PHILIPPIA	7/1	S. 61–82	22 Abb.	Kassel 1994

Jürgen Fichter

Permische Saurierfährten

Ein Diskussionsbeitrag zu der Bearbeitungsproblematik der Tetrapodenfährten des Cornberger Sandsteins (Perm, Deutschland) und des Coconino Sandsteins (Perm, USA)

Abstract

In the author's opinion the trackway fauna of the Cornberger Sandstone as well as of the Coconino Sandstone represents a tetrapod association consisting of members of the osteological orders Anthracosauria, Captorhinida and Pelycosauria. In spite of this possibly good conformity on the level of osteological orders, there are some fundamental differences: for instance the lacertoid-trackway *Anhomoiichnium*, which is here assigned to the captorhinid suborder Millerosauroidea, apparently does not occur in the Coconino Sandstone, but is »substituted« by *Dolichopodus tetradactylus* as a member of the ?diapsids. Also the ichno-genus *Palmichnus*, and *Phalangichnus*, which are assigned by the author (1983) to the reptilian suborder Captorhinomorpha prove to be not existent in the Coconino Sandstone.

As a more modern member of the Reptiles occurs the ichnogenus *Harpagichnus* in the Cornberger Sandstein, which is here interpreted as the trackway of a procynosuchid cynodont. Should the osteological interpretation of the trackway-taxa of the Cornberger Sandstone be of some importance, so it is conspicuous that two of the trackways are interpreted as produced by animals with aquatic adaptations or at least with an amphibious lifestyle. This is very interesting in the context that some of the Cornberger trackways are made during the transition of a walking to a swimming movement.

Zusammenfassung

In der Fährtenfauna sowohl des Cornberger als auch des Coconino Sandsteins dokumentiert sich nach der Auffassung des Verfassers möglicherweise eine Tetrapodenvergesellschaftung aus Anthracosauria, Captorhinida und Pelycosauria. Trotz dieser für möglich gehaltenen guten Übereinstimmung auf dem Niveau osteologischer Ordnungen gibt es jedoch einige grundlegende Unterschiede. So kommt die lacertoide Fährte *Anhomiichnium*, die hier der Captorhiniden Unterordnung Millerosauroidea zugeordnet wird, allem Anschein nach im Coconino-Sandstein nicht vor. Dafür wird sie von *Dolichopodus tetradactylus* als einem ?diapsiden Element vertreten. *Palmichnus* und *Phalangichnus*, die der Verfasser 1983 der Unterordnung Captorhinomorpha zugeordnet hat, sind im Coconino-Sandstein ebenfalls nicht nachzuweisen.

Als modernstes Element kommt im Cornberger Sandstein *Harpagichnus* vor, der hier als Fährte eines procynosuchiden Cynodontiers gedeutet wird. Sollte der osteologischen Deutung der Fährtentaxa des Cornberger Sandsteins einige Bedeutung beigemessen werden, so fällt auf, daß zumindest zwei Elemente als amphibisch lebend bzw. aquatisch adaptiert gedeutet werden. Dies ist in dem Zusammenhang interessant, daß einige Cornberger Fährten mit einiger Sicherheit im Übergang von einer Lauf- zur Schwimmbewegung bzw. generell subaquatisch erzeugt worden sind.

Inhalt

1. Vorwort 62
2. Untersuchtes Material 62
3. Methodik 62
4. Bisherige Ergebnisse 64
Danksagung 81
Literatur 81

1. Vorwort

In den Jahren 1985 bis 1987 führte der Verfasser ein von der Deutschen Forschungsgemeinschaft in dankenswerter Weise gefördertes Programm zur Revision der Cornberger Tetrapodenfährten durch. Leider erwies sich dieses Ziel sehr rasch als zu hoch gesteckt. Die Cornberger Fährten liegen nämlich zum überwiegenden Teil in einer morphologisch derart schlechten Erhaltung vor, daß mit herkömmlichen morphographischen Methoden kaum konkrete Ergebnisse zu erzielen sind. Der Verfasser hat deshalb versucht, einen anderen Weg in der Deutung der Fährten einzuschlagen. Die hier praktizierte Fährteninterpretation beruht im wesentlichen auf einem Vergleich zwischen den Fährtenproportionen bzw. zwischen den aus den Fährtenproportionen berechneten hypothetischen Körperproportionen einerseits und den bekannten Skelettproportionen andererseits. Die Deutung der Fährten zielt also darauf hin, die Fährten unter weitgehender Vernachlässigung morphologischer Details bestimmten osteologischen Taxa zuzuordnen.

Dies ist ein im wissenschaftlichen Sinne sicherlich sehr fragwürdiges Vorgehen und wird (hoffentlich) den Widerspruch vieler ichnologisch arbeitender Kollegen hervorrufen. Es ist aber nach Ansicht des Verfassers das einzige Verfahren, das Erfolg verspricht, wenn morphographische Methoden versagen.

Die vorliegende Arbeit stellt die gekürzte und veränderte Fassung eines DFG-Abschluß-Berichtes aus dem Jahr 1988 dar. Vor dem Hintergrund der kürzlich entdeckten Saurierknochen in einer Karstspalte des Zechsteinkalkes bei Korbach entschloß sich der Verfasser zur Veröffentlichung dieses Berichtes. Die Ergebnisse aus der abschließenden Bearbeitung der Korbacher Funde, die zeitlich sehr eng mit den Cornberger Fährten verbunden sind, werden sich letzten Endes als Prüfstein für das dieser Arbeit zugrundeliegende Bearbeitungsmodell erweisen.

2. Untersuchtes Material

In dem Zeitraum von Juni 1985 bis Oktober 1986 wurde das Material der nachfolgend aufgeführten öffentlichen und privaten Sammlungen gesichtet:

Cornberg, Sammlung KOLLE
Cornberg, Sammlung MÖLLER
Cornberg, Sammlung SCHUCHARDT
Eschwege, Heimatmuseum
Göttingen, Museum der Universität
Kassel, Naturkundemuseum
Marburg, Geologisches Institut der Universität
Rotenburg-Hersfeld, Kreisheimatmuseum
Sontra, Schulsammlung

Ferner wurde das ehemalige Altenheim (heute Rehabilitationszentrum) in Richelsdorf aufgesucht, wo eine Fährtenplatte mit noch erkennbaren Fußspuren als Treppenstufe verbaut wurde.

Das im National Museum of Natural History, Smithsonian Institution in Washington DC aufbewahrte Material aus dem Coconino Sandstone des Grand Canyon wurde während eines dreiwöchigen Studienaufenthaltes 1986 gesichtet.

3. Methodik

Sämtliche Platten, die erkennbare Eindrücke zeigen, wurden fotografisch dokumentiert. Jede Cornberger Platte erhielt eine Inventarnummer, die sich aus der Buchstabenkombination IC und einer Kennziffer zusammensetzt. Für alle derart behandelten Platten wurde eine Karteikarte angelegt. Fährten mit wenigstens drei aufeinanderfolgenden Hand-Fußeindruckpaaren wurden nach dem von HAUBOLD (z. B. 1973) vorgeschlagenen und von FICHTER (1976, 1982, 1983) praktizierten Verfahren (siehe Abb. 1) vermessen. Die Meßwerte wurden auf speziell zu diesem Zwecke

