine seitliche Sandaufbeulung auch noch außerhalb der Kurve zu sehen ist, mag eine primäre Neigung der Sandfläche nach rechts mitgespielt haben.

Im Vergleich zu HICKLING's Abbildungen finden wir eine etwas geringere Sohle, wenn auch die bei *ambiguum* gefundene Abstützung fehlt. Das mag wieder mit den Umständen zusammenhängen und braucht die artliche Zurechnung nicht zu verhindern.

*Chelichnus? tripodizon* n. sp.

Taf. 4 Fig. 1; Abb. 19

Holotyp: Sammlung Milde MiC 56 von 1956

Derivatio nominis: von griechisch tripodizein = galoppieren.

Eine Platte von 92 cm Länge mit 6 runden Fußabdrücken von 4–5 cm Durchmesser.

Vier kurze, nach vorn weisende Krallen sind nur bei einem dieser Eindrücke einigermaßen deutlich zu sehen.

Ein einleuchtendes Fährtenbild ergibt sich erst, wenn, gemäß Abb. 19, der rechte Hinterfuß der unteren Gruppe, der außerhalb des Plattenrandes zu suchen ist, ergänzt wird. Dann haben wir als Schrittlänge 50 cm (45–52) einzusetzen und als Spurbreite 35 cm.

Die Anordnung der Fährte ist dann die eines galoppierenden Tieres, welches erst das linke, danach das rechte Hinterbein vor das andere gesetzt hat. In der Anordnung im Dreieck, die dem griechischen Wort „tripodizein“ zugrunde liegt, liegt wohl die richtige Erklärung der vorliegenden Fährtenplatte.

Selbstverständlich konnte sich dieses Tier auch im Schritt vorwärtsbewegen und anders angeordnete Fährten hinterlassen. Es ist möglich, aber nicht sicher, daß die relativ schmalen Fährten mit runden Fußabdrücken auf den Platten Richelsdorfer Altersheim und Rotenburg RoR 4 mit *Octopodichnus* auf ein solches Tier zurückgehen; die Fußbreiten sind dort 5–6 cm, Zehen nicht erkennbar.

Zu *Chelichnus* stellen wir diese Fährte trotz erheblicher Unterschiede im Gesamtbild wegen der Form der Fußabdrücke mit ihren kleinen gemeinsam nach vorn gerichteten Zehen. Gegenüber den anderen Arten dieser Gattung hat unsere Art etwa die doppelte Größe und eine viel größere Beweglichkeit. Wir beziehen sie dennoch auf einen Anomodontier unter Berücksichtigung der Tatsache, daß auch nach den Schädeln diese Ordnung sehr formenreich gewesen ist. Außer kleinen plumpen Tieren gehörten auch große plumpe Tiere dazu, und unsere Fährte weist auf eine mäßig große, aber für die damaligen Reptilien verhältnismäßig schnellfüßige Form hin.

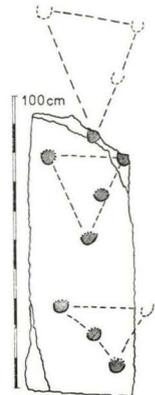


Abb. 19. *Chelichnus? tripodizon* — Ergänzungsskizze zu Tafel 4 Fig. 1.

## Ed 1 und Ed 2

Kurz sei noch über zwei Fährten berichtet, deren Bezeichnung noch provisorisch bleiben muß, weil sie zur Festlegung der wahrscheinlich erforderlichen neuen Gattung nicht ausreichen. Bei beiden ist die zweite Zehe die größte. Das ist für fossile Reptilien überraschend. Bei der Beschreibung der Göttinger Platte GÖC 1928 (SCHMIDT 1952) wurde dazu auf den heutigen Monotremen *Echidna* hingewiesen, der ähnliche Zehenproportionen hat. Unsere Abkürzung Ed soll daran erinnern, obgleich nicht daran zu denken ist, daß *Echidna* selbst schon im Perm gelebt haben könnte.

Die Möglichkeit einer Täuschung in dem Sinne, daß eine falsche Verlängerung des zweiten Fingers durch eine Schlepplspur zustande gekommen wäre, kommt den Umständen nach nicht in Frage.

Ed 1, seinerzeit Fährte A genannt, ist hier auf Abb. 18 nochmals dargestellt. Die ganze Platte zeigt 6 derartige Fußabdrücke, wahrscheinlich vom Vorderfuß eines vorderlastigen ? grabenden Tieres. Die mit Strichpunktlinie angedeutete Sohlenverlängerung ist nur eine Konstruktion zum Zweck des Vergleiches mit Ed 2.

Ed 2 auf der Platte MiC (Abb. 20) ist wesentlich kleiner und besteht aus einer in den Details nicht deutlichen Fährte mit 7 Fußpaaren. Die Anordnung der Fährte und die Form der Hinterfüße erinnern an *Chelichnus*, bei dieser Gattung ist die 2. Zehe nicht wie hier größer als die 3., aber doch wesentlich größer als die 1., das übliche Größenverhältnis kann schon zugunsten der 2. verändert sein. Sehr im Gegensatz zu Ed 1 ist die Handfläche nicht nach hinten-innen, sondern nach hinten-außen verlängert. Dieser Gegensatz löst sich, wenn man die sehr wenig eingetiefte Ed 1 in der gezeichneten Weise ergänzt.

Dabei wird angenommen, daß bei Ed 1 die Beugung mehr reptilhaft im Intertarsalgelenk erfolgte, bei Ed 2 mehr nach Säugetierart im Epitarsalgelenk, so daß die Region des Ulnare mit zum Abdruck kam.

Bei dem triassischen Anomodontier *Placerias* ist nach CAMP & WELLES 1956 der 2. Finger ebenfalls länger als der 3. Wenn diese hier unter Abb. 21 wiedergegebene Auffassung richtig ist — es handelt sich nur um Zusammenstellungen aus zahlreichen Einzelknochen —, dann kamen solche Fingerproportionen bei Anomodontiern vor, und unsere Ed 1 und Ed 2 können wenigstens vorläufig bei diesen untergebracht werden.

*Barypodus* GILMORE 1926

Generotyp *B. palmatus* GILMORE 1926

1927 S. 19 hat GILMORE eine verbesserte Definition gegeben, die ich übersetze: „vierbeinig, plantigrad mit drei parallelen Zehen in Hand und Fuß. Zehen lang, schlank oder kurz, gut getrennt mit oder ohne Gewebe dazwischen. Fußsohle gerundet, dreieckig mit Ferse an der Außenseite. Solche so lang wie oder länger als die Zehen. Vorderfuß vor dem Hinterfuß aufgesetzt.“

GILMORE's Tafeln, besonders Tafel 5 von 1927, verstehe ich insofern etwas anders, als die langen „Zehen“ von *B. tridactylus* mir eher lange Krallen an kurzen Zehen zu sein scheinen. Sowohl auf seiner Taf. 5 als auch bei einer anderen Art dieser Gattung



Abb. 20.

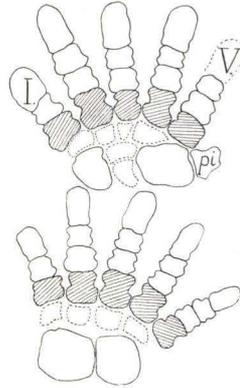


Abb. 21.

Abb. 20. Die Cornberger Fährte Ed 2 nach der Platte MiC 10 —  $\times \frac{1}{3}$ . (Man vergleiche die rechtsstehenden Fußeindrücke mit der Abb. 21)

Abb. 21. Zum Vergleich mit E 1 und E 2: Füße (r. v. und r. h.) des Anomodontiers *Placerias gigas* aus der Trias von Arizona, nach CAMP & WELLES 1956. Der zweite Finger ist auch hier der größte. Metacarpus und Metatarsus schraffiert; pi das Pisiforme, das bei den anderen Abbildungen nicht berücksichtigt ist.  $\times \frac{1}{6}$ .

auf seiner Taf. 6 ist einwärts der drei deutlichen Zehen noch ein punktförmiger Eindruck von der Krallenspitze der ersten Zehe sichtbar, was GILMORE anscheinend übersehen hat. Die Lage der 5. Zehe läßt sich bei dieser Art nur aus der Form der Fußsohle erschließen.

Man vergleiche dazu unsere Abb. 34e und g (S. 88).

Übereinstimmend mit GILMORE beziehe ich die größeren Eindrücke, deren Krallenspitzen in leichtem quergestellten Bogen stehen, auf die Vorderfüße und die schrägen Krallen auf die Hinterfüße.

Vielleicht wird später eine generische Abtrennung der zu dieser Gattung gerechneten Cornberger Fährten erforderlich werden, aber dazu müßten die beiderseitigen Merkmale an reicherm Material festgestellt werden.

Ich rechne diese Fährten zu den Dinocephalen auf Grund ihrer Plumpheit und ihrer starken spitzen Krallen bei kurzen Zehen. Die Pareiasaurier haben zwar auch plumpe Füße, aber nicht spitze, sondern breite Klauen bzw. Endphalangen. Angesichts ihrer schweren Schädel und ihres mächtigen Schultergürtels waren die Dinocephalen vorderlastig gebaut. GILMORE's Abbildung und Deutung von *B. tridactylus*

paßt dazu. Unser *B. gravis* war nach der hier gegebenen Deutung auch ein wenig vorderlastig.

Dinocephalen sind die Charaktertiere der *Tapinocephalus*-Zone, und Cornberg gehört ungefähr in diese.

*Barypodus gravis* nova ichnospezies

Taf. 5 Fig. 2; Abb. 22

Material: Rotenburg RoC 1+2 (Holotyp); diese Platten wurden bei der Untersuchung als zusammengehörig erkannt und danach zusammengesetzt.

Derivatio nominis: *gravis* = schwer, weil diese Fährte ein schwereres Tier bezeugt als die übrigen.

Vorbemerkung: Zwei Arten von Fußindrücken — beide mit Sohle — lassen sich gut unterscheiden. Wir glauben bis auf weiteres, den größeren als Vorderfuß betrachten zu müssen, zumal er auch näher vor einem Fuß Eindruck der anderen Art steht als dieser dem nachfolgenden (siehe unten).

„Vorderfuß“: Die sechs größeren, etwas mehr belasteten Fußindrücke sind ziemlich gleichmäßig erhalten (Abb. 22 unten links am besten). Die Krallenspitzen liegen etwa auf einer Ellipse, deren lange Achse durch die 4. Zehe und schräg zur Laufrichtung geht. Die Spitzen von 1 und 2 liegen relativ nahe beieinander. 2, 3 und 4 sind die stärksten, aber nicht so spitz wie im Hinterfuß. 4 erscheint nur in den rechtsliegenden Eindrücken ein wenig länger als 3, weil hier die Fußachse etwas steiler steht als links.

Die Fußsohle nimmt mehr Raum ein als Zehen und Krallen, die Fersenregion ist gleichmäßig gerundet, ohne deutliche Bevorzugung der Außenseite.

„Hinterfuß“: Der vorderste Eindruck (Abb. 22 rechts oben) ist am besten erhalten. Die Krallenspitzen liegen annähernd auf einem Kreisbogen, dessen Mittelpunkt nahe hinter der Fußsohle liegt, die drei mittleren jedoch in einer geraden Linie. Diese haben lange kräftige Krallen. Von der ersten Zehe sieht man nur einen Eindruck der Krallenspitze. Die 5. Zehe ist stark zurückgesetzt. Eine breite Fußsohle verbindet die Mittelfußregion, wobei der Sohlenteil hinter der 5. Zehe etwas flacher ist als das gemeinsame Metatarsalpolster der Zehen 1–4. Die Fußwurzelregion erscheint nicht in der Fährte.

Anordnung: Die Spurbreite ist für die Vorderfüße größer als für die Hinterfüße, dazu ist als lichte Spurbreite vorn 7 cm, hinten 4,5 cm zu messen. Kurze Schleifspuren setzen an den Krallenspitzen der Hinterfüße an, sie weisen nach vorwärts/einwärts. Die Richtung der sehr kurzen Zehen läßt sich kaum bestimmen, doch dürfte die der 3. Zehe etwa der Laufrichtung entsprechen.

Maße: Schrittlänge 37 cm

Spurbreite 26 cm (vorn 22 cm)

Fußlänge vorn 7–8 cm, hinten 5–6 cm (in Richtung der 3. Zehe gemessen)

Fußbreite vorn 9–10 cm, hinten 8–9 cm

An dem beschriebenen Material wurde für die Deutung dieser oder jener Eindrücke für die der Vorder- oder Hinterfüße keine entscheidende Tatsache beobachtet. Im Nachtrag wird jedoch über spätere Funde sehr ähnlicher Fährten mit eindeutig markierten Hinterfußindrücken berichtet, durch welche die oben gewählte Deutung als richtig erwiesen wird (S. 72. und Taf. 9 Fig. 2-4).

Es handelt sich also um ziemlich große, etwas vorderlastig gebaute Tiere.

Ogleich von jedem Fuß 3 etwas verschiedene Eindrücke vorliegen, reicht das Material noch nicht zu einer sicheren Aussage darüber, ob die im folgenden proviso-

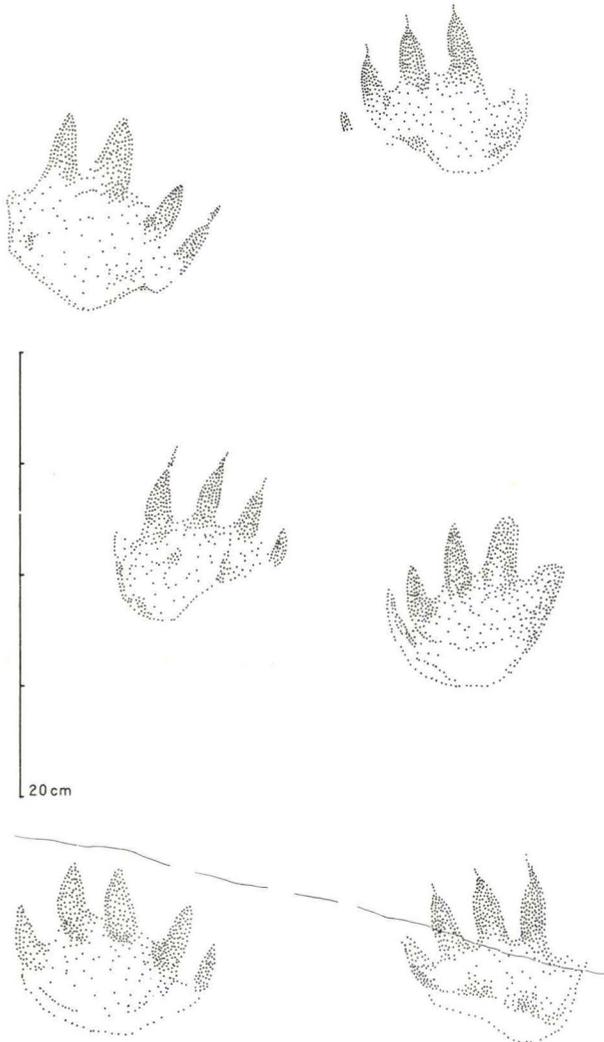


Abb. 22. *Barypodus gravis* nach der oberen Hälfte der Holotyp-Platte RoC 1, 2.

risc als Unterarten beschriebenen etwas anderen Formen nicht vielleicht doch von älteren oder jüngeren Tieren der gleichen Art unter etwas anderen Bedingungen getreten sein könnten.

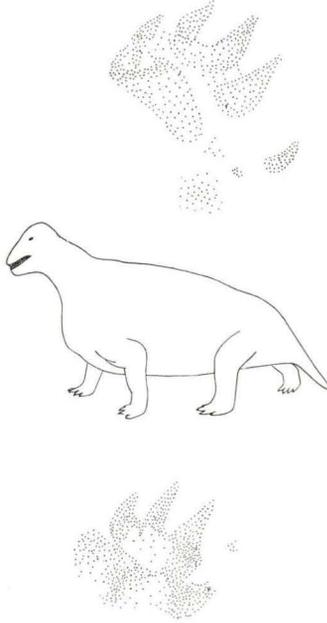


Abb. 23. *Barypodus gravis major*, oben die 11 cm breite Hand, unten der kleinere Fuß —  $\times \frac{1}{4}$ . Im Raum dazwischen Umriß des Dinocephalen *Moschops*. Cornberger Fährte MiC 34, (vgl. Taf. 7 Fig. 2).

*Barypodus gravis major*

Taf. 7 Fig. 2a, b; Abb. 23

Der größere von leider nur 2 Fußabdrücken der Platte MiC 34 wird auf einen Vorderfuß bezogen. Die Krallen seiner Zehen 1 und 2 stehen wie üblich am nächsten beieinander, die der Zehen 4 und 5 am weitesten voneinander entfernt; daraus ergibt sich Innen- und Außenseite der Fährte.

Die Krallen beider Füße weisen nach vorn, also war die Stellung der Hinterfüße wesentlich breitspuriger als die der Vorderfüße.

Der Vorderfuß ist etwas breiter als beim typischen *Barypodus gravis*, nämlich 11 cm; der Hinterfuß anscheinend nicht.

Diese Unterschiede brauchen nicht als Artmerkmale gewertet zu werden, doch scheint gerade bei diesen größten vorliegenden Fährten eine vorläufige Unterscheidung angebracht, für welche die Form der Unterart gewählt wird.

*Barypodus gravis junior*

Taf. 9 Fig. 2-4

Beschreibung siehe Nachtrag.

*Barypodus mildei* nova ichnospezies

Taf. 5 Fig. 1; Abb. 24

Material von Cornberg in der Sammlung Milde: MiC 11/P. 140 (Holotyp, Abb. 27),  
 Ferner MiC 10/P 139 (Taf. 5 Fig. 1) und MiC 12/13 = P 141/142 (+ und -).

Derivatio nominis: Zu Ehren des Herrn Regierungsbaurats i. R. Arthur Milde,  
 durch dessen Initiative diese und die Mehrzahl der Cornberger Fährten geborgen  
 wurde.

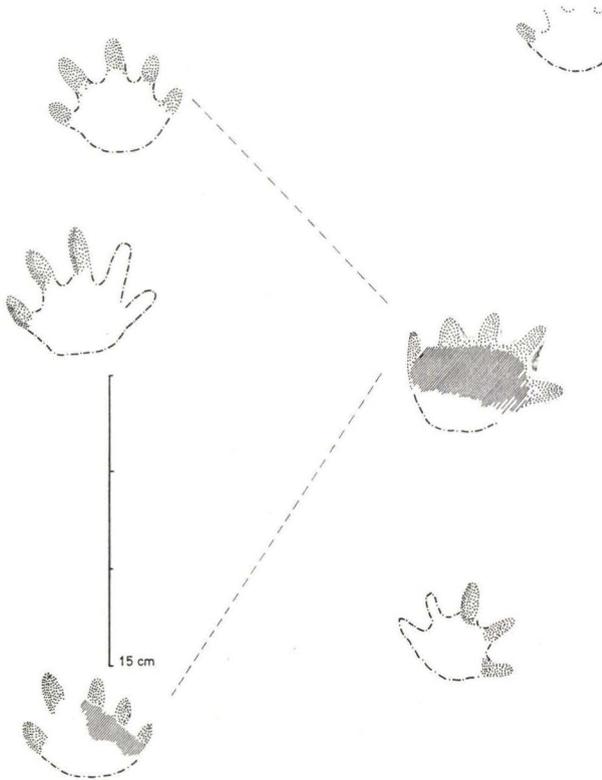


Abb. 24. *Barypodus ? mildei* n. sp., nach dem Holotyp MiC 11 —  $\times \frac{1}{4}$ .

Eine zweite ziemlich plumpe Fährtenart mit gewissen Anklängen an die vorige,  
 welche eine vorläufige generische Zurechnung veranlassen. Obwohl eine große Platte  
 mit 9 Fußeindrücken vorliegt, bleiben Unklarheiten, besonders bezüglich Hinter-  
 rand der Fußsohlen.

Anders als bei der vorigen Art wird als Vorderfußendruck vorläufig noch der kleinere betrachtet:

Vorderfuß: Die fünf Zehen —(Krallen? —)spitzen sind mit gleichmäßigen Zwischenräumen in einem Halbkreis angeordnet.

Hinterfuß: Die Anordnung der Spitzen paßt in eine halbe Ellipse, deren Längsachse schräg zur Laufrichtung steht. Die Zehen 1 und 2 stehen ein wenig näher beieinander als die übrigen.

Anordnung: Die lichte Spurbreite ist bedeutend größer als bei der vorigen Art. Die Fußachsen weisen sämtlich ein wenig nach auswärts, was jedoch zahlenmäßig nicht erfaßt werden kann.

Maße: Schrittlänge 30 cm  
 Spurbreite 30 cm (lichte Spurbreite + 12 cm)  
 Fußlänge ?  
 Fußbreite vorn wie hinten 9 cm.

Die Platte MiC 10/P 139 (Taf. 5 Fig. 1) zeigt drei jeweils nebeneinanderstehende Vorder- und Hinterfußendrucke mit Schrittlängen von 33 bzw. 35 cm. Andeutungen der rechten Hinterfüße, die an der Kante dieser Platte eben noch sichtbar sind, ergeben wieder eine lichte Spurbreite von 12 cm. Die Sohlen sind nicht eingedrückt, jedoch liegen auf dieser Platte noch mehrere Fußendrucke gleicher Art, von denen einer einen deutlichen Sohleneindruck besitzt.

Auf der Platte MiC 12/13 sind anscheinend Vorder- und Hinterfüße in dieselben Eindrücke getreten worden, daher ergibt sich kein deutliches Bild.

### ? *Amblyopus*

Taf. 5 Fig. 4; Abb. 25

Der längste vorliegende Fußendruck, in den ein recht allgemeiner Reptilfuß paßt (Abb. 25), scheint nicht zu einem *Barypodus* zu gehören. Außer den langen Zehen fällt die Teilung des Sohleneindrucks auf; für dieses Merkmal, das wichtig werden könnte, bleibt jedoch eine Bestätigung abzuwarten.

Die Platte MiC 36 zeigt ziemlich weit vor den Spitzen der Zehen 1–4 Eindrücke von Krallenspitzen; es sind nicht eigentlich Schleifspuren, es könnte aber sein, daß sie nach dem Aufheben des Fußes in der Vorwärtsbewegung eingedrückt worden sind und deshalb etwas zu weit vorn erscheinen.

Es war zunächst beabsichtigt, einen Namen zu vermeiden, wie das bei isolierten Fußabdrücken allgemein ratsam ist. Unter den nachträglichen Funden spielen aber solche mit ähnlichen Ausmaßen eine wichtige Rolle, und es erschien notwendig, die mögliche Beziehung zu Taf. 9 Fig. 1 zum Ausdruck zu bringen, die im Nachtrag beschrieben wird.

Ähnlich lange Zehen, aber eine ungeteilte Fußsohle zeigt Taf. 5 Fig. 3 und Abb. 26. Diese Platte — MIC 38 — zeigt weiterhin 3 normale, nicht gut erhaltene *Barypodus*-

Eindrücke, von denen einer auf unserer Fig. 3 erscheint. Sie veranlassen den Verdacht, daß die auffallende Länge von Fußsohle und Zehen in der linken Figur durch eine rutschende Bewegung zustande gekommen sein könnte, also doch ein *Barypodus* vorläge. Wir beziehen diesen immerhin 12 cm langen Fußabdruck vorläufig auch auf *Amblyopus*, allerdings mit zwei Fragezeichen.

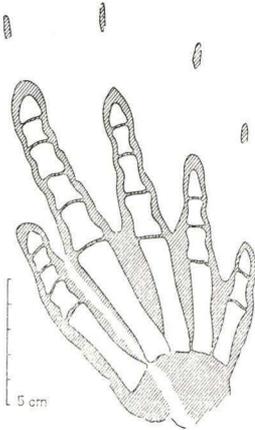


Abb. 25.



Abb. 26.

Abb. 25. ?*Amblyopus* sp., nach MiC 36 wie Tafel 5 Fig. 4 —  $\times \frac{1}{3}$ .

Abb. 26. ??*Amblyopus*, nach MiC 38 wie Tafel 5 Fig. 3 —  $\times \frac{1}{3}$ .

### *Harpagichnus novum ichnogenus*

Generotyp *H. acutum*, siehe unten.

Derivatio nominis: nach griechisch harpax = Räuber und ichnos = Fährte.

Eine permische Reptilfährte, die einer Raubtierfährte ähnlich ist und die Ballen der Endphalangen mit kräftigen Krallen zeigt. Es fehlen jedoch Eindrücke der Mittelfußpolster, hinter jedem Zeheneindruck liegt nur ein Rückschubsandhäufchen. Die Mittelfüße haben also den Boden nicht berührt, es liegt eine Digitigradie vor, die anders ist als die unserer Hunde und Katzen, indem die Last nur auf den Zehenenenden liegt — damit ergibt sich eine Annäherung an die Unguligradie.

Ähnliche Fährten hat HICKLING 1909 unter X 2 bis X 4 abgebildet, wobei die Bezeichnung X alle nicht klassifizierten Fährten umfassen sollte. X 1 seiner Taf. 2, von Elgin, hat zwar auch Krallenballen, dazu aber noch einen Sohleneindruck und einen großen Unterschied zwischen Vorder- und Hinterfuß, muß also einer anderen Gattung angehören. Noch weniger gehört X 5 in diesen Kreis, welches nur schmale Krallen zeigt. Das Breitenmaß der vermutlich zu *Harpagichnus* gehörigen Fußabdrücke aus dem englischen Perm ist für X 2 (Taf. 2, von Penrith) 3,6 cm — für X 3 (Taf. 1, von Mansfield) 2,2 cm und für X 4 (Taf. 1, von Mansfield) 8 cm.

Kaum anders ist ein bei HICKLING 1909 *Actibates triassae* JARDINE genannter Fußeindruck, aber JARDINE's Tafel IX zeigt nur jeweils 3 unregelmäßig gestellte ? Zeheneindrücke. NOPCSA bezog diese Gattung auf eine stegocephaloide Fährte, aber auch auf *Korynichnium*, und es gibt wirklich Zehengänger unter Amphibien (*Cryptobranchichnus* im Keuper) und bei *Korynichnium* (*K. cottae*). Digitigradie allein kann verschieden beurteilt werden und entscheidet nichts. In bezug auf *Onychichnium escheri* DOZY wird angenommen, daß es sich dort um einen anderen Bauplan handelt. Näheres Seite 84.

Es liegt nahe, *Harpagichnus* auf die in jener Zeit verbreiteten Theriodontier zu beziehen. Zu diesen gehören die Gorgonopsier, die Therocephalier, die Cynodontier und evtl. die Ictidosaurier. Die beiden letzten Einheiten sind triadisch und kommen deshalb nicht in Frage. Die Gorgonopsiden haben noch die Phalangenformel 23453, aber wo 4 und 5 Glieder auftreten, sind davon eines oder zwei nur scheibchenförmig, rechnen also für die Fährte als nicht vorhanden. Die Therocephalia haben zumeist die Formel 23333; auf diese Weise läßt sich also nichts entscheiden. Der Verbreitung nach spricht vielleicht eine etwas größere Wahrscheinlichkeit für die Gorgonopsiden. Diese oder die Therocephalen sind also als Erzeuger der *Harpagichnus*-Fährten zu nennen.

*Harpagichnus acutum* nova ichnospezies

Taf. 6 Fig. 1-3

Material: Nur eine Platte der Sammlung Milde in Positiv und Negativ, welche jederseits 16 Fußeindrücke zeigt. Diese Platte, welche natürlich als Holotyp der neuen Art gilt, trägt die Bezeichnung MiC 14a und b bzw. P 136 und P 143. Fundort: Cornberg.

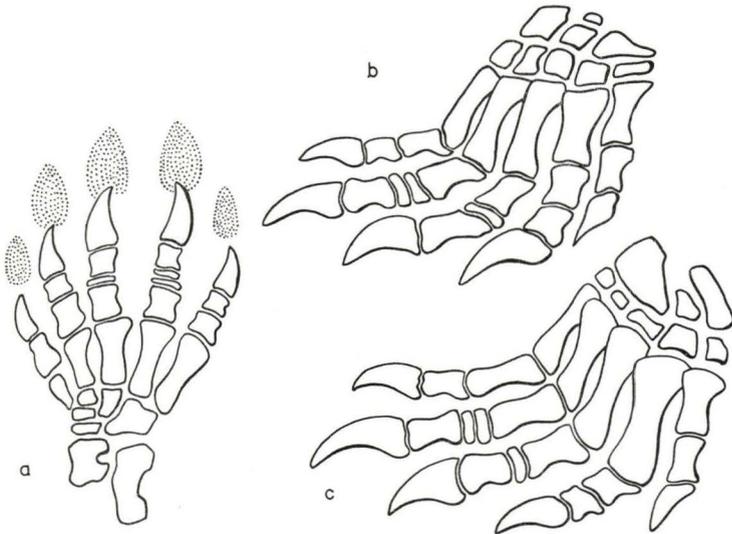


Abb. 27. a Fuß von *Scymnognathus* (nach BROILI & SCHRÖDER, ergänzt), davor Fußabdruck *Harpagichnus*.  
b, c. *Scymnognathus parringtoni*, Füße (r. v. und r. h.) des Tübinger Skeletts, das von HUENE 1950 beschrieben wurde; ca.  $\frac{1}{3}$ .

Derivatio nominis: *acutum* spitz mit Bezug auf die Krallen.

Vorderfuß: Als Vorderfuß wird der symmetrisch gebaute geradeaus gerichtete Eindruck gedeutet, der nur 4 Spitzen erkennen läßt. Im einzelnen haben diese vier Eindrücke jeweils eine verbreiterte Basis, die wir als Krallenballen ansprechen. Hinter

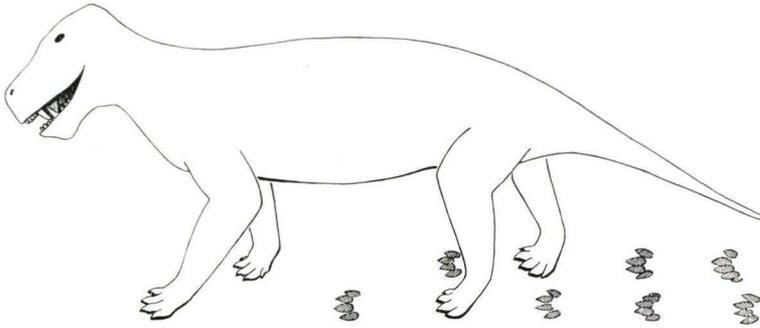


Abb. 28. *Theriodontier*, Umrißzeichnung über der *Harpagichnus*-Fährte.

jeder von ihnen liegt ein kleines Rückschubsandhäufchen. Ein fünftes dieser Art ist einmal in der Position einer zurückgestellten ersten Zehe sichtbar. Zwischen 3. und 4. Kralle sieht man kleine Unebenheiten, die noch nicht befriedigend gedeutet werden konnten; links sieht es so aus, als ließe sich das auf eine Abbiegung der 3. Kralle zurückführen, rechts aber nicht, hier muß doch mit einer besonderen Hautfalte gerechnet werden.

Hinterfuß: In der rechten Folge sind die Krallen 1–4 deutlich; zwischen eins und zwei ist der Zwischenraum kleiner, zwischen drei und vier größer als zwischen zwei und drei. In der linken Folge ist eins nicht zu sehen, dafür erscheint fünf, und zwar so, daß die Verbindungen 5, 4, 3 ein Dreieck bilden mit rechtwinkliger Ecke bei 4, wo die Winkelhalbierende nur wenig von der Laufrichtung nach außen abweicht. Durch diese verschiedenen Fußstellungen kommt es, daß die Spitze von vier in der linken Reihe weiter vorn liegt als die von drei, in der rechten aber nicht.

Anordnung: Für ein Raubtier sind die Schritte auffallend kurz. Im Vergleich zur Fußbreite ist die Spurbreite gering. Die freie Spurbreite ist geringer als die Fußbreite.

Maße: Schrittlänge 16 cm  
 Spurbreite 13 cm  
 Fußbreite vorn 5,5 cm, hinten 5 cm.

In unserer Abb. 27 ist der einzelne Fuß Eindruck von *Harpagichnus acutum* verglichen mit den Fußskeletten des Gorgonopsiers *Scymnognathus* des oberen Perm; bei 27 a ein Vorderfuß von oben, nach BROILLI & SCHRÖDER 1931; bei 27 b und c Vorder- und Hinterfuß von der inneren Seite, vom Verf. nach dem Tübinger Skelett gezeichnet, das v. HUENE 1950 beschrieben hat.

Abb. 28 zeigt über der *Harpagichnus*-Fährte eine Rekonstruktion des Tieres, die sich ungefähr an das Bild von *Scymnognathus* bei BROILLI & SCHRÖDER anschließt;

etwas zu ändern war die Beinstellung wegen des kurzen Schritts und der Umfang der Beine wegen der Breite der Fußeindrücke — Unterschiede, die nicht über das hinausgehen, was innerhalb einer Gattung erwartet werden darf.

### Das Fußpaar MiC 17

Taf. 7 Fig 1; Abb. 29

Die Fußeindrücke sind etwa 8 cm lang und breit und stehen 14 cm auseinander. Die Zehenenden verlaufen weich ohne Krallen. Zur Feststellung der Laufrichtung helfen breite Rückschubsandhäufchen. Im „Vorderfuß“ sind 1. und 4. Zehe sehr schwach,



Abb. 29. ?*Baropezia* — vgl. Taf. 7 Fig. 1 —  $\times \frac{1}{4}$ .

ob Abb. 29 richtig und eine 5. vorhanden ist, bleibt ungewiß. Die Sohle ist kurz, die Fußachse ist gegen die Laufrichtung um  $50^\circ$  nach einwärts verdreht. Im „Hinterfuß“ ist die 1. Zehe so lang wie die anderen, die fünfte jedoch klein. Die Sohle ist etwas nach hinten verlängert, die Fußachse steht ungefähr in der Laufrichtung.

Wegen der erheblichen Unterschiede gegen alle vorkommenden Reptilfährten wird vermutet, daß es sich um eine Stegocephalen-Fährte handelt, vielleicht *Baropezia*.

### Die Schlängelspur MiC 21-P 644

Taf. 8 Fig 2

Eine Platte mit den Maßen  $60 \times 100$  cm trägt eine aus großen und kleinen Wellen zusammengesetzte Schlängelspur und erinnert damit an Kriechspuren von Schlangen,

etwa an Fig. 23 bei ABEL, Lebensspuren. Schlangen kommen natürlich im Perm nicht in Betracht, aber vielleicht Amphibien mit schlangenähnlichem Körperbau. Anorganische Entstehung läßt sich vorläufig nicht unbedingt ausschließen (vgl. S. 69).

### *Arthropoden-Fährten*

#### *Octopodichnus tridactylus* GILMORE

Taf. 7 Fig 3, 4

Auf der Platte RoR 4 (1952/7) läuft eine doppelte Zickzackspur, die auf den ersten Blick als eine große Arthropoden-Fährte erkennbar ist und sich von Insekten- und Crustaceen-Fährten deutlich unterscheidet.

Beschreibung: Die in sich nicht erkennbar gegliederten Fußindrücke liegen so verteilt, daß jeweils drei in einer geraden Linie liegen, welche von der Laufrichtung um 40° nach auswärts abweicht. Der innere von ihnen liegt 2, der äußere 5 cm seitwärts der Mittellinie, die gesamte Spur ist 9–10 cm breit. Die rechte und linke Dreierreihe stehen alternierend. Zwischen dem äußeren und dem nächsten inneren Fuß Eindruck liegt ein vierter, so daß sich eine zweite einwärts gerichtete Reihe von drei Eindrücken ergibt, die aber weniger regelmäßig ist als die andere.

Die Gesamtspur läuft fast 1 m lang gradlinig über die Platte, sie läuft dann in ein Gebiet mit vielen, aber noch gruppenartig geordneten Eindrücken, aus dem noch einigermaßen eine S-Kurve dieser Fährte abgelesen werden kann. Zuletzt geht sie wieder in normaler Ausbildung heraus.

Von gleicher Art, nur ein wenig kleiner, ist eine Fährte auf der Haustürplatte des Richelsdorfer Altersheims; diese ist 67 cm lang und besteht aus 8 Eindrucksgruppen. Auf der großen *Akropus*-Platte RoC 6 ist neben der Hauptfährte der Rand einer *Octopodichnus*-Fährte auf 3 Schrittlängen zu sehen.

Etwas anders sieht Taf. 7 Fig. 4 bzw. die Platte MiC 5 aus (Negativ dazu MiC 8 = P 137): Wir sehen wieder eine Spurbreite von 10 cm, aber die Schrittlängen betragen statt 9 nur 5–6 cm; es sind wieder jeweils 4 Eindrücke da, aber ihre Anordnung ist viel weniger regelmäßig. Gequert wird diese Fährte von einer anderen, bei der in der Mitte eine leicht wellige, dreimal in ähnlicher Weise verstärkte Rinne läuft. Fußindrücke liegen daneben, vielleicht lassen sich aus ihnen sehr lange Schritte erkennen, aber da noch weitere Eindrücke vorkommen, ist dies nicht beweisbar. Man hat jedoch den Eindruck, daß hier ein Tier in sehr eiligem Lauf eine Beute nachgeschleppt hat.

Was für ein Tier hat diese Fährte erzeugt? Die Antwort ist dadurch möglich, daß gleichartige Fährten aus dem Coconino-Sandstein des Grand Canyon beschrieben und bearbeitet worden sind. GILMORE nannte sie 1928 *Octopodichnus didactylus*. Aus dem gleichen Sandstein, aber von einem anderen Fundort (Seligmann in Arizona) hat READY 1947 eine zweite Art beschrieben, *Octopodichnus minor*. Drittens haben FAUL &

ROBERTS 1951 gute Abbildungen gegeben, und zwar aus fraglichem Navajo-Sandstein in Colorado, wobei das Alter als möglicherweise jurassisch, die Fährten aber — was uns auch bezüglich der Reptilfährten weit mehr einleuchtet — als dem Coconino ähnlich angegeben sind. Die dortige Tafel 42 zeigt auf Fig. 3 eine vierfüßige Spur, die Taf. 43 auf Fig. 6 eine sonst recht deutliche Spur, in welcher die Eindrücke des 4. Fußpaares fehlen. Hier sind die bisherigen Deutungen angegeben: GILMORE hat 1928 die *Octopodichnus*-Fährte auf eine Sandkrabbe bezogen, ABEL 1935 auf eine Tarantel oder eine große Solpuge (Spinnenverwandte), BRADY 1947 auf einen Skorpion. BRADY hat mit 5 Arten rezenter Arizona-Skorpione Fährten erzeugt und verglichen; nur eine von ihnen hinterließ Schwanzspuren und erlaubte damit eine nahezu sichere Deutung der kleineren Coconino-Fährte *Paleohelcura* (siehe unten), wodurch aber auch die Deutung von *Octopodichnus* als Skorpion annehmbar geworden ist.

Insgesamt liegen jetzt aus dem Cornberger Sandstein 3 sichere Funde dieser Gattung vor und 3 weitere mit unregelmäßiger Fußstellung. Bei diesen ergaben sich interessante Möglichkeiten der biologischen Deutung, welche jedoch einer Bestätigung durch weitere Funde bedürfen.

#### *Paleohelcura tridactyla* GILMORE

Taf. 1 Fig. 1 (links)

Die große Rotenburger Hauptplatte zeigt auf der linken Seite in sehr zarter Erhaltung ein Arthropoden-Fährte, welche gut übereinstimmt mit den Abbildungen und Beschreibungen der Amerikaner aus dem Coconino-Sandstein. Diese Übereinstimmung erstreckt sich vor allem auch darauf, daß die drei Fußindrücke jeder Seite auf einem Teil dieser Fährte reihenförmig, auf einem anderen Teil dreieckförmig angeordnet sind. Nur die Größe ist bei uns geringer.