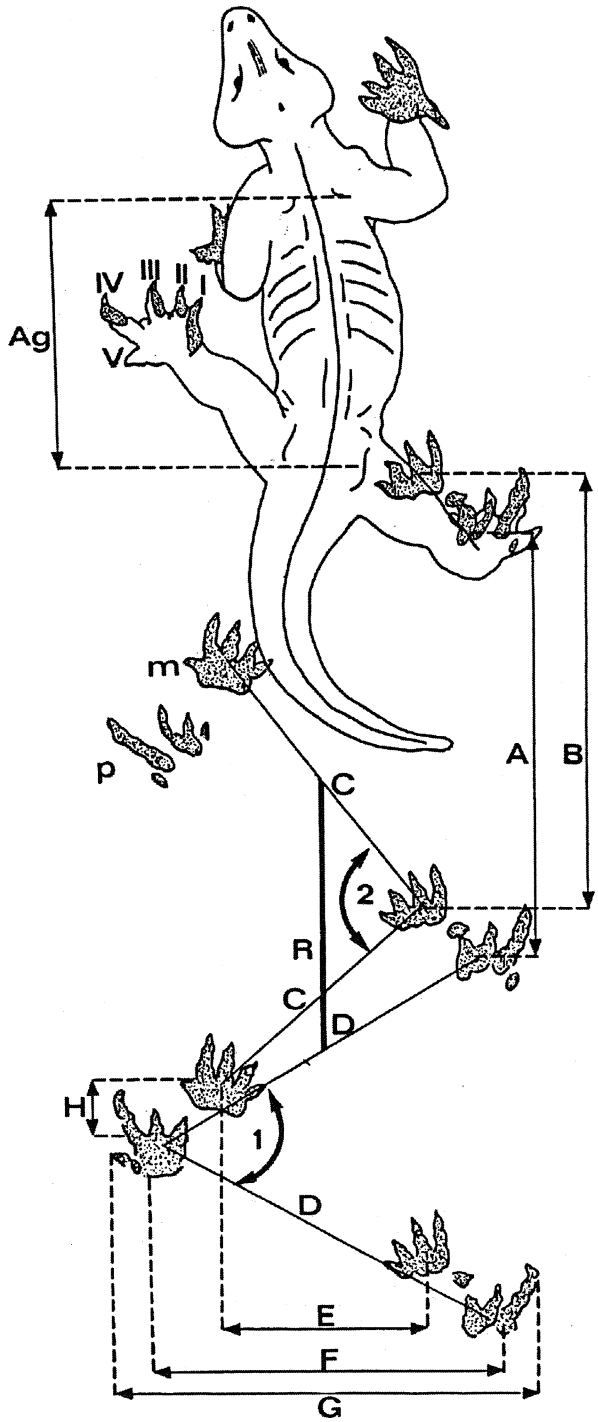


Abb. 1: Position der wichtigsten im Text gennanten Fährtengrößen.
A = Stride-Fuß,
B = Stride-Hand,
C = Pace-Hand,
D =Pace-Fuß,
E = Gangbreite- Hand,
F = Gangbreite-Fuß,
G = Totale Gangbreite,
H = Hand-Fuß-Abstand,
Ag = Acetabulum-Glenoid-Abstand,
R = aus der Fährte ermittelte »scheinbare« Rumpflänge,
m = Handeindruck,
p = Fußeindruck,
römische Ziffern I–V = Zählweise der Hand- und Fußzehen.
Entwurf nach Vorlagen in: LEONARDI 1987.

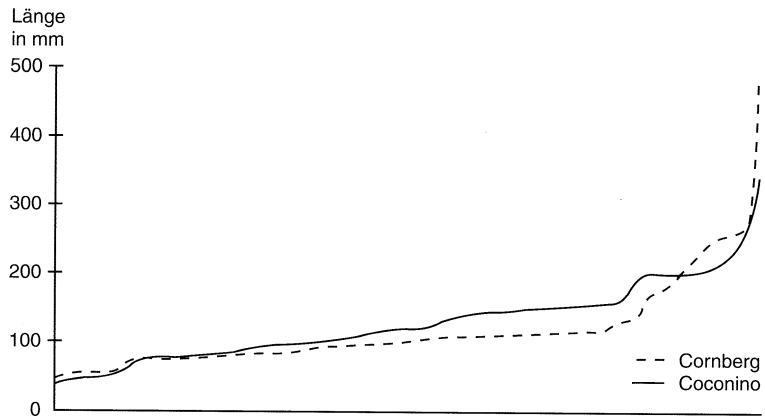


Abb. 2: Vergleich der »scheinbaren« Rumpflängen zwischen Cornberger und Coconino-Fährten.

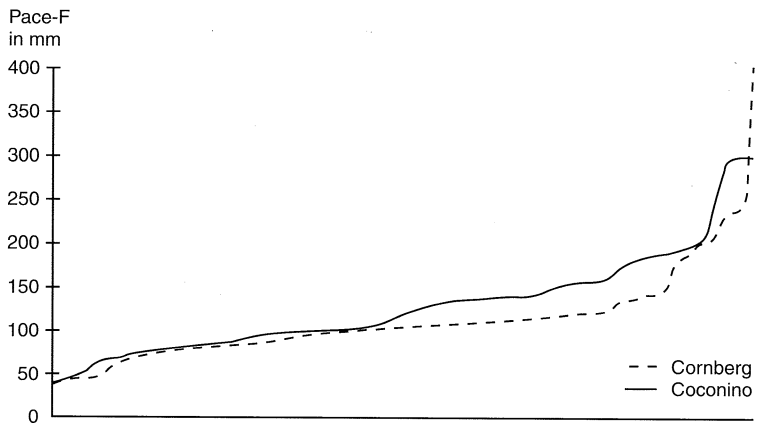


Abb. 3: Vergleich der Pacelängen zwischen Cornberger und Coconino-Fährten.

hergestellten Karteikarten festgehalten und anschließend in einer elektronischen Datenbank abgspeichert.

Aus den Fährtendaten wurden nach dem von FICHTER (1982) vorgeschlagenen Modell die Körperproportionen berechnet und mit bekannten Skelettdaten verglichen. Diesem Verfahren, das durchaus geeignet ist, den Kreis der in Frage kommenden Fährtenerzeuger drastisch einzuengen, sind jedoch enge Grenzen gesetzt, da osteologisch arbeitende Wirbeltierpaläontologen kaum oder nur in sehr beschränktem Umfang Maße des postcranialen Skeletts – insbesondere der Extremitäten – publizieren. Sollte der Wirbeltier-Ichnologie in nächster Zukunft auch in Deutschland eine größere Bedeutung zukommen, wie es insbesondere in den USA, Großbritannien und Frankkreich bereits jetzt der Fall ist und wie es auch aus den Bemühungen um eine internationale Verständigung in der Fährtenterminologie deutlich wird (siehe LEONARDI 1987), muß hier noch ein enormes Material aufgearbeitet werden.

4. Bisherige Ergebnisse

SCHMIDT (1959) hatte bei seiner Erstbearbeitung der Cornberger Fährten die Fährten des Coconino-Sandstein zum Vergleich herangezogen, soweit dies nach den Literaturangaben überhaupt möglich war. Hier muß allerdings der Einwand erhoben werden, daß der Co-

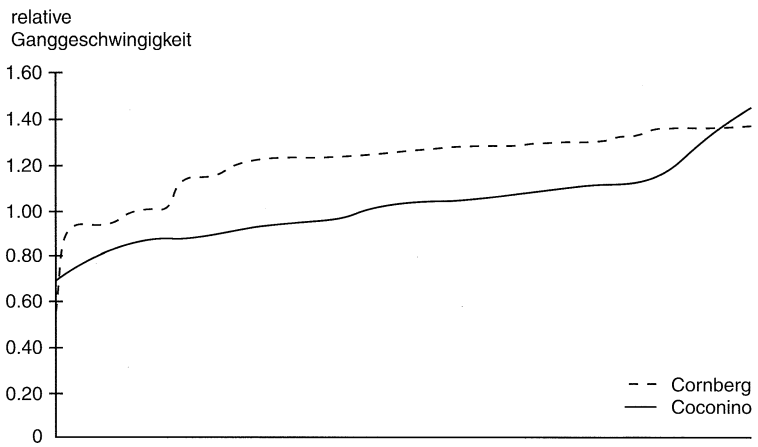


Abb. 4: Vergleich der relativen Ganggeschwindigkeiten zwischen Cornberger und Coconino-Fährten.