Nachdem die größere Skorpionsfährte *Octopodichnus* bereits mit einer Coconino-Art gleichgestellt werden konnte, hat diese zweite Übereinstimmung besonderen Wert. Hier hilft nämlich die Schwanzspur bei der Bestimmung mit, so daß BRADY 1947 seine Deutung als nahezu sicher bezeichnen konnte. Sie beruht auf Versuchen mit dem rezenten Skorpion *Centruroides sculpturatus*.

Auch ökologisch hatten BRADY's Versuche interessante Ergebnisse: Auf nassem Sand verweigerte der Skorpion die Fortbewegung, auf etwas feuchtem Sand gab es keine Fährte. Auf trockenem Sand bei 8° Wärme bewegte er sich langsam mit allen 4 Beinpaaren, ohne daß der Schwanz (richtiger: das Postabdomen) eine Spur gab. Bei 15° gab es jederseits 3 Fußindrücke in einer Reihe und eine Schwanzspur, also genau die typische Form des Coconino-Fossils. Bei 20° und darüber gab es unregelmäßige Fährten. Man darf daraus schließen, daß wahrscheinlich auch die Skorpione der Permzeit für ihre Ausflüge die nächtliche Abkühlung auf 15° abgewartet haben.

Als „cf *Paleohelcura*“ hat ABEL 1935 S. 264 eine Fährte aus thüringischem Buntsandstein abgebildet.

### Platten mit Marken und Spuren

Nicht die einzelnen Platten, wohl aber sämtliche Wände der beiden Steinbrüche im Cornberger Sandstein zeigen eine großzügige Winkelschichtung, welche dahin gedeutet wurde, daß es sich um fossile Dünen handelt.

Fließmarken, wie sie ein starker Regen auf Dünenabhängen erzeugen kann, kommen vor. Sie wurden aber nur in Verbindung mit Fährten gefunden, und zwar so, daß von den einzelnen Zehenden einer *Akropus*-Fährte solche Sandfließmarken ausgehen, wobei offenbar die örtliche Unterbrechung der verhärteten Oberfläche von entscheidender Bedeutung war.

Auf einer anderen Platte (MiC 5, Taf. 8 Fig. 3) liegen viele Einstiche und jeder von ihnen ist mit einer kurzen, nach derselben Richtung weisenden Rinne verbunden. Diese Einstiche zeigen eine noch nicht ganz erklärbare Gruppierung; es wird vermutet, daß es sich um Skorpionsfährten auf einer geneigten Fläche handelt und daß die kurzen Rinnen durch Regenwasser erzeugt wurden.

An die Kriechspur einer Schlange erinnert die Platte MiC 21 (s. oben, S. 66, aber die Möglichkeit muß offenbleiben, daß es sich um Driftmarken eines großen, vom Winde getriebenen Gegenstandes handelt.

Zu den Marken sind auch die Sandbeulen zu rechnen, welche oft hinter den Fußindrücken der Reptilien gefunden werden, denn sie sind ja nicht unmittelbare Abformungen des Organismus wie die Fährten selbst. Aus ihnen sollte abzulesen sein, in welcher Richtung die Sandfläche zur Bahn des Tieres geneigt war, sie wurden aber regelmäßig hinter den Fußindrücken beobachtet, so daß angenommen werden muß, daß schon die Fortbewegung des Tieres und der Rückschub des Sandes dabei ausreichte. Mit ansteigender Fläche ist jedoch zu rechnen, wenn diese Beulen besonders stark sind (Taf. 8 Fig. 1).

Sonst sind die Schichtflächen glatt. Es besteht aber ein Unterschied unter ihnen insofern als einige, nämlich die Grenzflächen der Bänke, auf denen auch die Fährten liegen, gut spalten, während innerhalb der Bänke wohl auch Schichtung vorhanden ist, aber viel weniger Neigung zum Ablösen. Die Erklärung liegt wohl darin, daß die Bankoberflächen längere Zeit frei lagen, so daß eine Dichtlagerung der Sandkörner stattfinden konnte. Regenfälle mögen dabei mitgespielt haben, wahrscheinlich aber genügt auch ein häufiger Wechsel von Tau und Verdunstung für diese Erscheinung.

Die rhythmischen Füllungen von Eisen und Manganerzen entstanden nachträglich und gehören nicht hierher.

### Nachtrag zu den Beschreibungen (hierzu Tafel 9)

Während des Drucks dieser Arbeit hat sich die Sammlung MILDE beträchtlich vergrößert. Diese Zugänge stehen derzeit in der alten Schule zu Nentershausen (Kreis Rotenburg-Fulda); über ihren künftigen Verbleib ist noch nicht entschieden. Nach

dem Stande vom August 1958 befinden sich dort 15 brauchbare Funde mit Sammlungsnummern zwischen N 1 und N 173 sowie 29 brauchbare Funde mit Nummern zwischen 57/1 und 57/55.

Die Charaktere der Funde blieben ebenso wenig dieselben wie in den vorangegangenen Jahren: *Chelichnus*-Fährten wurden seltener, *Akropus* und *Palmichnus* wurden nicht wieder gefunden.

Unsere Kenntnis von *Barypodus* wird beträchtlich verbessert. Unter dem Namen *Amblyopus* wird die größte bisher gefundene Fährte beschrieben. Zu den Fährten-Gattungen *Phalangichnus* und *Chelichnus* werden noch einzelne Mitteilungen erforderlich.

Dimensionen und Proportionen: Die größte bisherige Fährte, Taf. 9 Fig. 1, hat Schrittlängen bis 74 cm bei einer Spurbreite von 45 und Fußbreiten von 9–10 cm. Ähnliche Fußbreiten haben die in Taf. 9 Fig. 2, 3 und 4 teilweise abgebildeten Platten, deren Schrittlängen aber nicht über 27 cm hinausgehen.

Unter den kleineren Fährten lassen sich nach den Proportionen dieses Materials vier Gruppen bilden: Solche, deren Schrittlängen um 16, Spurbreiten um 14 und Fußbreiten um 4 cm liegen, dürften zu *Phalangichnus* gehören. Eine andere Gruppe mit Schrittlängen um 10, Spurbreiten um 10 und Fußbreiten um 3 cm paßt in den bisherigen Rahmen von *Chelichnus*.

Die außerordentlich kurze Schrittlänge von 7 cm bei der beträchtlichen Spurbreite von 13 cm (Platte 57/20) wird als ?*Chelichnus* eingeordnet.

Im Gegensatz dazu zeigen drei Platten (N 3, N 7 und 57/46) bei kleinen, leider sehr schlecht erhaltenen Fußindrücken die bedeutende Schrittlänge bis 28 cm bei Spurbreiten von nur 10 cm; damit zeichnet sich eine besondere Gruppe von „Schmalspurfährten“ ab, die vorläufig noch im Anschluß an die Fährten-gattung *Chelichnus* eingeordnet wird (vgl. auch *Herpetichnus* JARDINE und *Dolichopodus* GILMORE).

Zehenrichtungen: Ein zweiter Fall eines Ganges in Abwehrstellung liegt vor auf 57/6, mit 8 Fußindrücken, die alle gegen die Normalstellung um etwa 30° nach links verdreht erscheinen. Das Ergebnis ist, daß die rechten Zehenreihen viel schräger liegen als sonst und die linken zurückhängen. Über den ersten Fall einer solchen Verstellung wurde früher berichtet (SCHMIDT 1952); dort war in Gestalt einer querenden Fährte anderer Art auch ein Hinweis auf die wahrscheinliche Ursache der Abwehrstellung zu sehen.

Rückschubsandhäufchen: Bei großen und kleinen Fährten konnte jetzt immer wieder beobachtet werden, daß hinter den Hinterfußindrücken Rückschubsandhäufchen liegen, hinter denen der Vorderfüße aber nicht. Eine schräge Lage dieser Häufchen wurde nicht mehr beobachtet. Sie sind vielmehr so regelmäßig, daß mit ansteigender Bodenfläche nicht mehr gerechnet werden kann, es kann sich nur darum handeln, daß der Tierkörper mehr durch die Hinterbeine als durch die Vorderbeine nach vorn geschoben wird.

Eine sehr breite Ausbildung solcher Sandhäufchen zeigt Taf. 9 Fig. 3 und 6. Wahrscheinlich hat diese besondere Form nichts mit dem Körperbau des Tieres zu tun,

sondern ist auf eine Verkrustung oder nachträgliche Verwaschung der Sandoberfläche zurückzuführen.

Für die manchmal schwierige Feststellung, welche Art der Fußindrücke jeweils zu einem Vorderfuß und welche zu einem Hinterfuß gehört, haben sich diese Sandhäufchen als vorzügliches Hilfsmittel erwiesen.

Bei Zehengang können Rückschubsandhäufchen hinter jeder einzelnen Zehe auftreten, auch im Vorderfuß, Taf. 9 Fig. 2.

Unsere Darstellung mit Lichtern und Schatten auf Tafel 9 wurde deshalb gewählt, weil auch auf den besten Photographien meistens nicht eindeutig zu sehen ist, welche Flächenteile gegenüber der Schichtebene vortreten und welche zurücktreten.

### Zur FährtenGattung *Phalangichnus*

Taf. 9 Fig. 5 ist die Platte des Sontraer Gymnasiums abgebildet, welche deutlich eine geschlängelte Schwanzspur zeigt; auf Seite 43 wurde darüber schon berichtet.

Taf. 9 Fig. 8 zeigt einen Ausschnitt aus der Platte 57/26. Von den Vorderfüßen sind nur jeweils 4 Zehen kaum sichtbar eingedrückt. Die Hinterfüße haben eine breitere, sehr tief eingedrückte Zehenfront, ebenfalls ohne fünfte Zehe. Hinter ihnen liegen unscharf begrenzte Rückschubsandhäufchen.

Als *Phalangichnus* cf. *simulans* wird die Platte 57/5 bestimmt. 57/35 zeigt die genannte Abwehrstellung.

Weitere Fährten mittlerer Größe zeigen geringere Unterschiede in den Eindruckstiefen der Vorder- und Hinterfüße. Einige Platten zeigen eine Vielzahl von Fährten, die nach einer gemeinsamen Richtung laufen.

Bei schlechter Erhaltung gelingt die Unterscheidung gegen *Chelichnus ambiguus* nicht immer.

### Zur FährtenGattung *Chelichnus*

*Chelichnus* ist unter dem neuen Material seltener gefunden worden als früher. Die Platte 57/28 zeigt ziemlich gute Fußreliefs mit Fußbreiten 2,4 vorn und 2,7 hinten, Schrittlängen 10 und Spurbreiten 9,5 cm.

Die Platte 57/21 zeigt 34 Fußindrücke mit Schrittlängen von nur 7 bei einer Spurbreite von 13 cm.

Da wir die galoppierende Fährte *tripodizon* als fraglich an *Chelichnus* angeschlossen haben, tun wir wohl gut, auch die Schmalfährten vorläufig derselben Gruppe anzuschließen. Die undeutlich sichtbare Grundform der Fußindrücke läßt jedenfalls die Möglichkeit zu, daß es sich um beschleunigte Gangart ähnlicher oder gleicher Tiere handelt. Eine andere Deutungsmöglichkeit könnte im Vergleich mit GILMORE's *Dolichopodus* vorliegen (vgl. auch ABEL 1935, Fig. 80).

### Zur Fährte ngattung *Barypodus*

#### *Barypodus gravis junior*

Taf. 9 Fig. 2, 3, 4 u. 7

Die unteren Fußeindrücke der Figuren 2 und 3 sehen verschieden aus, sie sind aber durch die oberen der Fig. 3 und die der Fig. 4 so verbunden, daß wir mit verschiedener Ausbildungsweise der Fährte eines Tieres rechnen müssen. Bei Fig. 2 weisen die Krallen des größeren (vorderen) Fußeindruckes seitwärts (Schonstellung?), bei der oberen Hälfte von Fig. 3 auch, aber bei der unteren Hälfte von Fig. 3 weisendie Krallen nach vorn.

Am Vorderfuß bei Fig. 2 (und auf weiteren Teilstücken dieser in sechs mangelhaft zusammenhängenden Fragmenten vorliegenden Platte) sieht man etwas wie eine sechste und siebente Kralle. Fig. 4 zeigt das gleiche. Auf den Figuren 3 und 7 ist ebenfalls ein zusätzlicher Eindruck vorhanden, wenn auch hier weniger selbständig. Es kann sich natürlich nur um eine durch Beschuppung verstärkte Hautfalte handeln.

Die Rückschubsandhäufchen zeigen, daß der kleinere Fußeindruck zum Hinterfuß gehört.

Vorderfuß ist also eine relativ breite „Pranke“, deren Mittelachse besonders auf Fig. 4 stark einwärts gedreht erscheint.

Ein gutes Relief der Fußsohlen zeigt Fig. 7 von der Platte N 74, auf der leider nur diese zwei Fußeindrücke liegen. Im Bereich der Fußwurzeln sehen wir vorn wie hinten je einen äußeren und einen inneren Ballen. Der innere Ballen des Hinterfußes erscheint hier als fersenähnliche Verlängerung, aber bei Fig. 4 kann ähnliches vom äußeren Ballen gesagt werden. Es ist denkbar, daß verschieden schiefe Belastung bald den inneren, bald den äußeren Ballen in diese Position gebracht hat; immerhin liegt ein Unterschied vor, und dies Stück wird nicht der gleichen Unterart zugerechnet wie Fig. 2-4.

Zur Länge der Krallen scheint in Fig. 7 ein Stückchen Schleifspur hinzuzukommen. Jedenfalls werden auf solche Weise leicht allzu lange, in diesem Fall stets parallele Krallen vorgetäuscht.

Kennzeichnungen und Maße:	Schrittlänge	Spurbreite	Fußbreite
Taf. 9, Fig. 2 57/17 + 47	27	28 ?	7-10
Taf. 9, Fig. 3 57/32 + 34	25	24	10-12
Taf. 9, Fig. 4 N 107	27	21	7-10

Zu Fig. 2 gehören folgende Bruchstücke dünner Platten: Als Positiv Nr. 1, 23 und 51, als Negativ Nr. 12, 17, 47 und 52.

Ein Teil der Fußeindrücke von *Barypodus gravis junior* zeigt eine Besonderheit, die auch bei *Agostopus medius* GILMORE des Coconino auffällt: die Kralle der dritten Vorderzehe zeigt am stärksten nach außen. Die andere dortige Art von *Agostopus*, die als Generotyp bezeichnet ist, hat dies Merkmal nicht; überhaupt liegt kein ausreichender Grund zur Trennung von *Barypodus* vor. Übrigens zeigt auch der Vorderfuß der rezenten Schildkröte *Trionyx* eine derart herausgekrümmte Mittelkralle.

*Barypodus cf. mildei*

Taf. 9 Fig. 6

Die Platte N 109 und 111 (dazu als Positiv 110 und 112) ist hauptsächlich als Großfährte mit besonders kurzen Schritten interessant. Ihre Schrittlänge beträgt nur 16 cm bei der Spurbreite 25 cm. Ihre Fußindrücke sind 7–8 cm breit, meist stark ineinander getreten und auch sonst schlecht erhalten. Die Sandbeulen sind hier außerordentlich breit und flach.

Unter den Formen des amerikanischen Coconino-Sandsteins ist unter dem Namen *Barypodus tridactylus* von WILMOORE 1926 Taf. 5 eine ähnliche Form abgebildet worden, deren Schrittlänge noch kürzer ist, nämlich 14 cm bei einer Spurbreite von 18 cm. Es ist sehr merkwürdig, daß auch dort die auffallend großen und flachen Sandbeulen erscheinen.

**„Amblyopus“**

Taf. 9 Fig. 1; Abb. 30

Die Anführungszeichen sollen den provisorischen Charakter dieser Bestimmung kennzeichnen. Gemeint ist ein Hinweis auf eine ebenfalls unklare Fährte des Coconino, die nach weiteren Funden vielleicht auf ein erheblich anderes Tier zu beziehen sein wird. Aber einstweilen stimmt auch für unser Material die Diagnose von GILMORE (1927 p. 29), die nicht mehr besagt als (in gekürzter Form): Vierfüßig, planti-

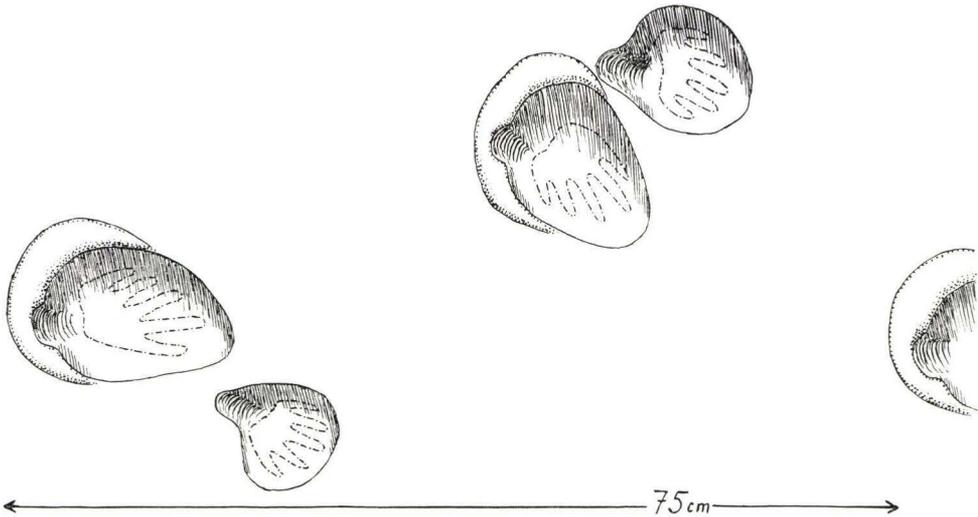


Abb. 30. „*Amblyopus*“ — die große Cornberger Fährtenplatte in der Schule zu Nentershausen, NeC 29/30; Ausschnitt mit versuchsweise eingetragenen Fußindrücken.

grad, keine Zehen erkennbar. Fußeindrücke länger als breit. Spurbreite der Hinterfüße kleiner als die der Vorderfüße. — Generotyp ist *Amblyopus pachydactylus* GILMORE 1927 mit geringer Schrittlänge — aber mit Recht hat GILMORE die Schrittlänge nicht in die Gattungsdiagnose genommen. *Amblyopus* HITCHCOCK 1858 ist etwas anderes (vgl. LULL 1953 p. 271).

Bei uns handelt es sich um eine sehr große, leider zehenlos erhaltene Fährte.

Eine über 2 m lange, sehr schwere Platte und die Gegenplatte dazu wurden im Juni 1957 im Cornberger Steinbruch freigelegt. Sie wurden auf Veranlassung von Baurat Milde nach Nentershausen geschafft und dort in der alten Schule unter NeC29 und NeC30 aufgestellt.

Zu sehen sind 8 (auf der Positivplatte 6) große, sehr tief eingetretene Fußeindrücke. Bei der Mehrzahl ist ein Rest des Positivs im Negativ stecken geblieben, messen ließ sich noch eine Eindruckstiefe von 4,5 cm. Obgleich die Ränder der Fußeindrücke ziemlich regelmäßig sind, ist eine Vergrößerung durch Nachfall wahrscheinlich, bei den hier angegebenen Größen sind demgemäß etwas kleinere Werte als richtig unterstellt und die gemessenen Werte in Klammern zugesetzt worden. Die Maße sind:

Schrittlänge: 74 cm

Spurbreite: 41 (max. 44) cm

Länge der Fußeindrücke: vorn 10 (12), hinten 16 (17) cm

Breite der Fußeindrücke: vorn 9 (11), hinten 12 (12) cm.

In den hinteren Rändern sämtlicher Fußeindrücke sind deutliche Rinnen zu sehen, die wohl als Abdrücke der Haut im Bereich der die Füße streckenden Sehnen zu deuten sind.

Diese Rinnen unterbrechen auch die Vorderränder der mondsichelförmigen Rücksandhäufchen, die nur hinter den Eindrücken der Hinterfüße vorhanden sind. Hier ist also die Tatsache besonders deutlich belegt, daß die Vorwärtsbewegung des Tierkörpers durch die Hinterbeine getätigt wird. Im vorliegenden Fall hatten die Vorderfüße auch eine bedeutende Last zu tragen, denn sie sind auch tief eingedrückt.

Die Tatsache, daß die Vorderfüße beträchtlich kleiner waren als die Hinterfüße, steht einer Deutung als andere Gangart eines *Barypodus* im Wege. Eine Annäherung an die galoppierende Gangart ist aber festzustellen, weil die Spurbreite der Hinterfüße viel kleiner ist als die der Vorderfüße. Beide Vorderfüße weisen nach rechts, beide Hinterfüße nach vorwärts-einwärts. Genauer zeigen beide linken Füße die stärkeren Abweichungen von der Vorwärtsrichtung, woraus man schließen kann, daß das Tier mit nach rechts gerichtetem Kopf gelaufen ist.

Einige außerdem eingebrachte Einzel-Fußeindrücke sind von gleicher Form, ebenso eine 8 m lange Trittfolge, die im Steinbruch verblieben ist.

Auf die einstweilen ungewisse Möglichkeit, daß einzelne Fußeindrücke mit langen Zehen und Krallen zu einem gleichartigen Tier gehören, wurde S.62, Abb. 25 und in der Erläuterung zu Taf. 5 hingewiesen durch Verwendung des gleichen Gattungsnamens, wenn auch mit vorgesetztem Fragezeichen.

### Die Cornberger Fährten, nach der Größe geordnet

Eine Übersicht zeigt unsere Abb. 31, welche je einen Fußeindruck 1:1 im Umriß darstellt.

Die größten Cornberger Tierfährten sind uns nur mangelhaft überliefert; nähere Angaben unter *Amblyopus* und *Brachypodus gravis major*.

Auch bei den besser bekannten Fährten geben die Fährtenmaße nicht unmittelbar eine Auskunft über die Größenverhältnisse der Tiere. So ist die an fünfter Stelle genannte Fährte trotz größerer Schrittlänge wohl einem kleinen Tier zuzurechnen als die dritte, welche weitaus größere Füße bei ruhigerer Gangart hatte.

	Schrittlänge	Spurbreite	Fußbreite
„ <i>Amblyopus</i> “	74	41	12
<i>Barypodus gravis</i>	37	26	9
<i>Barypodus gravis junior</i>	26	25	9
<i>Barypodus ? mildei</i>	30	27	7
<i>Chelichnus ? tripodizon</i>	47	25	5
<i>Harpagichnus acutus</i>	16	13	5
<i>Akropus diversus</i>	12	17	5
<i>Phalangichnus simulans</i>	15	17	4
<i>Phalangichnus alternans</i>	14	12	4
<i>Palmichnus renisus</i>	15	12	4
Ed 1	15	10	2,5
<i>Chelichnus bucklandi</i>	12	11	2
<i>Chelichnus ambiguus</i>	11	12	2
<i>Chelichnus duncani</i>	10	8	2
Ed 2	11	9	1,5

Zu den größeren Tieren gehörte noch die ? *Stegocephalenfährte Baropezia* mit 8 cm Fußbreite.

Diesen 18 Arten von Vierfüßlern stehen 2 Arten von Arthropoden gegenüber, wahrscheinlich beides Skorpione. Bei diesen können keine Fußbreiten angegeben werden. Schrittlänge und Spurbreite sind bei *Octopodichnus* 8 und 9 cm, bei *Paleohelcura* 5 und 4 cm.

Wegen der Möglichkeit langer Schwänze (*Nyctiphruetus*) und langer Häuse (*Protorosaurus*) lassen sich über die Größe der beteiligten Tiere keine Berechnungen anstellen. Es kann nur ganz grob gesagt werden, daß auch die größten von ihnen nur wenig über 1 m lang gewesen sein dürften. Die kleinsten Vierfüßler waren wohl kurzschwänzige Tiere von etwa 20 cm Länge; die Skorpione waren etwa 15 und 8 cm lang.

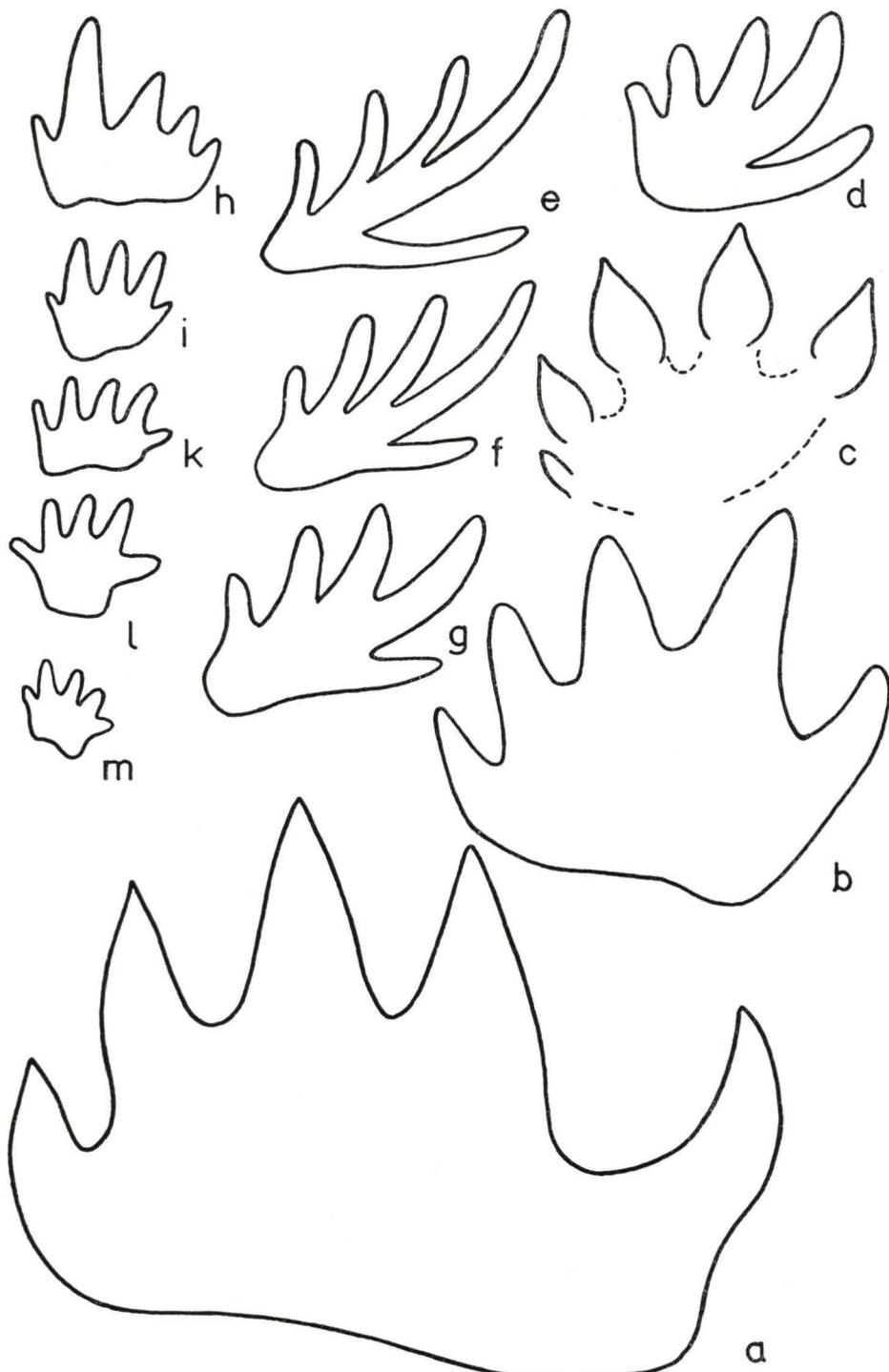


Abb. 31. Zum Größenvergleich: je ein Fußeindruck der Cornberger Fährten in natürlicher Größe. — a) *Barypodus gravis*; — b) *B. ?mildei* — c) *Harpagichnus acutum* — d) *Palmichnus renisum* — e) *Akropus diversus* — f) *Phalangichnus simulans* — g) *Ph. alternans* — h) Ed 1 — i) *Chelichnus bucklandi* — k) *Ch. ambiguum* — l) *Ch. duncani* — m) Ed 2.

## C. Übersicht über die fossilen Fährtengesellschaften

Wie in der Einleitung gesagt wurde, bezweckt die nachfolgende Übersicht einerseits die Einordnung der Cornberger Fährten in die größeren Zusammenhänge, andererseits eine Auswertung der vervollständigten Geschichte fossiler Fährten für das Stammbaumbild der Vierfüßler.

### Die Fährtengesellschaften des Karbon

Devonische Vierfüßlerfährten gibt es nicht.

Unterkarbonische Fährten werden aus Schottland und aus Neuschottland (Nova Scotia) angegeben, wir finden dazu 5 Namen und die nötigen Literaturhinweise bei ABEL 1935. Eine Wiederholung dieser Angaben erscheint nicht ratsam, vielmehr müssen zwei Fragezeichen angemeldet werden. Das eine ist die Frage, ob die gemeinten Fährten wirklich unterkarbonisch sind. In diesem Bereich haben sich nämlich in den letzten Jahrzehnten erhebliche Korrekturen ergeben. Eine erfolgreiche Nachprüfung ist von hier aus nicht möglich. Das zweite Fragezeichen betrifft die von BRANSON 1910 beschriebene und abgebildete Fährte. Sie kann nicht, wie gemeint wurde, zu *Dromopus* gehören, weil der Typus dieser Gattung, *Dr. agilis* MARSH aus dem Oberkarbon, eine lacertoide Fährte ist, *Palaeosauropus aduncus* BRANSON aber nicht. Sie unterscheidet sich von allen anderen Tetrapoden-Fährten dadurch, daß hinter der längsten 3. Zehe, stark zurückgesetzt, sozusagen in Riegelstellung, die 4. und 5. Zehe nebeneinander eine Position einnehmen, die sonst nur der fünften zukommt.

Mit drei von den genannten fünf Arten herrscht bei den ältesten Fährten Amerikas die Gattung *Hylopus*, die eindeutig salamandroid ist, auch die Spreizung zwischen den Zehen drei und vier meistens erkennen läßt. Stegocephaloide und lacertoide Fährten können aus ihr abgeleitet werden.

Im Oberkarbon kamen gleichzeitig mit den Landpflanzen und den Insekten die Vierfüßler zu lebhafter Entwicklung. Diese Tatsache kann auch damit gut belegt werden, daß jetzt mehr und mannigfaltigere Fährten auftreten (Abb. 32).

Wir besprechen zunächst einige deutsche Funde: Die Gattung *Cursipes*, die in Amerika verbreitet ist, lag in einem guten Fund vor, den H. SCHMIDT 1928 beschrieben hat: *Cursipes saxoniae*. Diese Fährte ist noch salamandroid, hat aber schon eine etwas verlängerte 4. Zehe und stellt die Fußachse etwas schräg. Dieses Tier mag

30–40 cm lang gewesen sein. Auf derselben Platte lagen wesentlich kleinere Fußabdrücke mit stärkerer Zehenstaffelung, also bereits lacertoidem Bau. Leider gehört diese Platte zu den Kriegsverlusten des Göttinger Instituts.

Die großen Stegocephalen sind durch die Bochumer Fährtenplatte vertreten, welche durch KUKUK 1926 bekanntgemacht wurde. Sie wurde neuerdings im Dach der ehemaligen Förderstrecke der Zeche Präsident, wo sie sich vorläufig noch befindet, weiter freigelegt. Ein Gipsabguß vom Ausmaß  $2 \times 4,50$  m wurde für das geologische Bergbau-Museum in Bochum hergestellt. Die Beschreibung und Abbildung gab

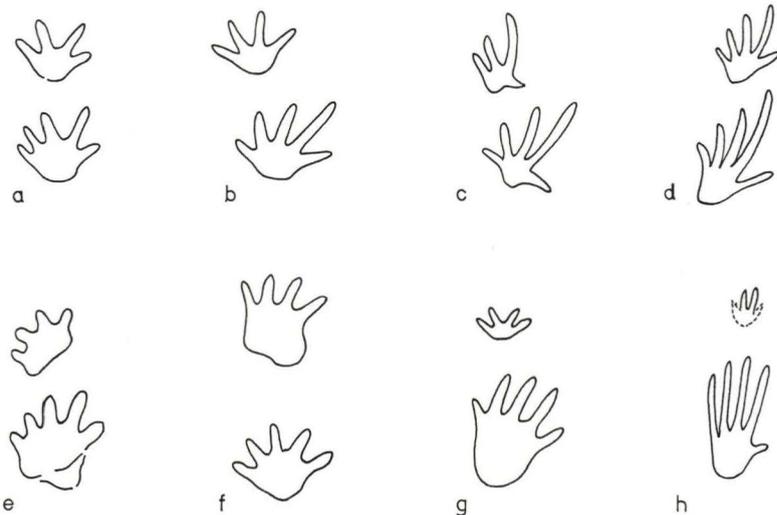


Abb. 32. Fährten des Karbon (a–g aus Nordamerika; Zahl hinter dem Namen = ungefähre Hinterfußlänge).

- |   |   |
|---|---|
| a) <i>Hylopus hardingi</i> DAWS. 6      | e) <i>Limnopus vagus</i> MARSH 3          |
| b) <i>Cursipes dawsoni</i> MATTH. 3     | f) <i>Megapezia pineoi</i> MATTH. 4       |
| c) <i>Dromopous agilis</i> MARSH 2      | g) <i>Barillopus arctus</i> MATTH. 1      |
| d) <i>Colletosaurus missouriensis</i> 2 | h) <i>Miobatrachus? heringi</i> GEINITZ 1 |

H. SCHMIDT 1956 unter dem Namen *Megapezia praesidentis*, die Form konnte also einer amerikanischen FährtenGattung angeschlossen werden. Leider ist der Sinn dieses Gattungsnamens, wie so oft, nicht zutreffend. Der größere Eindruck gehört nämlich nicht zum pes, dem Fuße, sondern zur Hand des Tieres. Wir werden damit auf einen vorderlastigen, also großköpfigen Stegocephalen hingewiesen.

Wieder ganz anders ist die von R. BECK 1914 richtig einem hüpfenden Tier zugeschriebene *heringi*-Fährte. Sie wurde von H. SCHMIDT 1935 der provisorischen amerikanischen FährtenGattung *Ornithoides* angeschlossen und vermutungsweise auf einen bis dahin unbekanntem Froschvorfahren bezogen. Seither ist ein solcher Froschvorfahr aus dem Karbon durch eine Arbeit von WATSON 1940 bekanntgeworden.

Dieser *Miobatrachus* zeichnet sich im Schädel durch eine besondere Verfestigung des Hinterhauptes aus, die man getrost auf die Beanspruchung durch hüpfende Fortbewegung beziehen kann. Die *heringi*-Fährte könnte in diesem Sinne durchaus zu *Miobatrachus* und damit zu den Anfängen der Frösche gehören — aber natürlich ist das immer noch nur eine Vermutung, die erst dann bestätigt werden kann, wenn das Fußskelett von *Miobatrachus* bekannt wird.

Über amerikanische Karbonfährten gibt es eine kritische Studie von DONALD BAIRD (1952), in welcher zunächst für drei Gattungen gezeigt wird, wie durch genauere Vergleiche doch ein wesentlich klareres Bild gewonnen werden kann als durch die ältere Literatur. Die leicht transportablen Latex-Negative waren dazu eine gute praktische Hilfe. Zur näheren Beurteilung der amerikanischen Karbon-Fährten müssen wir weitere Arbeiten dieser Art abwarten. Eine Übersicht über den Stoff gab ABEL 1935. Von den vielen dort in einer alphabetischen Liste aufgeführten Gattungen werden hoffentlich noch manche gestrichen werden, die Mannigfaltigkeit ist in den Abbildungen nicht so groß wie in den Namen. Die ganz paradoxe Form *Ornithichnites*, die so gar nicht zur Karbonfauna passen wollte, ist ein Indianer-Artefakt (briefliche Mitteilung von DONALD BAIRD). Bei *Barillopus* gehört zu einer kleinen vierfingerigen Hand ein fünfzehiger sehr plumper Fuß, die Schritte sind auffallend kurz. Die Lebensweise solcher Tiere dürfte schwerlich terrestrisch gewesen sein, eine so ungeschickte Bewegung auf dem Lande kann wohl nur als Ausnahme verstanden werden.

Kurze Schritte bei großen Fuß- und Spurbreiten findet man bei Karbonfährten sehr oft. Eine bemerkenswerte Ausnahme ist *Dromopus agilis*, eine Fährte von lacertoidem Habitus, aber 4fingeriger Hand, also vielleicht noch zu den Amphibien gehörend. Nur in *Colletosaurus missouriensis* hat das amerikanische Karbon eine fünffingerige, also echt lacertoide Fährte.

In der Übersicht von 1927 schrieb ich, „die Eigenart der Karbonfährten dürfte nicht in abnormer Zehenzahl bestehen, sondern in einer schwachen Handwurzel, die öfters einzelne Zehen unbelastet ließ“. Allen bisherigen Angaben dreizehiger Karbonfährten ist zu mißtrauen; in einem Fall ließ sich damals schon aus der Abbildung nachweisen, daß nur links der erste Finger fehlt, rechts ist er aus der Richtung der Bruchstücke noch nachweisbar, obgleich die übrige Hand nicht mehr auf der abgebildeten Platte liegt. Vielleicht noch primitiver als *Hylopus* ist *Asperipes*, bei dem die Zehenrichtungen ständig wechseln, als ob gar keine richtige Verfestigung der Hand- und Fußwurzeln dagewesen wäre. Andererseits kann die Sohle hinter dem Beginn der Zehen verbreitert oder verlängert sein, eine Ferse kann den Boden berühren oder von diesem frei bleiben, so daß derselbe Fuß in derselben Folge verschiedene Bilder ergeben kann — man vergleiche dazu die gestrichelten Zusatzkonturen bei BAIRD 1952, Fig. 2 + 3.

Das Gegenteil zu dem genannten, schlank lacertoiden *Dromopus* ist *Baropezia*, deren Zehen äußerst kurz sind, so daß ihre Länge noch nicht  $\frac{1}{4}$  der Fußbreite erreicht. Auch das ist als eine spezialisierte Form anzusehen, wenn auch zunächst nicht ersichtlich ist, was diese Spezialisierung bedeutet.

Da Skelettfunde im Karbon noch spärlich sind, befriedigt ein Vergleich zwischen Fährten und Fußskeletten noch wenig. Die Vierfingerigkeit der Hand und das Fehlen von Krallen bestätigt uns für die Mehrzahl der Fährten, daß sie zu Stegocephalen gehören. Hierzu wurden *Hylopus*, *Limnopus* und *Megapezia* genannt. Zu *Ornithoides* konnte auf den Froschvorfahr *Miobatrachus* verwiesen werden.

Am besten läßt sich die *Colletosaurus*-Fährte mit einem Skelett vergleichen, und zwar mit *Petrolacosaurus*, den PEABODY 1950 als einen unerwartet frühen Protosaurier oder Prolacertilier beschrieben hat (Abb. 51, S. 123).

Karbonische Pelycosaurier sind aus Skeletten bekannt (*Edaphosaurus*), sie ließen sich aber unter den Fährten noch nicht feststellen. Von den im Karbon reichlich vertretenen langkörperigen Stegocephalen mit reduzierten Gliedmaßen wird man keine Fährten erwarten. Ob im übrigen eine Schwanzspur erhalten ist oder nicht, besagt sehr wenig über den Bau des Tieres.

### Die Fährtengesellschaften des Rotliegenden

Über die Rotliegend-Fährten sind wir ziemlich gut unterrichtet, besonders durch die bedeutende Sammlung des Museums zu Gotha, die von H. F. SCHÄFER 1887 begonnen und durch die Veröffentlichungen von W. PABST zu Beginn dieses Jahrhunderts bekanntgeworden ist. Wir beziehen uns auf die letzte derselben (1908), die eine eingehende Beschreibung mit vorzüglichem Bildmaterial auf 35 Foliotafeln gibt. Wie PABST dort angibt, lagen ihm 307 Fundstücke vor, davon 174 von Tambach, 34 von Friedrichroda und 18 von Kabarz, zusammen 226 aus Thüringen; dazu kamen 50 aus Schlesien (Albendorf, Grafschaft Glatz), 9 aus Böhmen (Kalna bei Hohenelbe), 22 aus Mähren (Rossitz). In dem Bestreben, vorurteilsfrei zu arbeiten, hat PABST allzu starre deskriptive Begriffe verwendet, etwa in dem Sinne, daß er „Zehen mit Klauen“ oder „Zehen ohne Klauen“ angibt. Das sind aber Befunde, die bei mangelhafter Erhaltung sehr leicht täuschen können. Über die Unterschiede in der Art dieser Klauen speziell auch beim Vergleich der Zehen eines Fußes, wird nichts gesagt, obgleich schon die Tafeln zeigen, daß in dieser Richtung noch manche Merkmale ausgewertet werden könnten. PABST hat also ein formales System geschaffen, welches teils zu viele, teils aber zu wenige Kategorien enthält, und so wird früher oder später eine Neuberarbeitung nötig sein. Die häufigste Rotliegend-Fährte, *Korynichnium sphaerodactylum* (PABST) wurde seither in mehreren Veröffentlichungen behandelt (LOTZE 1958, KORN 1933, A. H. MÜLLER 1954).

Wir besprechen zuerst die Fährten des oberen Rotliegenden von Tambach, welche am besten belegt sind (Abb. 33). Die des mittleren Rotliegenden verschiedener Fundpunkte sind hauptsächlich wegen der Unterschiede gegen diese bemerkenswert und deshalb anhangsweise zu besprechen.

Für *Korynichnium sphaerodactylum* (PABST) siehe Abb. 5, S. 33 und Abb. 33a.

Die Gattung *Korynichnium* (Keulenfährte), von NOPCSA 1923 aufgestellt, beruht auf dieser Art. Die von PABST unterschiedenen Unterarten sind nach unserer Meinung

zum großen Teil schon durch den verschiedenen festen Untergrund zu erklären, in den sie getreten wurden. Eine Göttinger Platte zeigt sehr deutlich, daß die Zehen zuerst, als der Tonboden noch weich war, ziemlich dick eingedrückt wurden. Auf festerem Boden wurden die Eindrücke der nächsten Fährte schlanker und schließlich wurden von einer dritten und vierten Fährte nur noch die quer zur Zehenspitze liegenden

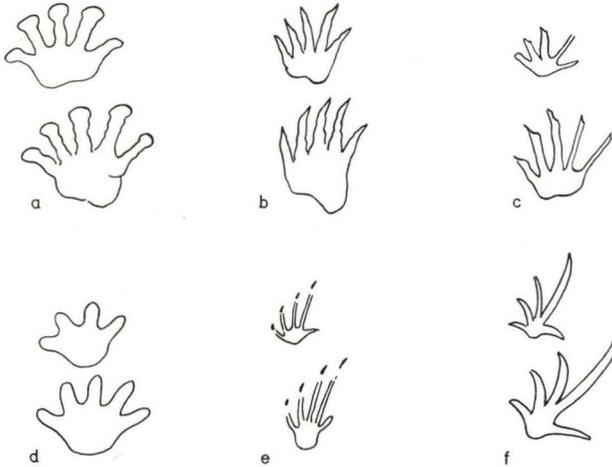


Abb. 33. Fährten des Rotliegenden (Auswahl)

- a) *Korynichnium sphaerodactylum* (PABST)
- b) *Herpetichnium acrodactylum* (PABST)
- c) *Procolophonichnium ? microdactylum* (PABST)
- d) *Baropus haussei* (GEINITZ)
- e) *Tambachichnium schmidti* MÜLLER
- f) *Eumekichnium gampsodactylum* (PABST)

Klauenränder eingedrückt. Die schlankzehige Form ist von NOPCSA *Korynichnium hardakkeri* und von KORN *Korynichnium celer* genannt worden. Die breiten Klauen, deren Form am besten bei MÜLLER 1954, Taf. 17 Fig. 4, abgebildet ist, sprechen für grabende Lebensweise, ebenso wie die Stämmigkeit der Zehen und die breiten Fußwurzeln. Deshalb schloß LOTZE 1928 auf Beziehungen zu den Diadectiden, welche auch wegen ihres mächtigen Schultergürtels für grabende Tiere gelten. Die etwas jüngeren Pareiasaurier haben zwar auch breite Klauen, aber ihre Zehen, besonders die dritten und vierten, sind wesentlich kürzer, diese Tiere kommen also als Erzeuger dieser Fährte nicht in Frage. Etwas besser paßt das Fußskelett von *Diadectes*, das von ROMER und BYRNE 1931 abgebildet wurde (Abb. 46), aber dort sind die äußeren Zehenglieder bedeutend kürzer, so daß diese Gattung selbst ausscheidet, ihre Familie aber noch in Betracht kommt. Gegen die frühere Deutung als Stegocephalen-Fährte spricht noch die körnige Hautoberfläche, die an einigen guten Fußabdrücken zu sehen ist (MÜLLER 1954, Taf. 17 Fig. 2).

Die Beweisführung von KORN, welcher Beziehungen zu den Procolophoniden sehen wollte, überzeugt uns nicht. Was KORN Schwimmfährte nannte, zeigt uns nur,

daß diese Schlammfläche betreten wurde, als sie noch von Wasser bedeckt war; man darf auch allgemein daraus schließen, daß gelegentliche Wassertümpel von den Tieren gequert wurden. Trotz der verschiedensten Ausbildungen dieser Fährtenart sind Schwanzspuren bisher nicht gefunden worden.

„*Ichnium*“ *sphaerodactylum minus* (PABST) ist vorläufig noch als Unterart zu betrachten, es ist möglich, daß es nur eine Jugendform der Hauptart ist.

*Herpetichnium acrodactylum* (PABST) (Abb. 6b, c, 33b) dagegen zeigt meistens Schwanzspuren, dazu gelegentlich gitterartige Abdrücke der Bauchhaut. Dies Tier trug also den Körper sehr nahe über dem Boden. Die Zehen trugen Krallen, die jedoch etwas schief zu stehen pflegten, besonders im zweiten Finger. Wir vermuten dazu, daß es sich hier um eine Art Raubtierklauen handelte, die beim Laufen geschont wurden. Während der Hinterfuß regelmäßig eine lange Fußsohle mit einer Art Ferse hat, kann beim Vorderfuß die Ulnarpartie der Handwurzel abgeformt sein oder fehlen. Im 2. Fall ist die Unterscheidung von Vorder- und Hinterfuß erschwert, und es sieht so aus, als ob PABST diesbezüglich mehrmals geirrt habe. Die nach vorn weisenden Zehen drei und vier sind im Hinterfuß gleich lang, im Vorderfuß nicht. Eine undeutliche Quergliederung der Zehen ist vorhanden.

Das Fußskelett von *Haptodus (Pantelosaurus) saxonicus* HUENE, nach dem Gipsabguß rekonstruiert (Abb. 6a, b), paßt zu dieser Fährte, aber auch ohne diesen Vergleich ist schon an Pelycosaurier gedacht worden (ABEL 1935).

PABST hat drei Unterarten unterschieden: *acrodactylum curvatum* läßt sich leicht in seiner Besonderheit durch eine sehr weiche Unterlage erklären, ist also zu streichen. Deutlich verschieden ist dagegen *acrodactylum dispar*, und zwar durch kleinere Vorderfüße. *Acrodactylum alternans* ist weniger eindeutig, aber wahrscheinlich auch etwa Besonderes. Auf der Platte Gotha 1823, die PABST 1908, Taf. 15 Fig. 1, abgebildet hat, zeigt übrigens nicht nur — wie angegeben — eine von drei Trittfolgen die alternierende Anordnung, sondern auch eine zweite. Diese Feststellung erscheint uns angebracht, um zu zeigen, wie unsicher die früheren Deutungen sind.

Typisch lacertoid ist *Eumekichnium gampsodactylum* (PABST), die zwar auch bei Tambach gefunden wurde, aber nicht am Hauptfundpunkt Bromacker, sondern an dem stratigraphisch älteren Fundpunkt Birkheide. Der Gattungsname stammt von NOPCSA 1923. Von HUENE hat 1956, S. 424, diese Fährte bezogen auf das Skelett von *Trentinosaurus* DAL PLAZ 1952.

Untypisch lacertoid ist die von PABST als *Dolichodactylum* bezeichnete Fährte, von der in Göttingen eine gute Platte vorliegt. Unter dem Namen *Procolophonichnium microdactylum* (PABST) hat MÜLLER 1954 einen neuen Fund beschrieben und damit den bei PABST 1908 wieder untergegangenen Namen für eine im Anfang nur mangelhaft überlieferte Form wiederhergestellt. *Tambachichnium schmidti* MÜLLER 1954 wird von diesem Autor ebenfalls zu den Cotylosauriern gestellt, und zwar in die Nachbarschaft der Procolophonidae. Diese Art zeigt allerdings eine erhebliche lacertoide Staffellung der vorwärts gerichteten Zehen, ihre Verbindung mit bestimmten Reptilien ist noch problematisch.

Insgesamt sind etwa 9 Fährtenarten von Tambach zu unterscheiden. Unter ihnen überwiegt bei weitem das zu den Diadectiden gestellte *sphaerodactylum*, durch welches jedenfalls plumpe Cotylosaurier belegt sind. Schlanke Cotylosaurier aus der Nachbarschaft der Procolophonidae sind auch vertreten, ferner Tiere mit lacertoidem Fußbau, die sowohl zu Cotylosauriern als auch zu Prolacertiliern oder Protorosauriern gehören können. Von solchen gibt es in den Südalpen den *Trentinosaurus*. Die zweite Rolle spielen kurzbeinige Pelycosaurier der Großgattung *Haptodus*, mit denen die *acrodactylum*-Fährte verglichen wird. Nach dem Fußbau gehört *Datheosaurus* (SCHRÖDER 1904) aus schlesischem Rotliegenden in die Nähe (Abb. 49). Auf die Ökologie der Tambacher Fundschichten kommen wir am Schluß dieses Kapitels noch zu sprechen.

Die ebenfalls von PABST bearbeiteten älteren Fährtenesellschaften des Rotliegenden zeigen nur unbedeutende Unterschiede: Zur Gattung *Korynichnium* können trotz kleiner Unterschiede die Arten *cottae* (POHLIG 1892), *pachydactylum* (PABST 1908) und *brachydactylum* (PABST 1908) gerechnet werden. Die erste von ihnen vertritt die Gattung bei Friedrichroda. PABST hat sie zu *sphaerodactylum* gerechnet, LOTZE und KORN wollten sie nicht einmal bei der Gattung *Korynichnium* belassen, obwohl der Unterschied — dickere Zehenenden — auch nach ihrer Ansicht nur graduell ist. Sehr eigenartig sieht „*pachydactylum ungulatum*“ PABST 1908, Taf. 19, aus, welches eigentlich *leisnerianum* GEINITZ heißen muß. Hier sieht man ein Stück vor den Zehenenden Kralleneindrücke, aber diese sind so sehr seitlich verschoben, daß es sich auch um seitliche Ecken von Breitklauen handeln könnte. Verbreiteter als bei Tambach sind die lacertoiden Fährten der *gampsodactylum*-Gruppe, bei denen *gampsodactylum minor* und *tenue* vielleicht nur Jugendformen sind. „*Anacolodactylum*“ PABST, das eigentlich *salamandroides* GEINITZ heißen muß, ist eine kleine salamandroide Fährte. Nur *Saurichnites cablikae* GEINITZ (PABST 1908, Taf. 31) ist etwas Besonderes und harrt noch der Deutung.

Auch im westlichen Deutschland gibt es mehrere Fährten-Fundstellen im Rotliegenden. Die wichtigste ist Nierstein am Rhein, über die SCHMIDTGEN mehrfach berichtet hat, auch ABEL 1935 (S. 256–261). Stratigraphisch ist Nierstein ebenso wie Tambach Ober-Rotliegendes (Kreuznacher Schichten). Von seinen Reptilfährten ist gut erhalten eigentlich nur *Eumekichnium gampsodactylum stageri* SCHMIDTGEN. Abgebildet wurde auch *Korynichnium pachydactylum friedrichrodanum* und genannt *Korynichnium cottae*. Besonders interessant sind die Arthropodenfährten, von denen SCHMIDTGEN 21 verschiedene Formen angemeldet, aber nur wenige abgebildet hat. Ein Teil von ihnen läßt sich auf Insekten beziehen.

Ein ähnliches Alter wie Tambach hat auch der Grödener Sandstein der Südalpen, aus dem ABEL 1929 einen recht deutlichen Fußabdruck von *Herpetichnium acrodactylum* beschrieben hat. Andere ebenfalls nur einzelne Fußindrücke von dort sind von LEONARDI 1952 abgebildet worden. Der eine erscheint dreizehig, wäre also mit *Barypodus tridactylus* GILMORE zu vergleichen. Der andere zeigt vier kräftige, bekrallte Zehen, dabei keine erkennbare Fußsohle; er wurde als „chirotheroid“ bezeichnet, aber das entscheidende Merkmal, die opponierte fünfte Zehe, ist auf dieser Abbildung nicht zu sehen. Reichlicher kommt dort *Eumekichnium gampsodactylum*

vor. In den Bergamasker Alpen fand DOZY (1935) in Rotliegend-Schichten zwei Fährten, von denen die eine in die Nähe von *gampsodactylum* gehört und auf *Araeoscelis* oder *Trentinosaurus* bezogen werden kann.

Von der anderen wurde mit Recht ein digitigrader Gang festgestellt, aber das reicht nicht zur Einordnung: zwischen Kröten und Theriodontiern bleiben allzu viele Möglichkeiten. Es wäre besser gewesen, für beide Fährten keine neuen Gattungsnamen zu verwenden; derartig mangelhaft begründete Namen bringen mehr Schaden als Nutzen.

Rotliegend-Alter hat auch die Fährten-gesellschaft von Hamstead in England, die HARDAKKER 1912 beschrieben hat. Es ist überraschend, daß alle 11 dort vorkommenden Arten mit solchen identifiziert werden konnten, die PABST aus dem deutschen Rotliegenden beschrieben hat; in der Mehrzahl der Fälle wurde das durch überzeugende Umrißzeichnungen belegt. Außer Tambacher Arten — das eigentliche *acrodactylum* fehlt allerdings — sind wieder einige Arten des thüringischen Mittel-Rotliegenden dabei, wie *gampsodactylum*, *cottae* und *pachydactylum*. Auch kleine Zweige von *Walchia* kommen bei Hamstead vor und drei Arten von Arthropoden-Fährten.

Zwei bis 25 cm lange Fußindrücke aus dem Perm von Berea, West-Virginia, sind von ABEL 1936 (S. 109 Fig. 86) abgebildet und auf Pelycosaurier (? *Dimetrodon*) bezogen worden. Nach unserer Ansicht handelt es sich um ein sehr großes *Korynichnium*, also die Fährte eines Diadectiden. Von *Dimetrodon* ist wohl eine Pelycosaurier-Fährte zu erwarten, weil die bekannten Füße des verwandten *Edaphosaurus* derartige Proportionen haben (s. auch S. 85 und 118).

Knochenfunde im Rotliegenden: Für das Rotliegende Thüringens gibt HUENE (bei RÜHLE VON LILIENSTERN 1952) an Knochenfunden nur *Branchiosaurus* cf. *amblystoma* CREDNER an, den REICHARDT in den Gehrreiner Schichten des untersten Rotliegenden gefunden hat. HUENE vergaß dabei anzugeben, daß *Branchiosaurus* in den Goldlauterer und besonders in den Oberhöfer Schichten reichlich, stellenweise sogar massenhaft gefunden wurde. Es handelt sich offenbar um Larven, die Kiemenstützen sind noch vorhanden. Nach ROMER gehören sie zu großen Labyrinthodonten der *Eryops*-Gruppe.

Aus dem Rotliegenden Sachsens hat CREDNER 1881-1893 weitere Stegocephalen bekanntgemacht, darunter den aus dem Saarland bekannten *Archegosaurus* — aber auch die ältesten Reptilien Deutschlands, *Palaeohatteria* und *Kadaliosaurus*.

Zu den Cotylosauriern (Familie Diadectidae) gehört nach ROMER 1925 ein unvollständiger Wirbel, den HERMANN VON MEYER 1860 als *Phanerosaurus naumanni* beschrieben hat, was uns als Hinweis für die Sphaerodactylum-Fährte wichtig ist. Nicht dazu gehört *Phanerosaurus pugnax* GEINITZ 1882, ein Stegocephalenrest.

Die Protorosaurier sind im Rotliegenden vertreten durch *Kadaliosaurus*, den CREDNER 1889 beschrieben hat und der der berühmten amerikanischen *Araeoscelis* sehr nahestehen soll. Nach HUENE 1952, S. 2, ist auch *Protorosaurus* selber, sonst ein Kupferschieferfossil, im Rotliegenden von Friedrichroda gefunden worden, und zwar schon 1700 (die berühmte „Kinderhand“, veröffentlicht 1790 von RIESS). Danach hätte der Steinbruch am Gottlob bei Friedrichroda nicht nur die zuerst bekanntge-

wordenen Rotliegend-Fährten geliefert, sondern auch einzelne Skelettreste — diese vermutlich aus der Schieferlinse, welche auch zahlreiche Fische und Pflanzen geliefert hat, darunter hauptsächlich *Walchia (Lebachia) piniformis*, die auch bei Dresden (Niederhäßlich) die Saurierfunde begleitet.

Zu den Pelycosauriern, den damaligen Herren der Schöpfung, gehören *Palaeohatteria*, *Pantelosaurus* und *Datheosaurus*, die von ROMER und HUENE neuerdings als Untergattungen zu *Haptodus* GAUDRY gestellt werden. Von *Palaeohatteria* sind mehrere Skelette beschrieben worden, von *Pantelosaurus* die schöne Platte des Leipziger Museums, die 7 Skelette enthält. Unsere Abbildung 6 vergleicht das Fußskelett von *Pantelosaurus* mit der *acrodactylum*-Fährte. *Datheosaurus*, den SCHROEDER 1904 aus Schlesien beschrieben hat, zeigt nur spärliche Reste des Fußskelettes, aber diese genügen, um die Pelycosaurier-Merkmale zu zeigen (Abb. 49).

Ein weiterer Pelycosaurier ist *Edaphosaurus*, belegt durch einen Wirbel mit hohem Dornfortsatz, den JAEKEL noch zu *Naosaurus* gerechnet hat. Die Füße des *Edaphosaurus*-Skeletts in der Tübinger Sammlung sind denen von *Haptodus* ähnlich.

Bestätigt und ergänzt wird diese Tiergesellschaft durch Knochenfunde im Rotliegenden des Beckens von Autun in Frankreich. Neben Pflanzen, Insekten und Amphibien kommen dort vor: 1 Cotylosaurier, und zwar *Diadectes* (HUENE 1956, S. 172). Von Pelycosauriern sind vier gemeldet, nämlich *Haptodus* nebst seiner Untergattung *Callibrachion*, *Naosaurus* und *Stereorhachis* aus der Familie Ophiacodontia.

Ökologie: Während es im untersten Rotliegenden noch feucht war und Kohlenflöze entstehen konnten, nahmen späterhin die roten Gesteinsfarben zu, Fische und Pflanzen wurden seltener, das Klima semiarid. Die ältere Fährtengesellschaft des thüringischen Rotliegenden wurde in einem Sandstein am Gottlob bei Friedrichroda gefunden, in unmittelbarer Verbindung mit einem Schieferpaket, das reichlich Fische und Pflanzen enthielt.

Anders im Oberrotliegenden:

Der Lebensort der Tambacher Fauna war eine Niederung, die gelegentlich überschwemmt wurde. Dabei wurden mit den Abtragungsprodukten eines semiariden Landes mitunter auch Pflanzenteile eingespült, meistens kleine Zweigstückchen von *Walchia*, ausnahmsweise einmal ein Farnblatt. Nähere Angaben macht MÜLLER 1954. Häufig, aber noch nicht befriedigend gedeutet sind die Spiralbündel von *Spongillopsis dyadica* GEINITZ. ABEL vermutete in ihnen spiralig eintrocknende Pflanzen ähnlich der südafrikanischen Wüstenpflanze *Welwitschia mirabilis*, A. H. MÜLLER 1956 wurmähnliche Tiere, die auch gestreckte Spuren hinterließen.

Während diese Flächen trockneten, wurden sie von zahlreichen Reptilien besucht, die ihre Fährten teilweise auf weichem Boden hinterlassen haben, teilweise noch unter Wasser — die sogenannten Schwimmfährten. Auch später, als die Tonschicht schon fast trocken war, haben dieselben Reptilien Fährten hinterlassen, die nun allerdings ganz anders aussehen, da sich zuletzt nur noch die Klauenränder eingedrückt haben. Zuletzt entstanden in dieser Tonschicht Trockenrisse. Durch sie werden oft die Fährten

zerrissen, so daß man sie zur Erzielung eines richtigen Bildes zeichnerisch wieder zusammnrücken muß. Ob der bedeckende Sand — die meisten Platten sind Sandsteinpositive — aufgespült oder aufgeweht wurde, wird sich im einzelnen kaum entscheiden lassen.

Stratigraphische Vergleichstabelle

Südafrika	Mitteleuropa	Nordrußland	Nordamerika
	Rhät		Connecticut Sdst
	Mi.-unt. Keuper		Brunswick
<i>Cynognathus</i> <sup>1)</sup> -Z.	Muschelkalk		
<i>Procolophon</i> <sup>2)</sup> -Z. <i>Lystrosaurus</i> <sup>3)</sup>	Buntsandstein	VI, <i>Capitosaurus</i> <sup>5)</sup> V, <i>Benthosuchus</i> <sup>5)</sup>	Moenkopi
<i>Cistecephalus</i> <sup>3)</sup> <i>Endothiodon</i> <sup>3)</sup>	Zechstein	IVb, <i>Proelginia</i> <sup>2)</sup> } <i>Pareiasaur.</i> <sup>2)</sup> IVa, <i>Scutosaurus</i> <sup>2)</sup>	
<i>Tapinocephalus</i> <sup>4)</sup>	Kupferschiefer Cornberger Sdst	III, Pelycosaurier	Coconino
	Ob. Rotliegend	II, <i>Titanophoneus</i> <sup>4)</sup> I, <i>Rhopalodon</i> <sup>1)</sup>	

Systematische Zugehörigkeit der genannten Leitfossilien:

1) Theriodontier; 2) Cotylosaurier; 3) Anomodontier; 4) Dinocephale; 5) Stegocephale

### Die Fährtenegesellschaft des Oberperm (Zechsteinzeit)

Jeder Geologiestudent lernt etwas von den Reptilien des oberen Perm, die hauptsächlich aus Südafrika und dem nordöstlichen Rußland (Gouvernement Perm) bekanntgeworden sind — vielleicht auch, daß bei Elgin in Schottland und an einigen anderen Stellen der Erde davon auch etwas gefunden wurde, aber nicht in Mitteleuropa.

Hier hat der Kupferschiefer nur wenige Reptilien geliefert, und unter diesen fehlen die eigentlich kennzeichnenden Formen jener Zeit.

Und doch sind mehrere Gruppen der berühmten säugetierähnlichen Reptilien, welche sich damals über die ganze Erde verbreiteten, auch bei uns gewesen. Zum

Beweis führten zwei Wege: Der direkte Vergleich der Cornberger Fährten mit den in Südafrika gefundenen Fußskeletten, und der indirekte Vergleich, der zunächst altersgleiche Fährtenegenschaften anderer Länder heranzieht. Im beschreibenden Teil wurden nur die nächstliegenden Vergleiche durchgeführt; zur Einfügung in die Gesamtentwicklung muß der Rahmen etwas weiter gespannt werden.

Wir würden an der Oberfläche bleiben, wollten wir nur Formähnlichkeiten feststellen, wie sie etwa zwischen unserem *Harpagichnus* und dem englischen X<sub>2</sub>-X<sub>4</sub> HICKLING's bestehen. Die Sache bekommt ein anderes Gesicht, sobald wir aus den Fährten diese oder jene Tiergruppe hier oder dort feststellen. Dabei müssen wir uns leider auf eine provisorische, auf Abbildungen gegründete Lösung beschränken. Bei den englischen Permährten handelt es sich nämlich um Material verschiedener Museen und von verschiedenen Fundorten, deren stratigraphische Positionen teilweise unstritten sind. Kurz, eine Neuuntersuchung muß einem Kenner der Verhältnisse überlassen bleiben, obgleich der Austausch von Latex-Negativen technisch ganz einfach wäre. In den Begriffen richten wir uns nach HICKLING und müssen es offenlassen, ob dieser die Angaben und Tafeln JARDINE's von 1853 stets richtig interpretiert hat (Abb. 4, S. 29). Vollständig war die Wiedergabe nicht, es fehlen die (ohne unterscheidbare Zehen erhaltenen) Arten *Chelichnus gigans* und *titan* JARDINE.

Die Fauna des amerikanischen Coconino-Sandsteins, der hauptsächlich aus dem Grand Canyon des Colorado bekannt ist, wurde vollständiger abgebildet und beschrieben (Abb. 34); aber auch für diese ist es ein Wagnis, Fährtengruppen bestimmten Tiergruppen lediglich auf Grund der Abbildungen zuweisen zu wollen.

Dieses Wagnis muß aber einmal unternommen werden, und allzu groß scheinen die Irrtumsmöglichkeiten nicht mehr zu sein. Es liegt jetzt genug Material für eine begründete Auswahl unter den Möglichkeiten vor, und wir müssen wählen, um überhaupt vergleichen zu können. In Einzelheiten mögen sich später Korrekturen ergeben. Ihnen den Weg nicht zu verstellen, dazu können wir praktisch nur beitragen durch Zurückhaltung in Zahl und Aussageinhalt der neuen Namen.

Zur Gewinnung einer Übersicht stellen wir zunächst fest, daß Stegocephalen und schwere Cotylosaurier im Gegensatz zum Unterperm nur ganz wenig vertreten sind.

Eine nur in zwei Fußindrücken vorhandene Cornberger Stegocephalen-Fährte wurde verglichen mit der amerikanischen *Baropezia eakini* GILMORE, zu der bei der Revision durch BAIRD 1952 auch GILMORE's *Baropus coconinoensis* gerechnet wurde. Eine zweite Stegocephalen-Fährte des Coconino gehört nach BAIRD ebenfalls zu *Baropezia*, nämlich *arizonae* GILMORE (früher ein *Allopus*?).

In England kommt wieder ein anderer Stegocephale vor, nämlich die von HICKLING, Taf. 1 Fig. 5, abgebildete, aber nicht beschriebene Fährte, die große Ähnlichkeit hat mit *Marpurgichnium* SCHINDEWOLF des unteren Buntsandsteins.

Aus fraglichem Coconinosandstein eines anderen Fundgebietes haben FAUL & ROBERTS 1951 unter der Bezeichnung C 4, 45 eine sehr eigenartige Fährte abgebildet, bei der vorn wie hinten nur die fünften Zehen gradeaus gerichtet sind, alle anderen

mehr oder weniger einwärts. Rechnet man damit, daß wie in einigen Fußindrücken dieser Fährte die 5. Zehen fehlen können, so bekommt man genau den von GILMORE 1926 abgebildeten *Dolichopodus tetradactylus* (unsere Abb. 34b zeigt *Dolichopodus* in diesem Sinne ergänzt). Die Fußstellung ist hier nicht, wie angegeben ist, lacertoid; vergleichbar sind allenfalls rezente Krötenfährten.

Unter den schweren *Cotylosauriern* wären eigentlich die Pareiasaurier noch zu erwarten; in keiner der drei Fährtenesellschaften ließen sich jedoch Fährten zu diesen

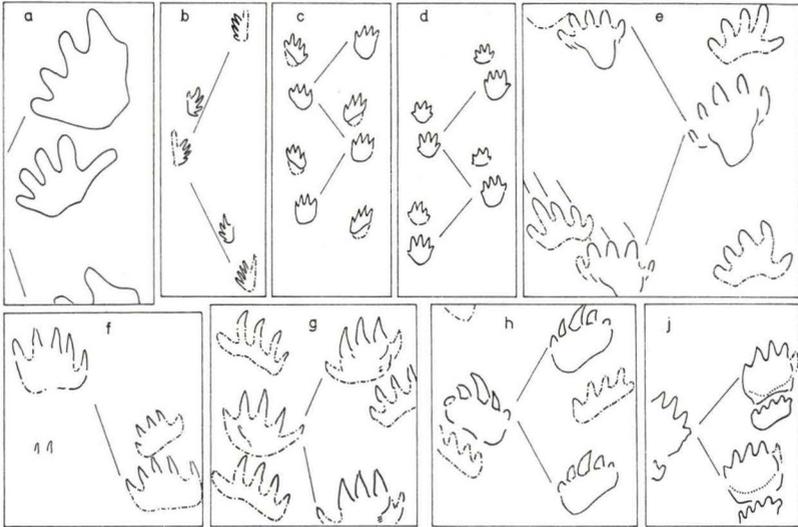


Abb. 34. Die von GILMORE beschriebenen Fährten aus dem Coconino-Sandstein des Grand Canyon. — Die Zickzacklinien verbinden die jeweils größeren Fußindrücke, die bei b, c und d auf die Hinterfüße, sonst wahrscheinlich auf die Vorderfüße zu beziehen sind. Ergänzungen strichpunktiert. Die Zahl hinter dem Namen bedeutet jeweils die Schrittlänge in cm.

- |   |   |
|---|---|
| a) <i>Baroepzia eakini</i> 30           | f) „ <i>Nanopus</i> “ <i>maximus</i> 27 |
| b) <i>Dolichopodus tetradactylus</i> 17 | g) <i>Barypodus tridactylus</i> 14      |
| c) <i>Laoporus noblei</i> 11            | h) <i>Agostopus medius</i> 17           |
| d) <i>Nanopus merriami</i> 14           | i) <i>Agostopus matheri</i> 11          |
| e) <i>Barypodus metszeri</i> 24         |   |

durch verschiedenartig bekrallte Zehenenden ausgezeichneten Tieren finden. Die Fährten schlanker *Cotylosaurier* müssen zum lacertoiden Typ gehört haben, ebenso wie die der Protosaurier und Prolacertilier. In diese große Gruppe gehört die englische Fährte  $LC_1$  (HICKLING Taf. 2 Fig. 14). Beim Cornberger Material kann man nach dem Verhalten der 5. Zehe weiter unterscheiden: Wenn diese nicht viel kürzer ist als die anderen, rechnen wir mit *Cotylosauriern*: Fährtenegattung *Phalangichnus*. Ist sie abgespreizt, dann kommen Protosaurier in Betracht: Fährtenegattung *Akropus*. Übernimmt sie die Funktion einer Ferse, dann ist an frühe Eosuchier zu denken: Fährtenegattung *Palmichnus*.

Als zweite Gruppe rechnen wir zu den Anomodontiern, die von anderen mit dem weniger glücklichen Namen „Dicyodontier“ bezeichnet werden, aus allen drei Fundgebieten die häufigsten Fährten. Sie haben kurze, wenig bewehrte, vorwärtsgerichtete Zehen und große Fußsohlen. Wir unterschieden bei Cornberg vier Arten, in England etwas mehr, wie bei der Beschreibung dieser Gattung gezeigt wurde. Im amerikanischen Coconino-Sandstein ist *Laoporus noblei* LULL die häufigste Fährte; Unterschiede gegen *Chelichnus* sind bisher nicht festgestellt worden, die Zusammengehörigkeit wurde von GILMORE schon vermutet. Der ältere und gültige Name ist *Chelichnus*.

Die dritte Gruppe, die nach unserer Vermutung auf *Dinocephalen* bezogen wird, ist durch größere Formen vertreten. In der Hauptsache ist es bei uns wie in Amerika die Gattung *Barypodus*. *Agostopus*, in dem RÜHLE VON LILIENSTERN und HUENE eine Schildkröte sehen möchten, gehört ganz in die Nähe, ebenso *Nanopus maximus*. Es sind plumpe Tiere, deren Schrittlänge nicht größer ist als ihre Spurbreite. Die Bevorzugung der drei mittleren Zehen erinnert tatsächlich an die Dreizehenschildkröten = Trionychidae. Es sei noch einmal festgestellt, daß es sich schwerlich um Pareiasaurier handeln kann, weil lange spitze Krallen vorhanden sind und nicht breite Klauen wie bei diesen. Sehr unsicher ist noch die Zugehörigkeit einiger plumper Fährten des englischen Perm, bei denen eine nahe Übereinstimmung mit Cornberger oder Coconino-Fährten nicht besteht, aber vielleicht eine gewisse Verwandtschaft. Gemeint sind die Arten *loxodactylus* und *sauroplesius*; die ursprüngliche Verbindung der zweiten mit dem „Gattungsnamen“ *Herpetichnus* JARDINE darf nicht als Verwandtschaft mit *Herpetichnium acrodactylum* des Rotliegenden mißverstanden werden.

In die vierte Gruppe stellen wir Fährten mit ebenfalls kurzen krallentragenden Zehen, die wir zu Theriodontiern (*Gorgonopsia* und *Therocephalia*) rechnen. Bei ihnen wird das Körpergewicht nicht mehr vom Fußballen getragen, sondern von den starken Zehenenden, die ihrerseits mit Krallen bewehrt sind. Auf solchen Krallenballen laufen auch die heutigen Raubtiere, aber diese haben außerdem ein gemeinsames Metatarsalpolster. Dies fehlt unseren *Harpagichnus*-Fährten, deren Fuß also doch etwas anders belastet wurde als der unserer Raubtiere. Während Hunde und Katzen den Anfang und das Ende ihrer Zehen belasten, liegt bei diesen Reptilien der Zehenanfang frei wie bei den Huftieren. Man kann aber nicht von Unguligradie reden, da die Kralle selbst ja nur wenig Last getragen hat. Außer *Harpagichnus* von Cornberg gehört hierher die englische Fährtengruppe, welche HICKLING als X<sub>2</sub>, X<sub>3</sub> und X<sub>4</sub> bezeichnet hat. Im Coconino scheint etwas Derartiges nicht vorzukommen. Schließlich gibt es unter den neuen deutschen Funden noch lacertoide Fährten, die wir nicht auf Cotylosaurier beziehen, nämlich den ? Eosuchier *Palmichnus* und den Protorosauriden *Akropus*.

Stellen wir dem die Knochenfunde gegenüber, so ist aus Mitteleuropa nur ein Weniges aus dem Kupferschiefer verfügbar. Die erste Vergleichsmöglichkeit gibt der altbekannte *Protorosaurus*, dessen Fußskelette gut erhalten sind und ausgezeichnet zu der Cornberger Fährte *Akropus diversus* passen. Die Beziehung dieser Fährten-gattung auf Protorosaurier war schon durch RÜHLE VON LILIENSTERN 1939 gefunden worden. Eine zweite Art der Gattung *Protorosaurus* ist nach HUENE 1956, S. 424 der

kleine von WEIGELT beschriebene „*Gracilisaurus*“ *ottoi*. Ein 3. Reptil des Kupferschiefers, *Parasaurus geinitzi* H. v. MEYER wird heute von HUENE in die Nähe von *Sclerosaurus*, also zu den Pareiasauriern, gestellt; das bekannte Fußskelett des Pareiasauriers *Sclerosaurus armatus* aus dem Buntsandstein zeigt keine Beziehung zu irgendeiner Cornberger Fährte. Das 4. Reptil des Kupferschiefers ist der kleine leichte *Weigeltisaurus* und das fünfte ein nur durch einen Rückenwirbel belegter Nothosauride. Der eine soll ein Baumtier, der andere ein Wassertier gewesen sein, als Fährten-erzeuger sind beide von vornherein nicht zu rechnen.

Die großen kontinentalen Ablagerungsgebiete des oberen Perm liefern mehr Vergleichsmöglichkeiten. Das trifft insbesondere zu für die dem Kupferschiefer etwa zeitgleiche südafrikanische Tapinocephalus-Zone und die russische Zone III. Über die beiden jüngeren Zonen des Oberperm braucht in diesem Zusammenhang nur wenig gesagt zu werden, da nur ein kleiner Fährtenfund eine Beziehung gibt.

Die Tapinocephalus-Zone enthält nach der Liste bei O. KUHN (Fossilium Catalogus 79, 1937) 44 Gattungen, darunter 3 Pareiasaurier, 19 Dinocephalen, 2 Dromasaurier, 2 Anomodontier und 18 Theriodontier — wobei die letzte Gruppe aufgegliedert ist in 5 Gorgonopsia und 13 Therocephalia.

Aus dem unteren Oberperm Rußlands sind an derselben Stelle genannt: 1 Cotylosaurier, 1 Pelycosaurier, 7 Dinocephalen, 1 Anomodontier und 1 Theriodontier.

Ein Cotylosaurier und 5 Anomodontier fanden sich bei Elgin in Schottland in einer etwas jüngeren Einheit, über die am Schluß dieses Kapitels noch etwas zu sagen ist.

Aus diesen Zusammenstellungen geht hervor, daß man in den Landablagerungen der älteren Zechsteinzeit am ehesten Dinocephalen, Anomodontier und Theriodontier erwarten darf. Das paßt auf das beste zu unseren Cornberger Fährten, teilweise auch auf die verglichenen Fährtenengesellschaften aus England und Nordamerika.

Wir können nunmehr versuchen, ein Lebensbild für das ältere Oberperm Mitteleuropas zu zeichnen, wobei Kupferschiefer und Cornberger Sandstein gemeinsam berücksichtigt werden können.

Für den Strand des Kupferschiefermeeres hat MÄGDEFRAU 1948 ein Vegetationsbild gegeben, das eine lockere Besiedlung mit Nadelhölzern am Strande des Meeres zeigt; dies Bild beruht auf den Pflanzenfossilien, die als verschwemmte Stücke im Kupferschiefer gefunden werden. Wenn einige von diesen, insbesondere die Gattung *Archaeopodocarpus*, von anderen Paläobotanikern anders gedeutet werden, wird das ansprechende Bild nur wenig beeinträchtigt. Zur Belebung der Landschaft hat MÄGDEFRAU einen *Protorosaurus* hineingezeichnet, leider mit falscher Beinstellung; die von ABEL 1939, S. 164, gegebene Zeichnung paßt bedeutend besser zu unseren Fährten. Um den Cornberger Funden gerecht zu werden, müßte man an diesen Nadelwald eine ausgedehnte Dünenlandschaft anschließen.

Außer den besprochenen Reptilien wären die beiden Skorpione zu bedenken, die bei Cornberg und am Colorado ihre Spuren hinterlassen haben. Da jedoch Skorpione nächtliche Tiere sind, und die Steine, unter denen sie sich tagsüber zu verstecken pflegen, im Cornberger Sandstein nicht gefunden wurden, können sie auf einem Tagesbild der Cornberger Landschaft nicht erscheinen.

Für das höhere Oberperm müßte man ein etwas anderes Bild geben, da haben sich bei uns die Salzpfannen breit gemacht, in welche ab und zu das Meer eingedrungen ist. Die Nadelhölzer sind aber nicht verschwunden, ihr Blütenstaub kann im Steinsalz nachgewiesen werden, und verschiedene Koniferenpollen sind als Leitfossilien im Salz verbreitet.

Wenn auch, wie LOTZE gezeigt hat, die großen und weitverbreiteten Salzlager der Zechsteinzeit ebenso wie frühere und spätere Salzfolgen an die Trockengürtel der Erde gebunden waren, erreichte die Salzabscheidung damals doch außerordentliche Ausmaße. Bei der engen Verbindung, die stets zwischen organischen und anorganischen Vorgängen bestanden hat, könnte man überlegen, ob nicht Mitteleuropa, soweit es an die Salzbecken angrenzte, damals in ähnlicher Weise von den Anomodontiern kahl gefressen worden ist wie heute Nordafrika von den Ziegen.