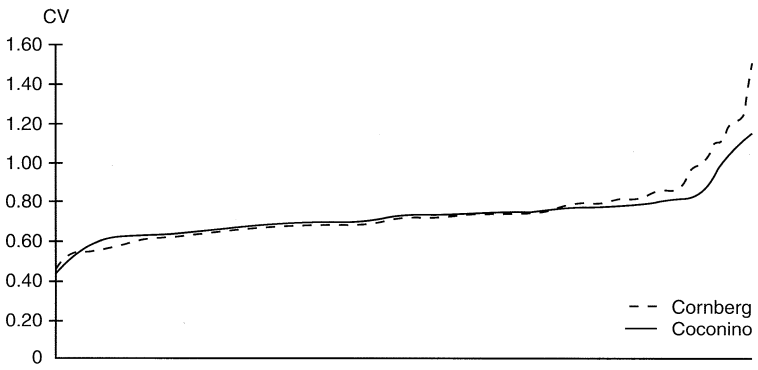


Abb. 5: Vergleich der coupling-Werte zwischen Cornberger und Coconino-Fährten.

conino-Sandstein wesentlich feinkörniger ist als der Cornberger Sandstein, was von vornherein eine unterschiedliche Fährtenmorphologie zur Folge haben mußte. Bisher fehlten jedoch weitgehend direkte Vergleiche der Fährtenproportionen.

Vergleicht man die aus den Fährten ermittelten »scheinbaren« Rumpflängen (Erläuterung der Termini siehe Abb. 1), so ist unschwer festzustellen, daß vor allem in den Dimensionsbereichen unter 100 mm und zwischen 100–200 mm die Coconino-Fährten größere Rumpflängen zeigen als die Cornberger Fährten (Abb. 2). Derselbe Trend zeichnet sich verstärkt in dem Vergleich der Pacelängen von Vorder- und Hinterextremitäten ab (Abb. 3). Somit könnte man vermuten, daß die Erzeuger der Coconino-Fährten etwas andere Körperproportionen besaßen als die Erzeuger der Cornberger Fährten. Vergleicht man allerdings das Verhältnis Stride/Rumpflänge, das als Maß für die relative Ganggeschwindigkeit betrachtet werden kann, so zeichnet sich deutlich ab, daß nahezu sämtliche Cornberger Fährten bei größerer Ganggeschwindigkeit erzeugt wurden als die Coconino-Fährten (siehe Abb. 4). Dadurch kam es zu einer wenn auch geringfügigen Verkürzung der scheinbaren Rumpf- und Pacelängen (? als unmittelbare Folge verstärkter lateraler Körperundulationen). Ein Vergleich der coupling-Werte belegt dagegen eindeutig, daß sowohl die Fährten des Coconino als auch die des Cornberger

Sandsteins von ganz ähnlich proportionierten Tieren erzeugt wurden (Abb. 5). Aus der Reihe fällt im wesentlichen nur die *Amblyopus*-Fährte des Cornberger Sandsteins, die in jeder Beziehung eine Sonderstellung einnimmt.

Ein weiterer äußerst interessanter Aspekt ergibt sich aus einem Vergleich der Verhältnisse Stride/Pace-Fuß bzw. Stride/Pace-Hand. Bei mehr als 300 vom Verfasser vermessenen Fährten aus dem westdeutschen Oberkarbon, Unter- und Oberrotliegenden, der Supai-Formation, dem Hermit shale sowie dem Cornberger und Coconino Sandstein ist in nur 10 Fällen der Pace der Hinterextremitäten größer als der Stride, d.h. das Verhältnis Stride/Pacelänge < 1,0 (Abb. 6). Von diesen 10 beobachteten Fällen entfallen 4 auf den Cornberger Sandstein, 4 auf den Coconino Sandstein, bei einer nordamerikanischen Fährte ist die stratigraphische Stellung unsicher und eine Fährte ist dem saarpfälzischen Rotliegenden zuzuordnen. Bei den 4 Cornberger Fährten sind allein drei der Art *Anhomoiichnium (Akropus)* diversum zuzurechnen. Betrachtet man hier das Verhältnis Stride/Pace-Hand, ist zu erkennen, daß der Wert 1,00 deutlich überschritten wird. Somit muß von überdurchschnittlich langen Hinterextremitäten und im Vergleich dazu sehr viel kürzeren Vorderextremitäten des Erzeugers ausgegangen werden. Solche Proportionen findet man z. B bei *Broomia perplexa*, die zur Captorhiniden-Unterordnung Millerosauroidea gerechnet wird, und bei *Protorosaurus speneri*, einem Vertreter der Protorosauria. Letzterer ist aus dem deutschen und englischen Kupferschiefer bekannt, während erstere bisher nur in der Tapinocephalus-Zone Südafrikas nachgewiesen ist. Trotz der sehr naheliegenden Verbindung *Protorosaurus speneri–Anhomoiichnium diversum* ist der Verfasser nach einem Vergleich zwischen Fährten- und daraus errechneten Körperproportionen sowie den Skelettproportionen der Ansicht, daß *Broomia perplexa* viel eher als Fährtenerzeuger in Betracht gezogen werden muß. Bereits 1983 (S. 181, Tab. 9) hat der Verfasser anhand des Holotypus von *Anhomoiichnium diversum* Längen für die einzelnen Extremitätenabschnitte ermittelt, die nur um wenige Millimeter von denen aus WATSON (1914) abgeleiteten Skelettdaten abweichen. Berechnungen aus weiteren Fährten haben ähnliche Ergebnisse geliefert. Der Verfasser

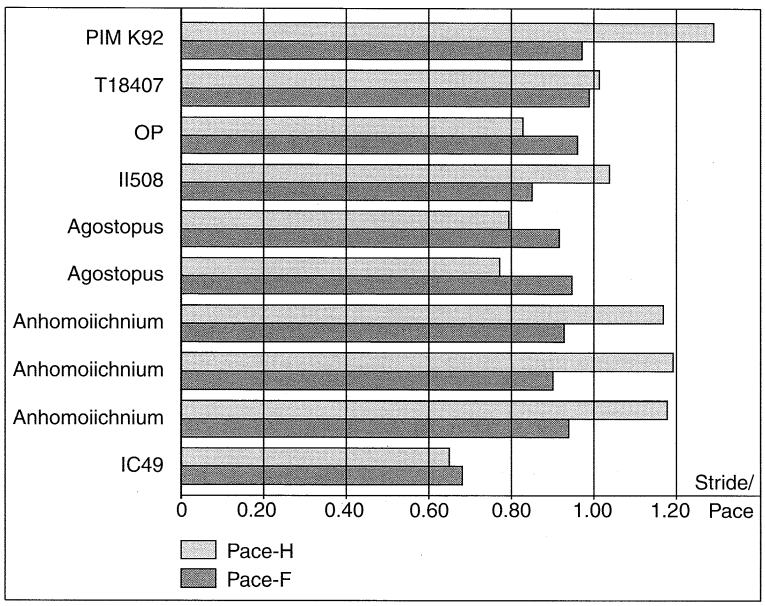
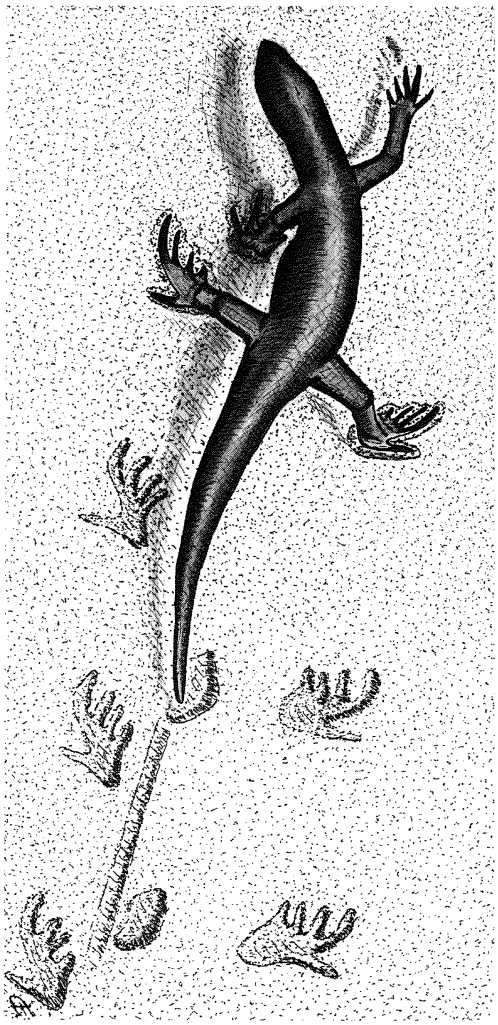


Abb. 6: Vergleich der Verhältnisse Stride-/ Pacelängen zwischen Cornberger und Coconino-Fährten.