Zur allgemeinen Entwicklung der Reptilien kennzeichnet ROMER die Tapinocephalus-Zone, die er in einem für uns nicht brauchbaren Sinne Mittelperm nennt, durch die großen Dinocephalen, unter welchen es carnivore Titanosuchier und herbivore Tapinocephalen gibt. Anomodontier sind dabei, aber noch relativ klein und selten.

Die beiden nachfolgenden südafrikanischen Reptilzonen, die nach *Endothiodon* und *Cistecephalus* benannt werden, entsprechen ungefähr unserem mittleren und oberen Zechstein. In ihnen sind Anomodontier die häufigsten von allen Wirbeltieren. Dazu kommen als fortgeschrittene Fleischfresser die beiden Theriodontier-Gruppen Gorgonopsia und Therocephalia, die weiterhin bis zum Ende des Perm noch sehr formenreich sind. In der Endothiodon-Zone sterben die Dinocephalen aus, in der Cistecephalus-Zone kommen die Cynodontier hinzu.

In diese Zeit wird der schottische Fundpunkt Elgin gerechnet, weil unter seinen fünf Anomodontiern die hochspezialisierte *Geikia* ist. In die Nachbarschaft der Fundschicht gehört ein Sandstein, der sogenannte Cummingstone, mit der bei Mansfield nicht vorkommenden Fährte *Chelichnus megachirus* HUXLEY (Cl<sub>5</sub> bei HICKLING), für die man wegen der großen Hand schon eine Beziehung zu den altriadischen Lystrosauriden vermuten kann.

### Die Fährtenegesellschaft des Buntsandsteins

Die wissenschaftliche Entdeckung der *Chirotherium*-Fährten fand 1834/35 statt: der Finder war SICKLER, die erste Veröffentlichung war von BERNHARDI und der Name wurde von KAUP gegeben. Auch A. v. HUMBOLDT hat sich 1835 dazu geäußert. Die Steinbrüche von Heßberg bei Hildburghausen versorgten in den nachfolgenden Jahrzehnten viele Museen mit den schönen Fährtenplatten.

Vermutlich sind aber solche Fährten schon viel früher beachtet worden. So konnte KIRCHNER 1941 gute Gründe dafür beibringen, daß schon eine mittelalterliche Fassung der Seyfried-Sage von einer Kenntnis der bei der Seyfriedsburg im Tal der fränkischen Saale vorkommenden Chirotherien beeinflusst wurde.

Zur Deutung dieser Fährte ist zunächst an Affen oder Beuteltiere gedacht worden, danach hat man allzu lange versucht, die Chirotherien mit den bekannten Schädeln der Labyrinthodonten zu verbinden. Die größte Chirotherien-Platte, die des Jardin

des Plantes in Paris, trug noch 1931 das Etikett „Tiges de Labyrinthodon“, und ein verbreitetes deutsches Lehrbuch bildete noch 1926 *Chirotherium* als Stegocephalen-Fährte ab. Nach dem Vorgang von GAUDRY 1896, WATSON (1914) und JOHANNES WALTHER (1917) wurde sie von NOPCSA (1923) zu den dinosauroiden Fährten gerechnet, teilweise jedoch auch zu den crocodiloiden.

SOERGEL's gründliche Untersuchung von 1925 brachte das Ergebnis, daß es sich um Pseudosuchia handelt. Sehr im Gegensatz zu den auf Vermutungen begründeten früheren Meinungen wurden jetzt eindeutige osteologische Befunde verwendet, und diese Deutung wird nicht mehr umzuwerfen sein. Die ganze Ichnologie wurde durch SOERGEL's Arbeit auf eine bessere Grundlage gestellt.

Von sekundärer Bedeutung sind in unserem Zusammenhang die Unterschiede zwischen den Arten von *Chirotherium*. Nach PEABODY's kritischen Untersuchungen von 1948 sind vier deutsche Arten anzuerkennen, nämlich *barthi* KAUP, *minus* SICKLER, *hessei* SOERGEL und *hildburghausense* RÜHLE, während fünf weitere Artnamen als Synonyme zu streichen sind. Zwei von unseren Arten und sechs weitere kommen nach PEABODY in der Moenkopi-Formation von Arizona vor; wir werden darauf zurückkommen.

Weitere Arten von *Chirotherium* gibt es im Keuper Italiens, Deutschlands, Englands und Amerikas. Auch aus Südamerika ist *Chirotherium* bekanntgeworden.

Von den Buntsandstein-Fährten, die nicht zu *Chirotherium* gehören, wurde früher genannt *Chelonichnium vogesiacum* SCHIMPER 1850 (siehe MARTIN SCHMIDT 1928, Fig. 1163), aber das ist eigentlich ein unbrauchbarer Fund. Ziemlich unklar sind auch *Marpurgichnium knetschi* SCHINDEWOLF 1928 und die durch RUECKLIN von Dillingen/Saar 1936 beschriebenen „dreizehigen Kleintierfährten“. Die von HORNSTEIN 1902 abgebildeten guten Karlsrufer Fährten des Kasseler Museums, die lange Zeit vergessen waren, sollen unten noch besprochen werden.

Die Fährtenegesellschaft des deutschen Buntsandsteins ist im wesentlichen durch RÜHLE VON LILIENSTERN 1939 festgestellt worden, und zwar ganz überwiegend auf Grund der 14 qm großen Platte vom Bau des Freibades Hildburghausens, die heute im Heimatmuseum Schloß Bedheim steht. Außer *Chirotherium* enthält sie 9 Arten, die beschrieben und fast sämtlich mit guten Begründungen bestimmten Reptilordnungen zugewiesen worden sind.

Zu den Cotylosauriern werden dabei zwei Arten von *Procolophonipus* gerechnet, zu den Testudinaten zwei Arten von *Chelonipus* und ein *Agostopus* (nicht *Agostropus*, wie RÜHLE irrtümlich schreibt — der Name beruht auf agostos = hohle Hand). Als Protorosaurier schließlich werden lacertoide Fährten bestimmt, und zwar zwei Arten *Akropus* und ein *Hamatopus*.

Unsere Abbildungen 35, 36, u. 37 sollen einen Eindruck vom Zusammenvorkommen und den Größenverhältnissen geben. Es sind Kopien des rechten oberen Teils der großen Hildburghausener Platte, ausgezogen nach RÜHLE's Fig. 28 mit dem Unterschied gegen die Vorlage, daß die auf dieser allzu dicht liegenden Fährten auf drei Bilder verteilt worden sind.

Von den bezifferten Fährten gehören Nr. 1–4 und Nr. 8 zur *Akropus*-Gruppe; — Nr. 6, 7, 9, 12, 13 und 15 sind Chirotherien; — Nr. 11 ist die kleinere der beiden *Chelonipus*-Fährten; — Nr. 10 ist an dieser Stelle von RÜHLE nicht gedeutet worden, eine andere längere Fährte gleicher Art wurde *Procolophonipus triadicus* genannt. — Nr. 5 ist *Onychopus triadicus* RÜHLE (eine Fährte unbekannter Zugehörigkeit). — Bei Nr. 14 handelt es sich um Eindrücke der drei Mittelkrallen eines Chirotherium; dies Tier lief später als die anderen, zu einer Zeit, als die Schlammschicht schon fast getrocknet war, wie RÜHLE S. 356 beschrieben hat.

Als weitere Buntsandstein-Fährte beschrieb RÜHLE VON LILIENSTERN 1944 auf Grund der großen Pariser Platte *Dicynodontipus hildburghausensis*, den er mit guten Gründen den Anomodontiern zurechnete. Dabei wurde die Gattung *Chelichnus* wohl als vergleichbar genannt, die dabei besprochenen Unterschiede betreffen aber nur eine Art derselben. Wir müssen also leider trotz des besseren Wortsinnes *Dicynodontipus* als Synonym von *Chelichnus* streichen.

Leider hat RÜHLE die Karlshafener Fährten nicht gesehen, sonst hätte er den Ausdruck „nur wenig Vergleichsmaterial“ wohl nicht gebraucht. Sie sind 1876 von HORNSTEIN kurz beschrieben worden unter dem Namen *Chirotherium geinitzi*; erst 1902 gab HORNSTEIN die Abbildung dazu. Wir betrachten diese Art heute als die zweite der Gattung *Chelichnus* im Buntsandstein. Das Naturkunde-Museum Kassel hat heute noch von Karlshafen 10 Platten mit *Chelichnus geinitzi*, außerdem 2 Platten mit *Akropus* und vier mit ? Stegocephalen-Fährten. Eine gute Platte und ein Handstück kamen nach Göttingen, wo sie unter Inventar-Nr. 1876/154 noch vorhanden sind. Auf dieser Platte laufen 9 Fährten durcheinander, ihre Trennung gelang nicht ohne Mühe, aber ohne Rest. Unsere Abbildung 38 läßt wiederum zugunsten der Deutlichkeit einige Fährten aus.

HORNSTEIN's kurze Beschreibung lautete: Fußeindrücke ebenso breit wie lang (4 cm), vordere und hintere kaum verschieden, Zehen schlanker als bei *Chirotherium barthi*. Das 1902 abgebildete Original befindet sich heute noch im Kasseler Museum und ist daran erkennbar, daß ein kleines *Chirotherium* diese Platte quert — im unteren Drittel des Bildes von rechts nach links laufend. Dies Stück muß als Holotyp der Art gelten, trotzdem die Veröffentlichung von GEINITZ vorherging. HORNSTEIN's kurze Diagnose enthält bereits den Unterschied gegen *Chelichnus hildburghausensis*, bei welchem die Vorder- und Hinterfüße ungleich sind.

Eine ganz ähnliche Platte, die ebenfalls neben vielen *Chelichnus*-Fährten ein kleines *Chirotherium* zeigt, hat SOERGEL 1923, S. 46, Fig. 43, abgebildet. Diese stammt von Berka an der Ilm und gehört dem Museum für Urgeschichte in Weimar. SOERGEL spricht dazu von „schildkrötenartigen Tieren“.

RÜHLE's Zuordnung dieser Fährte zu der wichtigen Reptilordnung Anomodontia, die durch Vergleich mit dem Fußskelett von *Emydopsis* begründet wurde, halten wir für richtig.

In RÜHLE's Stammbaumschema, Abb. 2, S. 375, sind die Anomodontier eine permische Stammgruppe, die Dicynodontier ein triadischer Zweig derselben. Die Zusammenfassung zu einer Ordnung ist notwendig und üblich. Erhebt man „Dicynodontier“ zum Oberbegriff, wie das mitunter geschieht, so fördert man das Mißverständnis, alle diese Tiere

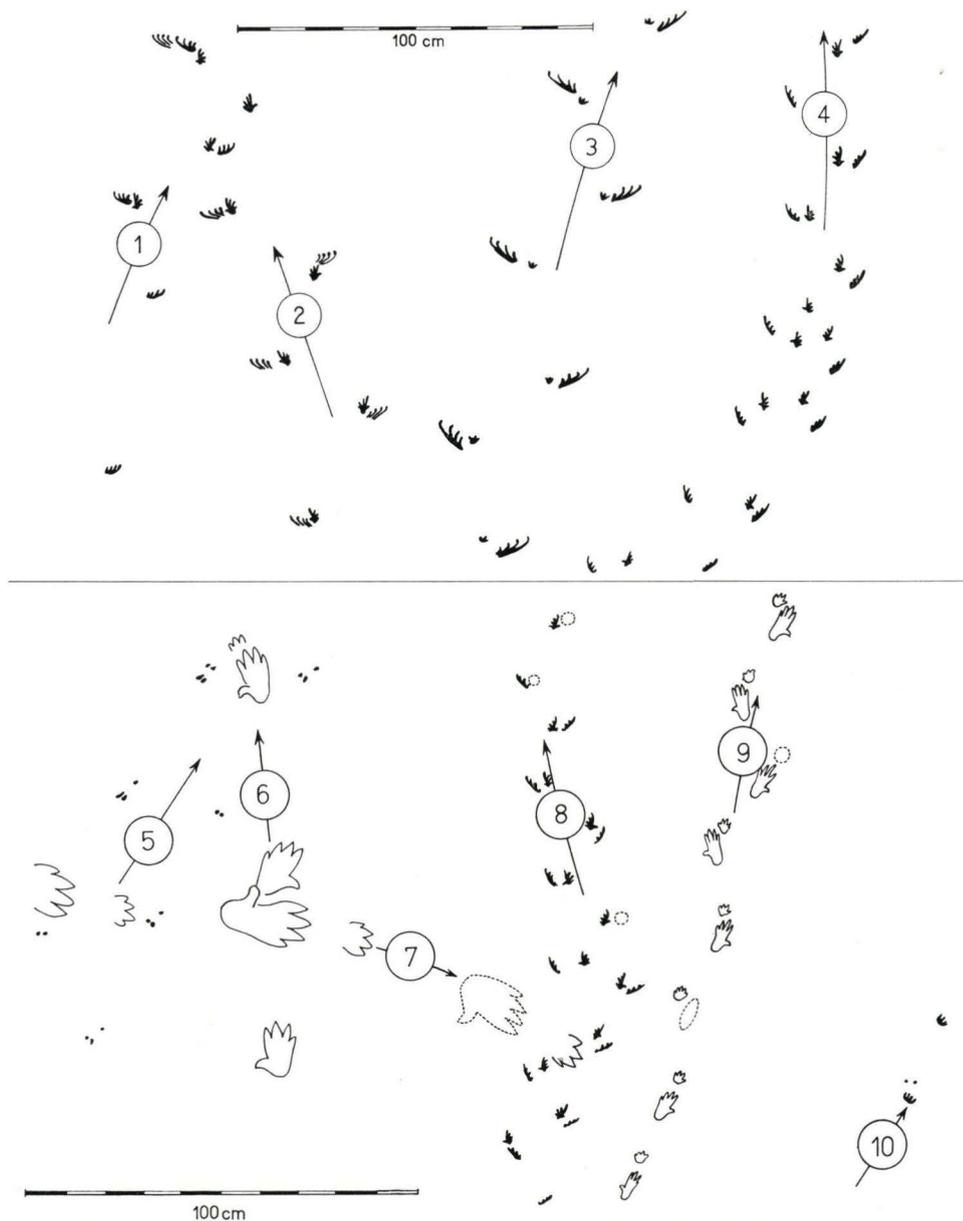
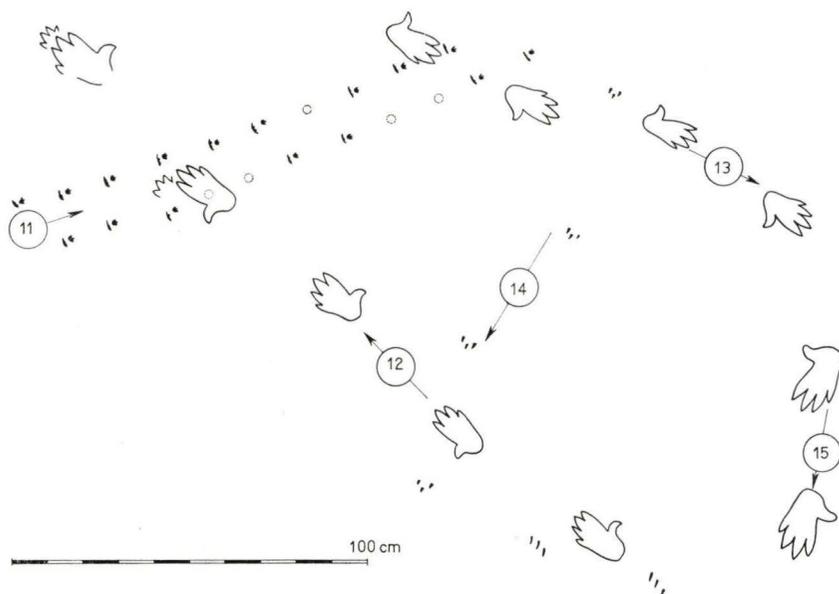


Abb. 35., 36 und (rechts gegenüber) 37. Ausschnitt aus der großen Fährtenplatte aus dem Buntsandstein von Hildburghausen im Bedheimer Schloßmuseum; nach RÜHLE VON LILIENSTERN — hier zu besserer Übersicht auf 3 Bilder auseinandergezeichnet:

(35) 1–3 *Hamatopus wildfeueri* — 4 *Akropus langi*.

(36) 5 *Onychopus triadicus* — 6, 7 *Chirotherium barthi* — 8 *Akropus schochardti* — 9 *Chirotherium hildburghausense* — 10 *Procolophonipus acutus*.



(37) 11 *Chelonipus torquatus* — 12, 13 *Chirotherium pfeifferi* — 14 *Chirotherium* sp., nur Zehenspitzen — unten 15 weitere Krallenspuren und zwei Fußabdrücke eines *Chirotherium*.

hätten zwei Eckzähne, obwohl schon die Weibchen der Gattung *Dicynodon* überhaupt keine Zähne haben. Auch stört die Verwechslungsmöglichkeit mit den ganz anderen *Cynodontiern*, besonders in der deutschen Sprache. Der Name *Anomodontier* (*Abnormzähler*) paßt also besser, er hat sich auch in deutschen Lehrbüchern durchgesetzt. Priorität hat übrigens nach den Regeln bei den Systemkategorien oberhalb der Familie nicht zu entscheiden.

Die *Anomodontia* sind mit den Schildkröten durchaus nicht verwandt — sie haben weder deren Schädelbau noch die eigenartige Verlagerung des Schultergürtels unter die Rippen — es besteht aber eine Konvergenz in manchen Merkmalen, die bei der Fährtendeutung ebenso gestört hat wie der darauf gegründete Name *Chelichnus*.

Über die Ungleichheit der Fußindrücke ist noch eine Bemerkung notwendig. Sie fiel schon auf, als SICKLER 1836 über die heute in Paris stehende Fährtenplatte berichtete, und er meinte, daß entgegen der Regel die Eindrücke der Hinterfüße — als solche wurden die größeren gedeutet — vor den anderen stehen. RÜHLE war auch dieser Meinung und setzte auseinander, daß hier ein Übertreten stattgefunden haben müsse. Diese Deutung wird durch die reicheren Karlshafener Funde nicht gestützt. Auch auf der Pariser Platte sind ja die vorn und außen stehenden Eindrücke nur länger, nicht breiter als die anderen. Das kann auch dadurch zustande gekommen sein, daß hier im Bereich der Handwurzel das Ulnare in der Fährte erscheint. Das Field-Museum in Chikago veröffentlichte 1947 eine Skelettaufstellung eines *Anomodontiers*, bei der der Unterarm mehr rückwärts als aufwärts gerichtet ist, eine Stellung, welche sehr wohl die Form der Handwurzel in der Fährte beeinflussen kann. Wir erinnern

auch an *Chelichnus ambiguus* von Cornberg, bei dem die Handwurzel kurz oder lang sein kann, und an die Tatsache, daß bei *Lystrosaurus* die Hand wesentlich größer ist als der Fuß. In diesem Sinne dürfte auch bei *Chelichnus hildburghausense* der vorn gelegene längere Eindruck nicht als Fuß, sondern als Hand zu deuten sein.

Auf der Göttinger Platte von *Chelichnus geinitzi* sind die Fußabdrücke gleichmäßig belastet. Die Krallen sind deutlicher als auf der Pariser Platte. Immerhin ist die Hand noch ziemlich stark und zum Graben nicht ungeeignet — vom Grabvermögen der Anomodontier war des öfteren schon die Rede. Nicht in diese Auffassung paßt die Vorstellung HUENE's von einer digitigraden Fußstellung der Anomodontier. Sie hätte zur Voraussetzung, daß das Intercarpalgelenk festgelegt wäre, was nach unseren Beobachtungen offenbar nicht der Fall war.

Wichtig ist noch die Abbildung einer 1922 bei der Exkursion der Paläontologischen Gesellschaft von E. HENNIG gefundenen und abgebildeten Einzelfährte eines Stegocephalen (Pal. Z. 5, 1923, S. 381), die mit gutem Grund auf den in dem gleichen Steinbruch gefundenen *Mastodonsaurus cappelensis* WEPFER bezogen wurde.

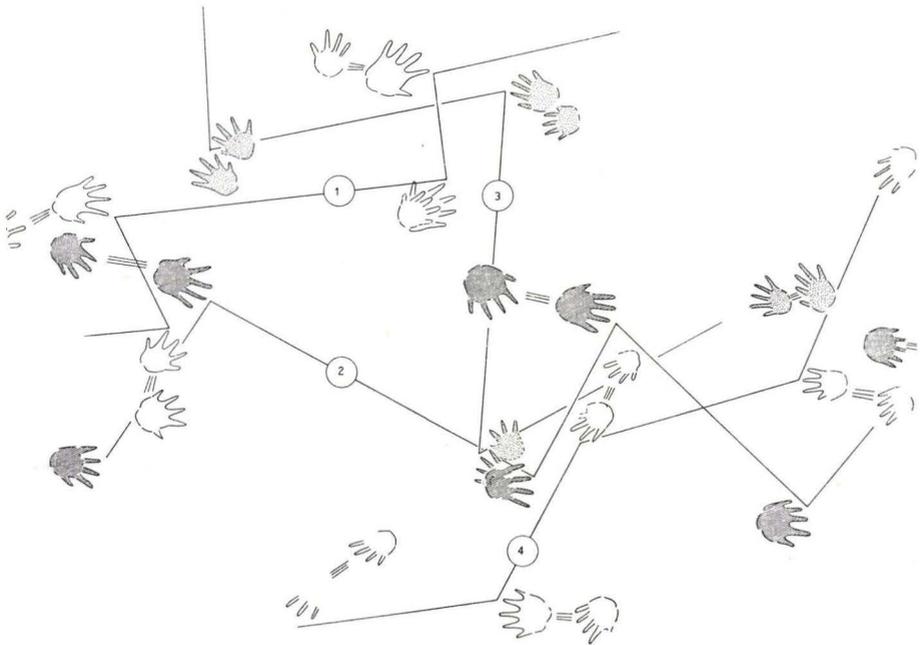


Abb. 38. *Chelichnus geinitzi* HORNSTEIN; Teilbild der Göttinger Platte von 1876 aus dem mittl. Buntsandstein von Karlshafen (Weser).  $\frac{1}{5}$  der nat. Gr.  
Die Zickzacklinien verbinden rechte und linke Vorderfußabdrücke einer Fährte; die zugehörigen Hinterfußabdrücke sind mit diesen durch dreifache Striche verbunden. Die 4 abgebildeten Fährten sind individuell verschieden: bei 1) ist der 1. Finger kurz, bei 2) ist derselbe lang und der rechte Hinterfuß fehlt. Bei 3) ist die Spurbreite groß (22 cm), bei 4) klein (14 cm).

Es gibt noch weitere Buntsandstein-Fährten ohne Namen, so die vielen Kleinfährten auf der *Chirotherium*-Platte von Harras bei Eisleben im Geologischen Institut Halle (SOERGEL 1923, Fig. 49, S. 54), oder das Material des Kölner Instituts von Mechernich (Eifel). Nach SCHÖMER 1939 enthält dies auf einer Platte die Fährten von mindestens drei völlig verschiedenen Tierarten, deren größte zu *Chirotherium barthi* gehört. Diese Bestimmung wurde von JUX & PFLUG 1958 bestätigt.

Unter Weglassung der allzu unklaren Formen, darunter *Onychopus* und *Agostopus* bei RÜHLE, sind 14 Fährtenarten aus dem Buntsandstein zu nennen, nämlich:

- Stegocephalen: *Marpurgichnium knetschi* SCHINDEWOLF 1928  
cf. *Mastodonsaurus*, HUENE 1923
- Cotylosaurier: *Procolophonipus triadicus* RÜHLE 1939  
*Procolophonipus acutus* RÜHLE 1939
- ? Testudinata: *Chelonipus torquatus* RÜHLE 1939  
*Chelonipus cuneiformis* RÜHLE 1939
- Anomodontier: *Chelichnus geinitzi* HORNSTEIN 1876  
*Chelichnus hildburghausense* RÜHLE 1939
- Protorosauria: *Akropus schocharthi* RÜHLE 1939  
*Akropus langi* RÜHLE 1939  
*Hamatopus wildfeueri* RÜHLE 1939
- Thecodontia: *Chirotherium barthi* KAUP 1835  
*Chirotherium minus* SICKLER 1836  
*Chirotherium hessei* SOERGEL 1923  
*Chirotherium hildburghausense* RÜHLE 1939

Eine Auswahl zeigt Abb. 39.

Zwischen den Knochenfunden des Buntsandsteins und den Fährten wurden bisher nur wenig Beziehungen festgestellt. Wir beziehen uns auf die Aufstellung RÜHLE VON LILLENSTERN's, die posthum 1952 erschien, bearbeitet und ergänzt von M. LANG und F. v. HUENE. Darin sind für Thüringen vier Arten Stegocephalen und vier Reptilien genannt. Für den germanischen Buntsandstein insgesamt hat HUENE 1932 eine Liste von 17 Namen gegeben, aus der wir unter Berücksichtigung späterer Arbeiten des Verfassers entnehmen:

#### 11 Arten Stegocephalen (Labyrinthodonten)

- 4 Arten Cotylosaurier: *Sclerosaurus armatus* H. v. MEYER  
*Basileosaurus freyi* WIEDERSHEIM  
*Koiloskiosaurus coburgensis* HUENE 1912  
*Anomoiodon liliensterni* HUENE 1939
- 2 Arten Protorosaurier: *Trachelosaurus fischeri* BROILI  
*Microcnemus* sp.
- 1 ? Rhynchocephale: *Eifelosaurus triadicus* JAEKEL
- 1 Thecodontier: *Mesorhinus fraasi* JAEKEL

Die Abweichungen dieser Liste von der Aufstellung HUENE's sind folgendermaßen zu begründen:

Zunächst sind Funde aus dem Röt nicht berücksichtigt, da es sich dabei um marine Ingressionen, also ökologisch um Vorphasen des Muschelkalks handelt.

Pelycosaurier sind nicht aufgenommen. Dabei handelt es sich hauptsächlich um *Ctenosaurus koeneni* HUENE. Das in Göttingen befindliche Exemplar wurde von ABEL (1939, S. 162 und 164) vermutungsweise zu den Stegocephalen gestellt. HUENE



Abb. 39. Fährten der unteren Trias (Buntsandstein und Moenkopi)

- a) *Chelichnus hildburghausensis* (RÜHLE); Schrittlänge 21, Spurbreite 14 cm
- b) *Rotodactylus cursorius* (PEABODY); Schrittlänge 40, Spurbreite 10 cm
- c) *Chirotherium diaboloensis* (PEABODY); Schrittlänge 26, Fußlänge 5 cm
- d) *Chirotherium minus* (SICKLER); Schrittlänge 75, Fußlänge 9 cm
- e) *Chirotherium barthi* (KAUP); Schrittlänge 100, Fußlänge 20 cm
- f) *Procolophonipus acutus* (RÜHLE); Schrittlänge 12, Spurbreite 10 cm
- g) *Chelonipus cuneiformis* (RÜHLE); Schrittlänge 29, Spurbreite 23 cm
- h) *Hamatopus wildfeueri* (RÜHLE); Schrittlänge 49, Spurbreite 31 cm
- i) *Akopus schocharti* (RÜHLE); Schrittlänge 28, Spurbreite 19 cm

hat selbst (1932) einen Stegocephalen mit hohen Dornfortsätzen an den Rückenwirbeln aus dem Buntsandstein beschrieben, *Sclerothorax hypselonotus*, in dessen Verwandtschaft unser *Ctenosaurus* mindestens ebensogut gehören kann wie in die der hochrückigen Pelycosaurier. Durchaus unsicher sind auch die „Reste von Calv“. Allgemein war die Zeit der Pelycosaurier das Oberkarbon und Unterperm.

Zu den Prolacertiliern wurde von HUENE 1956, S. 648, die Gattung *Trachelosaurus* gestellt. Im Zusammenhang damit wurden die Fährteggattungen *Akropus* und *Hamatopus* genannt (Näheres S. 47).

*Eifelosaurus* JAEKEL 1904 hat weder Schädel noch Füße, seine Zugehörigkeit zu den Rhynchocephalen ist deshalb unsicher. Nachdem HUENE 1938 und RÜHLE VON LILIENSTERN 1939 die Anwesenheit von Rhynchocephalen im Buntsandstein abgelehnt haben, erscheint aber *Eifelosaurus* bei HUENE 1956 wieder in der Ordnung Rhynchocephalia, Familie Rhynchosauridae.

Der Schädel von *Mesorhinus fraasi*, JAEKEL 1910, gehörte dem Göttinger Institut, er ging bei Kriegsende zu Verlust. Seine Beurteilung ist lehrreich. Als JAEKEL ihn beschrieb, fand er osteologische Beziehungen zu *Belodon* und vermutete deshalb an dem beschädigten Vorderende von *Mesorhinus* eine lange Schnauze, die er punktiert hinzuzeichnete. Bei ABEL 1919 erschien die lange Schnauze nicht mehr als Hypothese. Ich hatte diesen Schädel oft in der Hand, habe die beschädigten Knochen des Vorderendes geprüft und fand, daß sie viel zu schwach waren, um die gedachte lange Schnauze tragen zu können. Meine Auffassung habe ich in der Einführung in die Paläontologie 1935, Fig. 407, dargestellt mit der Absicht, eine genauere Begründung später zu veröffentlichen. Die neue Abbildung bei HUENE 1956 dürfte der Wahrheit nahekommen, wenn auch nach meiner Ansicht die Schnauze noch etwas kürzer war. Das ist deshalb wichtig, weil SOERGEL auf der Suche nach dem Erzeuger der *Chirotherium*-Fährte langschnauzige Tiere mit Recht ausgeschlossen hat, mit Unrecht aber die Gattung *Mesorhinus*. Ich sagte und glaube heute noch, daß *Mesorhinus* auch eine *Chirotherium*-Fährte hinterlassen hat. Sein Schädel war nicht ganz leicht, und so mögen die kleinhändigen *Chirotherien* dafür weniger in Betracht kommen. Natürlich waren auch andere Gattungen der Pseudosuchier beteiligt, *Chirotherium* ist ja auch im Keuper noch reichlich belegt. Ein Streit, ob im Einzelfall diese oder jene Gattung in Betracht kommt, ist müßig, solange nicht zugehörige Fuß- und Handskelette herangezogen werden können.

In der unteren Trias Frankreichs ist *Chirotherium* ebenfalls gefunden worden.

In erstaunlicher Weise ähnelt die amerikanische Moenkopifformation mit ihrer Fährtegesellschaft unseren Buntsandsteinverhältnissen. Darüber liegt eine sehr klare methodisch vorbildliche Abhandlung von PEABODY (1948) vor, aus der ich folgendes entnehme: Es handelt sich um rote Sandsteine mit Zwischenlagen von Tonsteinen im Gebiet des Colorado. Diese entstanden als Flußschüttungen, sie zeigen Wellenfurchen und andere Strömungsmarken; das Meer lag im Nordwesten. In der Mitte liegt eine Gips und Salz führende Serie. *Equisetum* und Schilffreste sind nicht häufig. Es gibt Arthropoden-Fährten (Taf. 80), die unseren Insektenfährten sehr ähnlich sind, und kleine Doppelgruben (Taf. 79) von der Art unseres *Isopodichnus*. Unter den Reptilfährten sind kleine eidechsenähnliche Formen die häufigsten. Reste von Ganoid-Fischen kommen vor, Knochenreste von Amphibien sind relativ häufig, Fährten von solchen aber sehr selten, sie finden sich nicht mit den Reptilfährten zusammen.

Von den genannten lacertoiden Fährten bestimmte PEABODY die Gattung *Akropus* RÜHLE und zwei andere. *Akropus* könnte zu den Protorosauriern gehören, die beiden

anderen zu den Rhynchocephalen, aber die Unterscheidung sei sehr heikel; Prolacertiformes CAMP 1945 wäre ein anwendbarer Begriff.

*Chirotherium* ist mit acht Arten vertreten; dabei hat deutlich das Lower Moenkopi die primitiveren, das Upper die fortentwickelten Formen. Unser *Chirotherium minus* wurde in der ersten, *Ch. barthi* in der zweiten Abteilung festgestellt, während sie ja bei uns zusammen vorkommen. Der Autor meint, daß vielleicht eine Revision der europäischen Chirotheria dazu eine Klärung bringen könnte. Dabei erinnern wir uns, daß die stratigraphische Grenze zwischen mittlerem und oberem Buntsandstein, um welche sich unsere Chirotherien gruppieren, mit ihren kieseligen und dolomitischen Bodenbildungen des Karneolhorizontes auf eine erhebliche Zeitlücke hinweisen.

Neu ist unter den Moenkopi-Fährten die interessante Gattung *Rotodactylus*, die auch zu den Pseudosuchiern gerechnet wird, aber schon in die Richtung auf die Dinosaurier weist: Die 5. Zehe zeigt rückwärts und die Polster unter den Metapodien fehlen, offenbar waren also bereits die ersten Zehenglieder etwas aufgerichtet. Dabei ist die Staffelung der Zehen von einer kürzesten ersten zu einer längsten vierten noch primitiv (Abb. 39b).

Die untere Trias Südafrikas ist in bezug auf die Reptilien weniger mit unserem Buntsandstein verbunden. Die nahen Beziehungen, die im Perm bestanden hatten, haben anscheinend aufgehört.

Der Überschrift dieses Kapitels entsprechend beschränken wir uns in der nachfolgenden Zusammenfassung auf den Buntsandstein und das eng damit verbundene Moenkopi. Ein Vergleich zwischen Fährten und Skelettresten ergibt dann folgendes:

**Stegocephalen:** Bei relativ viel Knochenresten wurden wenig Fährten gefunden. Nur eine läßt sich auf *Mastodonsaurus* beziehen. Die Gattung *Marpurgichnium* ist noch nicht untergebracht.

**Cotylosauria:** Aus der Gruppe der plumpen Pareisaurier leben noch einige kleinere Nachkommen wie *Sclerosaurus* und der möglicherweise nicht von diesem verschiedene *Basileosaurus*. Es erscheint denkbar, daß RÜHLE's *Agostopus falcatus* als Fährte dazu gehört.

Zu den kleinen Procolophoniern, wie *Anomoiodon*, rechnet RÜHLE vielleicht mit Recht sein *Procolophonipus triadicus*; aber *P. acutus* sieht ganz anders aus.

Cotylosaurier mit lacertoidem Fußbau kommen wohl nicht mehr vor.

**Testudinata:** Hier handelt es sich um die Fährten *Chelonipus torquatus* und *cuneiformis*, die RÜHLE auf Schildkröten bezieht. Dazu sei nur festgestellt, daß fertige Schildkröten erst im Keuper auftreten, allerdings schon so differenziert, daß Vorläufer im Buntsandstein möglich erscheinen. Die Beweisführung aus den Fährten ist allerdings etwas problematisch, sie soll an anderer Stelle diskutiert werden (S. 117).

**Prolacertiformes:** Zu *Trachelosaurus*, Unterordnung Prolacertilia, bemerkt HUENE 1956 S. 648: „Die Fährten *Akropus* und *Hamatopus* entsprechen ganz den

Füßen von *Tanystropheus*. Darum ist es wahrscheinlich, daß eine derselben von *Trachelosaurus* herrührt, die andere von noch unbekanntem ähnlichen Tieren.“ Wir bemerken dazu, daß für diesen Vergleich die 5. Zehe von *Tanystropheus* so lang ist, daß sie unbedingt im Fährtenbild erscheinen müßte. Setzt man aber statt dessen *Macrocnemus* ein, so kommt man wohl den genannten Fährtenarten näher. Wir glauben mit PEABODY, daß zur Unterscheidung alitriadischer Protorosaurier, Prolacertilia und Rhynchocephalia — diese kommen nämlich auch in Betracht — die Fährtenmerkmale einfach nicht ausreichen. Auch innerhalb der rezenten Lacertilia sind ja die Unterschiede so groß, daß nach der Fußgestalt ohne weiteres die Rhynchocephalen hineinpassen. Unser *Eifelosaurus* steht ja noch bei diesen. Es geht jedenfalls nicht an, wie PEABODY mit Recht sagt, daß man eine lacertoide Fährte auf Protorosaurier bezieht, wenn sie aus dem Buntsandstein stammt, und auf Rhynchocephalen, wenn sie aus dem Keuper ist. Als Ausweg wird der von CAMP geschaffene Begriff Prolacerti-formes empfohlen.

**Thecodontia:** Das Aufblühen der Thecodontia kennzeichnet die untere Trias in der Reptilentwicklung, es drückt sich am stärksten in der Ausbreitung der Chirotherien-Fährten aus, bei denen zum erstenmal ein zweibeiniger Gang erreicht ist, wobei Bein- und Schrittlänge dadurch vergrößert sind, daß die Metapodien aufgerichtet wurden. Hier wird die Ansicht vertreten, daß auch *Mesorhinus* — ein Schädel aus dem Buntsandstein von Bernburg — zu einem Chirotherium-Tier gehörte. Einem anderen Zweig der Pseudosuchia gehört die amerikanische *Rotodactylus*-Fährte an.

**Therapsida:** Von den säugetierähnlichen Reptilien gibt es in der Trias weniger als im Perm, wenn auch in einigen Zweigen die Entwicklung fortschreitet. Knochenfunde fehlen bei uns bis auf einen schlechterhaltenen halben Wirbelkörper, den HUENE 1917 beschrieben hat. Anders ist es in Südafrika, wo die Cynodontier für die zweite Zone, etwa für unsere Muschelkalkzeit, das Leitfossil stellen. Wenn trotzdem *Cynognathus* in dem Lebensbild „Buntsandstein“ von THENIUS (1955) erscheint, soll damit nur allgemein die Bedeutung der Therapsiden für die Trias gezeigt werden.

Die Anwesenheit der Anomodontier im Buntsandstein hat aus der Fährte RÜHLE 1944 mit einer sorgfältigen Beweisführung festgestellt. Das lange vergessene *Chelichnus geinitzi* HORNSTEIN kommt als zweite Art hinzu.

Ökologisch ist der Buntsandstein nicht einheitlich. Eigentlich müßte jedes seiner Schichtglieder für sich analysiert werden. Genau genommen ist auch der mit Fährten bevorzugte Chirotherien-Sandstein nicht einheitlich (KIRCHNER 1926), schon in seiner Heimat zwischen Werra und Main. Wir müssen uns also mit einer generalisierenden Übersicht begnügen, die vielleicht manches nebeneinanderstellt, was in der Natur getrennt war.

Es handelt sich um episodisch überschwemmte Ebenen in einem Klima mit Roterde-Verwitterung. Wo Wasserflächen sich über Monate hinaus gehalten haben, wurden sie besiedelt mit *Estheria minuta* oder *Limulus* oder *Triops*. Über die Fährte *Limuludichnus nagoldensis* siehe LINK 1941, S. 63. Für die Kaffeebohnenspur *Iso-podichnus problematicus* könnte an Erzeugung durch *Triops* gedacht werden, aber das

paßt nicht zu den Beobachtungen TRUSHEIM's. Die seltenen Fische oder die Schalenpflaster von *Avicula purchisoni* setzen beständigere Gewässer voraus. Insektenfährten sind verbreitet, Insektenflügel sehr selten gefunden worden. Bei den Pflanzen finden sich immer zuerst *Equisetites*, viel seltener *Voltzia*, *Yuccites* oder Farne. Andere Fundorte lieferten *Pleuromeia*, die als xerophytische Pflanze gilt.

Das Landschaftsbild MÄGDEFRAU's (1948) sieht wesentlich anders aus als das von THENIUS 1956, beide geben jedoch brauchbare Diskussionsgrundlagen. So oder so mögen gewisse Randgebiete in den weniger trockenen Zeiten ausgesehen haben, als einzelne Sanddünen anfangen sich zu begrünen. Das eigentliche Ablagerungsgebiet war flacher, es wurde von den seltenen Regenfluten überspült, die Winkelschichtung in den Sandsteinbänken zeigt nur die Wasserunruhe dieser Fluten an. Nur neben den größeren Kolken, in denen sich das Wasser länger hielt, konnten Equiseten und gelegentlich auch Nadelhölzer gedeihen. Die stark belebten Rest-Gewässer erinnern an den Tarim und seine Landschaft in Tibet. Angaben über marine Verhältnisse im mittleren Buntsandstein Deutschlands haben sich nicht beweisen lassen, die Fährten der Reptilien geben den auffallendsten Gegenbeweis.

### Die Fährtengesellschaft des Keupers

Die Sandsteine des deutschen Keupers enthalten Reptilfährten an verschiedenen Stellen, besonders im Gebiet des oberen Mains. Haßfurt am Main, Ebrach, Markt Erlbach und Bayreuth sind die wichtigsten Fundstellen. Wenige Einzelfunde sind auch aus Württemberg bekanntgeworden. Auf die speziellen Veröffentlichungen — von gelegentlichen Hinweisen abgesehen sind es 14 — wird hier nicht eingegangen, näheres kann bei HUENE 1935 und 1941, BEURLIN 1950, HELLER 1958 und O. KUHN 1958 nachgelesen werden.

Die Mannigfaltigkeit ist einstweilen nicht groß, sie steht hinter den Skelettfunden weit zurück. So hat 1938 MARTIN SCHMIDT in der Gesamtliste 39 Gattungen Stegocephalen und Reptilien aufgeführt, denen heute sechs (damals drei) FährtenGattungen gegenüberstehen. Die Hoffnung, daß die unter den Knochenfunden so eindeutig herrschenden Plateosaurier auch an deutschen Fährtenfunden festgestellt würden, hat sich bisher nicht erfüllt, aber die kleinen Dinosaurier-Fährten haben erheblich zugenommen.

Die Sandsteine des deutschen Keupers entstanden in der Hauptsache aus den Abtragungsprodukten der Böhmisches Masse. Mit der Entfernung von dieser werden die Fährtenfunde weniger und die Mächtigkeiten geringer. Andere Bedingungen treffen wir im Rhät, das keine Fährten geliefert hat und deshalb auch in bezug auf seine Knochenfunde außer Betracht bleiben soll. Auch vom unteren Keuper braucht hier nicht die Rede zu sein, nur die Sandsteine des Mittelkeupers interessieren in diesem Zusammenhang. Welcher von ihnen, ob Schilfsandstein, Blasensandstein oder Semionotus-Sandstein im Einzelfalle die Fundschicht bildet, erscheint in unserem Zusammenhang bedeutungslos.

Wir nennen aus dem deutschen Keuper beschriebene Fährten in systematischer Reihenfolge und geben anschließend kritische Anmerkungen dazu; einige weitere Arten bei KUHN 1958.

1. „*Otozoum*“ — O. KUHN 1937
2. „? *Rhynchocephalen*-Fährte“ — HAARLÄNDER 1938
3. *Aëtosauripus schlauersbachense* — WEISS 1934
4. *Thecodontichnus* — BEURLEN 1950, HELLER 1952
5. *Huenepus keuperinus* — O. KUHN (1958 (= Pseudosuchier-Fährte — VON HUENE 1935))
6. *Chirotherium* n. sp. — O. KUHN 1936
7. *Chirotherium wondrai* — HELLER 1952
8. *Brachychirotherium thuringiacum* — RÜHLE v. LILLENSTERN 1938
9. *Brachychirotherium haßfurtense* — BEURLEN 1950
10. *Coelurosaurichnus schlauersbachense* — WEISS 1934
11. *Coelurosaurichnus kehli* — BEURLEN 1950
12. *Coelurosaurichnus moeni* — BEURLEN 1950
13. *Coelurosaurichnus schlehenbergense* — REHNELT 1950
14. *Coelurosaurichnus metzneri* — HELLER 1952
15. „*Saurischnichnus*“ *primitivus* — v. HUENE 1941

Anmerkungen:

- Zu 1. Nach der Abbildung — Pal. Z. 19, S. 319 — stimmt dieser schlecht erhaltene Fußabdruck keineswegs mit *Otozoum* überein, eher mit dem, welcher in Pal. Z. 5 (1923, S. 381) aus dem Buntsandstein von Kappel bei Villingen mit gutem Grund als Stegocephalen-Fährte abgebildet worden ist. RÜHLE möchte sie in die heute als *Brachychirotherium* bezeichnete Gruppe stellen.
- Zu 2. Die in Ber. Oberrhein Geol. Ver. 27, Taf. 1, abgebildete Fährte zeigt einen Vorderfuß mit ungewöhnlich stark dominierender vierter Zehe. Das widerspricht der Definition NOPCSA's, nach der sich die rhynchocephalide Fährte ja gerade durch mangelnde Prävalenz des 4. Fingers auszeichnen soll. Der Hinterfuß, um 90° abgedreht, zeigt nur die Zehen zwei, drei und vier. Wir müssen diese Fährte als lacertoid bestimmen.
- Zu 3. Diese Fährte fordert zu einem Vergleich mit der vorgenannten heraus: Auch hier eine ziemlich vollständige Hand und dazu drei Zehen eines lacertoiden Fußes, dessen Achse quer zur Laufrichtung steht. Der Unterschied: hier ist wirklich der 4. Finger nicht größer als der dritte. Das ist auch im Skelett von *Aëtosaurus* der Fall. Als Pseudosuchier sollte dieser jedoch eine nach vorn gestellte Fußachse gehabt haben und eine opponierte, wenn auch kleine und in einer Fährte möglicherweise fehlende 5. Zehe.
- Zu 4. Nur ein Hinweis zu einer schlecht erhaltenen Fährte; Näheres über die Gattung siehe unter „*Verrucano*“.

- Zu 5. Zweibeinige Fährte mit voll aufgesetztem fünfzehigem Fuß, der nicht die typische Gestalt der Pseudosuchier zeigt. Eine zweite gute Platte mit dieser Art (neben *Coelurosaurichnus*) besitzt das Wiener Museum von Schweikershausen in Thüringen. Dies ist wohl die schönste Fährtenplatte aus dem Keuper.
- 6.+7. Die Proportionen sind ähnlich wie bei *Chirotherium barthi* des Buntsandsteins; die Fußindrücke zu 7, die 18–30 cm lang sind, wurden einzeln gefunden.
- 8.+9. Die 4. Zehe ist nicht nur kleiner als die dritte, sondern auch kleiner als die zweite. BEURLEN hat diese Gattung für große, relativ breite und kurze *Chirotherien* des Keupers aufgestellt.
- 10.–14. Zu *Coelurosaurichnus* HUENE rechnet BEURLEN zwei Arten von Haßfurt, von denen die eine etwas dicker ist als die andere, beide sind 12 cm lang. Die Schrittlänge ist nur von 10. bekannt, wo sie 41 cm beträgt. Die nicht bedeutenden Unterschiede dieser 5 Arten bespricht HELLER 1952.
15. Es handelt sich um eine große Platte mit vielen Fußindrücken, aber es sind immer wieder Fährten ineinander getreten worden, so daß die Deutung sehr erschwert ist. HUENE denkt an einen vierfüßigen Pachypodosaurier.

Keuperfährten gibt es auch in England. Sie wurden beschrieben und abgebildet von BEASLEY 1904, 1906 und 1907. Der wichtigste Fundpunkt ist Storeton. Weitere Fundpunkte sind zerstreut und stratigraphisch nicht immer leicht einstuftbar, da ja der bei uns so hilfreiche Muschelkalk in England fehlt. Mehrere Arten *Chirotherium* fallen am meisten auf.

In Italien, in den Monte Pisani unweit Florenz, ist eine interessante Fährten-gesellschaft gefunden worden, und zwar bei La Verruca im echten Verrucano, der mit dem falschen „Verrucano“ (Perm) der Alpen nicht verwechselt werden darf. Die interessante Aufgabe, aus den Vierfüßlerfährten das geologische Alter zu bestimmen, hat HUENE eindeutig gelöst in dem Sinne, daß es sich um Keuper handeln muß (Abb. 40). An Reptilfährten nennt er:

Cotylosauria: *Procolophonipus italicus*

Rhynchocephalia: *Rhynchocephalichnus*, 2 Arten. Im Fuß ist die 4. Zehe erheblich länger als die anderen, in der Hand nur wenig. Zum Vergleich wird *Polysphenodon mülleri* herangezogen, bei dem aber auch in der Hand die 4. Zehe stark dominiert.

Thecodontia, U. O. Pseudosuchia: *Thecodontichnus*, 2 Arten. Die 5. Zehe ist stark zurückgesetzt, aber nicht so abgebogen wie bei *Chirotherium*. (= *Synaptichnium* NOPCSA ?)

*Chirotherium angustum*: Die 3. Zehe ist viel größer als die zweite, die fünfte stark abgedreht und hereingenommen.

Saurischia, U. O. Coelurosaurier: *Coelurosaurichnus toscanus*: 3 Zehen, von denen die mittlere stark überwiegt, also ähnlich dem *C. schlauersbachense*.

Außer diesen 7 Reptilienfährten wird eine Amphibienfährte genannt, *Cryptobranchichnus infericolor*; hier liegt die Last auf den rundlichen Zeheneindrücken.

Die stratigraphische Anwendung ist mit Hilfe einer Tabelle über die Lebenszeiten der vier einschlägigen Reptilordnungen sehr gut anschaulich gemacht worden.

Wesentlich bekannter und aufschlußreicher als die europäischen sind die Fährten der amerikanischen Obertrias, hauptsächlich des Connecticut-Sandsteins. Sie wurden von 1802 an beachtet, waren auch DARWIN bekannt und wurden in den großen Tafelwerken von HITCHCOCK und von LULL veröffentlicht. Hier liegt immer noch der Schwerpunkt der Ichnologie.

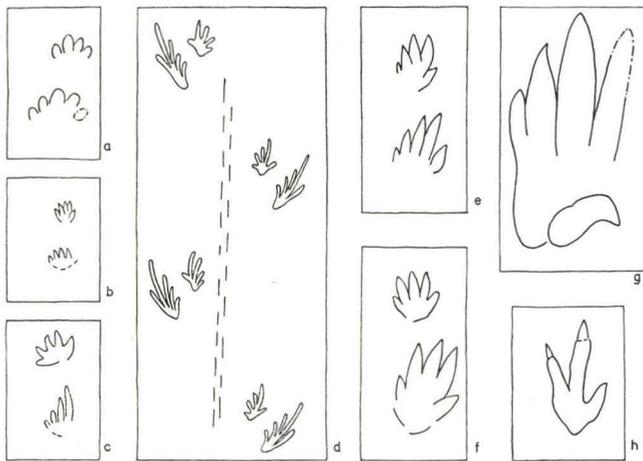


Abb. 40. Fährten aus dem Keuper von La Verruca, Italien (nach HUENE 1942)  
 a) *Cryptobranchichnus infericolor* H. — b) *Procolophonipus italicus* H. —  
 c) *Rhynchocephalichnus etruscus* H. — d) *Rh. pisanus* FUC. — e) *Thecodontichnus fucinii* H. — f) *Th. verrucae* THOMMASINI — g) *Chirotherium angustum* H. — h) *Coelurosaurichnus toscanus* H.

Zusammenfassend hat LULL noch einmal 1953 berichtet. Er nennt dabei 47 Fährten-Gattungen, davon 18 mit Zuordnung zu bestimmten Reptil-Ordnungen. Methodisch bemerkenswert sind 11 Fährtenbilder mit beigefügter Rekonstruktion des vermuteten Erzeugers; diese Methode hilft sicherlich zur Klärung, nicht zum wenigsten auch in den Fällen, in denen Korrekturen angeregt werden.

Anschauliche Berichte hat auch ABEL 1926 (Amerika-Fahrt) und 1935 (Lebensspuren) gegeben.

BAIRD (1954) schätzt die Zahl der in den Museen aufbewahrten Fährtenplatten von dort auf mehr als 40000 Stücke. Dabei sind mehr als 40 Fundorte beteiligt, stratigraphisch von den drei Gliedern des Newark-Systems die beiden oberen, Meriden-Formation und Portland-Arcose.

Nach BAIRD's Ansicht entspricht die ebenfalls fährtenführende Brunswick-formation in New Jersey und Pennsylvanien etwa dem unteren Drittel des Newark. Nur hier können wir mit dem europäischen Mittelkeuper vergleichen, hier gibt es noch echte Chirotherien (*Ch. lulli*) und daneben zwei verschiedene Coelurosaurier.

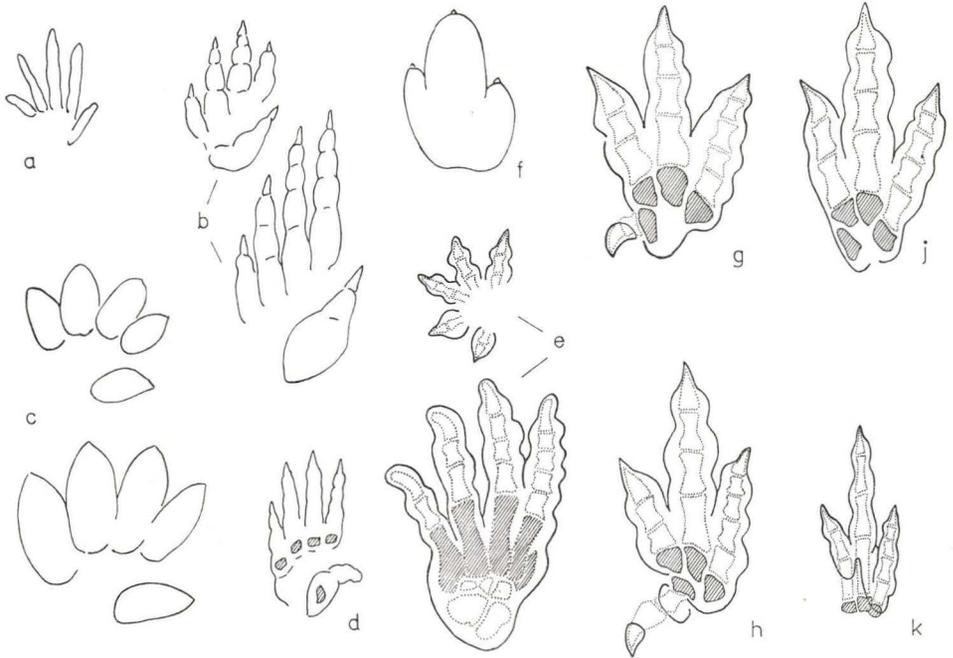


Abb. 41. Fährten der oberen Trias (Auswahl). Bei einigen sind Fußskelette eingezeichnet, die Mittelfußknochen (Metatarsalia) schraffiert. — Die Zahlen hinter den Namen bedeuten Fußlängen in cm.

a) *Gwyneddichnium elongatum* BOCK 1,7 — b) *Synaptichnium pseudo-suchoides* WOODW. 8 — c) *Brachychirotherium thuringiacum* RÜHLE 11 — d) *Chirotherium lulli* BOCK 5 — e) *Otozoum moodii* HITCHC. 48 — f) *Otophebus poolei* BOCK 2,3 — g) *Gigandipus caudatus* HITCHC. 42 — h) *Anchisauropus exsertus* HITCHC. 15 — i) *Eubrontes* sp. 22 — k) *Grallator cursorius* HITCHC. 8.

(a, b, c und d sind Pseudosuchier, e ein Crocodilier, f, g, h, i und k Saurischier, f und k Coelurosaurier).

Auch eine auf die vulkanischen Einschaltungen gegründete Stratigraphie lehrt, daß der Connecticut-Sandstein jünger ist. Er enthält keine echten Chirotherien mehr.

Sein Inhalt wird von ABEL nach HAY (1930) mit 51 Fährteengattungen und 138 Arten angegeben, von denen die meisten zu Dinosauriern gehören. Unsere Abbildung 41 e-k zeigt eine kleine Auswahl. Auf die Anomodontier oder Schildkröten weisen noch die Gattungen *Chelichnus* und *Chelonoides*. *Helcura* und *Micrichnus* sind keine

Wirbeltierfährten, sondern solche von Arthropoden, die erste geht auf Skorpione zurück, die zweite nach der Feststellung von CASTER (1941) auf Limuliden.

Nach der großen Entfaltung der Dinosaurier und nach dem Unterschied gegen den Mittelkeuper kann vermutet werden, daß die Connecticut-Fährten stratigraphisch schon in das Rhät gehören.

Lacertoide Fährten gibt es reichlich.

Pseudosuchoid, aber ohne funktionierende 5. Zehe ist nach BAIRD der kleine *Batrachopus* (6 Arten) mit Fußlängen von 1,5 bis 7,5 cm und das riesige *Otozoum* mit 49 cm. Dies *Otozoum*, das übrigens von LULL einem orthopoden Dinosaurier und von KUHN einem Plateosauriden zugeschrieben wurde, scheint uns aber eine andere Deutung herauszufordern. Es hat einen sehr langen Fuß mit Ferse und geradeaus gerichteten Zehen 1–4 von wenig verschiedener Länge; die Zehe 5 ist rudimentär (Abb. 41e). Im Vorderfuß sind die Zehen gleichmäßig sehr kurz mit einer wahrscheinlichen Gliederzahl 2 3 3 3 3. Diese Merkmale aber kennzeichnen die crocodoide Fährte, und so wird man *Otozoum* wohl zunächst mit *Protosuchus* oder *Palaeosuchus* aus der Obertrias von Arizona zu vergleichen haben. Die Skelettrekonstruktion bei MOORE 1949, S. 307 (Fig. 214) zeigt eine sehr unwahrscheinliche eidechsenartige Stellung der Hinterfüße.

Die Mehrzahl der Connecticut-Fährten gehört sicher zu Dinosauriern der Ordnung Saurischia. Ihr Fuß trägt den Körper wie bei den Vögeln mit den 3 mittleren Zehen und den distalen Enden der Metapodien, und nur daraus läßt sich eine „Fußlänge“ angeben. Die erste Zehe kann mit dem Eindruck einer kräftigen Kralle neben oder hinter dem eigentlichen Fußdruck bezeugt sein. Das ist der Fall bei *Gigandipus* (42 cm) und bei *Anchisauropus* (15 cm), aber nicht bei *Eubrontes* (22 cm), dessen Proportionen dem Fuß unseres *Plateosaurus* am nächsten kommen.

Zur Unterordnung Coelurosauria gehört *Grallator* (8 cm).

*Anomoepus*, von dem auch eine Sitzspur erhalten ist, wird meistens — ob mit Recht? — als Ornithischier genannt.

Nach CAMP & WELLES 1956 gibt es viele Dinosaurier-Fährten in den oberen Trias Arizonas, in der *Protosuchus*-Schicht der Kayentaformation,

Wir kehren zum mitteleuropäischen Keuper zurück und stellen fest, daß dieser an Fährten nur einen schwachen Abglanz des amerikanischen Reichtums bietet. Es steht auch hinter dem bescheideneren Vorkommen der Monti Pisani Italiens zurück. Zur Erklärung müssen wir bedenken, daß die nach ihrer Fazies in Betracht kommenden Sandsteine vertikal und horizontal nur ein kleiner Anteil des deutschen Keupers und nicht besonders gut aufgeschlossen sind.

Ein Lebensbild des mittleren Keupers von Halberstadt zeichnete O. KUHN 1939; diese Fundstätte ist mit dem Vorherrschen der Plateosaurier ein gutes Beispiel für die Keuperfauna. Ein Coelurosaurier ist in ihr vertreten, ferner Schildkröten, Stegocephalen, Saurapterygier und Parasuchier.

Knochenfunde liegen nach der Gesamtliste von MARTIN SCHMIDT von folgenden Tieren vor: 12 Gattungen Dinosaurier, darunter die leichten Coelurosaurier mit *Halticosaurus* (Abb. 42) und *Procompsognathus*, die schweren Plateosaurier und die noch größeren Teratosaurier.

Unter drei Gattungen der Pseudosuchia ist die berühmte Stuttgarter Platte mit 14 Skeletten von *Aëtosaurus* hervorzuheben.

Der andere Zweig der Thecodontier, die Parasuchia, mit vier Gattungen, scheint als überwiegend aquatisch für die Fährtenkunde ebenso zurückzutreten wie die noch reichlich vertretenen Stegocephalen (9 Gattungen) und die Sauropterygier (7 Gattungen). Wichtige Landreptilien sind noch die Schildkröten mit 3 Gattungen, darunter die primitive *Triassochelys*, ferner ein Rhynchocephale (*Polysphenodon mülleri*).

Cynodontier sind im eigentlichen Keuper nicht gefunden worden, jedoch mit spärlichen Resten aus dem Rhät-Bonebed belegt. Allgemein verschwinden die typischen Therapsida am Ende der Trias.

An Zahl und Bedeutung überwiegen weitaus die Plateosauriden, von denen weit über 100 Individuen auf deutschem Boden durch mehr oder weniger gute Funde belegt sind. Wenn unter den Fährten nichts Zugehöriges gefunden wurde, enttäuscht das natürlich. Man kann eine Erklärung versuchen in dem Sinne, daß die Gebiete gelegentlicher Flußüberschwemmungen, in denen unsere Fährten entstanden, nicht zum Biotop der Plateosauriden gehört haben. Es läßt sich belegen, daß diese — schneller und marschtüchtiger als irgendwelche Landtiere vor ihnen — die unwirtliche Landschaft des roten Staubes durchmessen haben. HUENE meint, daß dies auf Wanderungen zwischen dem Gebirge und den Wasserstellen des Tieflandes geschehen sei.

Man braucht jedoch mit dieser Deutung nicht so weit zu gehen, daß man auch künftige Funde von *Plateosaurus*-Fährten für unwahrscheinlich hält. Wie sie aussahen, läßt sich an Hand der guterhaltenen Fußskelette ziemlich genau sagen (Abb. 43): Die erste Zehe trug zwar eine kräftige Kralle, konnte den Boden aber nicht berühren, weil ihr Metatarsale sehr kurz war. Die 5. Zehe ist ganz rudimentär. Der Fuß war also praktisch dreizehig, aber sein proximales Ende war breiter als bei den Coelurosauriern. Auch in Göttingen wurde aus den Einzelementen der Fuß von *Plateosaurus* aufgebaut (JONAS 1934), er wurde ähnlich wie in der Tübinger Rekonstruktion, aber weniger steil, weniger tänzelnd als in dieser, welche ihrerseits den plattfüßigen Versuchen JAEKEL's von 1913 sehr überlegen sind.

Frühere Versuche, *Plateosaurus*-Fährten festzustellen, gingen also von einer falschen Vorstellung aus. Wir glauben heute, daß die Fährte von *Plateosaurus* dem amerikanischen *Eubrontes* sehr ähnlich gewesen sein muß. So ist es auch in dem von ABEL 1939, S. 180 gegebenen Lebensbild dargestellt worden.

Die Landschaft der roten Mergel, von der soeben die Rede war, grenzte in Richtung auf das Gebirge an das Land, in welchem die Flüsse ihren Sand liegenließen. Diese Sandflächen, die uns einige Fährten und einige Floren geliefert haben, sind uns als

Schichtflächen der Keupersandsteine überliefert. Subaquatisch entstandene kleinere Lebensspuren und Driftmarken von Pflanzenresten sind im Detail beobachtet worden (LINK 1948), darunter *Isopodichnus*, *Biformites*, *Limuludichnus* und viele andere. Auch über Pflanzen und Fische gibt es zahlreiche Beobachtungen (Hinweise bei LINK).

Zu den ökologischen Umständen gehört noch, daß unsere Keuper-Sandsteine im Unterschied zum Buntsandstein nicht rot sind, und daß die Flora allmählich zunimmt. Rote Mergel sind jedoch verbreitet.

Vom Unterlauf der Flüsse bekommen wir nur einmal eine deutliche Kunde, nämlich bei Halberstadt. Hier sind die sonst roten Mergel grau und außer Plateosauriern finden sich, wie gesagt, auch wasserbewohnende Reptilien und Fische.



Abb. 42.

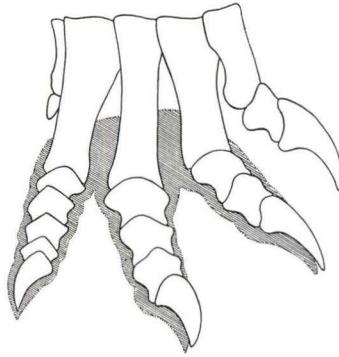


Abb. 43.

Abb. 42. Fußskelett (l.) von *Halticosaurus* und dazu passender Fußabdruck = „*Coelurosaurichnus*“ (Teile nach HUENE 1934); —  $\times 1/8$ .

Abb. 43. Fußskelett (r.) von *Plateosaurus* und dazu passender Fußabdruck = „*Eubrontes*“ (nach Material der Göttinger Sammlung); —  $\times 1/10$ .

### Die Fährtenesellschaften vom Jura bis zum Tertiär

Der Jura ist in Europa vorwiegend marin entwickelt, nur in Ausnahmefällen sind Landtierfährten zu erwarten und gefunden worden.

Bei ABEL (1935) findet man über echte jurassische Wirbeltier-Fährten nur eine halbe Seite mit Angaben über amerikanische Funde. Bedeutend mehr bringen LAPPARENT und LAVOCAT 1955, S. 897–899.

In Zukunft werden vielleicht in den Bereichen Asiens, in denen Jura-Kohlen abgebaut werden können, weitere Funde gemacht werden. Eine große Anzahl Fährten des ? *Coelurosauriers* *Jeholosauripus* aus der Mandchurei mit Fußlängen von etwa 10 cm hat SHIKAMA 1942 beschrieben.

Im Lias von Marokko wurden Dinosaurier-Fährten zu Hunderten gefunden, mit Fußlängen bis 45 cm und Schrittlängen bis 160 cm.

Im Oberen Oxford Portugals fand man Fährten von Megalosauriern mit Fußlängen von 60 cm und Schrittlängen von 130 cm.

Zahlreich sind die Funde von Dinosaurier-Fährten im Jura Amerikas. Ganze Herden von großen Sauropoden haben bei Fort Worth und Bandera in Texas ihre Fährten hinterlassen. Diese Funde sind von BIRD bearbeitet worden, einiges davon wurde ausgestellt im US-National-Museum in Washington.

Außer den üblichen dreizehigen Fährten zweibeiniger Dinosaurier sollen auch von vierbeinigen Formen Fährten gefunden worden sein, die aber nicht zu den Fußskeletten der Stegosauriden passen.

Aus Mitteleuropa lieferte erst der oberste Jura einige Fährtenfunde. Die berühmte Fundstelle Solnhofen gehört nicht dazu, obgleich viel von Solnhofener Fährten geschrieben worden ist. Am meisten Kopfzerbrechen hat die Fährte *Kouphichnium* gemacht, die von ABEL und anderen auf einen kleinen Dinosaurier, vorher von anderen auf einen Urvogel oder einen Flugsaurier bezogen wurde. 1940 konnte CASTER nachweisen, daß es sich um die Fährte eines *Limulus* handelt. So bleibt von den Solnhofener Reptilfährten nichts übrig als eine undeutliche Fährte, die nach ABEL von einer in flachem Wasser schwimmenden Schildkröte hinterlassen wurde.

Im nordwestlichen Teil seines Ausstriches zwischen Minden und Osnabrück wird der Kimmeridge litoral und sandig. Von Hüsedede liegt in der Göttinger Sammlung eine kleine crocodiloide Fährte (V. und H.-Fußeindruck, coll. LOHMANN).

Bei Barkhausen an der Hunte ist eine Steinbruchwand unter Naturschutz gestellt und durch ein Dach vor der Verwitterung geschützt worden, auf der große Fährten sauropoder Dinosaurier in Positiverhaltung hervortreten (Abb. 44). Sie sehen durchaus wie Elefantenfährten aus. Die kurzen Klauen lassen sich leider nur selten ausmachen, dadurch ist die Orientierung und die Zuordnung zu bestimmten Trittfootfolgen sehr erschwert. Neben ihnen liegen vereinzelt Fußabdrücke eines großen dreizehigen Megalosauriers; einen solchen hat HAMM 1938 abgebildet, vollständig muß dieser etwas über 40 cm lang gewesen sein. Es ist sehr merkwürdig und noch nicht genügend beachtet worden, daß hiermit die Begleitung einer Herde elefantenfüßiger Sauropoden durch einen dreizehigen Carnosaurier ebenso belegt ist, wie in zwei gleichaltrigen Beispielen aus Texas, über die R. T. BIRD 1941 und 1944 mit vielen guten Bildern berichtet hat. Dort ist auch die Gleichzeitigkeit erwiesen: In dem einen Fall folgt die Carnosaurier-Fährte den Kurven der Sauropoden-Fährten, im anderen ist sie vor und nach diesen getreten worden.

Sauropoden sind in Deutschland nicht gefunden worden, wir wissen aber aus anderen Gegenden, insbesondere vom Tendaguru (Berliner Museum) und von den nordamerikanischen Atlantosaurus-Beds (*Diplodocus*, Skelett in Frankfurt), daß im obersten Jura ihre Blütezeit war. Die Megalosaurier stellten die großen Raubtiere dieser Zeit. Von solchen liegen ein Humerus und ein paar Zähne von Holzen bei Eschershausen in der Göttinger Sammlung. Sie stammen aus den Gigasschichten, in

denen Reste von Krokodilen nicht allzu selten sind. Da es sich um Meeresablagerungen mit Brackwassereinschlag handelt, haben vielleicht die Krokodile, aber nicht die Dinosaurier an diesem Ort gelebt.

Für die etwas jüngeren Dinosaurier des Wealden besteht wieder eine sehr gute Übereinstimmung zwischen Fährten und Knochenfunden. Das wichtigste deutsche Vorkommen ist der Obernkirchener Sandstein. Wir wissen jetzt (WOLBURG 1948), daß von den sechs Zonen des deutschen Wealden drei noch zum Jura, die anderen drei schon zur Kreide gehören. Die Wealden-Kohle von Obernkirchen ist also jurassisch, der darüber liegende Obernkirchener Sandstein kretazisch. Dieser Sandstein stand früher in lebhaftem Abbau, so daß ab 1879 STRUCKMANN, später BALLERSTEDT (Bückeberg) sammeln und beobachten konnten. Das Göttinger Institut besitzt neben anderen eine Platte vom Ausmaß  $150 \times 170$  cm mit 15 Fußabdrücken von mittlerer Fußlänge 37 cm; das Etikett lautet: Wölpinghausen bei Bad Rehburg, Geschenk des Fürsten zu Schaumburg-Lippe.

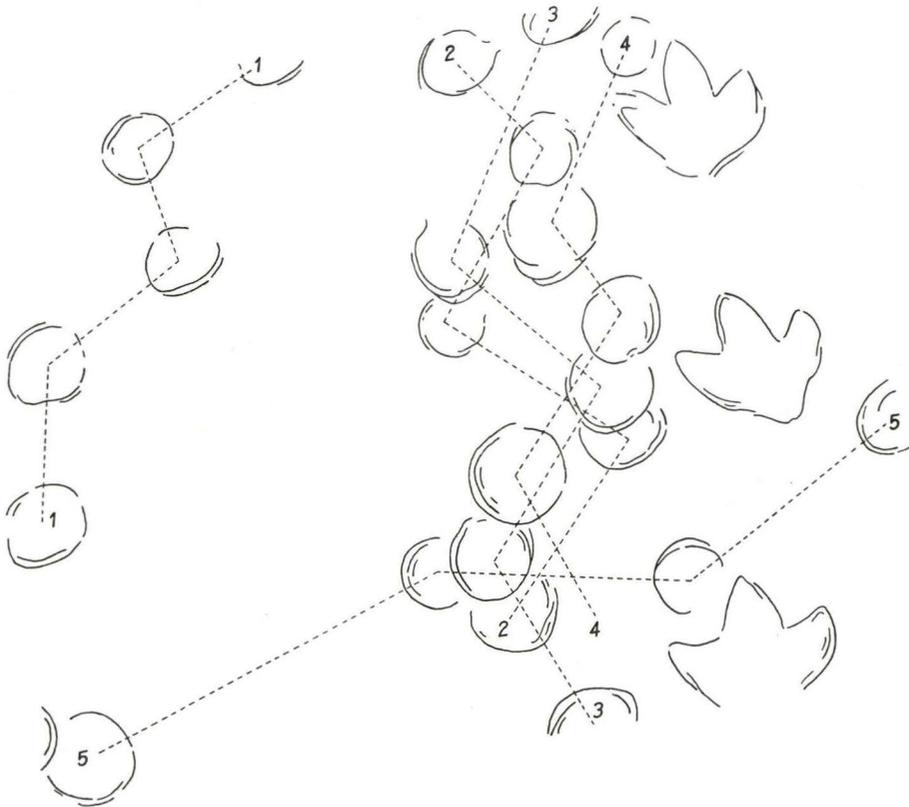


Abb. 44. Fährten verschiedener Dinosaurier auf einer steil aufgerichteten Schichtfläche des Kimmeridge bei Barkhausen (Wiehengebirge) — nach Photo von Dr. Paetow. Verkleinerung etwa  $\frac{1}{20}$ .

Eher als bei uns wurden solche Fährten an der englischen Küste bei Hastings bekannt, wo große natürliche Aufschlüsse die Beobachtung begünstigen. Von dort beschrieb schon 1851 BECKLES unter dem Namen *Ornithichnites* bzw. *Ornithoidichnites* lange Spurfolgen, darunter solche von 20, 37 und 67 cm Fußlänge mit zugehörigen Schrittlängen von 42, 47 und 105 cm.

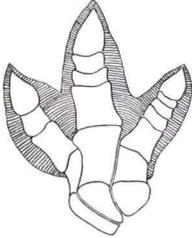


Abb. 45.  
Fußskelett und  
Fußabdruck von  
*Iguanodon*;  $\frac{1}{15}$  der  
natürl. Größe.

Durch eine Studie über *Iguanodon*-Fährten von L. DOLLO (1905), dem die berühmten *Iguanodon*-Skelette des Brüsseler Museums zur Verfügung standen, sind wir nicht nur über die Beziehungen der Fährte zum Fußskelett gut unterrichtet (Abb. 45), sondern auch über verschiedene Fährtenausprägungen bei verschiedener Bewegungsart dieser Tiere, was viel beachtet worden ist. Die Ichnologie hat dadurch eine nützliche Warnung, aber keine Ermutung erhalten.

Neben den *Iguanodon*-Fährten hat BALLERSTEDT (1905) noch einzelne andere Formen festgestellt, darunter einen Fußabdruck von 71 cm Länge, den ABEL 1935, Fig. 120, abgebildet und einem Megalosauriden zugerechnet hat; er ist tief eingetreten und zeigt die zurückgedrehte erste Zehe mit einem langen, fersenähnlich verwendbaren Ballen; ohne das wäre der Fuß etwa 50 cm lang. Weitere vierzehige Dinosaurier-Fährten von dort sind unzureichend begründet. O. KUHN hat (1958 p 28) dafür den Namen *Bückerburgichnus maximus* gegeben.

Aus europäischer Unterkreide sind sodann die dreizehigen Dinosaurier-Fährten der Insel Brioni zu nennen (BACHOFEN-ECHT 1925 Pal. Z. 6 S. 172), mit Fußlängen zwischen 15 und 35 cm — wahrscheinlich *Iguanodon*, wie der Verfasser meint.

In Uferbänken des Peace River, British-Columbia, hat C. N. STERNBERG (1930) 400 Dinosaurier-Fährten beobachtet. Bei *Irenisauripus* (Fußbreite 30–46 cm) hinterließ die nach hinten gerichtete erste Zehe nur bei langsamem Gang einen Abdruck. Als Besonderheit ist die Fährte eines vierbeinigen Dinosauriers dabei, der vielleicht in die Ahnengruppe der oberkretazischen Ceratopsiden gehört.

In die Oberkreide gehören weitere dreizehige Fährten von gewaltigen Dinosauriern, die PETERSON 1924 aus Utah und Colorado beschrieben hat. Solche von 76 cm Fußlänge, 79 cm Fußbreite und 376 cm Schrittlänge werden auf *Tyrannosaurus* oder einen seiner Verwandten bezogen. Dazu ist zu erinnern, daß der Schädel von *Tyrannosaurus*  $1\frac{1}{2}$  m lang war, die Scheitelhöhe des Tieres etwa 5 m.

Gegenüber den Dinosaurier-Fährten treten andere Tierfährten im Jura und Kreide sehr zurück. Die Fährte *Walteria*, die MEHL 1931 aus der Unterkreide von Colorado beschrieben hat, wird bei ABEL 1935 S. 153–156 auf eine Seeschildkröte bezogen. Über kretazische Vogelfährten werden dort einige Nachrichten wiedergegeben.

Im Tertiär ist das Verhältnis der fossilen Fährten zu den Knochenfunden noch ungünstiger, und zwar aus dem einfachen Grunde, daß die Tertiär-Gesteine meistens nicht genügend verfestigt sind, um Schichtflächen in ausreichender Menge zu zeigen. Es ist durchaus anzunehmen, daß die Fährten vorhanden sind, und daß noch manche

geborgen werden können, wenn — etwa in Dachschichten von Braunkohlenflözen — entsprechende Schichtflächen entdeckt und freigelegt werden. Für ein Museum wird in solchem Fall nur ein Gipsabguß oder ein Relieffilm in Frage kommen, aber der wissenschaftliche Wert wäre unabhängig vom Material; die Minderbewertung von Gipsabgüssen beruht ja weitgehend auf Vorurteilen.

Nach dem, was ABEL 1935, S. 158–167, über tertiäre Wirbeltierfährten berichtet hat, gibt es verhältnismäßig viele Funde von Vogelfährten, darunter solche von großen Laufvögeln. Eine Vogelfährte aus dem Obereozän von Montmorency ist in der Mittelzehe 20 cm lang.

Fährten von Amphibien, die sich auf vier rezente Gattungen beziehen lassen, hat PEABODY 1940 aus dem Unter-Pliozän Kaliforniens bekanntgemacht.

Besonderes Interesse verdienen im Tertiär natürlich die Säugetierfährten. Wir hoffen ja, in das große Spiegelbild der Entfaltung der Vierfüßler, das uns die Fährtenkunde bietet, auch etwas über die Entfaltung der Säugetiere eintragen zu dürfen. Das ist im bescheidenen Maße auch der Fall. Aus dem Ober-Eozän des Pariser Beckens sollen vor 1859 Fährten von „Anoplotherien und dreizehigen Equiden“ gefunden, aber nicht abgebildet worden sein (Näheres bei TOBIEN 1950).

Aus dem Unter-Oligozän von Bellingen/Baden ist durch G. BÖHM 1896 und 1899 eine Sandsteinplatte beschrieben worden mit Fußindrücken, die etwa 4 cm lang und breit sind; sie bestehen aus einem Fußballen und drei kurzen, stumpf endenden Zehen, von denen die mittlere breit ist, die anderen schmal. Nach TOBIEN 1950 soll es ein Palaeohippide gewesen sein, wahrscheinlich *Plagiolophus*, der hier seine Fährten hinterlassen hat.

Der bedeutendste Fundort tertiärer Fährten ist Ipolytarnoc im nördlichen Ungarn, dem Untermiozän angehörend. Nach ABEL 1935 war die Bearbeitung noch nicht abgeschlossen, es konnten aber schon genannt und abgebildet werden die Fährten von: 1 Proboscidier und 2 verschiedenen Nashornarten, ferner zahlreichen Paarhufern (in der Hauptsache wohl größere und kleinere Hirsche wie *Palaemeryx* und *Dicrocerus*). Auch ein großer Raubtierfuß liegt im Abdruck vor, etwa 20 cm breit, also weit größer als der Fuß eines Löwen; da 5 Zehenballen erkennbar sind, war es nach THENIUS 1948 kein Felide, wahrscheinlich ein Amphicyonide. ABEL's Meldung eines dreizehigen Pferdes wird als Irrtum erklärt.