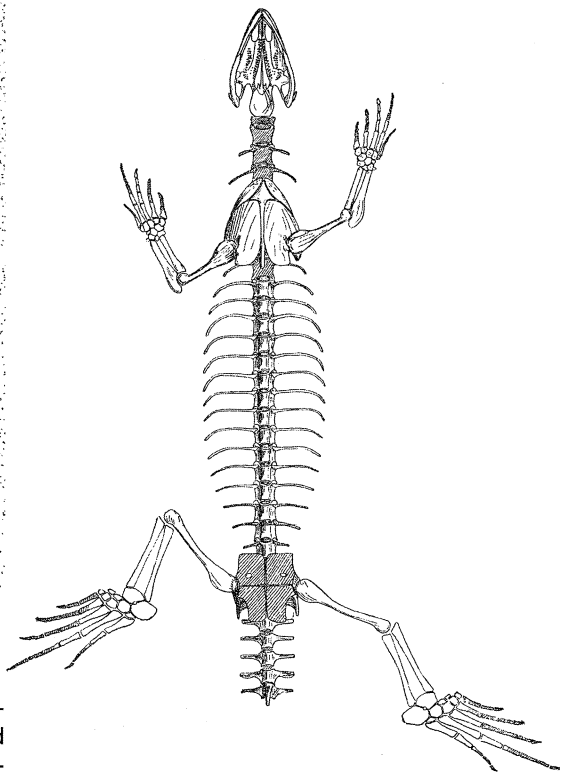


Abb.7, 8: Hypothetische Rekonstruktion des Erzeugers der *Anhomoiichnium diversum*-Fährte und Gegenüberstellung mit der Skelettrekonstruktion von *Broomia perplexa*. Skelettrekontstruktion aus WATSON 1914

möchte deshalb seine orthotaxonomische Interpretation (1983, S. 181) präzisieren und ordnet die Erzeuger dieser Fährten der Unterordnung Millerosauroidea zu (vgl. Gegenüberstellung Skelett und Rekonstruktion aus der Fährte, Abb. 7, 8).

Im Coconino Sandstein kommt die Gattung *Anhomoiichnium* ganz offensichtlich nicht vor. Überhaupt konnte der Verfasser bei dem in Washington aufbewahrten Coconino-Material nur eine einzige lacertoide Fährte feststellen.



Abb. 9: *Dolichopodus tetradactylus* GILMORE 1926, Coconino-Sandstein, National Museum of Natural History, Washington, ca. x 0,5; Inv.-Nr. II123. Zeichnung: HEINZ-R. SCHIELE, Naturkundemuseum Kassel

Es handelt sich dabei um einen nur wenige Millimeter großen Eindruck, der vermutlich zu *Protritonichnites (Dromopus)* lacertoides zu stellen ist.

Ein Problem stellt die Deutung der Coconino-Fährte *Dolichopodus tetradactylus* dar (siehe Abb. 9). HAUBOLD (1971) sieht darin eine Lepidosaurier-Fährte, während BAIRD (1984) darin schlicht eine rennend erzeugte *Laoporus-Fährte* erkennt. Unbestritten ist *Dolichopodus tetradactylus* eine unter erhöhter Ganggeschwindigkeit erzeugte Fährte. Nach den Eindrucktiefen zu urteilen, wurden die Hände nur noch sehr leicht dem Boden aufgesetzt, was auf einen Übergang zum bipeden Laufen hinweisen könnte. Der Verfasser hält *Dolichopodus tetradactylus* für eine lacertoide Fährte, deren Erzeuger zum bipeden Laufen befähigt waren und die die ökologische Nische besetzten, die in Europa von den Erzeugern der *Anhomoiichnium diversum*-Fährten beansprucht wurden.

Betrachtet man sich weiterhin die Verhältnisse Stride/Pacelängen (siehe Abb. 6) so fallen die Coconino-Fährten mit den Inventarnummern II133 und II135 auf, bei denen sowohl der Pace der Hinterextremitäten als auch der der Vorderextremitäten die Stridelänge erheblich übertrifft, wobei der Pace der Vorderextremitäten deutlich größer ist als der Pace der Hinterextremitäten. Diese Verhältnisse sind sicherlich auch eine Folge reduzierter Ganggeschwindigkeit, primär sind sie aber auf erhebliche Längenunterschiede zwischen Humerus und Femur des Fährtenerzeugers zurückzuführen (vgl. hierzu Abb. 10). (In der Tat beträgt das aus den Fährten errechnete Verhältnis Humerus- / Femurlänge 1,14 beziehungsweise 1,22 : 1). Diese Fährten wurden von GILMORE (1926) als *Agostopus matheri*

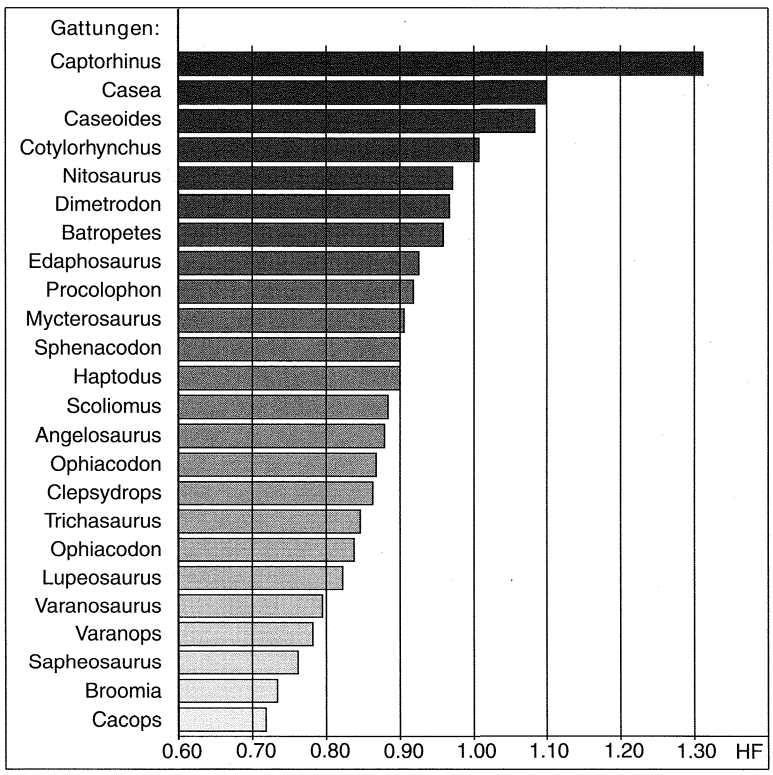
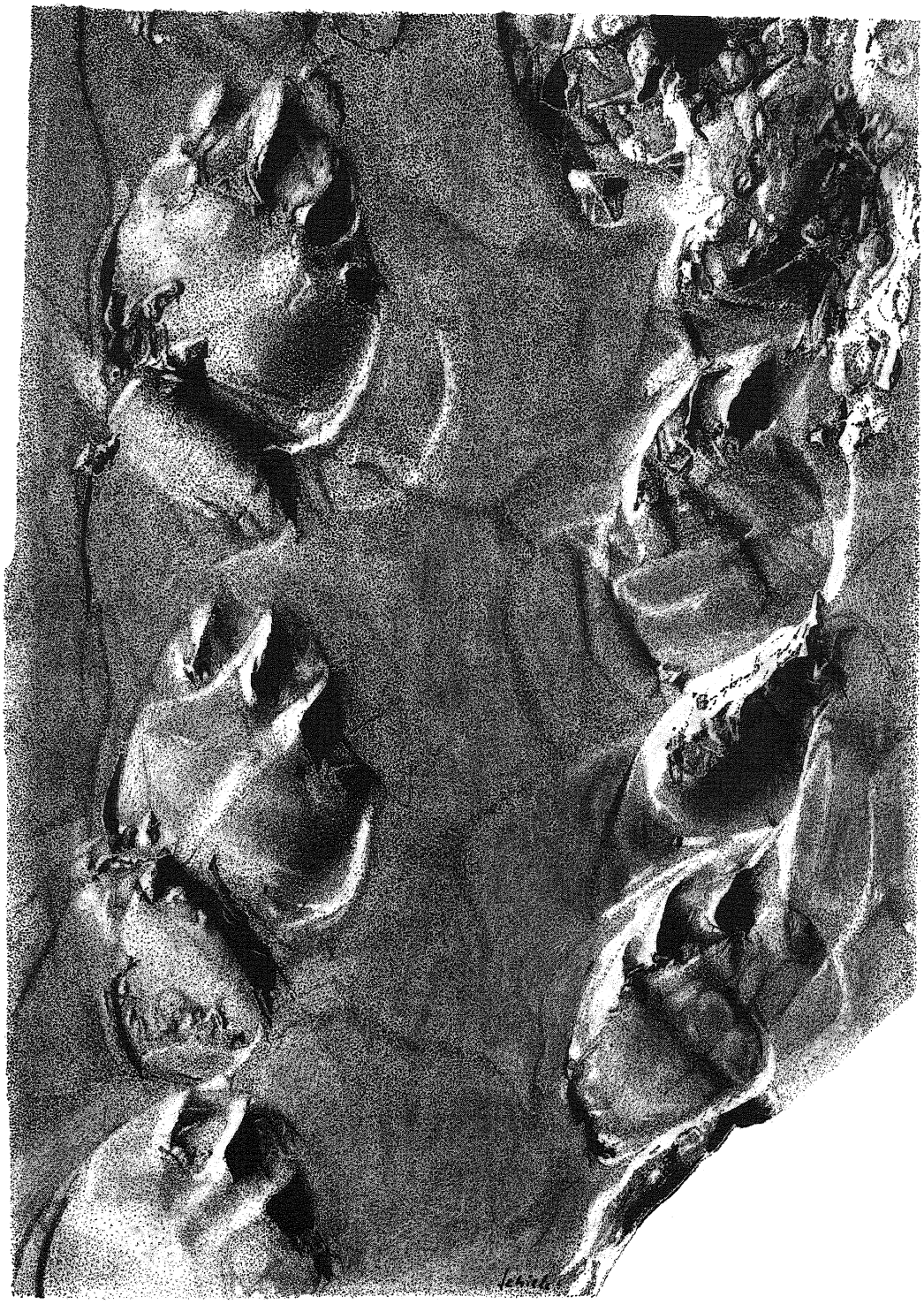
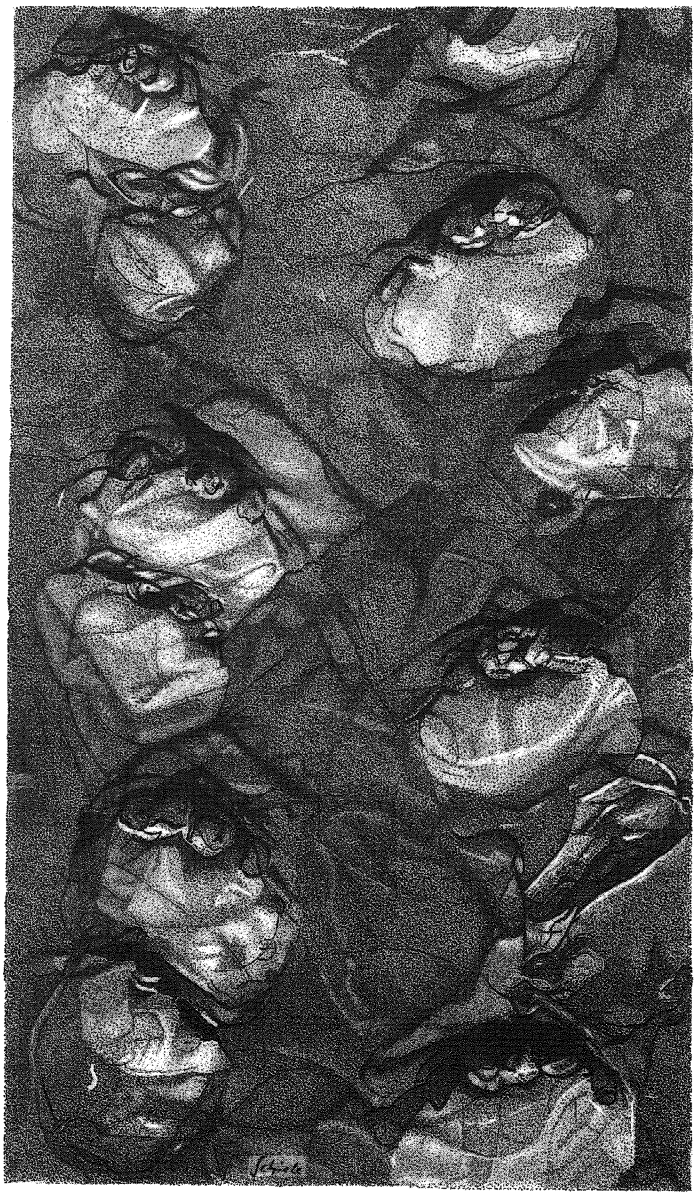


Abb.10: Verhältnisse Humerus-/Femurlängen bei einer Auswahl osteologischer Gattungen.

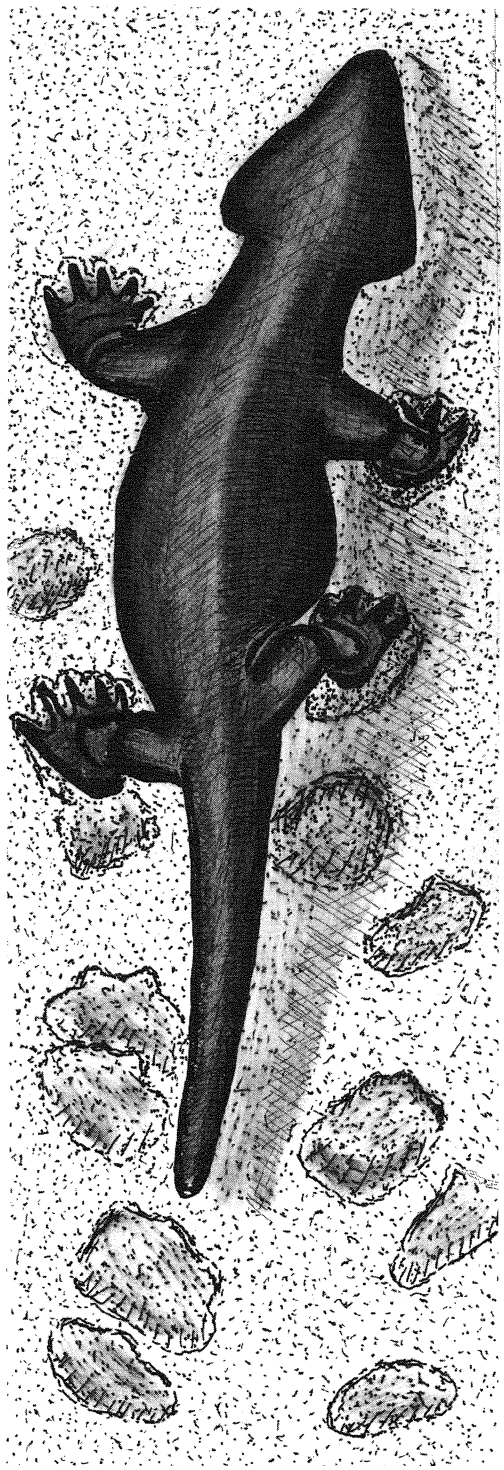


(siehe Abb. 11) beschrieben und von HAUBOLD (1971) der Gattung *Laoporus* zugewiesen. In der Fährtengattung *Laoporus* erkennt HAUBOLD (1971) Caseiden als Verursacher. Nach den Größenverhältnissen zu urteilen, käme dann nur die Gattung *Casea* in Frage, bei der allerdings das Verhältnis Humerus-/Femurlänge durchschnittlich 1,10 beträgt. Berücksichtigt man zudem, daß aus einer anderen Coconino-Fährte der Gattung *Agostopus* (siehe Abb. 12), ein Humerus-/Femurverhältnis von 1,30 berechnet werden kann, möchte der Verfasser Casea als Erzeuger dieser Fährten ausschließen.