Auch eine Flora ist von dieser Stelle bekanntgeworden. Es handelt sich um einen Tränkplatz, der von der Asche eines Vulkanausbruches verschüttet wurde, also um eine Art Pompeji, wie ABEL meinte.

Solche Funde sind nicht ohne Wert für die Geschichte der Säugetiere. Fährten aus dem Paläozän wären uns in diesem Sinne natürlich noch interessanter als solche aus jüngerem Tertiär.

Auf der anderen Seite haben Fährten aus dem Quartär, von denen es bereits einige gibt, stammesgeschichtlich keine Bedeutung, so interessant sie sonst auch sein mögen.

## D. Stammesgeschichtliche Auswertung

Die Grundform des Reptilstammbaumes und die Orte, an denen Amphibien, Säugetiere und Vögel mit ihm verbunden sind, sind längst aus dem Bereich der Spekulation in den historischen Wissenschaftsbestand verlagert worden. Nur über die genauere Lage einzelner Gabelungen und über die Begrenzung zusammenfassender Begriffe gibt es noch Meinungsverschiedenheiten.

Im vorigen Kapitel haben wir gesehen, wie die fossilen Fährten aus den Formationen vom Karbon bis zur Kreide zu denselben Zeiten dieselben Neuerscheinungen erkennen lassen wie die Schädel und Skelette. In diesem Sinne läßt sich der Stammbaum wie auf unseren Abbildungen 56 u. 57 nicht nur mit den Schädeln belegen, sondern auch mit den Fährten.

Auch die Fußskelette, die Schultergürtel, die Wirbel oder andere Merkmalgruppen lassen sich in entsprechender Weise zusammenstellen, wobei die Schwerpunkte des Darstellbaren jedesmal eine etwas andere Lage haben werden. Stammbaumartige Zusammenstellungen von Bildern des Tarsus (Hinterfuß ohne Zehen) hat SCHAEFFER gegeben, die für uns gut brauchbar waren (Abb. 54, S. 128).

Wenn es gelingt, die Geschichte der Vierfüßler wenigstens in großen Zügen mit der Geschichte ihrer Fährten zu vergleichen, wird damit viel gewonnen sein — nicht so sehr für den in osteologischen Details bewanderten Fachmann, als vielmehr für den Anfänger, der dann mehr als bisher von Vorstellungsbildern ganzer Tiere ausgehen kann. Eine solche Zielsetzung macht die viele Mühe verständlich, die man sich mit den fossilen Fährten gegeben hat. Vieles davon dürfte vergeblich gewesen sein, aber bedeutende Fortschritte sind zweifellos gemacht worden. Beispielsweise können heute über den Begriff Dinosaurierfährten keine Zweifel mehr bestehen: Viele Nachrichten über ihr Vorkommen vom Keuper bis in die Oberkreide vermehren die Überlieferung über diese einstigen Herren der Erde um ein Beträchtliches.

An Hand unserer Abbildungen 56 und 57 sei jetzt besprochen, wie der Fährtenstammbaum mit dem Schädelstammbaum zusammenpaßt und welche Schwierigkeiten noch zu überwinden sind. Es wurde schon angedeutet, wie einige Oberbegriffe der Fährtenkunde zu revidieren sind: Unser Versuch einer vereinfachten Stammbaumdarstellung gehört zu den Ergebnissen dieser Arbeit. Wenn wir uns auf die Beziehung zu den Fährten beschränken, dürfen wir einige Ordnungen weglassen, von denen keine Fährten zu erwarten sind, nämlich die Ichthysaurier, die Sauropterygier und die Pterosaurier.<sup>1)</sup> Das gibt gerade deshalb eine spürbare Erleichterung, weil die Ableitung dieser drei Ordnungen noch gewisse Schwierigkeiten macht.

<sup>1)</sup> Eine Pterosaurier-Fährte beschreibt W. L. STOCKES, *Pterodactyl tracts from the Morrison Formation* — *J. Pal.* **31**, 5 p. 952–954, pl. 117, 1957.

Natürlich müssen wir mit groben Zusammenfassungen arbeiten, besonders schon im Anfang, wo wir einen ungegliederten Bereich für die Amphibien bzw. Stegocephalen einsetzen müssen und keine Rücksicht nehmen können auf die Zweige Urodelomorpha und Batrachomorpha. Wir haben zwar versuchsweise die Fährte eines hüpfenden Tieres aus dem Oberkarbon mit dem Frosch-Vorfahr *Miobatrachus* in Verbindung gebracht, aber damit ist keineswegs gesagt, daß es unter den Batrachomorpha nicht auch Tiere mit salamandroider Fährte gegeben habe. Diese ist vielmehr gerade im Karbon so sehr verbreitet, daß wir sie als allgemeine Urform der Vierfüßlerfährte ansehen können. Zu den ältesten Gattungen der salamandroiden Fährten gehört *Asperipes*, welche durch eine durchaus unregelmäßige Zehenstellung auffällt; man hat den Eindruck, daß die Versteifung der Fußwurzeln hier erst in den Anfängen war.

NOPCSA hat versucht, eine stegocephaloide Fährtengruppe neben die salamandroide zu stellen, er hat aber diese Trennung im einzelnen nicht durchgeführt. Seine Angabe, daß bei der ersten die Zehen 1 u. 5 rechtwinklig auseinanderweisen und bei der zweiten die Zehen 3 u. 4 etwas stärker klaffen, gibt uns keine brauchbare Grenze. So kann die von BAIRD 1952 kritisch untersuchte *Limnopus*-Fährte als eine etwas vergrößerte salamandroide Fährte angesehen werden, aber die Spreizung zwischen den Zehen 3 u. 4 des Vorderfußes ist nicht größer als die zwischen 2 u. 3.

Gemeint sind mit „stegocephaloid“ offenbar die plumperen Fährten, aber Abgrenzung und Inhalt dieses Begriffes, der vermutlich noch weiter gegliedert werden muß, bleiben zunächst unbestimmt.

Von den Cornberger Fährten haben wir nur eine auf einen Stegocephalen bezogen. Solche Fährten sind auch im Buntsandstein selten, viel seltener jedenfalls als die Knochenreste der Stegocephalen, durch welche an Häufigkeit die Reptilreste weit übertroffen werden. Wahrscheinlich haben diese Tiere ihren eigentlichen Lebensraum, das Wasser, nicht oft verlassen.

Sicher sind es die Amphibien gewesen, die zuerst den Lebensraum „Land“ gewonnen haben. Von dieser Tat sind die Reptilien die späteren Nutznießer gewesen. Es kann vermutet werden, daß die Amphibien von diesen zurückgedrängt worden sind. Die gemeinsame Nahrungsbasis boten wohl hauptsächlich die Insekten. Für diesen Zusammenhang haben wir auch einen fossilen Beleg, die Insektenfährte aus dem Rotliegenden von Nierstein, die da aufhört, wo von der Seite eine Eidechsenfährte herankommt (ABEL 1935, S. 260).

### Unterklasse Anapsida

Als erste Gruppe der Reptilfährten nannten wir die lacertoide, als erste Ordnung der Reptilien die Cotylosaurier („Keimblattsaurier“), aber diese beiden Kategorien entsprechen einander keineswegs. Nur ein kleiner Teil der lacertoiden Fährten wurde von Cotylosauriern getreten, und nur ein kleiner Teil der Cotylosaurier hat lacertoide Fährten hinterlassen.

Der Raum der Cotylosaurier ist auch auf unserem Schema (Abb. 55, S. 129) tief gespalten. In seinen rechten Teil gehört die Unterordnung Captorhinomorpha, mit der

wir später wieder anfangen müssen, in den linken die Unterordnung Diadectomorpha. Diese zweite ist im Schädelbau die primitivere, und die Schildkröten gehören in ihre weitere Verwandtschaft.<sup>1)</sup> Der Inhalt dieser Unterordnung erscheint so wichtig, daß HUENE ihn auf drei Ordnungen verteilt. Jedenfalls sind hier mindestens drei Gruppen auch in bezug auf ihre Fährten getrennt zu betrachten.

Bei den Diadectiden kennen wir die Füße aus ganzen Skeletten, speziell auch durch die Untersuchung von ROMER und BYRNE 1931: die Zehen sind ziemlich kurz, ihr breites Vorderende konnte eine breite Klaue tragen; die 4. Zehe ist im Hinterfuß noch die längste, aber die Längenunterschiede sind gering (Abb. 46). Die Fußwurzel ist breit. Nach LOTZE 1928 ist noch mehrfach bestätigt worden, daß die Fährte *Korynichnium sphaerodactylum* des Oberrotliegenden von Tambach zu solchen Tieren gehört.

Ziemlich breit endende kurze Zehen hatten auch die erdgeschichtlich etwas jüngeren Pareiasaurier, aber hier sind die 4. Zehen nicht länger als die anderen, und die Gliederzahl ist bereits reduziert. Zu diesen paßt *Korynichnium* nicht, auch abgesehen davon, daß es zu alt und zu klein ist. Es gibt kleinere jüngere Verwandte der Pareiasaurier: *Parasaurus* im Kupferschiefer und *Sclerosaurus* im Buntsandstein; aber Fährten ließen sich diesen nicht zuordnen, es sei denn, daß der vorläufig noch unklare *Agostopus falcatus* RÜHLE hierher zu rechnen wäre. Den Fuß eines Pareiasauriers zeigt Abb. 47.



Abb. 46.



Abb. 47.

- Abb. 46. Fuß von *Diadectes*, nach ROMER und BYRNE 1931. — Die äußeren Zehenglieder sind kürzer als bei *Korynichnium*, aber ebenso wie dort sind die letzten Glieder breiter als die vorletzten (Familienähnlichkeit).
- Abb. 47. Fußskelett (r. v., schräg von vorn) des Pareiasauriers *Bradysaurus bairi* (SEELEY) nach einem Photo des Mus. Nat. Hist. Chicago vom dortigen montierten Skelett.

<sup>1)</sup> Nach Untersuchungen über Schädel-Merkmale hat OLSON 1947 Diadectiden, Pareiasauriden und Procolophoniden zusammen mit den Schildkröten als „Parareptilia“ den übrigen Reptilien gegenübergestellt.

Die dritte Unterabteilung der Diadectomorpha sind die Procolophonia. *Procolophon* selbst — Zonenfossil im oberen Perm Südafrikas — hat mäßig lange, mäßig gestaffelte Zehen, von denen die beiden äußeren etwas schwächer sind. Dasselbe

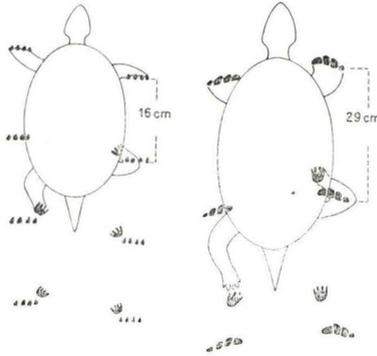


Abb. 48. Zeichnerische Prüfung der *Chelonipus*-Frage: der Umriß eines schildkrötenähnlichen Tieres ist hier im Sinne RÜHLE's mit der *Chelonipus*-Fährte verbunden, links mit *Ch. torquatus*, rechts *Ch. cuneiformis* (größer).

zeigt *Procolophonichnium* aus dem Ober-Rotliegenden von Tambach, welches außerdem in eigentümlicher Weise schräg abgestutzte Zehenden zeigt. Viel unklarer und nur mit Vorsicht zu beurteilen ist *Procolophonipus* aus dem Buntsandstein; für eine seiner beiden Arten denkt RÜHLE an *Anomoiodon*, den kleineren von 2 Skelettfunden aus dem Buntsandstein.

Eine Nachbarfamilie sind die Nyctiphuretidae aus dem Perm III (Mesen-Zone) Nordrußlands, auf die versuchsweise unser Cornberger *Phalangichnus* bezogen wurde. Diese Fährte gehört bereits in den lacertoiden Bereich.

Ein vierter Zweig der Diadectomorpha muß zu den Schildkröten geführt haben. Sie entstanden unter einer weitgehenden Umgestaltung des Körpers, von der der mittelpermische *Eumotosaurus* den Anfang, die obertriadische *Triassochelys* den Fortgang recht gut zeigt. Von beiden sind keine Fußskelette erhalten. Man sollte meinen, Bewegungsweise und Fußbau müßten, der radikalen Umformung des Körpers entsprechend, auch in der Fährte erkennbar sein, und mehrfach sind fossile Fährten unter Namen wie *Chelichnus* in diesem Sinn gedeutet worden. Der Beweis blieb in der Regel aus. Erst RÜHLE VON LILIENSTERN hat bei einer gründlichen Untersuchung seines *Chelonipus* aus dem Buntsandstein 1939 einen Beweis geführt, der zwar nicht lückenlos ist, aber im wesentlichen für gelungen gelten darf (Abb. 48). Mehr als mit diesem hat es allerdings dadurch zur Klärung beigetragen, daß er andere schildkrötenähnliche Fährten unter dem Namen *Dicynodontipus* 1941 anderweitig untergebracht hat.

In seiner Arbeit von 1939 steht unter den Schildkröten noch die Fährte *Agostopus falcatus*, der schlecht zu dem echten *Agostopus* aus dem Coconino-Sandstein und schlecht zu den Schildkröten paßt; es könnte sich auch um einen Pareiasaurier handeln.

RÜHLE's *Chelonipus* soll also bis auf weiteres als Schildkröte anerkannt werden. Wir dürfen aber nicht vergessen, daß es sich dabei einstweilen nur um eine Wahrscheinlichkeit handelt. Die Fährtenbilder der rezenten Schildkröten *Testudo* und *Emys*, die dazu gegeben werden, sind leider nicht gut. Eine Auswertung anderer Schildkröten wird vielleicht andere Gesichtspunkte ergeben, gibt es doch unter diesen sehr verschiedene Füße, Haltungen und Gangarten. Durchaus nicht alle sind wie *Testudo graeca* im Vorderfuß unguigrad, im Hinterfuß plantigrad und stützen sich auf die starken Klauen der Vorderfüße, während die Hinterfüße schieben. Die Elefantenschildkröte stellt auch die Vorderfüße mit der ganzen Sohle auf.

RÜHLE stützt sich besonders auf die Tatsache, daß die größeren Füße der fraglichen Buntsandsteinfährten nur Eindrücke von Zehenspitzen zeigen. Etwas Ähnliches zeigt aber unser Cornberger *Phalangichnus*, der so mit anderen Fährten zusammenhängt, daß man ihn nicht auf Schildkröten beziehen kann.

Es kommt heraus, daß wir wahrscheinlich eine testudinide Fährtengruppe brauchen werden, aber wir kennen erst wenige Beispiele von rezenten und noch keine ganz sicheren von fossilen Schildkrötenfährten.

Von der zweiten Unterordnung der Cotylosaurier, den Captorhinomorpha, gehen schon im Karbon 2 große Hauptäste des Stammbaumes ab: auf der einen Seite unter Geradeausrichtung der Zehen Pelycosaurier, Therapsiden und Säugetiere — auf der anderen unter Erleichterung der Fußwurzel die Lepidosaurier, Archosaurier und Vögel. Bei Besprechung der Fährten ist wegen eines gewissen Parallelismus zum Schildkrötenast der Therapsiden-Ast voranzustellen.

### Unterklasse Synapsida

Die erste Ordnung dieses Astes bilden die Pelycosaurier. Zur Gattung *Haptodus* (*Pantelosaurus*) paßt die Rotliegend-Fährte *Herpetichnium acrodactylum*, wie sich aus unserer Abb. 6, S. 35 und aus der Verbreitung beider ergibt. Die Körperhaltung ist besser als in HUENE's Skelettdarstellung in der Körperskizze ABEL's (1939, S. 155) getroffen worden: zu der niedrigen Haltung paßt nämlich die Tatsache, daß mit der *acrodactylum*-Fährte zusammen mehrfach Schwanzspuren und Abdrücke der gefelderten Bauchhaut gefunden wurden. Ähnlichen Fußbau zeigt *Datheosaurus* aus dem Rotliegenden Schlesiens (Abb. 49)

Die Sauropterygier erscheinen nicht in unserem Schema, ihre späteren Angehörigen sind rein marin und kommen für die Fährtenkunde nicht in Betracht.

Eine Handfährte aus der unteren Trias hat jedoch HUENE wohl mit Recht einem Sauropterygier zugerechnet. Bei NOPCSA 1923, S. 141, findet sich der Vorschlag, eine angebliche Rhynchosaurierfährte einem Neusticosaurier zuzuschreiben; es geht aber nicht an, daß daraufhin der Name *Rhynchosauroides membranipes* MAIDWEL einen neuen Gattungsnamen, nämlich *Pontopus* NOPCSA bekommt, weil auch bei Fährtennamen die Priorität beachtet werden muß.

Für die Pelycosaurier (vielleicht einschließlich der frühen Sauropterygier) muß von NOPCSA's theromorphoider Fährtengruppe eine neue Gruppe abgetrennt werden mit der Kennzeichnung: Alle 5 Zehen ziemlich lang, wenig divergierend, Fußachse geradeaus gerichtet. Fußsohle ziemlich lang, mit einer Art Ferse.

An dem Bilde, das SCHAEFFER 1941 Fig. 11 und 18 für die Fußwurzel des Pelycosauriers *Varanosaurus* gegeben hat (s. auch unsere Fig. 54), ist zu sehen, daß Metatarsale 5 und Tarsale 5 die Reihe ihrer Nachbarn normal fortsetzen, wie das auch bei den daselbst Fig. 13 dargestellten Cotylosaurier-Füßen der Fall ist. Bei allen späteren Sauromorphen dagegen ist schon der Ansatz des Metatarsale 5 verselbständigt und abspreizbar geworden. Ein erstes Stadium dazu zeigt der Fuß des permischen Eosuchiers *Youngina*.

Der Vergleich der Füße von *Varanosaurus* und *Youngina* zeigt noch etwas anderes: Die proximalen Tarsalia sind gegen die distalen bei *Youngina* wie allgemein bei den Sauromorpha ziemlich gradlinig begrenzt, die intertarsale Gelenkung ist begünstigt. Bei *Varanosaurus* dagegen macht diese Grenze zwei Bögen, hier bildet die Fußwurzel ein geschlossenes Ganzes wie bei den Säugetieren, und das Fußgelenk liegt über ihr (epitarsal).

Von den Pelycosauriern sind demgemäß die oben gekennzeichneten Fährten zu erwarten, ohne eine Sonderstellung der 5. Zehe! — In der Rotliegend-Fährte *Herpetichnium acrodactylum* sind diese Forderungen erfüllt.

Nach ihrem Schädelbau stehen die Pelycosaurier am Anfang der über die Therapsida zu den Säugetieren führenden Reihe: ihr Schädel ist synapsid, d. h. das Schläfenfenster liegt unter der Verbindung Postorbitale-Squamosum.

Innerhalb der Ordnung Therapsida finden wir im allgemeinen geradeaus gerichtete kurze Zehen. Die Gliederzahl ist fast immer vermindert auf 2 3 3 3. Das Skelett des Dromasauriers *Galechirus* zeigt eine Längenstaffelung der Zehen fast wie bei den Eidechsen, aber auch die 4. Zehe hat nur 3 Glieder, sie muß also nachträglich verlängert worden sein.

Auf die Unterordnung Dinocephalia ist die Fährtenengattung *Barypodus* hier versuchsweise bezogen worden, das ist aber noch unsicher und erscheint deshalb nicht in unserem Schema.

Abb. 49. *Datheosaurus macrourus* SCHRÖDER, Hand- und Fußskelett. Nur die schraffierten Teile sind erhalten. Man beachte, daß das 2. Glied des 4. Fingers viel kürzer ist als das gleiche Glied des 3. Im Mittelfuß herrscht keine Staffelung, die Metatarsalia 2 und 5 sind ebenso groß wie 3 und 4. Die proximalen Tarsalia sind groß. Die Fährte dieses langschwänzigen Tieres war also nicht lacertoid, eher unserer Abb. 6b und c ähnlich („pelycosauroid“).



In diesem erscheint, zur Unterordnung Anomodontia zu rechnen, die *Chelichnus*-Fährte und damit ein Kern der theromorphoiden Fährtengruppe NOPCSA's, welche aufgeteilt werden muß. In die neue Teilgruppe, die man „chelichnoid“ nennen

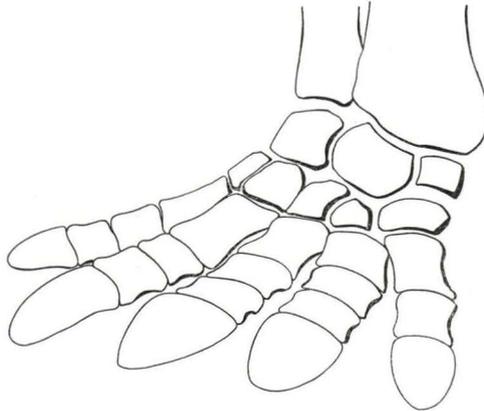


Abb. 50. Fußskelett (r. v., schräg von vorn) des Anomodontiers *Aulacocephalon peavoti* (BROOM) nach einem Photo des Mus. Nat. Hist. Chicago vom dortigen montierten Skelett; ungefähr  $\frac{1}{4}$ .

kann, werden später noch weitere Fährten zu rechnen sein, darunter solche, bei denen Hand und Fuß sehr ungleiche Größen haben; *Dicynodontipus* wird jedoch als Synonym von *Chelichnus* aufgefaßt. Die Bestimmung beruht auf dem Fußskelett verschiedener Anomodontier (Abb. 50). Diese Tiere waren im Oberperm und in der Untertrias sehr verbreitet und häufig, was die Zurechnung der *Chelichnus*-Fährte noch erleichtert.

Die raubtierähnlichen Reptilien können als Unterordnung Theriodontia zusammengefaßt werden. Dazu wurde oben unter dem Namen *Harpagichnus* eine bisher ohne Gattungsnamen abgebildete Fährte beschrieben, welche einer Raubtierfährte ähnlich ist: Sie hat spitze Krallen und starke Krallenballen, auf denen der ganze Fuß ruht. Das entspricht gut den Skelettrekonstruktionen der Gogonopsier *Scymnognathus* (BROILI & SCHRÖDER 1935, v. HUENE 1950) und *Lycaenops* (COLBERT 1955). Die Therocephalia lassen sich dabei nicht ausschließen, sie hatten einen etwas anderen Schädel, aber die gleiche Körpergestalt und die gleiche Lebenszeit wie die Gorgonopsier, wenn sie diesen auch vorübergehend weichen mußten. So liegt es für uns nahe, den zusammenfassenden Begriff Theriodontia zu verwenden.

Aus der dritten Untergruppe der Theriodontier ist *Cynognathus* bzw. *Gomphognathus* sehr bekannt geworden, von dem in der Untertrias ähnliche Fährten erwartet werden können; sehr verbreitet ist sein etwas zu plattfüßiges Skelettbild, in dem auch der rechte Fuß in unnatürlicher Weise zurückgedreht ist; dieses wurde bereits mehrmals durch bessere Darstellungen ersetzt (COLBERT 1955, THENIUS 1955).

NOPCSA hat übrigens die „theromorphoide Fährte“ folgendermaßen definiert: „Für den mit seinen ziemlich gleich langen Zehen vorwärts gericht-

teten Fuß, der keine verlängerte 4. Zehe aufweist. Die Phalangenzahl ist 2 3 3 3 3.“ Als Beispiele wurden gegeben: *Chelichnus* und der Fuß von *Eurycarpus* = *Dicynodon*, außerdem *Korynichnium* und der Fuß von *Disparactus*. Genannt werden ferner Pareiasaurier und primitive Theriodontier. „Neben *Chelichnus* andere, an denen man oft freie Zehen erkennt; diese könnte man als theriodontid deuten, vielleicht stammen diese von *Gordonia*-artigen Tieren.“ Nach unserer Meinung sind die Pareiasaurier, *Korynichnium* und die Schildkröten herauszuhalten, ebenso wie die von NOPCSA auch hier genannte *acrodactylum*-Fährte, die wir auf Pelycosaurier beziehen.

Die auch aus diesem Kreise hervorgegangenen Säugetiere haben in Jura und Kreide nur bescheidene Skelettreste, aber keine Fährten hinterlassen. Ihre Differenzierung im Tertiär ist in unserem Schema nur mit 3 Fußabdrücken angedeutet, mit denen gemeint ist: 1. ein voll abgedrückter Fuß eines Sohlengängers (Beuteltier). — 2. digitigrader Fußabdruck einer Katze; er besteht aus einem gemeinsamen Metatarsalpolster und 4 Krallenballen, die Krallen selbst berühren die Boden nicht. — 3. als Beispiel eines unguigraden Huftieres der Fußabdruck eines dreizehigen Pferdes aus dem älteren Tertiär. 2 und 3 zeigen die weitaus wichtigsten unter den vielen Differenzierungen des Säugetierfußes.

### Unterklasse Sauromorpha

Der andere Hauptast, der aus den Captorhinomorphen entspringt, umfaßt die Unterklassen Lepidosauria und Archosauria sowie die noch nicht einheitlich beurteilten Protorosauria. Er entspricht also dem, was HUENE die Sauromorpha nennt. Er beginnt im Karbon/Perm mit einer schwer auflösbaren Gesellschaft, die man nach dem Vorgang von CAMP 1945 zweckmäßig als Prolacertiformes bezeichnet. Aus diesen entwickeln sich noch im Perm einerseits die Protorosaurier, Lepidosaurier und Rhyngocephalen, andererseits die Eosuchier, aus welchen später die Thecodontia und die anderen Archosauria nebst den Vögeln hervorgehen.

Im Schädel bilden sich obere und untere Schläfenfenster heraus. Wenn die Eidechsen nur ein solches Schläfenfenster zeigen, wissen wir heute vor allem durch die Untersuchungen von KUHN-SCHNYDER, daß hier ein unteres Schläfenfenster verlorenging. Wenn die ältesten Sauromorphen sich in dieser Beziehung noch nicht beurteilen lassen, liegt das hauptsächlich an der mangelhaften Erhaltung ihrer sehr zarten Schädel.

Die Füße der ursprünglichen Sauromorpha sind lacertoid, aber im Verlauf von Perm und Trias zweigen neue Gestaltungen ab.

Wir müssen also ausgehen von eidechsenähnlichem Körperbau und dementsprechend schlängelnder Laufweise. Die 4. Zehe wurde weiterhin — bei manchen Eidechsen zu erstaunlicher Länge — verlängert, weil sie beim Abstoßen in drehendem Sinne besonders gebraucht wurde. Auch die 5. Zehe scheint besondere Aufgaben zu

haben, jedenfalls ist sie mehr oder weniger verselbständigt und mit ihrem Mittelfußknochen zusammen abgespreizt worden.

Der Vorderfuß macht wie üblich diese Ausgestaltungen mehr oder weniger mit.

NOPCSA definierte 1923, S. 131: „lacertoid wird der Fußtyp mit verlängerter 4. Zehe genannt“. Er versuchte eine mechanische Deutung und wies darauf hin, daß bei den schnellen Läufern unter den Lacertiliern dieser Typ deutlich ausgeprägt ist, bei trägen Lacertiliern (Geckoniden, Scinciden) dagegen nicht. Seine Beispiele sind die Karbonfährte *Collettosaurus* und das Fußskelett des Karbonreptils *Eosauravus*. Weiter ist *gampsodactylum* des Rotliegenden als gutes Beispiel genannt, es bekommt in diesem Zusammenhang den Gattungsnamen *Eumekichnium*. *Datheosaurus* und *Araeoscelis* des Rotliegenden werden in erster Linie als Erzeuger dieser Fährte genannt, aber zu Unrecht, wie unsere Abb. 49 zeigt. Das Fußskelett von *Datheosaurus* bestätigt dabei HUENES Einordnung bei den Pelycosauriern.

Angeschlossen wird als eine Unterabteilung mit wenig betonter 4. Zehe *Procolophonichnium*, die Fährte des südafrikanischen Cotylosauriers *Procolophon*, welche seither aus deutschem Rotliegendem und Buntsandstein gemeldet wurde. Hier ist auch die 5. Zehe nicht abduziert, und die Zehenachse steht nur wenig schräg.

Als eigene Fährtengruppe hat NOPCSA S. 131/132 eine rhynchocephaloide abgetrennt. Er definierte sie in demselben Satz wie die vorige: ... mit gleichfalls abduzierter fünfter, aber nur wenig verlängerter vierter Zehe nenne ich, da er sich bei *Sphenodon* findet, rhynchocephaloid“ — als Beispiel dient auf seiner Taf. 6, Fig. 9 „Fährte und Hand von *Rhynchosaurus*.“ Man liest leicht darüber weg, daß nicht von einem Hinterfuß von *Sphenodon* die Rede ist — dieser ist durchaus lacertoid — daß vielmehr das abgebildete Beispiel ein Vorderfuß ist.

Abweichend von NOPCSA haben wir *Procolophonichnium* an anderer Stelle besprochen und mit dem ersten Zweig der Cotylosaurier in Verbindung gebracht.

Wir übernehmen die rhynchocephaloide Fährtengruppe nicht, sie hat sich nicht bewährt und muß gestrichen werden. Wenn nämlich, wie HUENE einmal empfohlen hat, die Entscheidung letzten Endes nach dem geologischen Alter getroffen werden soll, dann handelt es sich eben nicht um eine morphologische Gruppe. HUENE'S *Rhynchocephalichnus pisanus* hat übrigens im Gegensatz zur Definition der Gruppe eine stark verlängerte 4. Zehe auch im Vorderfuß.

Bei Besprechung der hier aufgetretenen Schwierigkeiten empfiehlt PEABODY den Begriff Prolacertiformes CAMP 1955 (Abb. 51).

Nach seinem Fußbau (Abb. 52) stellt *Askeptosaurus* mit einigen Verwandten aus dem lombardischen Muschelkalk einen besonderen Seitenzweig dar (KUHNSCHNYDER 1952). Hier sind gegenüber dem normalen Lacertilierfuß die Zehen 1 und 5 vergrößert und im Metatarsale verstärkt, was mit der Beanspruchung dieser Füße beim Schwimmen zusammenhängen dürfte; jedenfalls zeigen Schwimmfüße auch sonst Verstärkung der äußeren Strahlen.

Kürzere Zehen mit geringerer Staffelung, also weniger bevorzugter 4. Zehe gibt es wie gesagt bei verschiedenen heutigen Eidechsen, darunter den grabenden Scin-

ciden. In einigen Fällen sieht es so aus, als wäre eine besondere Kennzeichnung einer kurzzeiligen Gruppe vorteilhaft. Sie wird jedoch nicht empfohlen, weil es gerade bei den paläozoischen Formen allzu viele Übergänge zur typisch lacertoiden Gruppe gibt.

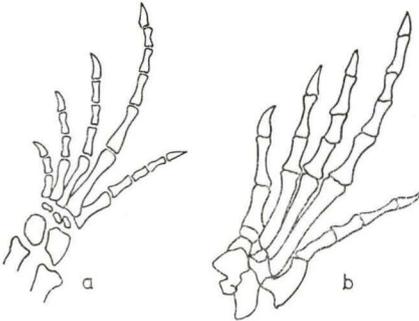


Abb. 51.



Abb. 52.

Abb. 51. Fußskelette von Prolacertiliern: a) *Petrolacosaurus* aus amerikanischem Oberkarbon, nach PEABODY 1952 — b) von *Trilophosaurus*, nach GREGORY 1944.

Abb. 52. Fußskelett von *Askeptosaurus*, nach KUHN-SCHNYDER 1952.

Nützlich scheint es zu sein, das Verhalten der 5. Zehe des Hinterfußes gesondert zu betrachten. Dabei ergeben sich drei Untergruppen:

1. Die 5. Zehe bleibt zurück, ihr Mittelfuß liegt aber noch im Verband mit den anderen Zehen.
2. Die 5. Zehe nebst Mittelfußanteil wird abgespreizt, was mehr als  $90^\circ$  ausmachen kann.
3. Die 5. Zehe hilft beim Entlasten und Aufrichten der Fußwurzel, wobei sie weiter verselbständigt und verstärkt wird.

Zu 1. gehören eidechsenähnliche Cotylosaurier beider Zweige, ferner einige Protorosaurier, wie *Petrolacosaurus* (Abb. 51a) und *Palaeohatteria*. In beiden Fällen ist das Metatarsale 5 nur wenig von 4 verschieden. Unter den Fährten gehört hauptsächlich die amerikanische *Collettosaurus*-Fährte hierher.

Zu 2. gehören andere Protorosaurier, wie *Protorosaurus* selbst und *Trilophosaurus* (Abb. 49b), ferner die Mehrzahl der Lacertilien und Rhynchocephalen. Die *Gampso-dactylum*-Fährte des Rotliegenden zeigt eine rechtwinklige, unser *Akropus* des Cornberger Sandsteins eine geringere Abspreizung. *Rotodactylus* des amerikanischen Bunt-sandsteins zeigt eine Abspreizung von etwa  $140^\circ$ .

SCHAEFFER hat gezeigt, wie in dieser Gruppe das Intertarsalgelenk zur Ausbildung kommt, welches später bei den Archosauriern und Vögeln das eigentliche Fußgelenk wird. Bei *Varanus* und *Sphenodon* sind die proximalen Fußwurzelknochen oberhalb dieses Gelenkes verschmolzen — ein bedeutender Gegensatz zu den Therapsida und Mammalia mit ihrem Epitarsal-Gelenk. Um die Unterschiede innerhalb der lacertoiden Füße zu verstehen, müssen wir einige Fußskelette vergleichen (Abb. 8 u. 54):

Bei *Nyctiphruretus* (Cotylosauria) sitzt das Metatarsale 5 mit breitem Proximalgelenk unter einem Tarsale 5, welches wesentlich breiter ist als die Tarsalia 1-4. — Bei *Youngina* (Eosuchia) ist das Metatarsale 5 ebenfalls breit, es sitzt aber unter einem kleinen Tarsale 5, so daß seine Abspreizung zumindest nicht blockiert ist.

Zu 3.: Eosuchia nennt man die permischen Vorfahren der Thecodontia. Es sind die ersten Reptilien mit zwei Schläfenfenstern im Schädel. Ihre Mittelfüße zeigen ein kurzes, kräftiges Metatarsale 5, von dem wir annehmen, daß es eine Gegenstütze gegen die anderen Zehen bildete. Deshalb rechnen wir die Cornberger *Palmichnus*-Fährte zu den Eosuchiern.

Ihre Entfaltung liegt nach Knochenfunden mit 9 Gattungen im obersten Perm (Cistecephalus-Zone) Südafrikas, aber eine Gattung ist schon aus der Tapinocephalus-Zone bekanntgeworden. Etwas Material hat auch der Marlslate Englands geliefert und der Mansfelder Kupferschiefer. Aus diesem stammt der kleine schlankfingrige *Weigeltisaurus*, auf den sich keine Fährte beziehen läßt.

Bei *Euparkeria* (Pseudosuchia) ist das Tarsale 5 verschwunden, das Metatarsale 5 nimmt am Intertarsalgelenk teil, in welchem es sich unmittelbar stützt. Diese direkte Verbindung mit dem Fibulare ist auch bei *Iguana* und *Sphenodon* vorhanden, aber mit einem wesentlich schwächeren, nicht als Stütze verwendeten Metatarsale 5.

Diese stützende Funktion der 5. Zehe kommt natürlich in der Fährte zum Ausdruck. SOERGEL hat das ausführlich für *Chirotherium* beschrieben.<sup>1)</sup> Seine Annahme, die Verselbständigung dieser 5. Zehe sein auf die kletternde Lebensweise unbekannter Ahnen zurückzuführen, hat jedoch keine Stütze gefunden. Vielmehr sehen wir bei den genannten Fußskeletten ebenso wie bei den Fährten eine schrittweise Verselbständigung der 5. Zehe auch im Bereich der Eosuchia.

Zu diesen rechnen wir demgemäß die Cornberger Fährten *Palmichnus*. Es mag aber im Bereich der Eosuchia auch andere Tiere gegeben haben, bei denen die 5. Zehe keine Stützfunktion ausgeübt hat.

Bei *Chirotherium* in der Trias hat sich die Abstützung des Hinterfußes durch die 5. Zehe, die hier etwa die Funktion einer Ferse übernommen hat, offenbar sehr bewährt, denn diese Reptilien haben sich in der unteren Trias die Welt erobert. In der oberen Trias waren sie noch häufig neben den Dinosauriern, denen sie schließlich die Herrschaft abgeben mußten.

Eine besondere Fährtengruppe läßt sich für sie nicht entbehren, in keiner anderen Fährtengruppe gibt es Ähnliches. Die nötige Definition der pseudosuchoiden Fährtengruppe wäre also: „der Ballen der Fußwurzelregion wird durch den Ballen der 5. Zehe ersetzt, welche den Zehen 1-4 gegenübergestellt ist.“

<sup>1)</sup> Neuerdings haben JUX und PFLUG (Abh. dieser Reihe 27, 1958) versucht, unsere Anschauung von *Chirotherium* zugunsten einer primitiven Ansicht von 1841/1855 umzuwerfen. Zu ihrer Rekonstruktion des Fußskeletts paßt jedoch keine *Chirotherium*-Fährte; auch erscheint der gezeichnete Fuß nicht funktionsfähig, weil in ihm die Fibula den Boden berührt, während die Tibia ausgeschaltet ist.

Zu dieser Gruppe gehören außer *Chirotherium* die Gattungen *Synaptichnium* des englischen und *Thecodontichnus* des italienischen Keupers. Nicht ganz eindeutig erscheinen uns *Batrachichnus* und *Otozoum* (vgl. S. 107 und unten) der amerikanischen Obertrias, in denen PEABODY Pseudosuchier mit stark reduzierter 5. Zehe sehen möchte, welche es ja gibt. Nach den gut bekannten Skeletten von *Aëtosaurus* wissen wir, daß die 5. Zehe dort rudimentär ist (Abb. 53). Die Fährte *Aëtosauripus* WEISS 1934 ist vielleicht auf dieses Reptil zu beziehen.

Die crocodyloide Fährtengruppe ist Nr. 5 im Schema NOPCSA's von 1923. Die Definition (S. 133) lautet: „Fährten mit etwas verlängerter dritter Zehe, bei denen die Zehen vorwärts gerichtet sind“. Das Beispiel ist auf seiner Taf. 6 Fig. 8, die Fährte *Osteolamus* neben dem Fußskelett von *Alligator*. Dieser Fährtentyp kommt nach ABEL 1935 S. 72 auch bei großen Waranen vor. Viel spricht dafür, daß die Krokodile aus einer zweifüßigen Ahnengruppe herkommen, sozusagen rückfällige Vierfüßler sind. Dazu gehört das schwere Schädeldach, welches mit seiner grubigen Oberfläche sehr an Stegocephalen erinnert, aber die Schläfenfenster nicht ganz abschaffen konnte. Vor allem spricht dafür der Vorderfuß mit seiner stark verringerten Zehengliederzahl. Eine triadische Fährte, welche eine kurze Hand mit einem vierzehigen Sohlengängerfuß vereinigt, ist *Otozoum* (Abb. 41e). Über dies sind die widersprechendsten Meinungen geäußert worden.

Die nach Ausscheidung von *Synaptichnium* und anderen Pseudosuchiern wenig problematische crocodyloide Gruppe läßt sich am besten von *Otozoum* her diskutieren. Dies hat eine kurze stark gespreizte Hand und einen großen Fuß, der mit der Ferse 49 cm lang ist. LULL hat in beide in glaubhafter Weise die Skelette eingezeichnet. Im System hat er die Otozoidae auf Ornithischier bezogen, indem er sie mit einer anderen Fährte unter „Orthopoda“ vereinigte und der Mehrheit der übrigen Fährten gegenüberstellte, welche als „Theropoda“ bestimmt wurden. ABEL hat dies Bild 1935, S. 119, wiedergegeben, ohne eine abweichende Meinung zu äußern. Auf S. 75 desselben Werkes, im Rahmen eines Berichtes über NOPCSA's Fährten-system, hat er dessen Bilderverbindung *Otozoum-Platesaurus* wiedergegeben mit der Bemerkung, daß es sehr irreführend sei, wenn *Otozoum* zum dinosauroiden Fährtentyp gerechnet werde.