linke Seite
Abb. 11: »*Agostopus*« *matheri* GILMORE 1926, Coconino-Sandstein, National Museum of Natural History, Washington; Inv.-Nr. II133. Zeichnung: HEINZ-R. SCHIELE

rechte Seite
Abb. 12: »*Agostopus*« *medius* GILMORE 1927, Coconino-Sandstein, National Museum of Natural History, Washington; Inv.-Nr. II509. Zeichnung: HEINZ-R. SCHIELE

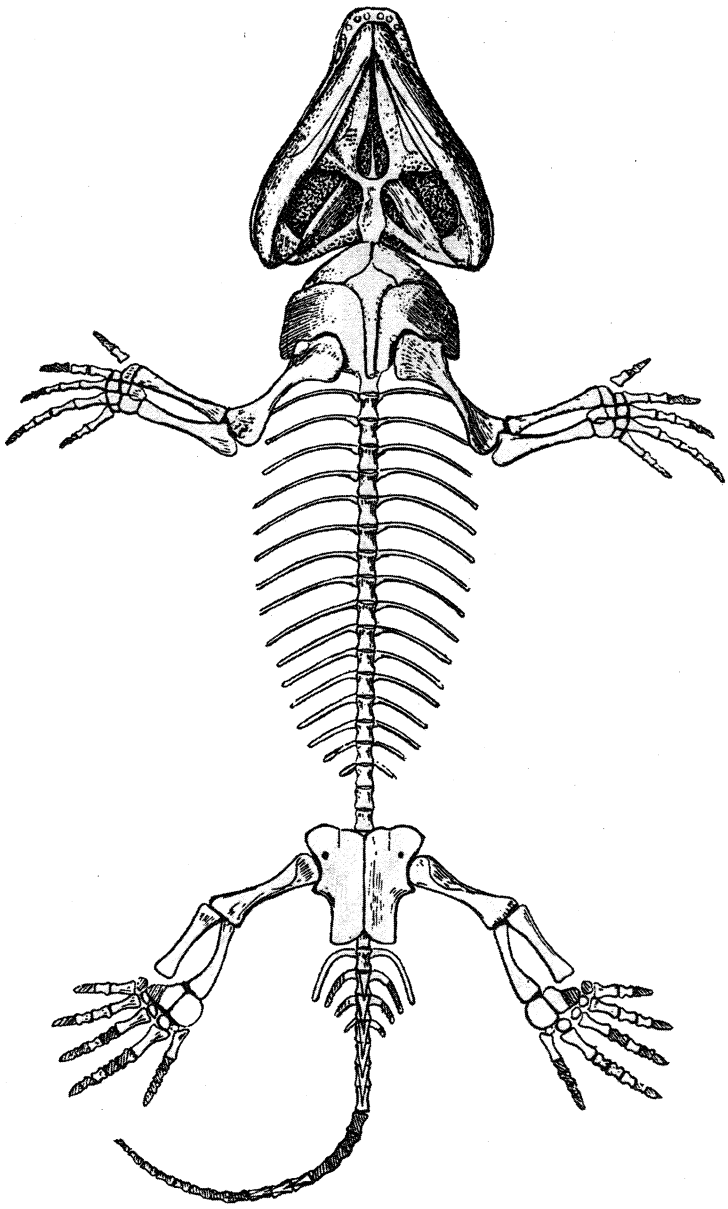


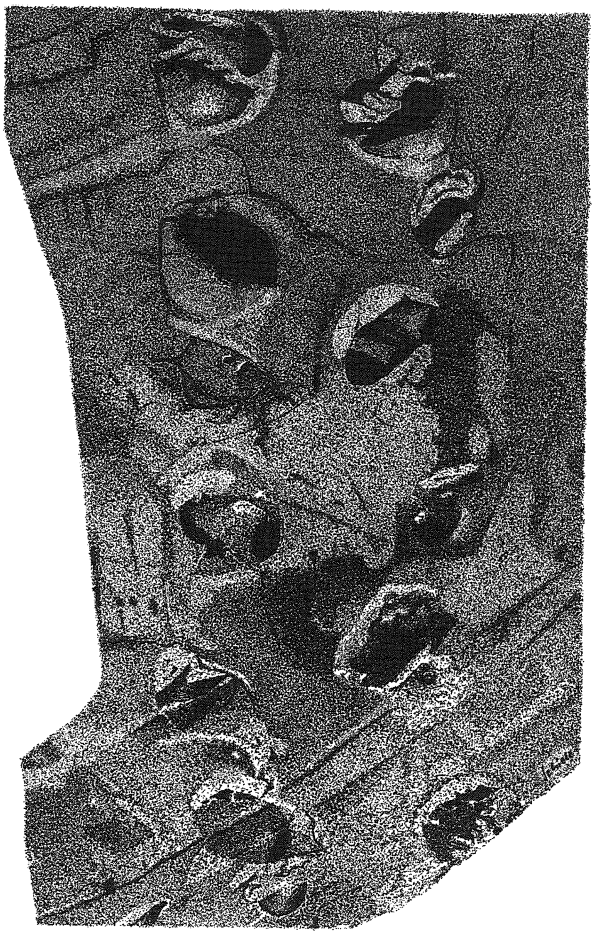
Nach den Fährten- und den daraus errechneten Körperproportionen müssen die Erzeuger kurzrumpfige, hochbeinige Tiere gewesen sein, bei denen der Humerus deutlich länger als das Femur ist. Solche Proportionen zeigt beispielsweise *Seymouria*, vor allem aber *Captorhinus*. Für *Captorhinus* hat der Verfasser anhand der Abbildung 128 in WILLISTON (1925) die nachfolgend links stehenden Werte ermittelt, aus der *Agostopus matheri*-Fährte mit der Inventarnummer II133 hat der Verfasser die rechts stehenden Körperproportionen berechnet:

Humeruslänge: 37,88 mm	*Humeruslänge: 38,49*
Femurlänge: 28,90 mm	*Femurlänge: 31,67*
Humerus-/Femurlänge: 1,31	*Humerus-/Femurlänge: 1,22*
Rumpflänge: 136,44	*Rumpflänge: 142,61*
cv = 0,673	*cv = 0.62*

Aufgrund dieser sehr großen Übereinstimmung zieht der Verfasser die osteologische Gattung *Captorhinus* in die engste Wahl als Erzeuger der Fährtengattung *Agostopus* (vgl. Gegenüberstellung Skelett u. Rekonstruktion, Abb. 13, 14). Allerdings sollte man bei der Suche nach den Erzeugern auch die Anthracosaurier-Gattung *Seymouria* nicht unberücksichtigt lassen. Korrigiert man nämlich die Werte, indem man die relative Ganggeschwindigkeit in die Berechnungen mit einbezieht, tendieren die Werte zu *Seymouria*. Endgültige Klarheit können hier nur weitere Untersuchungen liefern. GILMORE (1926, 1927) unterscheidet innerhalb der Gattung *Agostopus* die beiden Arten *A. matheri* und *A. medius*. Die Unterschiede sind nach Ansicht des Verfassers nur eine Folge anderer Ganggeschwindigkeiten und unterschiedlicher Körpergrößen. Dasselbe gilt auch für die Abgrenzung gegenüber den Gattungen *Baropezia* und *Laoporus*. Daraus würden sich weitreichende

Abb. 13, 14: Hypothetische Rekonstruktion des Erzeugers der *Agostopus*-Fährte der Abb. 12 und Gegenüberstellung mit der Skelettrekonstruktion von Captorhinus. Maßstab der Rekonstruktion aus der Fährte ca. x 0,3. Skelettrekonstruktion aus WILLISTON 1925





links, Abb. 15: Fährte des Formenkreises *Baropezia-Agostopus*, Cornberger Sandstein, Naturkundemuseum Kassel (Platte wurde aus der Sammlung KOLLE, Cornberg, erworben), ca. x 0,20; Inv.-Nr. IC52. Zeichnung: HEINZ-R. SCHIELE, Naturkundemuseum Kassel



unten, Abb. 16: Fährte des Formenkreises *Baropezia-Agostopus*, Cornberger Sandstein, Naturkundemuseum Kassel (Platte wurde aus der Sammlung KOLLE, Cornberg, erworben), ca. x 0,30; Inv.-Nr. IC49. Zeichnung: HEINZ-R. SCHIELE, Naturkundemuseum Kassel

nomenklatorische Konsequenzen ergeben, die jedoch erst dann geklärt werden können, wenn die Beziehungen Coconino-Cornberger-Dumfries-Fährten eindeutig erkannt sind.

Im Cornberger Sandstein kommen Fährten vor, die sowohl morphologisch als auch von den Proportionen her mühelos an die Fährten des Formenkreises *Baropezia-Agostopus* angeschlossen werden können (vgl. Abb. 15, 16). Auch hier müssen die Erzeuger unter seymouriamorphen Anthracosauriern oder Captorhiniden gesucht werden.

Andere Cornberger Fährten (z. B. Abb. 17) zeigen Proportionen, die auf die Pelycosaurier-

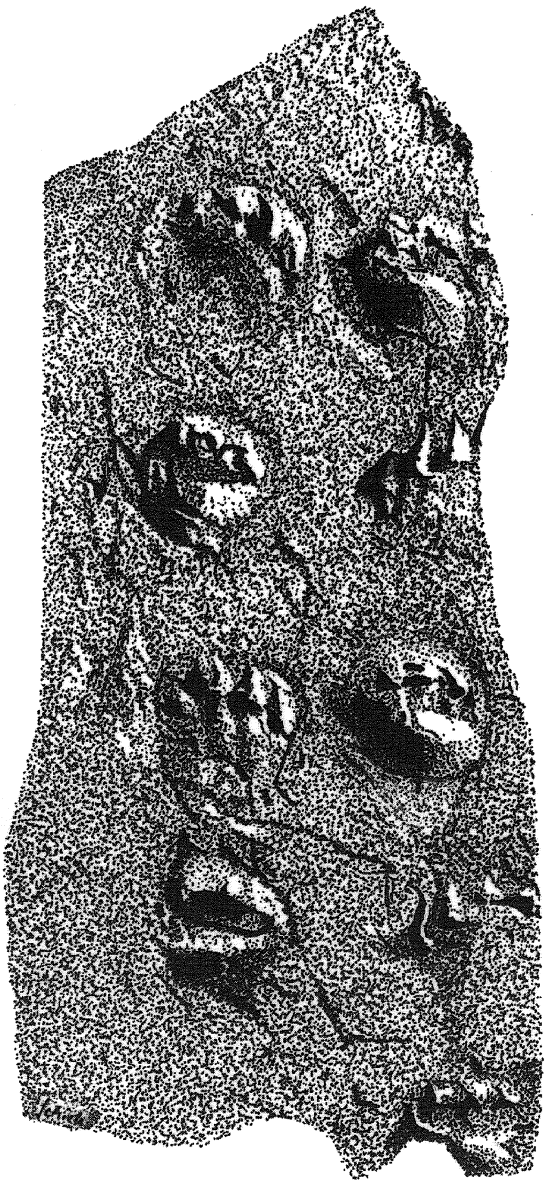
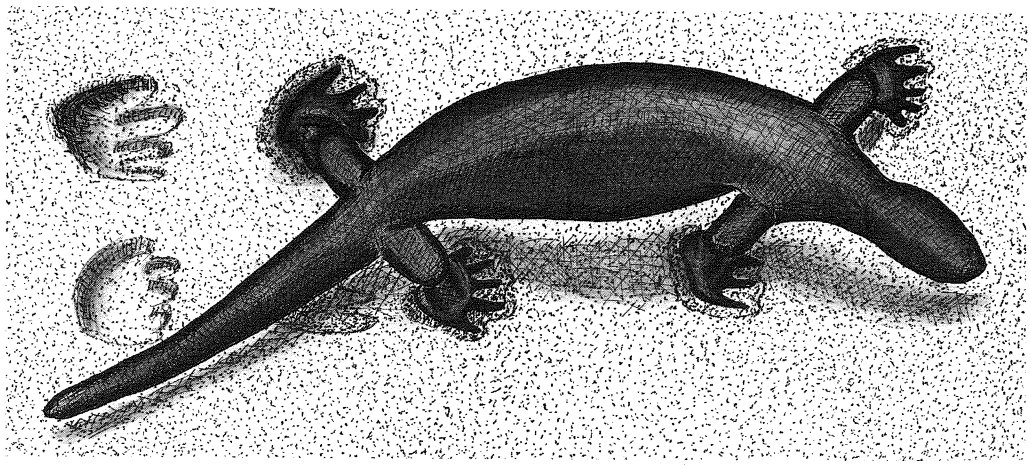


Abb. 17: Fährte des Formenkreises »*Barypodus*«, Cornberger Sandstein, Heimatmuseum Rotenburg, ca. X 0,25; Inv.-Nr. IC63. Zeichnung: HEINZ-R. SCHIELE, Naturkundemuseum Kassel



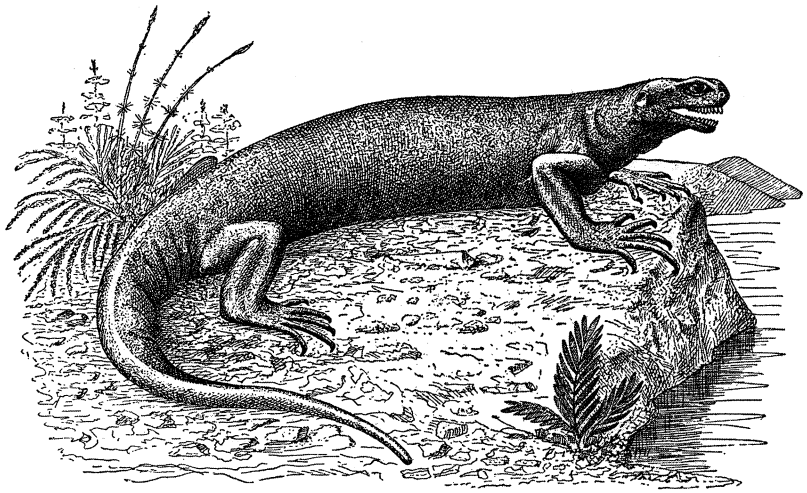


Abb.18, 19: Hypothetische Rekonstruktion des Erzeugers der »*Barypodus*«-Fährte der Abbildung 17 und Gegenüberstellung mit der Lebendrekonstruktion von Casea. Lebendrekonstruktion aus WILLISTON 1925

Gattung *Casea* als Erzeuger hinweisen. So ergibt auch eine Rekonstruktion der Körperproportionen über der Fährte IC 63 ein Bild, das in seinen Grundzügen gut mit der Rekonstruktion von *Casea* bei WILLISTON (1925, S. 235) übereinstimmt (Abb. 18,19). Diese Fährten finden ihre Entsprechung in der Gattung *Barypodus* des Coconino-Sandstein, wobei allerdings einige Unterschiede in den Proportionen festzustelllen sind, die jedoch auf unterschiedliche Ganggeschwindigkeiten zurückgeführt werden können.