Trotzdem wiederholte O. KUHN 1937, S. 320, diese beiden schlechten Abbildungen und schrieb dazu „dieser Fährtentyp, der nach LULL mit großer Wahrscheinlichkeit mit Dinosauriern und zwar Saurischiern in Beziehung zu bringen ist... An der Annahme NOPCSA's, daß *Otozoum*-Fährten und Plateosauriden zusammengehören, kann nach unserem neuen Fund nicht mehr gezweifelt werden“. Dieser neue Fund ist daneben abgebildet. Man sieht 5 klobige Zehenabdrücke und wird hingewiesen auf das, was HUENE in Pal. Z. 5 (1923, S. 381) als Stegocephalenfährte (cf. *Mastodonsaurus*) abgebildet hat — allenfalls noch auf *Brachychirotherium*, wie RÜHLE meinte.



Abb. 53. Fußskelett von *Aëtosaurus* nach der Tafel von FRAAS.

Bei BOCK 1952 ist *Otozoum* ein Pachypodosaurier, also immer noch ein Dinosaurier.

Bei BAIRD 1954 dagegen ist es ein Pseudosuchier. Es wird darauf hingewiesen, daß die fünfgliedrige vierte Zehe kürzer ist als die dritte. Wenn die 5. überhaupt nicht in der Fährte erscheint, käme das auch bei anderen Pseudosuchiern vor, besonders bei *Batrachopus*, und dieser Zweig habe den *Chirotherium*-Zweig überlebt.

Wieder eine andere Deutung wird hier vertreten. Da die Aufrichtung des Mittelfußes als Hauptmerkmal der Pseudosuchier angesehen wird, kann *Otozoum* als Sohlengänger nicht zu diesen gerechnet werden. *Otozoum* als ein Tier aus der Verwandtschaft der Pseudosuchier, welches nach Verlust der 5. Zehe wieder Sohlengänger geworden ist, muß vielmehr zu den Crocodilia gerechnet werden. Die Krokodile haben im Hinterfuß die Phalangenformel 2 3 4 4 0, *Otozoum* nach der Zeichnung von LULL 2 3 4 5 0, aber der Unterschied beruht auf dem sehr unsicheren Merkmal der Hautkerben, und die 4. Zehe ist kürzer als die dritte, womit die Reduktion der Gliederzahl, wenn sie nicht besteht, doch vorbereitet ist. Wichtiger ist, daß die Finger der Hand wie bei den Krokodilen kurz und gliederarm sind, mit 2 3 3 3 3 Gliedern.

Die bei uns zuerst mit aquatischen Formen im Lias erscheinenden Krokodile sind in Amerika schon in der obersten Trias vorhanden. Das mehrfach abgebildete Skelett von *Protosuchus* aus Arizona hat zwar nur eine Hinterfußlänge von 9 cm, aber die Proportionen seiner Vorder- und Hinterfüße entsprechen durchaus denen von *Otozoum*.

Über fossile Krokodilfährten ist wenig bekannt geworden; 2 kleine Fußabdrücke dazu besitzt das Göttinger Institut aus dem Unteren Kimmeridge von Hüsedede, Wiehengebirge.

#### Dinosauroide Fährten

In NOPCSA's Erläuterungen zu den dinosauroiden Fährten heißt es: „Dritte Zehe besonders groß, erste und fünfte fehlen. Auf NOPCSA's nachfolgenden Seiten 143–147 ist alles zu streichen, was sich auf Chirotherien bezieht, ferner *Kouphichnium*, zu dem im Nachtrag, S. 199, bereits der richtige Hinweis auf *Limulus* erscheint.

Vom Standpunkt der Ichnologie kann der Begriff Dinosaurier nicht zugunsten der Saurischier einerseits, Ornithischier andererseits aufgegeben werden. Der Nachweis, daß beide Stämme unabhängig voneinander aus Thecodontiern entstanden sind, zwingt ja auch sonst nicht dazu; etwas anderes wäre es, wenn sie aus verschiedenen Wurzeln kämen und eine fremde Gruppe zwischen sie gestellt werden müßte. Aber selbst dann müßte der Grad der Verwandtschaft sehr gewissenhaft abgewogen werden. Eine Vorschrift, daß alle als polyphyletisch erkannten Einheiten aufzulösen wären, würde unser System in heillose Verwirrung bringen. Systematische Einheiten können überhaupt nur Zusammenfassungen auf Grund von Ähnlichkeiten sein, wobei nachgewiesene Verwandtschaft berücksichtigt werden sollte — mehr nicht.

Die Verlängerung eines Pubis-Fortsatzes nach hinten, das grundlegende Merkmal der Ornithischia, dürfte schwerlich einen Einfluß auf die Gangart gehabt haben, der aus der Fährte ersichtlich sein könnte. (Näheres bei H. SCHMIDT in DARWIN-Gedächtnisband, Verlag Fischer, Stuttgart 1959).

Die dinosauroide Fährte ist nicht schwer zu definieren; sie ist funktionell drei zehig und zweibeinig. Ein großer Teil der Vogelfährten folgt dem gleichen Plan. An derer-

seits erzeugten viele Dinosaurier keine dinosauroiden Fährten, nämlich die vierbeinigen Äste beider Stämme, wie die (recht unglücklich so genannten) Sauropoden auf der einen und die Stegosauria, Ceratopsia und Nodosauria auf der anderen Seite. Die u. a. aus dem Kimmeridge von Barkhausen (Abb. 44) vorliegenden Sauropoden-Fährten müssen als biologischer Typ elephantoid genannt werden.

Die auf dem Wege vom Pseudosuchier zum Dinosaurier stattgehabte Umformung der Füße ist nicht schwer zu verstehen. Der Fuß wurde dadurch dreizehig, daß erste und fünfte Zehe ausschieden. Die fünfte, die schon bei einigen Pseudosuchiern verkleinert war, wird rudimentär und erscheint nicht mehr in der Fährte. Von der ersten Zehe wird der Metatarsus verkürzt, so daß die Zehe den Boden nicht mehr erreicht. Sie trägt oft eine kräftige Kralle, von der die Fährte einen Abdruck zeigen kann. Die Stellung dieses Krallenabdrucks ist verschieden, je nachdem, ob die erste Zehe mehr oder weniger stark abgedreht ist.

Auf die Unterschiede der Dinosaurier-Fährten untereinander kann hier nicht eingegangen werden. Die Fährte des Ornithischiers *Iguanodon* ist grundsätzlich nicht anders gebaut als die des Saurischiers *Megalosaurus*. In der Trias ist mit Ornithischiern praktisch noch nicht zu rechnen, eher mit frühen Rückfällen in die Vierbeinigkeit.

Von Vogelfährten kennt man einige aus der Kreide und viele aus dem Tertiär, aber von der großartigen Entfaltung dieser Tierklasse geben sie keine Vorstellung, obwohl aus dem Alttertiär auch ein paar Fährten von großen Laufvögeln bekanntgeworden sind.

In einigen Fällen gaben unsere Fährtenstudien Anlaß, veröffentlichte Skelett-rekonstruktionen fossiler Reptilien zu revidieren. Dabei ist daran zu denken, daß die Füße oft die am schlechtesten erhaltenen Teile des Skelettes sind. Die Art ihrer Aufstellung ist nur selten durch das Material eindeutig bestimmt, in der Regel sind die Gedanken des Bearbeiters entscheidend gewesen.

So hat WILLISTON bei seiner Aufstellung des *Protorosaurus* eine Aufrichtung der Mittelfüße angenommen — die *Akropus*-Fährte spricht dagegen.

Aufgerichtete Mittelfüße wurden auch für Anomodontier angenommen, und zwar von HUENE für *Stahleckeria* und von ROMER für *Dicynodontosaurus*. Bei der *Chelichnus*-Fährte kann ausnahmsweise eine Hälfte der Hand- oder Fußwurzel angehoben sein; die Rundung des Sohlenballens warnt uns davor, diese Tiere plattfüßig darzustellen, womit wir dem gegenteiligen Fehler verfallen würden.

Ältere Rekonstruktionen von Theriodontiern, insbesondere das verbreitete Bild für *Cynognathus* nach GREGORY, zeigen einen Sohlengänger. Die Aufstellung des *Scymnognathus* nach BROILI & SCHRÖDER als Zehengänger ist nach Maßgabe der *Harpagichnus*-Fährte richtig. Es liegt m. E. kein Grund vor, *Cynognathus* anders zu beurteilen.

Wir geben SCHAEFFER's stammbaumartige Ableitung der Fußwurzeln in Abb. 54 wieder, frühe aquatische Zweige weglassend. Sie enthält keine Zeit-Etagen.

Für unsere drei Stammbaumdarstellungen (Abb. 55–57) sind die zeitlichen Stockwerke nicht wie üblich als horizontale Streifen angeordnet. Es hat sich nämlich bei

vielen derartigen Versuchen gezeigt, daß man bei horizontaler Felderung allzu leicht geneigt ist, die Äste des Stammbaums senkrecht anzuordnen. Im Bereich ihrer Anfänge werden dann Formen, die morphologisch noch gar nicht weit voneinander ent-

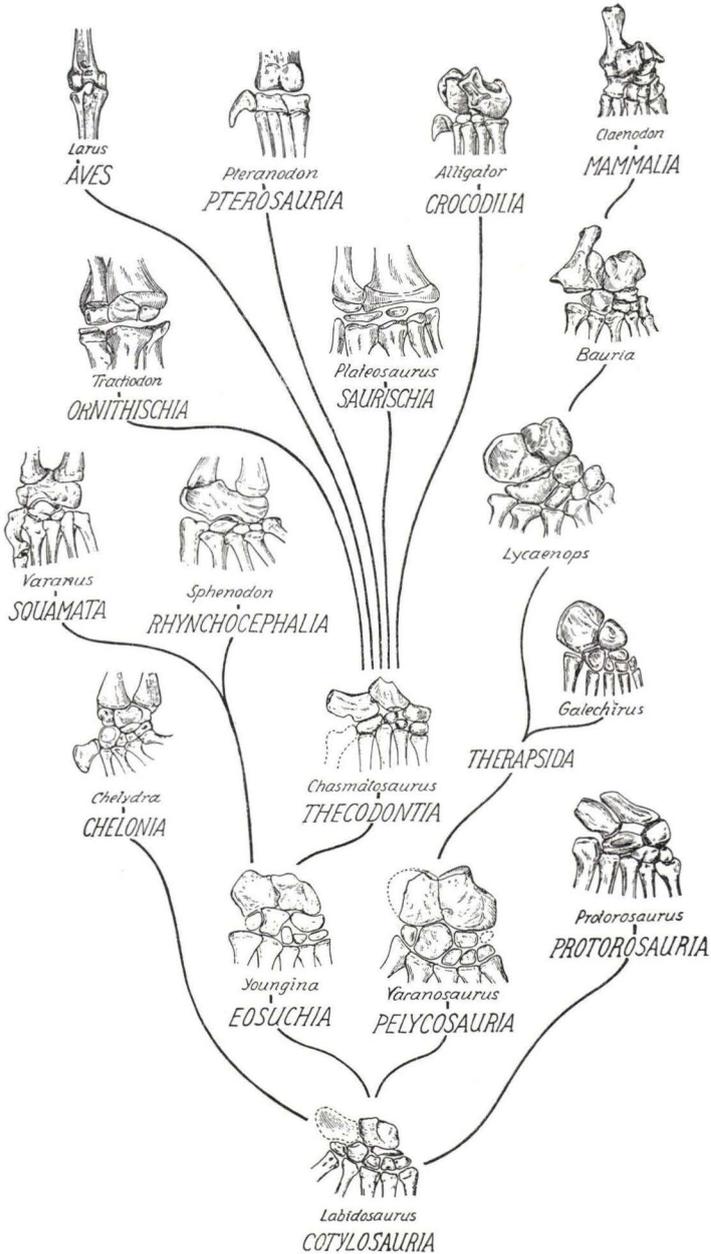


Abb. 54. Fußwurzeln, stammbaumartig geordnet, nach SCHAEFFER.

fernt sind, unverhältnismäßig weit auseinandergezogen. So kann ganz irrtümlich der Eindruck einer „explosiven“ Entwicklung entstehen.

Das bekannteste Beispiel ist die Säugetier-Entfaltung an der Tertiär-Basis. In senkrechten Kolonnen wurden z. B. bei SCHINDEWOLF 1950 S. 62 dreizehn Säugetier-

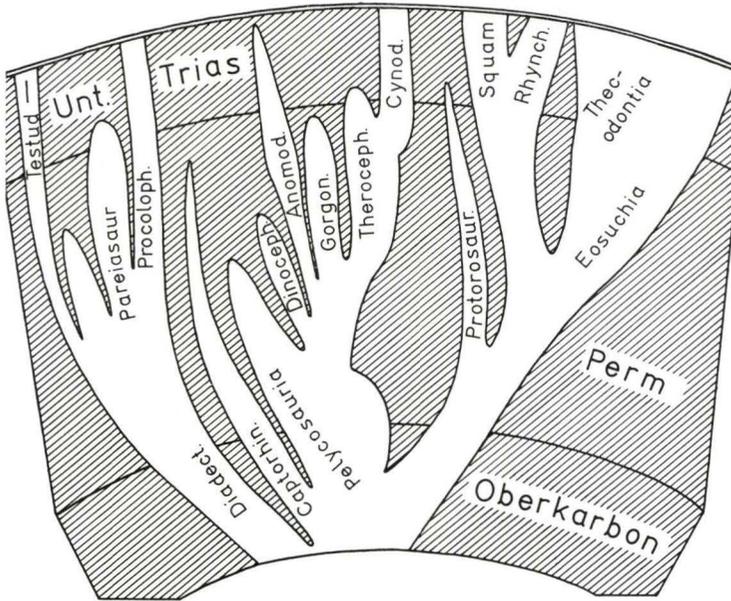


Abb. 55. Verwandtschaftsbeziehungen der wichtigsten permischen Reptilien.

Ordnungen in ihrer Verbreitung vom Untereozän bis zur Gegenwart angegeben; rückschreitend findet man die Zusammenhänge erst im Paleozän und kurz vor diesem. Dabei sind die eozänen Vertreter dieser Ordnungen sehr viel weiter auseinandergezogen, als ihrem im Verhältnis zu den Nachkommen nur geringen morphologischen Abstand entspricht. Setzt man, was ungefähr zutreffen dürfte, die durchschnittlichen morphologischen Abstände zwischen den Ordnungen für das Mitteleozän halb so groß wie für die Gegenwart und verlängert rückwärts, so bekommt man das Bild einer durchaus harmonischen Entfaltung, sofern man dem Paleozän eine etwas längere Dauer zubilligt als dem Eozän, wofür gute Gründe vorliegen.

Schon öfter sind Stammbäume so gezeichnet worden, daß die Formations-Stockwerke als Ringstücke aus konzentrischen Kreisen erscheinen, so etwa bei HENNIG, Wesen u. Wege der Pal. (Berlin 1932) S. 159, 260 und 431 (für Pelmatozoen, Muscheln und Reptilien) oder von DEHM in G. WAGNER, Erd- und Landschaftsgeschichte (1950) S. 525 für Säugetiere. In dieser Form hat die Ringmethode den Nachteil, daß man, um Raum zu sparen, allzu nahe an den irrationalen Mittelpunkt herangeht.

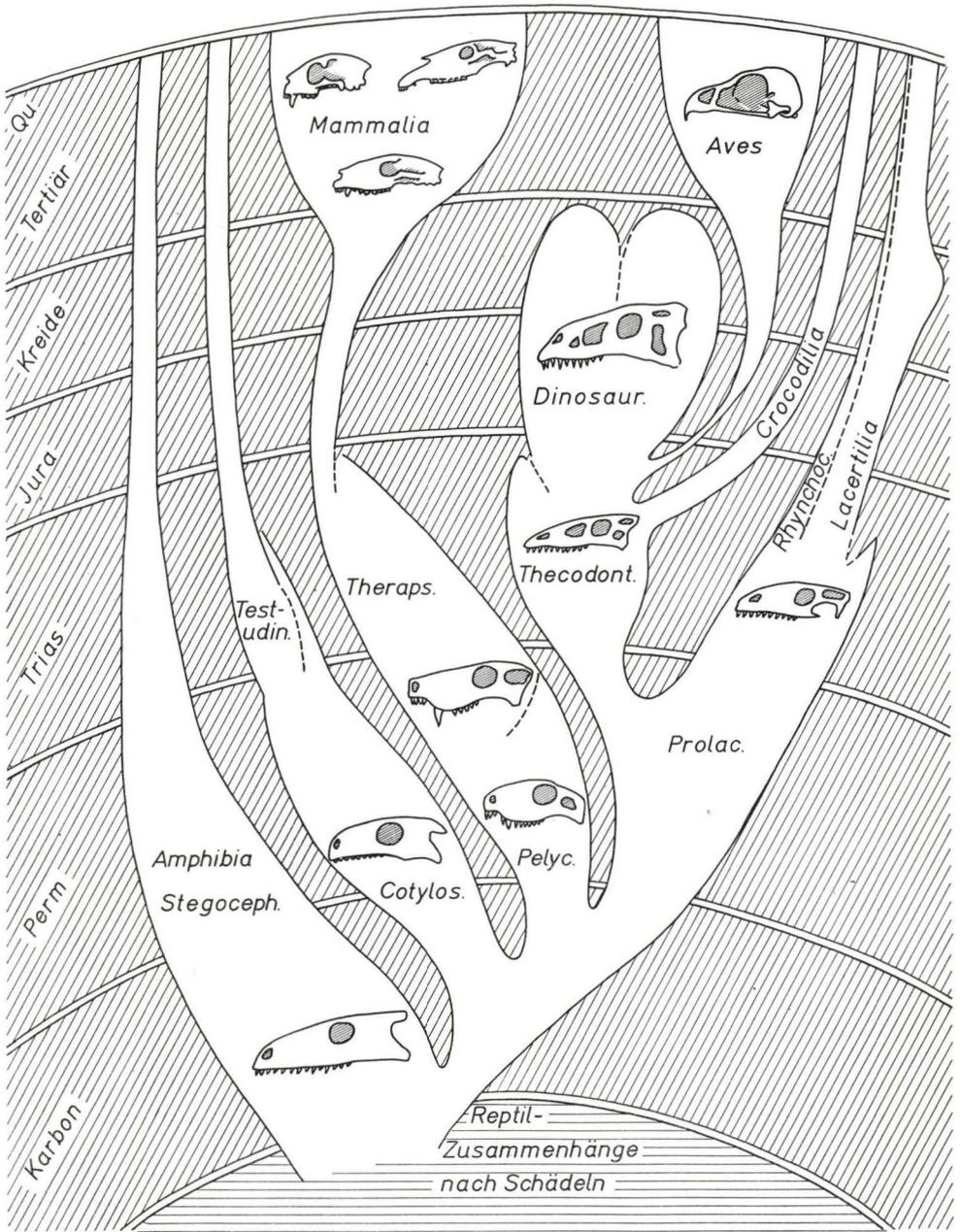


Abb. 56. Vereinfachter Vierfüßler-Stammbaum nach den Schädeln.

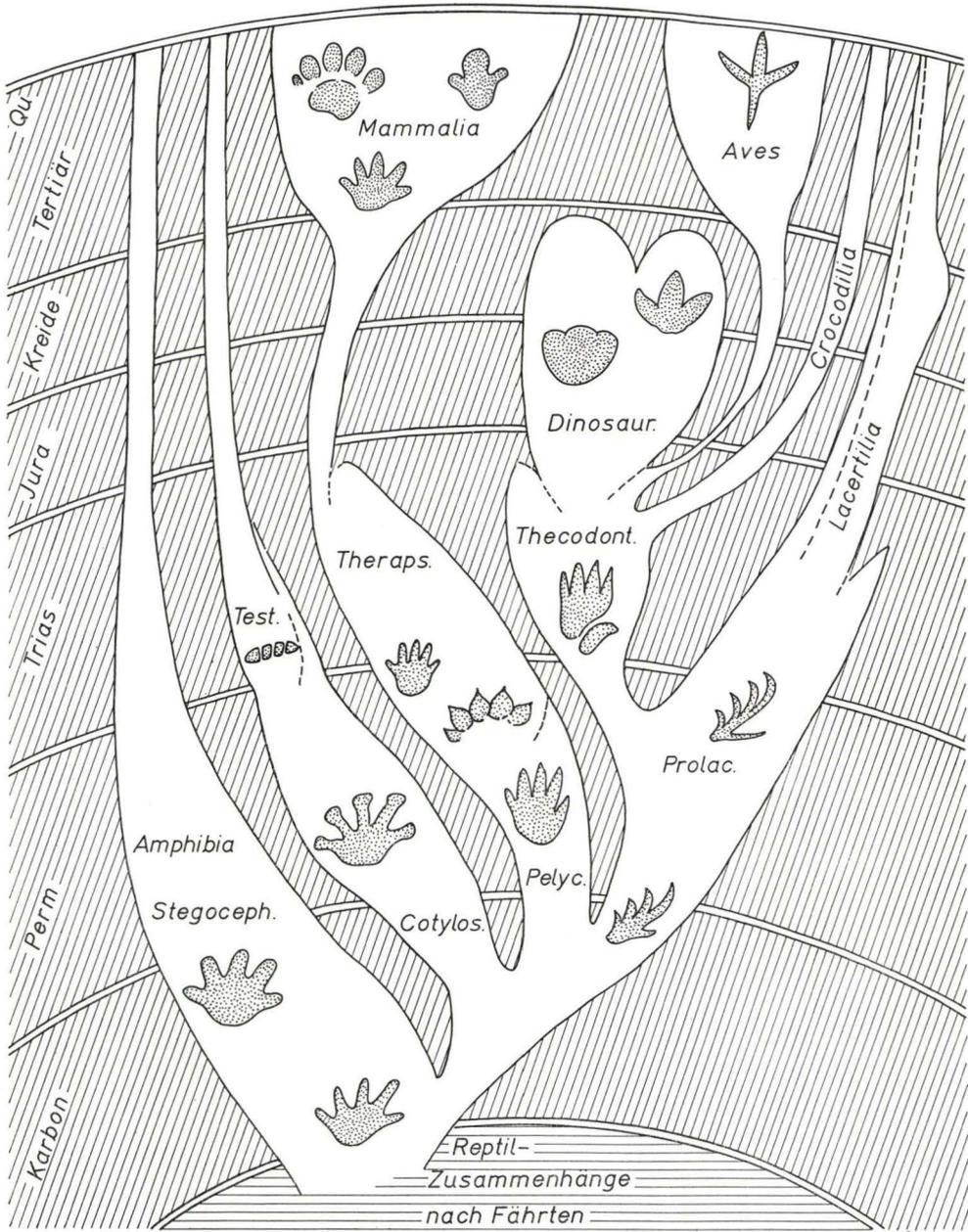


Abb. 57. Vereinfachter Vierfüßler-Stammbaum nach den Fährten.

Deshalb bleibt bei unserer Darstellung der Mittelpunkt der Kreise außerhalb des Bildes, und die Stammbaumäste sind grundsätzlich gekrümmt, so daß der mehr oder weniger stark zunehmende morphologische Abstand wenigstens grundsätzlich zu seinem Recht kommt.

## Zusammenfassende Übersicht

Die im Karbon vorherrschenden salamandroiden und stegocephaloiden Fährten gehören zu Stegocephalen (Amphibien).

Unter den Cotylosauriern gibt es eine stumpfzehige Gruppe, die Diadectidae, denen die Keulenfährte *Korynichnium sphaerodactylum* des Rotliegenden zugeschrieben wird; andere Cotylosaurier haben andere,  $\pm$  lacertoide Fährten hinterlassen.

Schildkrötenfährten, die aus dem Buntsandstein angegeben werden, sind trotz gewisser Ähnlichkeiten unter den Perm-Fährten nicht vorhanden.

Zu den Pelycosauriern gehören die Spitzzehfährten des Rotliegenden, *Herpetichnium acrodactylum*.

Bei den Therapsida gibt es Sohlengängerfährten wie *Chelichnus*, die sehr wahrscheinlich zu Anomodontiern gehören, und Zehenspitzengänger wie *Harpagichnus*, die sehr wahrscheinlich zu Theriodontiern gehören. Beide kommen im Cornberger Sandstein vor und zeigen, daß kurz vor der Zeit des Kupferschiefers diese säugetierähnlichen Reptilien auch in Mitteleuropa gelebt haben. Bei *Chelichnus* scheint noch das Inter tarsalgelenk zu bestehen, bei *Harpagichnus* nicht.

Unter den lacertoiden Fährten werden drei Gruppen unterschieden, die im Perm von Cornberg vorhanden waren. Eine von ihnen verweist auf die Eosuchia, eine andere auf *Protorosaurus* des Kupferschiefers, eine dritte auf *Nyctiphruetus* des russischen Mittelperm.

Chirotherien und ähnliche Fährten gibt es, ebenso wie ihre Erzeuger, die Pseudosuchier, nur in der Trias.

Die crocoiden und die dinosaurioiden Fährten beginnen wie die zugehörigen Skelettfunde in der oberen Trias.

Zum Schluß sei allen denjenigen gedankt, deren Hilfe zum Zustandekommen der vorliegenden Arbeit beigetragen hat, auch den Autoren der benutzten Veröffentlichungen. Besonders wertvolle Hilfen gaben für die Bereitstellung des Materials Herr Baurat Milde, das Heimatmuseum Rotenburg/Fulda und das Naturkunde-Museum Kassel, für Vergleichsmaterial die naturkundlichen Museen in Wien, Chicago und Tübingen (Prof. v. HUENE) und für die Herstellung der Abbildungen das Geologisch-Paläontologische Institut in Göttingen und das Amt für Bodenforschung in Wiesbaden.

## Schriftenverzeichnis

- ABEL, O.: Eine Reptilienfährte aus dem oberen Perm (Grödener Sandstein) der Gegend von Bozen in Südtirol. – *Palaeobiologica*. **2**, p. 1–14. Wien 1929.
- Fährtenstudien I: Über Schwimmfährten von Fischen und Schildkröten aus dem lithographischen Schiefer Bayerns. – *Palaeobiologica*. **3**, p. 371–412; 6 Taf. — Wien 1930.
- Vorzeitliche Lebensspuren. – Jena 1935.
- Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. – 2. Aufl. Jena 1927.
- Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum (= Reich der Tiere, Ergänzungsband). – Berlin (Deutscher Verlag) 1939.
- AMBROGGI, R. & LAPPARENT, A. F. DE: Découverte d'empreintes de pas de Reptiles dans le Maestrichtien de Agadir (Maroc). – *C. R. somm. Soc. geol. France* 1954.
- BALLERSTEDT, M.: Über Saurierfährten der Wealdenformation Bückeburgs. – *Naturwiss. Wochenschrift*. **20**, p. 481–485; 11 Abb.
- BAIRD, D.: Revision of the Pennsylvanian and Permian footprints *Limnopus*, *Allopus* and *Baropus*. – *K. Pal.* **26**, 5, p. 825–840. – 1952.
- *Chirotherium lulli*, a Pseudosuchian Reptile from New Jersey. – *Bull. Mus. Comp. Zool.* **111**, 4. – Chambridge/Mass. 1954.
- BECK, R.: Über einen neuen Fund von Tierfährten innerhalb der sächsischen Steinkohlenformation. – *Abh. natf. Ges. Isis, Dresden* 1914.
- BEURLIN, K.: Neue Fährtenfunde aus der fränkischen Trias. – *N. Jb. Geol. Pal., Monatsh.* 1950, 10, p. 308–320.
- BIRD, R. T.: A Dinosaurian walks into the Museum. *Nat. Hist.* **47**, 2, New York 1941.
- Did *Brontosaurus* ever walk on land? – *Nat. Hist.* **53**, 2, New York 1944.
- BOCK, W.: Triassic reptilian tracks and trends of locomotive evolution. – *J. Pal.* **26**, p. 395–433, 10pl. – 1952.
- BRADY, L. F.: Invertebrate tracks from the Coconino sandstone of n. Arizona. – *J. Pal.* **21**, p. 466–472. – 1947.
- BROILI F. & SCHRÖDER, J.: Beobachtungen an Wirbeltieren der Karrooformation XIII: Über die Skelettreste eines Gorgonopsiers aus den unteren Beaufort-Schichten. – *Sbr. bayr. Ak. Wiss., math-natw. Abt.* 1935, p. 279–330.
- CAMP, C. L.: *Prolacerta* and the protorosaurian reptiles (II). – *Amer. J. Sci.* **243**, p. 84–101. – 1945.
- CAMP, C. L. & WELLES, P. S.: Triassic dicynodont Reptiles, I, the N. Amer. genus *Placerias*. – *Univ. California Mem.* **13**, 4 p. 255–304, 1956.
- CASTER, K. E.: Die sogenannten „Wirbeltierspuren“ und die *Limulus*-Fährten der Solnhofener Plattenkalke. – *Pal. Z.* **22**, p. 12–29. – 1940.
- Limuloid trails from the Upper Triassic (Chinle) of Petrified Forest National Monument, Arizona. – *Amer. J. Sci.* **242**, p. 74–84, 1944.

- COLBERT, E. H.: Evolution of the Vertebrates. – New York (Wiley) 1955.
- COLBERT, E. H. & SCHAEFFER, B.: Some Mississippian footprints from Indiana. – Amer. J. Sci. **243**, p. 84–101. – 1947.
- DOZY, J. J.: Einige Tierfährten aus dem unteren Perm der Bergamasker Alpen. – Pal. Z. **17**, p. 44–55, Taf. 1. – 1935.
- EFREMOW, J. A.: Die Mesen-Fauna der permischen Reptilien. – N. Jb. Min. etc. **84**, 1940.
- FAUL, H. & ROBERTS, W. A.: New fossil footprints from the Navajo (?) sandstone of Colorado. – J. Pal. **25**, 3 p. 266–274; 4 pl, 5 Fig. – 1951.
- FREYBERG, B. v.: Die geologische Erforschung Thüringens in älteren Zeiten. – Berlin (Borntraeger). 1932.
- GEINITZ, H. B.: Nachträge zur Dyas. – 43 S., 7 Taf. – Kassel 1880.
- GILMORE, C.: Fossil Footprints from the Grand Canyon. – Smiths. Misc. Coll. **77**, 9 und **80**, 3 u. 8. – 1926 und 1927.
- HARKNESS, R.: Notice of some new Footsteps in the Bunter Sandstone of Dumfriesshire. – Ann. Mag. Nat. Hist. **2**, 8 p. 205–218. – 1851.
- HARTMANN-WEINBERG, A.: Über Carpus und Tarsus der Pareiasauriden. – Anat. Anz. **67**, – 1929.
- HELLER, F.: Eine Tierfährtenfundstelle im Rotliegenden Oberhessens. – Jb. Oberrhein. Geol. V. **26**, p. 76–78 (3 Abb.) – 1937.
- Reptilfährten-Funde aus dem Ansbacher Sandstein des mittleren Keupers von Franken. – Geol. Bl. NO Bayern. **2**, 4 p. 129–141. – 1952.
- Rhynchocephalen-Fährten aus dem Mittleren Keuper bei Häßfurt am Main. – Geol. Bl. NO Bayern **6**, 2 p. 50–55. – Erlangen 1955.
- Neue Fährtenkunde aus dem Mittleren Keuper bei Haßfurt a. M. – Geol. Bl. NO Bayern **8**, 4 p. 146–152, 1 Taf. – Erlangen 1958.
- HICKLING, G.: On Footprints from the Permian of Mansfield, Notts. – Quat. J. Geol. Soc. **62**, p. 125–131. – 1906.
- British Permian Footprints. – Mem. Manchester Lit. phil. Soc. **53**, 22 p. 1–23; 4pl. – 1909
- HORNSTEIN, F.: Entdeckung von Tierfährten im Buntsandstein bei Karlshafen. Brief an GEINITZ. – N. Jb. Min. etc. 1876, p. 923.
- Vorlage von Belegmaterial zur Geologie der Umgegend von Cassel. – Z. Deutsch. Geol. Ges. **54**, p. 118–121, 1 Abb. – 1902.
- HUENE, F. v.: Die Cotylosaurier der Trias. – Palaeontographica. **59**, 1912.
- Ein neuer Pelycosaurier aus der unteren Permformation Sachsens. – Geol. Palaeont. Abhandl., N. F. **15**, p. 215–1925.
- Ein neuartiger Stegocephalenfund aus dem oberhessischen Buntsandstein. – Pal. Z. **14**, p. 200–229. – 1932.
- Ein neuer Coelurosaurier in der thüringischen Trias. – Pal. Z. **16**, p. 145–170. – 1934.
- Neue Fährten aus der Trias. – Zbl. Min. etc. 1935 B, p. 290–294 (3 Abb.).
- Zur Bestimmung der Fußspuren der Protosauriden und Rhynchosauriden. – Cbl. Min etc. 1938, p. 58–64.
- Die Tetrapoden-Fährten im toskanischen Verrucano und ihre Bedeutung. – N. Jb. Min. etc. **86**, 1–34, Taf. 1–8. – 1941.

- Eine Fährtenplatte aus dem Stubensandstein der Tübinger Gegend. — Zbl. Min. etc. 1941 B. p. 138–141.
- Die natürliche Art grundlegender Stammesentwicklung der Tetrapoden. — Pal. Z. **28**, p. 178–188. — 1954.
- JARDINE, W.: The Ichnology of Annandale or Description of footprints impressed on the New Red Sandstone of Corncockle Muir — Edinburgh 1853.
- KIRCHNER, H.: Über die Tierfährten im oberen Buntsandstein Frankens. — Pal. Z. **9**, p. 112–121 (1 Taf.). — 1928.
- Versteinerte Reptilfährten als Grundlage für den Drachenkampf in einem Heldenlied. — Z. Deutsch. Geol. Ges. **93**, p. 309. — 1941.
- KLINGNER, F. E.: Bemerkungen zu einer Fährtenplatte aus dem Cornberger Sandstein. — Cbl. Min. etc. 1928 B, p. 641–646.
- KUHN-SCHNYDER, E.: *Askeptosaurus italicus* NOPCSA (in PEYER, Triasfauna der Tessiner Kalkalpen Nr. 17). — Schweiz. Paläont. Abhandlg. **92**, — 1952.
- KUHN, O.: Lebensbild des Wirbeltiervorkommens im Keuper von Ebrach (mit Anhang: Eine Plateosauriden-Fährte aus dem Keuper). — Pal. Z. **19**, p. 315–321. — 1938.
- Beiträge zur Keuperfauna von Halberstadt. — Pal. Z. **21**, p. 258–286. — 1939.
- Die Fährten der vorzeitlichen Amphibien und Reptilien p. 1–64, 13 Taf. — Bamberg (Meisenbach) 1958.
- LAPPARENT & LAVOCAT, siehe PIVETEAU.
- LESSERTISSEUR, J.: Traces fossiles d'activité animal. — Mém. Soc. géol. France, N. Sér. **74**, 195.
- LILIENSTERN, siehe RÜHLE
- LINK, O.: Lebensspuren aus dem Schilfsandstein NW Württembergs. — Jh. V. Vaterld. Natk. Württ. 97–101 (f. 1941–45) p. 1–100. — 1948.
- LEONARDI, P.: Ricerche sulla geologia e paleontologia della regione dolomitica (Campagna 1951). — Ricerca Scientifica. **22**, 9 p. 1755–1759 (2 einschl. Abb.). — Roma 1952.
- LULL, R. S.: Fossil footprints of the Jura-Trias of N. America. — Mem. Soc. Nat. Hist. Boston. **5**, — 1904.
- Fossil footprints from the Grand Canyon. — Amer. J. Sci. **45**, p. 337. — 1918.
- Triassic life of the Connecticut Valley. — State Geol. and Nat. Hist. Surv. of Connecticut, Bullet. **81**, Hartford 1953.
- MÄGDEFRAU, K.: Vegetationsbilder der Vorzeit. (18 Tafeln). — Jena (G. Fischer). 1948.
- MEYER, H. v.: Zur Fauna der Vorwelt: Saurier aus dem Kupferschiefer, — 28 S., 9 Taf.; Frankfurt 1856.
- MÜLLER, A. H.: Zur Ichnologie und Stratonomie des Oberrotliegenden von Tambach Thüringen). — Pal. Z. **28** p. 189–203. — 1954.
- Über problematische Lebensspuren aus dem Rotliegenden von Thüringen. — Ber. Geol. **1**, p. 147–154, Berlin 1956.
- NOPCSA, F. v.: Die Familien der Reptilien. — Fortschr. Geol. Pal. **2**, Berlin 1923.
- OLSON, E. O.: The Family Diadectidae and its bearing on the Classification of Reptiles. — Fieldiana Geol. **11**, 1, Chicago 1947.

- PABST, W.: Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten in dem Rotliegenden Deutschlands. — Z. Deutsch. Geol. Ges. **52**, 1900.
- Die fossilen Tierfährten aus dem Rotliegenden Thüringens im Herzoglichen Museum zu Gotha. — Gotha 1903 (23 S., 12 Taf.).
- Die Tierfährten des Rotliegenden Deutschlands. — Nova Acta Leop. Carol. **89**, Halle 1908. (35 Taf.).
- PEABODY, F. E.: Reptile and Amphibian trackways from the Lower Triassic Moenkopi formation of Arizona and Utah. — Univ. Calif. Publ., Bull. Dept. Geol. **27**, 8 p. 295–468, 23 tab. — 1948.
- *Chirotherium* in South America. — Bull. Geol. Soc. Amer. **66**, p. 239–1955.
- Ichnites from the Triassic Moenkopi formation of Arizona and Utah. — J. Pal. **30**, 3 p. 731–740. 3 tab. — 1956.
- PETERSON, W.: Dinosaur tracks in the roof of coal mines. — Nat. Hist. **24**, New York 1924.
- PIVETEAU, J.: Traité de Paléontologie, Tome 5, 1955. Darin Ichnologie, Amphibiens: PIVETEAU (p. 314–316). Ichnologie, Dinosauriens: LAPPARENT & LAVOCAT (p. 894–902).
- RICHTER, G.: Palaeogeographische und tektonische Stellung des Richelsdorfer Gebirges im hessischen Raume. — Jb. Reichsstelle Bodenforschg. **61** (für 1940) p. 283–332. — Berlin 1941.
- ROMER & BYRNE: Pes of *Diadectes*: Notes on the primitive tetrapod Limb. — Palaeobiologica. **4**, Wien 1931.
- RÜCKLIN, H.: Die Tierfährten im oberen Voltziensandstein von St. Barbara (N Saar-gebiet). — Decheniana. **93**, Bonn 1936.
- RÜHLE VON LILIENSTERN, H.: Fährten aus dem Blasensandstein des mittleren Keupers von Thüringen. — N. Jb. Min. etc., Beil. Bd. **80** B, p. 63–71; 2 Taf. — 1938.
- Fährten und Spuren im Chirotheriensandstein von Südthüringen. — Fortschr. Geol. Pal. **12**, Berlin 1939.
- Die Saurier Thüringens (posthum herausgegeben von MINNA LANG und F. v. HUENE). — Jena (G. Fischer) 1952.
- SCHAEFFER, B.: The morphological and functional evolution of the tarsus in Amphibians and Reptiles. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **78**, 6, p. 395–472. — New York 1941.
- SCHMIDT, M.: Die Lebewelt unserer Trias. — Öhringen 1928, Nachtrag 1938.
- SCHMIDT, H.: Fährten der ältesten Saurier. — Natur und Museum. **11**, p. 517–526. — Frankfurt/M. 1927.
- Eine Stegocephalenfährte aus dem sächsischen Oberkarbon — Pal. Z. **9**, p. 176–178. — 1928.
- Einführung in die Palaeontologie. — Stuttgarter (Enke) 1935.
- Neubearbeitung und Deutung einer Fährtenplatte aus dem Cornberger Sandstein (Perm). — Pal. Z. **25**, p. 193–197. — 1952.
- Die große Bochumer Oberkarbon-Fährte. — Pal. Z. **30**, p. 199–206. — 1956.
- SCHMIDTGEN, O.: Tierfährten im oberen Rotliegenden bei Mainz. — Pal. Z. **9**, p. 101–107; 7 Abb. — 1927.
- SCHÖMER, R.: Chirotherienfährten aus dem Buntsandstein von Mechernich (Eifel). — N. Jb. Min. etc., Beil. B. **82** B, 1939.
- SCHROEDER, H.: *Datheosaurus macrourus* aus dem Rotliegenden von Neurode. — Jb. Geol. Landesanst. **25**, (für 1904), p. 336–341, 2 Taf. — Berlin 1905.

- SHIKAMA, T.: Footprints from Chinchou, Manchoukuo, of *Jeholosauripus*, the Eo-Mesozoic Dinosaur. — Bull. Centr. Nat. Mus. of Manchoukuo. **3**, — Hsinking 1942.
- SOERGEL, W.: Die Fährten der Chirotheria. — Jena 1925.
- STRUCKMANN, C.: Wealden-Bildungen der Umgegend von Hannover; die Tierfährten des Wealden-Sandsteins p. 93–103, Taf. 4–5. — Hannover 1880
- THENIUS, E.: Bemerkungen über die angeblichen *Anchitherium- und Amphicyoniden-*fährten aus dem Burdigal von Ipolytárnóc (Ungarn). — Sber. Österr. Ak. Wiss, Math-natw. I, **157**. — Wien 1948, p. 223–230.
- Die Säugetierfährten des Rohrbacher Konglomerats. — in: KÜPPER, PAPP & THENIUS: Über die stratigraphische Stellung des Rohrbacher Konglomerats. — Sber. Österr. Ak. Wiss., Math-natw. I, **161**, p. 446–447. — Wien 1952.
- TOBIEN, H.: Über Säugetierfährten aus dem Alttertiär des südlichen Rheintales. — Mittbl. Badischen Geol. Landesanst. für 1949 (6. S., 1 Abb.) Freiburg i. Br. 1950.
- WEISS, W.: Eine Fährten-schicht im mittelfränkischen Blasensandstein. — Mitt. Oberrhein Geol. Ver. **23**, — 1934.
- WINKLER, T. C.: Etude ichnologique sur les empreintes de pas d'animaux fossiles. — Archive Musée Teyler (2) II, 1886.

Manuskript eingegangen am 1. April 1957

Adresse des Autors:

Professor Dr. HERMANN SCHMIDT

Geologisch-Palaeontologisches Institut

der Georg August-Universität, Göttingen, Berliner Straße 28

Privat: Göttingen, Planckstr. 6

Für die Redaktion verantwortlich:

Dipl.-Geologe Dr. FRITZ KUTSCHER

Oberregierungsgeologe beim Hessischen Landesamt  
für Bodenforschung, Wiesbaden, Mainzer Str. 25

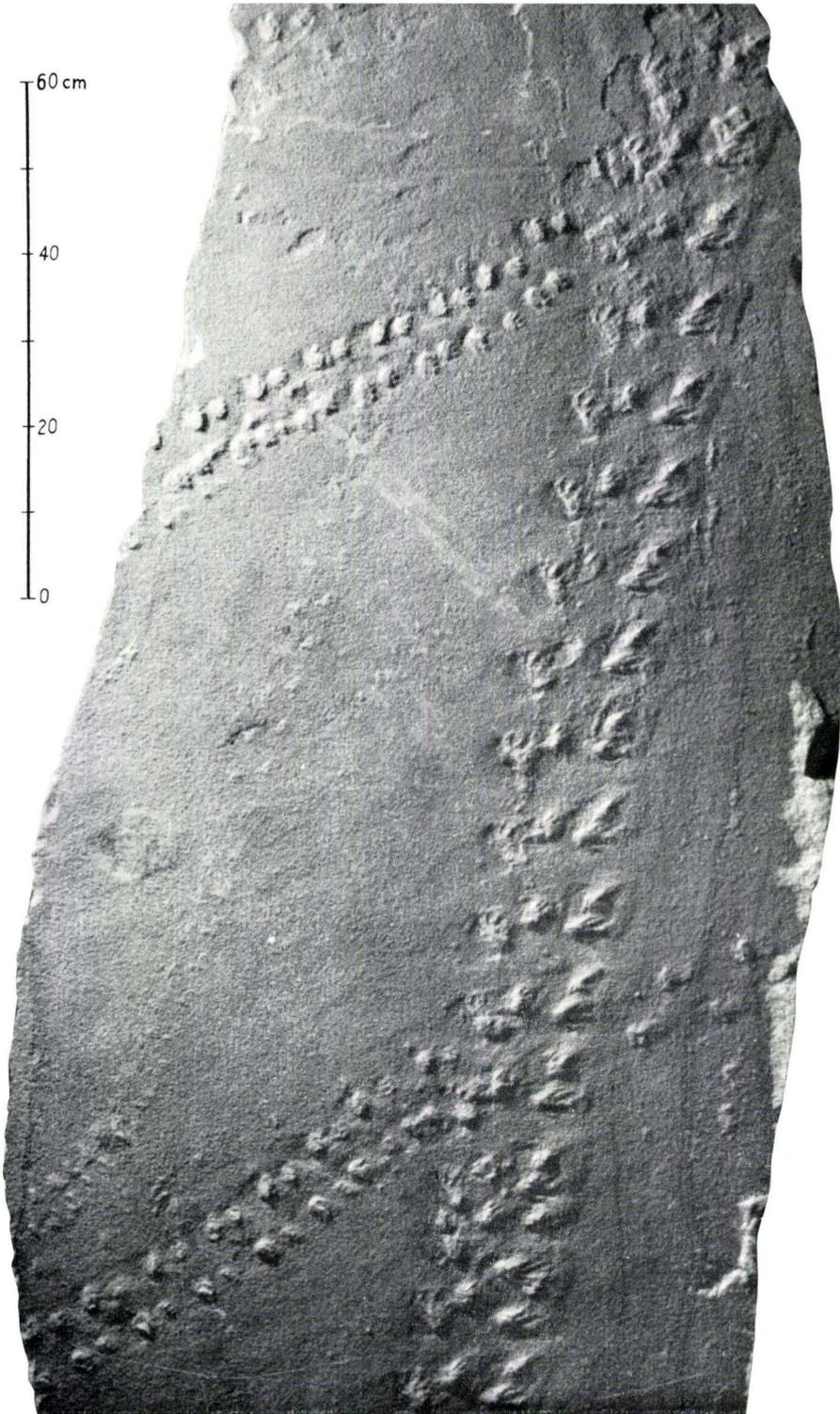
## ERLÄUTERUNGEN ZU DEN TAFELN 1-9

Die Größenverhältnisse sind aus den beigegebenen Maßstäben zu ersehen. Die Abkürzungen für die Sammlungen und die Fundorte sind dieselben wie im Text: Ro = Museum Rotenburg/Fulda, Mi = Slg. Milde; C = Cornberg, R = Rockensüß.

**Tafel 1**

## Tafel 1

Größte bisherige Fährtenplatte aus dem Cornberger Sandstein, RoC 6 des Rotenburger Museums, mit *Akropus*, *Chelichnus*, *Octopodichnus* und *Paleohelcura* (S. 37).



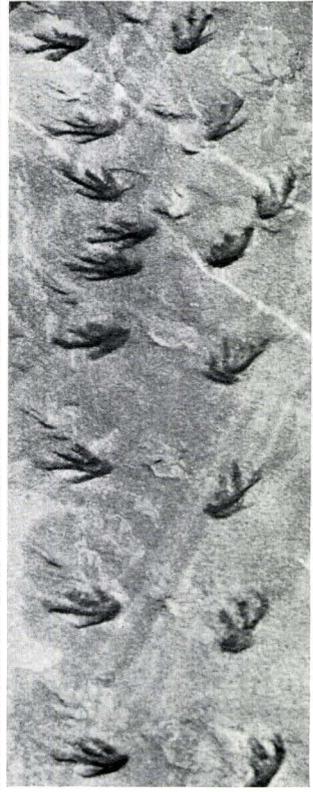
**Tafel 2**

## Tafel 2

- Fig. 1: *Akropus diversus* n. sp. (Holotyp) — nach einem Gipsabguß der Kasseler Platte von Cornberg. Die Schrittlänge beträgt hier 11 cm.
- Fig. 2: *Akropus diversus* — Foto der Platte MiC 24. Die Eindrücke der Hinterfüße sind nachgefärbt, die der Vorderfüße nicht.
- Fig. 3: *Phalangichnus simulans* n. sp. (Holotyp) — Ausschnitt aus der Platte MiC 6.
- Fig. 4: *Phalangichnus simulans* — Platte MiC 31.



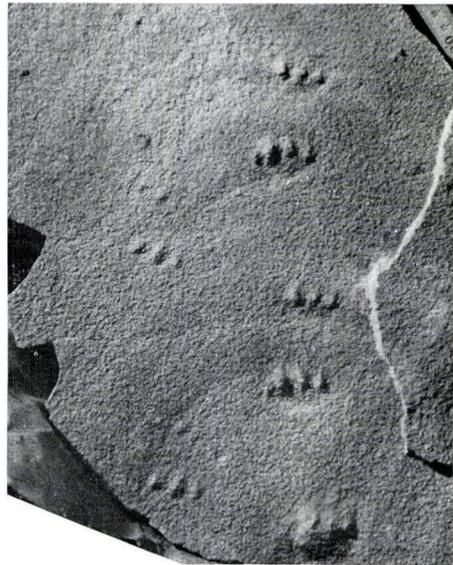
1



2



3

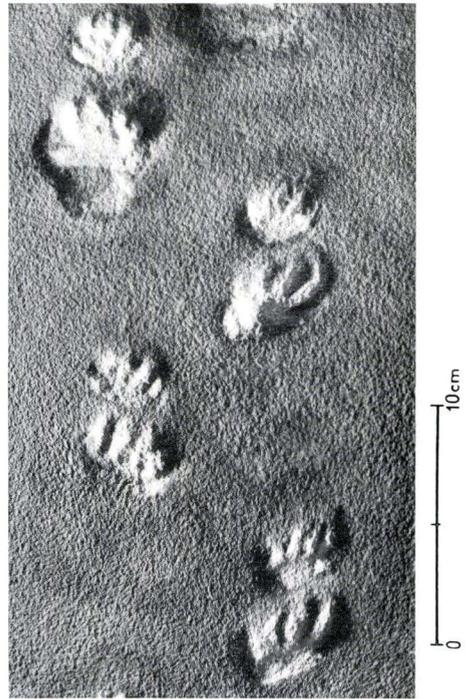
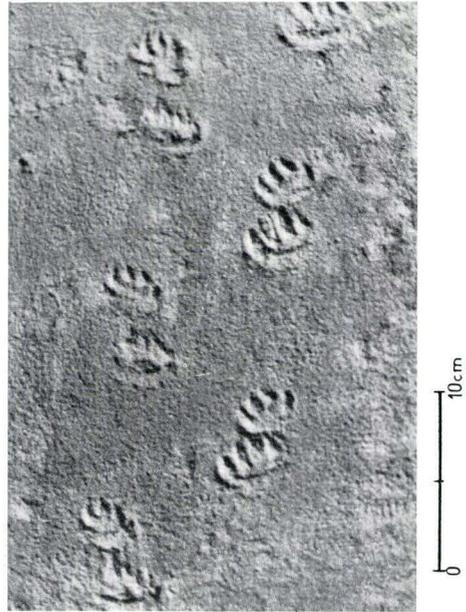
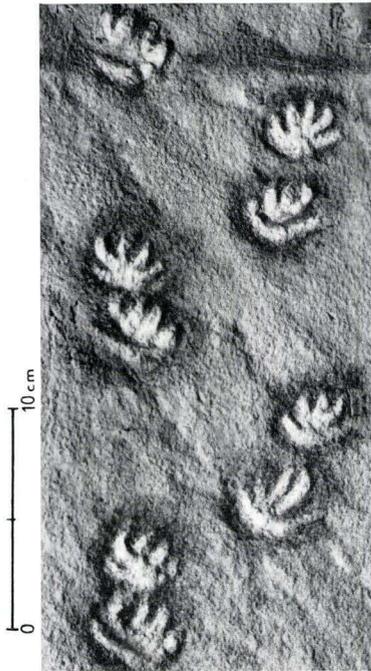


4

**Tafel 3**

### Tafel 3

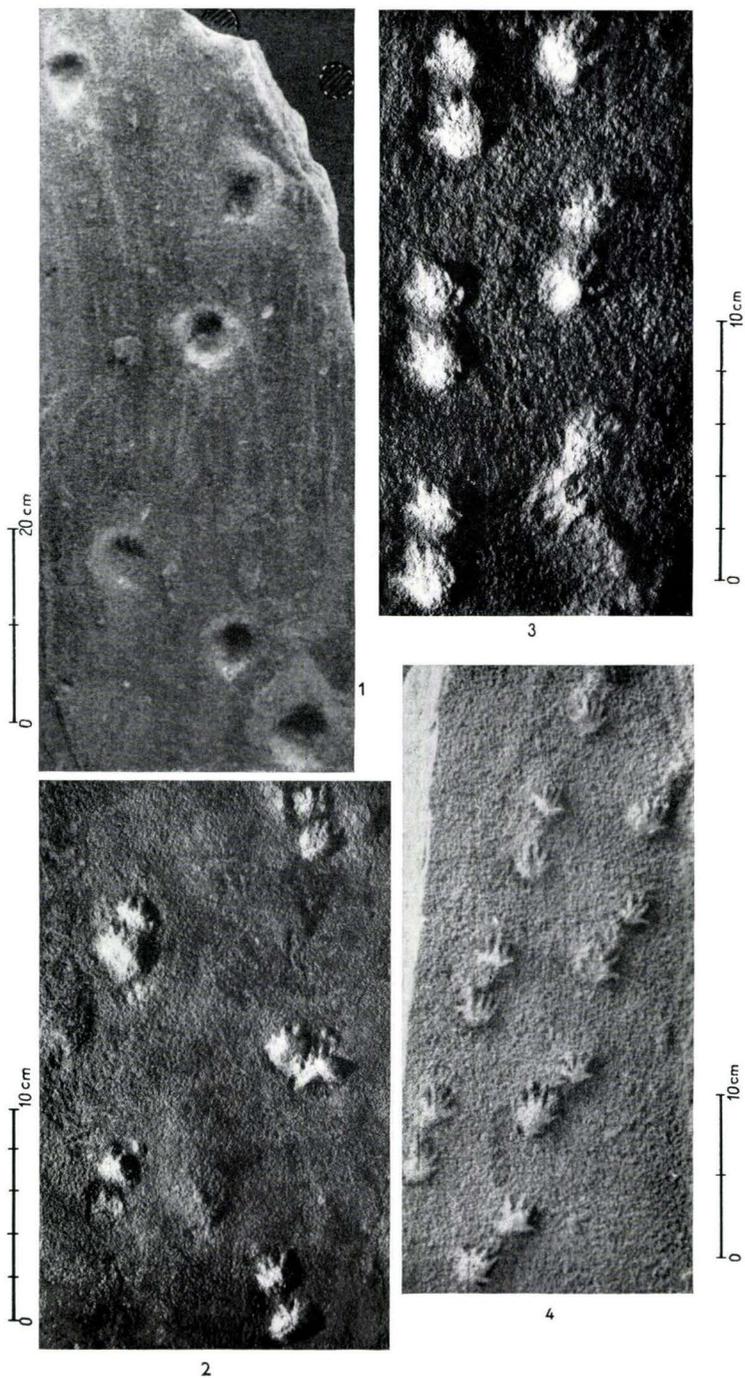
- Fig. 1 und 2: *Palmichnus renisum* n. g., n. sp. (Holotyp), Marburger Platte von Rockensüß (1952); 1 nach einem Gipsabguß von 2.
- Fig. 3 und 4: *Phalangichnus alternans* n.g., n. sp. (Holotyp), Platte RoR 1 + 2; 4 nach einem Gipsabguß von 3.



**Tafel 4**

#### Tafel 4

- Fig. 1: *Chelichnus ? tripodizon* n. sp. (Holotyp) — Platte MiC 48.  
Fig. 2: *Chelichnus ambignus* (JARD.) — Gipsabdruck der Göttinger Platte C 3.  
Fig. 3: *Chelichnus duncani* (OWEN) — Gipsabguß der Platte MiC 35.  
Fig. 4: *Chelichnus duncani* (OWEN) — Göttinger Sammlung, C 2 von 1952.



**Tafel 5**

## Tafel 5

- Fig. 1: *Barypodus ? mildei* n. sp. Platte MiC 10 (vgl. Abb. 27).  
Fig. 2: *Barypodus gravis* n. sp. (Holotyp), kombinierte Platte RoC 1+2.  
Fig. 3: ??*Amblyopus* — Platte MiC 38.  
Fig. 4: ?*Amblyopus* — Cornberger Platte MiC 36.



0 10 cm

1



0 30 cm

2



CM

3



0 10 cm

4

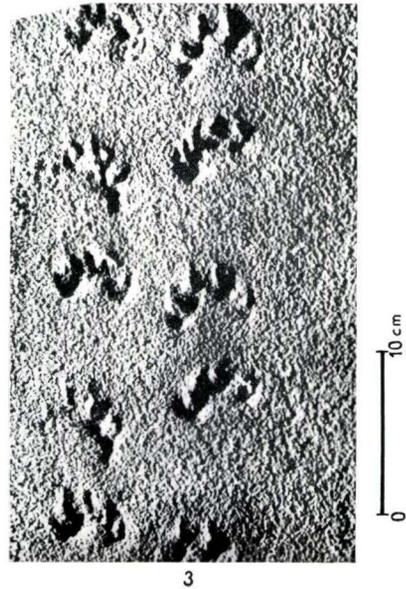
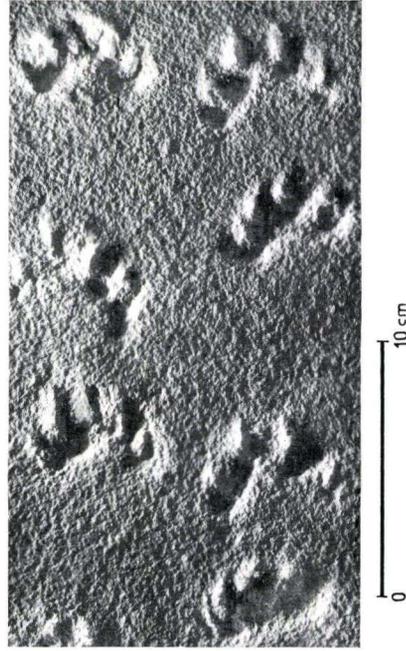
**Tafel 6**

## Tafel 6

Fig. 1, 2 und 3: *Harpagichnus acutum* n. g., n. sp. (Holotyp), Platte MiC 14.

Fig. 2 ist ein Teil des Gipsabgusses von 1;

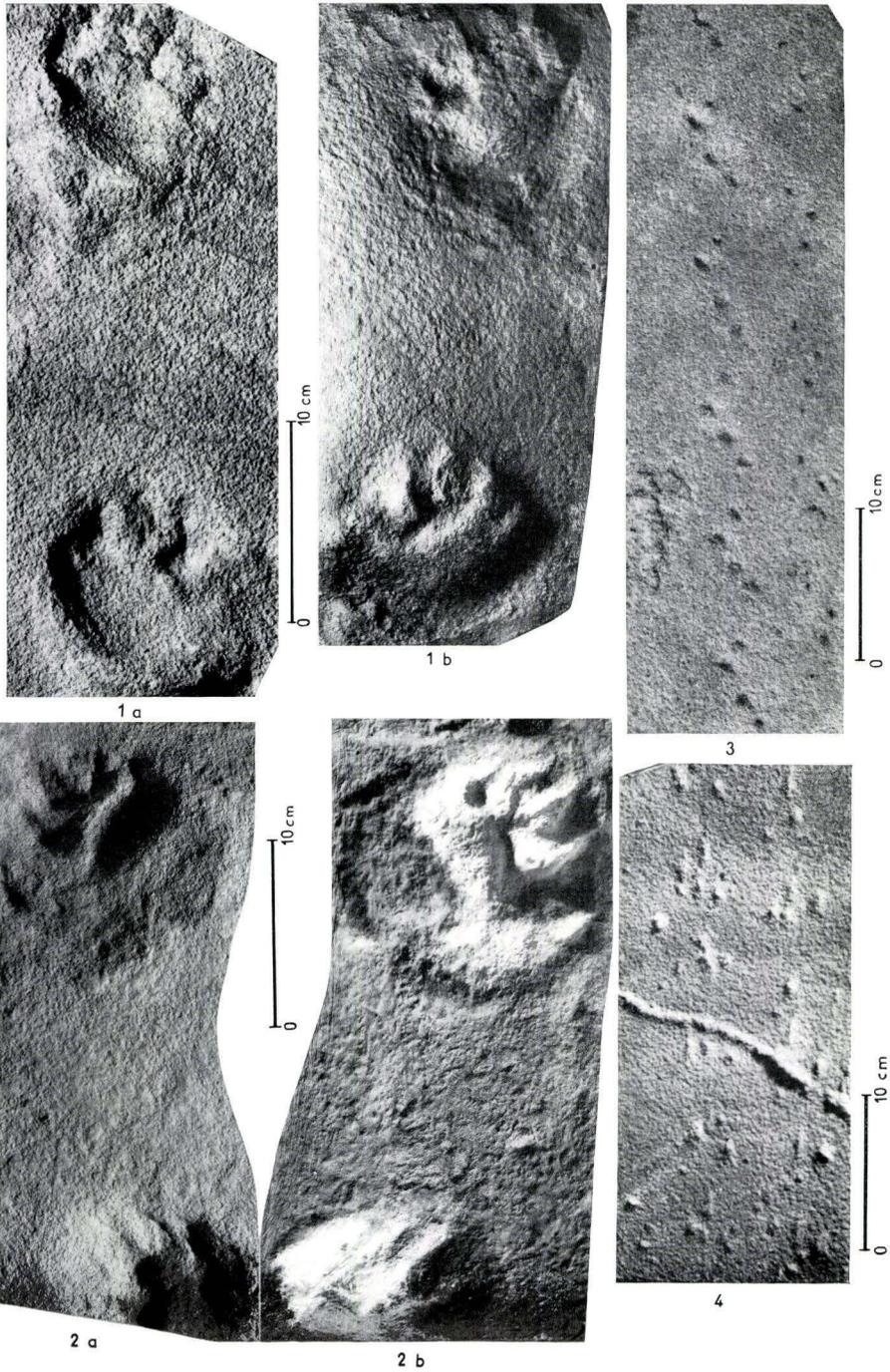
Fig. 3 ist ein Teil der Gegenplatte von 1.



**Tafel 7**

## Tafel 7

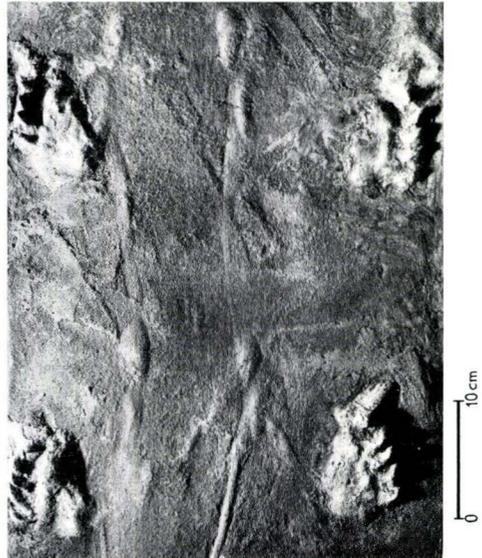
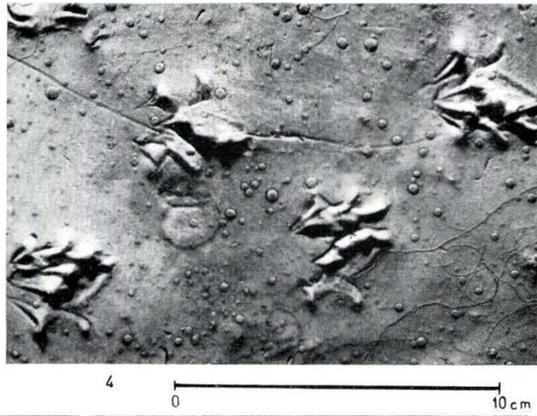
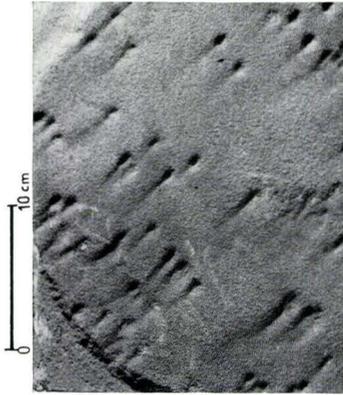
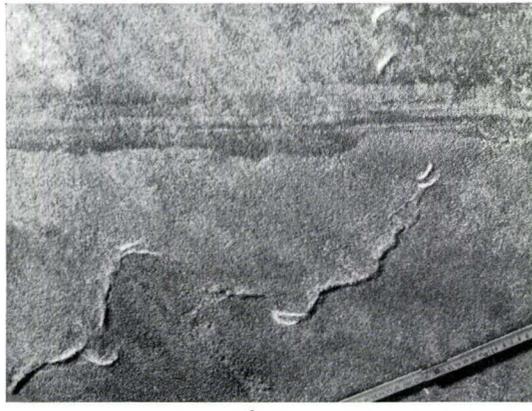
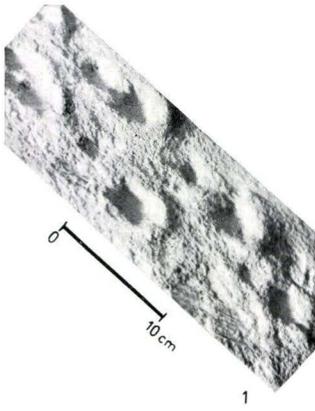
- Fig. 1: Zwei Fußabdrücke eines ?Stegocephalen (?*Baropezia*), Platte MiC 17; nach Gipsabgüssen, 1a Negativ, 1b Positiv. Abstand von Mitte zu Mitte 23 cm.
- Fig. 2: *Barypodus gravis major*, Platte MiC 34. Vorderfuß oben, Hinterfuß unten. Der Abstand von Mitte zu Mitte beträgt 25 cm. Nach Gipsabgüssen: 2a Negativ, 2b Positiv.
- Fig. 3,4: *Octopodichnus tridactylus* GILMORE.  
3 von der Platte RoR 4 (1952, 7): rasche Gangart.  
4 von der Platte MiC 5, 8: langsame Gangart.



**Tafel 8**

## Tafel 8

- Fig. 1: Fährtenplatte MiC 44 (1956) mit *Palmichnus alternans* von ansteigender Fläche, daher starke Sandverschiebungen hinter den Hinterfußeindrücken.
- Fig. 2: Platte MiC 21: Problematicum, an eine Schlangenspur erinnernd.
- Fig. 3: Platte MiC 5: Problematicum mit „geschwänzten Einstichen“, ?vielleicht ein Durcheinander von *Octopodichnus*-Fußeindrücken, die durch Regen verwaschen sind.
- Fig. 4: rezente Krötenfährte, Gipsabguß von Lehmschlamm der Göttinger Kieswäsche, mit geplatzten Luftbläschen. Zur Analyse vgl. Abb. 2.
- Fig. 5: Junger Seehund, eine Anweisung des Verfassers nicht befolgend.
- Fig. 6: Fährte dieses jungen Seehundes, in Sand getreten, nach dem Gipsabguß photographiert.



**Tafel 9**

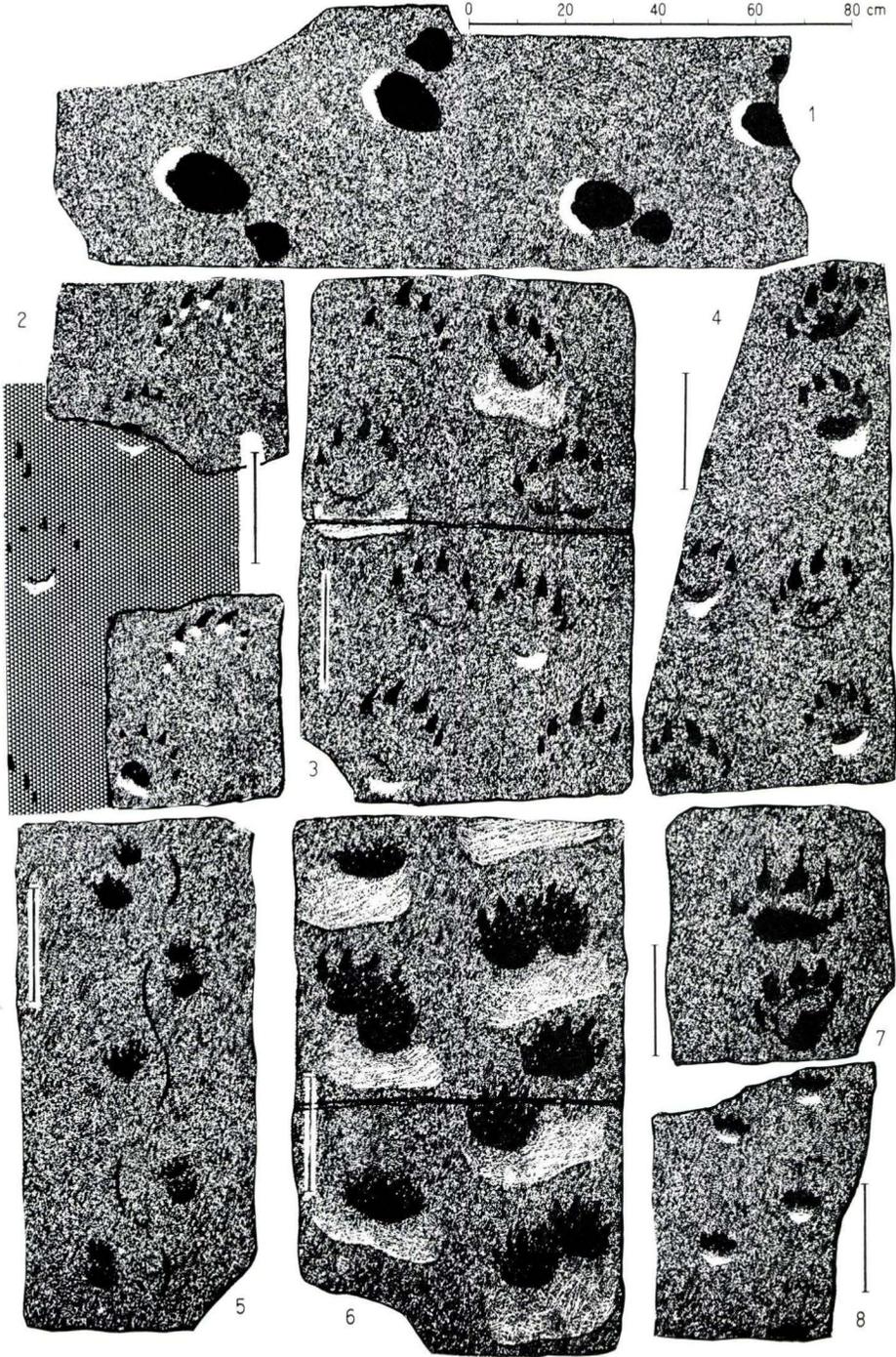
## Tafel 9

- Fig. 1: „*Amblyopus*“ — Eilfährte, tief eingetreten. Platte N 83.
- Fig. 2-4: u. Fig. 7: *Barypodus gravis junior*:
- Fig. 2: Ausschnitt nach einem Teil der Bruchstücke. Fährtenausbildung auf festem Sand, Vorderfüße im Zehengang, Platte 57/17+47 mit rekonstruiertem Ergänzungsstück.
- Fig. 3: Ausschnitt aus der Platte 57/32+34. Im unteren Teil Zehengang mit nach vorn gerichteten Krallen; im oberen Teil stehen die Krallen schräger und die Fußsohlen sind eingedrückt.
- Fig. 4: Platte N 107 mit normaler Ausformung der Fährte.
- Fig. 5: *Phalangichnus alternans* mit Schwanzspur. Platte des Gymnasiums zu Sontra.
- Fig. 6: *Barypodus cf. mildei*. Fährte mit sehr zögerndem Gang. Platte N 109-111.
- Fig. 7: *Barypodus cf. gravis*. Platte 57/74.
- Fig. 8: *Phalangichnus?* sp. Tief eingedrückte Zehenfronten der Hinterfüße. Platte 57/26.

Die beigegefügtten Maßstäbe, jeweils 10 cm vertretend, geben die für die Figuren 2-8 gleichmäßige Verkleinerung; Fig. 1 ist stärker verkleinert.

Die Figuren dieser Tafel sind leicht schematisierende Zeichnungen, bei denen gegenüber der grau gehaltenen Schichtfläche die Vertiefungen (schwarz) und die Erhebungen (weiß) deutlicher unterschieden wurden als auf photographischen Bildern möglich.

Text hierzu S. 69-74, unter „Nachträge“.



IN DIESER REIHE BISHER ERSCHIENEN :

- Heft 1: JOHANNSEN, A.: Die geologischen Grundlagen der Wasserversorgung am Ostrand des Rheinischen Gebirges im Raume von Marburg-Frankenberg-Borken. 1950. 87 S., 10 Taf., 8 Abb. . . . . . 8,— DM
- Heft 2: SCHÖNHALS, E.: Die Böden Hessens und ihre Nutzung. Mit einer bodenkundlichen Übersichtskarte 1:300000. 1954. 288 S., 15 Taf., 25 Abb., 60 Tab. . . . . . 15,— DM
- Heft 3: KUBELLA, K.: Zum tektonischen Werdegang des südlichen Taunus. 1951. 81 S., 2 Taf., 14 Abb. . . . . . 5,— DM
- Heft 4: GÖRGES, J.: Die Lamellibranchiaten und Gastropoden des oberoligozänen Meeressandes von Kassel. 1952. 134 S., 3 Taf. . . . . . 7,50 DM
- Heft 5: SOLLE, G.: Die Spiriferen der Gruppe *arduennensis-intermedius* im rheinischen Devon. 1953. 156 S., 18 Taf., 45 Abb., 7 Tab. . . . . . 20,— DM
- Heft 6: SIMON, K.: Schrittweises Kern- und Messen bodenphysikalischer Kennwerte des ungestörten Untergrundes. 1953. 63 S., 3 Taf., 19 Abb. . . . . . 7,— DM
- Heft 7: KEGEL, W.: Das Paläozoikum der Lindener Mark bei Gießen. 1953. 55 S., 3 Taf., 3 Abb. . . . . . 6,— DM
- Heft 8: MATTHES, S.: Die Para-Gneise im mittleren kristallinen Vor-Spessart und ihre Metamorphose. 1954. 86 S., 36 Abb., 8 Tab. . . . . . 12,50 DM
- Heft 9: RABIEN, A.: Zur Taxionomie und Chronologie der Oberdevonischen Ostracoden. 1954. 269 S., 7 Abb., 5 Taf., 4 Tab. . . . . . 17,— DM
- Heft 10: SCHUBART, W.: Zur Stratigraphie, Tektonik und den Lagerstätten der Witzenhäuser Grauwacke. 1955. 67 S., 4 Taf., 8 Abb. . . . . . 8,— DM
- Heft 11: STREMMER, H.: Bodenentstehung und Mineralbildung im Neckarschwemmlern der Rheinebene. 1955. 79 S., 3 Taf., 35 Abb., 28 Tab. . . . . . 7,— DM
- Heft 12: v. STETTEN, O.: Vergleichende bodenkundliche und pflanzensoziologische Untersuchungen von Grünlandflächen im Hohen Vogelsberg (Hessen). 1955. 67 S., 1 Taf., 4 Abb., 2 Tab. . . . . . 5,50 DM
- Heft 13: SCHENK, E.: Die Mechanik der periglazialen Strukturböden. 1955. 92 S., 21 Abb., 13 Tab., 10 Taf. . . . . . 12,— DM
- Heft 14: ENGELS, B.: Zur Tektonik und Stratigraphie des Unterdevons zwischen Loreley und Lorchhausen a. Rhein (Rheinisches Schiefergebirge). 1955. 96 S., 31 Abb., 2 Tab., 15 Diagramme, 5 Taf. . . . . . 12,60 DM
- Heft 15: WIEGEL, E.: Sedimentation und Tektonik im Westteil der Galgenberg-Mulde (Rheinisches Schiefergebirge, Dill-Mulde). 1956. 156 S., 41 Abb., 7 Tab., 7 Taf. . . . . . 18,60 DM
- Heft 16: RABIEN, A.: Zur Stratigraphie und Fazies des Oberdevons in der Waldecker Hauptmulde. 1956. 83 S., 2 Abb., 2 Tab., 3 Taf. . . . . . 7,— DM

- Heft 17: SOLLE, G.: Die Watt-Fauna der unteren Klerfer Schichten von Greimerath (Unterdevon, Südost-Eifel). Zugleich ein Beitrag zur unterdevonischen Mollusken-Fauna. 1956. 47 S., 7 Abb., 6 Taf. . . . . 5,— DM
- Heft 18: Beiträge zur Geologie des Vorspessarts. Mit 6 Beiträgen von BEDERKE, BRAITSCHE, GABERT, MURAWSKI, PLESSMANN. 1957. 167 S., 65 Abb., 18 Tab. . . . . 13,— DM
- Heft 19: BISCHOFF, G.: Die Conodonten-Stratigraphie des rhenohertzynischen Unterkarbons mit Berücksichtigung der *Wocklumeria*-Stufe und der Devon/Karbon-Grenze. 1957. 64 S., 1 Abb., 2 Tab., 6 Taf. . . . . 8,— DM
- Heft 20: PILGER, A. & SCHMIDT, Wo.: Die Mullion-Strukturen in der Nord-Eifel. 1957. 53 S., 42 Abb., 8 Taf. . . . . 9,80 DM
- Heft 21: LEHMANN, W. M.: Die Asterozoen in den Dachschiefern des rheinischen Unterdevons. 1957. 160 S., 31 Abb., 55 Taf. . . . . 30,— DM
- Heft 22: BISCHOFF, G. & ZIEGLER, W.: Die Conodontenchronologie des Mitteldevons und des tiefsten Oberdevons. 1957. 135 S., 16 Abb., 5 Tab., 21 Taf. . . . . 20,— DM
- Heft 23: ZÖBELEIN, H. K.: Kritische Bemerkungen zur Stratigraphie der Subalpinen Molasse Oberbayerns. 1957. 91 S., 2 Abb. . . . . 8,— DM
- Heft 24: GUNZERT, G.: Die einheitliche Gliederung des deutschen Buntsandsteins in der südlichen Beckenfazies. 1958. 61 S., 14 Abb., 7 Tab. . . . . 14,— DM
- Heft 25: PAULY, E.: Das Devon der südwestlichen Lahnmulde und ihrer Randgebiete. 1958. 138 S., 41 Abb., 6 Taf. . . . . 20,— DM
- Heft 26: SPERLING, H.: Geologische Neuaufnahme des östlichen Teiles des Blattes Schaumburg. 1958. 72 S., 14 Abb., 5 Tab., 10 Taf. . . . . 10,— DM
- Heft 27: JUX, U. & PFLUG, H. D.: Alter und Entstehung der Triasablagerungen und ihrer Erzkvorkommen am Rheinischen Schiefergebirge, neue Wirbeltierreste und das Chirotheriumproblem. 1958. 50 S., 11 Abb., 3 Taf. . . . . 5,60 DM