Die Cornberger Fährte *Harpagichnus* (siehe Abb. 20) war bislang sehr schwer zu interpretieren. HAUBOLD (1971, 1984) ordnet sie der Gattung *Actibates* zu und stuft sie als nicht interpretierbare Fährte ein. SCHMIDT (1959) dagegen erkannte sie ursprünglich als Theriodontier-Fährte, was schon von vornherein den richtigen Weg aufzeigte. Tatsache ist, daß bei dieser Fährte die Gangbreite im Verhältnis der Hand- und Fußgrößen sehr gering ist. Auch versagt in diesem Falle das vom Verfasser normalerweise praktizierte Verfahren der Rekonstruktion der Körperproportionen über der Fährte. Das heißt, es kann kein reines Schubkriechen mehr vorgelegen haben, sondern das Tier muß sich zumindest mit halbaufgerichteter Extremitätenstellung fortbewegt haben. Dies allein deutet schon auf Therapsiden als Erzeuger dieser Fährten hin. Hinzu kommt, daß die vom Verfasser aus den Fährten berechneten Körperproportionen gut mit den Skelettproportionen des primitiven Cynodontiers *Procynosuchus* übereinstimmen. Erst kürzlich wurde von SUES & BOY (1988) ein Unterkieferfragment aus dem Randkalk des unteren Zechstein bei Korbach der Gattung *Procynosuchus* zugeordnet. Ausgehend von diesem Skelettbeleg sowie der Übereinstimmung von Skelett und Körperproportionen hält der Verfasser eine Deutung der Fährte

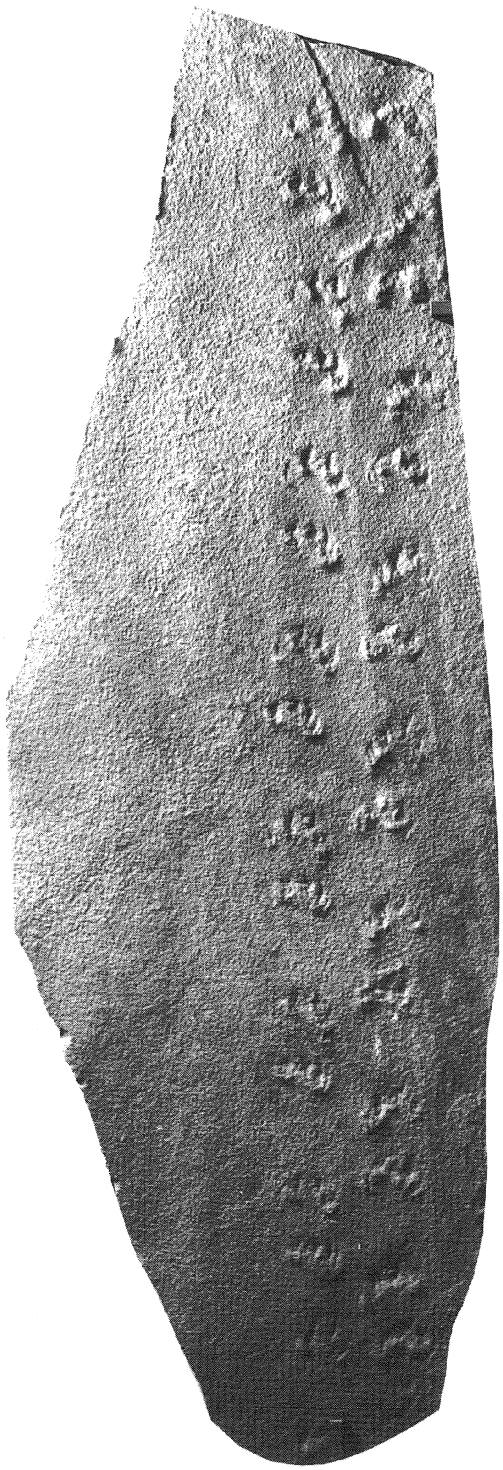


Abb. 20: *Harpagichnus acutum* SCHMIDT 1959, Cornberger Sandstein, Heimatmuseum Rotenburg, ca. x 0,10; Inv.-Nr. IC58.



Harpagichnus als Fährte eines *Procynosuchus*-ähnlichen Cynodontiers für durchaus vertretbar. Morphologische Gründe sprechen nach Meinung des Verfassers auch nicht gegen diese Zuordnung. Nach der Rekonstruktion von *Procynosuchus* bei KEMP (1982, Fig. 72) können die Hand- und Fußeindrücke gut mit dem Hand- und Fußskelett in Übereinstimmung gebracht werden.

KEMP (1982) erkennt bei *Procynosuchus* Spezialisationen für das Schwimmen. Dieser Hinweis auf eine mögliche amphibische Lebensweise bei diesen säugetierähnlichen Reptilien läßt vielleicht eine dem Verfasser bislang rätselhaft erscheinende Fährtenanordnung in einem anderen Licht erscheinen: Ein Teil der Cornberger Fährtenplatten zeigt drei parallel verlaufende Eindrucksreihen wahrscheinlich derselben Körperseite (vgl. Abb.21). Außerdem läßt die Platte IC 69 ausgesprochen lange, von den Zehen ausgehende Schleifspuren erkennen, die bei normaler Lokomotion nicht in dieser Länge entstehen können. Nach Dafürhalten des Verfassers sind diese Fährten in Überinstimmung mit BRAND (1979, 1991) unter Wasserbedeckung im Übergang von einer Lauf- zur Schwimmbewegung erzeugt worden. Vielleicht erfolgte die Fortbewegung in sehr flachem Wasser quer zu einer schwachen Strömung, wobei das Tier gezwungen war, seine Richtung durch gelegentlichen Bodenkontakt mit den Extremitäten einer Körperseite zu korrigieren. Infolge der Abdrift könnten dann parallel verlaufende Eindruckreihen derselben Körperseite entstanden sein. Diese Erklärung ist relativ plausibel, sie sollte allerdings ihre Bestätigung in Rezentbeobachtungen finden. Das heißt mit anderen Worten, es wäre unbedingt notwendig, mit Reptilien vergleichbarer Größenordnung Versuche in einem Strömungskanal durchzuführen.

Die Fährte *Amblyopus* war bislang ebenfalls sehr schwierig zu deuten. Ein Charakteristikum dieser Fährte ist der überdurchschnittlich große Pace der Vorderextremitäten und der im Vergleich dazu sehr kleine Pace der Hinterextremitäten. Damit ist auch die Gangbreite der Vorderextremität erheblich größer als die der Hinterextremität. Das Verhältnis Stride/Gangbreite beträgt für die Vorderextremität 2,18 für die Hinterextremität 4,77. Man könnte nun versucht sein, diese Fährte einem Tier zuzuschreiben, bei dem die Vorderextremitäten die alte schubkriechende Gliedmaßenstellung beibehalten haben, während die Hinterextremitäten näher unter den Rumpf gerückt sind. Dies würde wiederum auf primitive Therapsiden als Erzeuger hindeuten. Nun ist allerdings im westdeutschen Oberkarbon eine Fährte bekannt, die ganz ähnlich extreme Verhältnisse zeigt, wobei man zweifellos von einer reinen Schubkriechen-Gliedmaßenstellung ausgehen muß. Es handelt sich um *Cincosaurus tauentzieni* aus dem Westfal C des Saarlandes, die der Verfasser (FICHTER 1982: 38-45) als Anthracosaurier-Fährte gedeutet hat. Tatsächlich findet sich unter den Cornberger Fährten ein isolierter Fußeindruck, der bereits von SCHMIDT (1959) ?*Amblyopus* zugeordnet wurde und deutliche *Cincosaurus*-Merkmale

Abb. 21: Übergang von Lauf- zu Schwimmfährten von ? *Harpagichnus acutum* SCHMIDT 1959, Cornberger Sandstein Heimatmuseum Rotenburg, ca. X 0,20; Inv.-Nr. IC69. Deutlich sind am unteren Bildrand die von den Zehen ausgehenden Schleifspuren zu erkennen. Nähere Erläuterungen s. Text. Zeichnung: HEINZ-R. SCHIELE, Naturkundemuseum Kassel

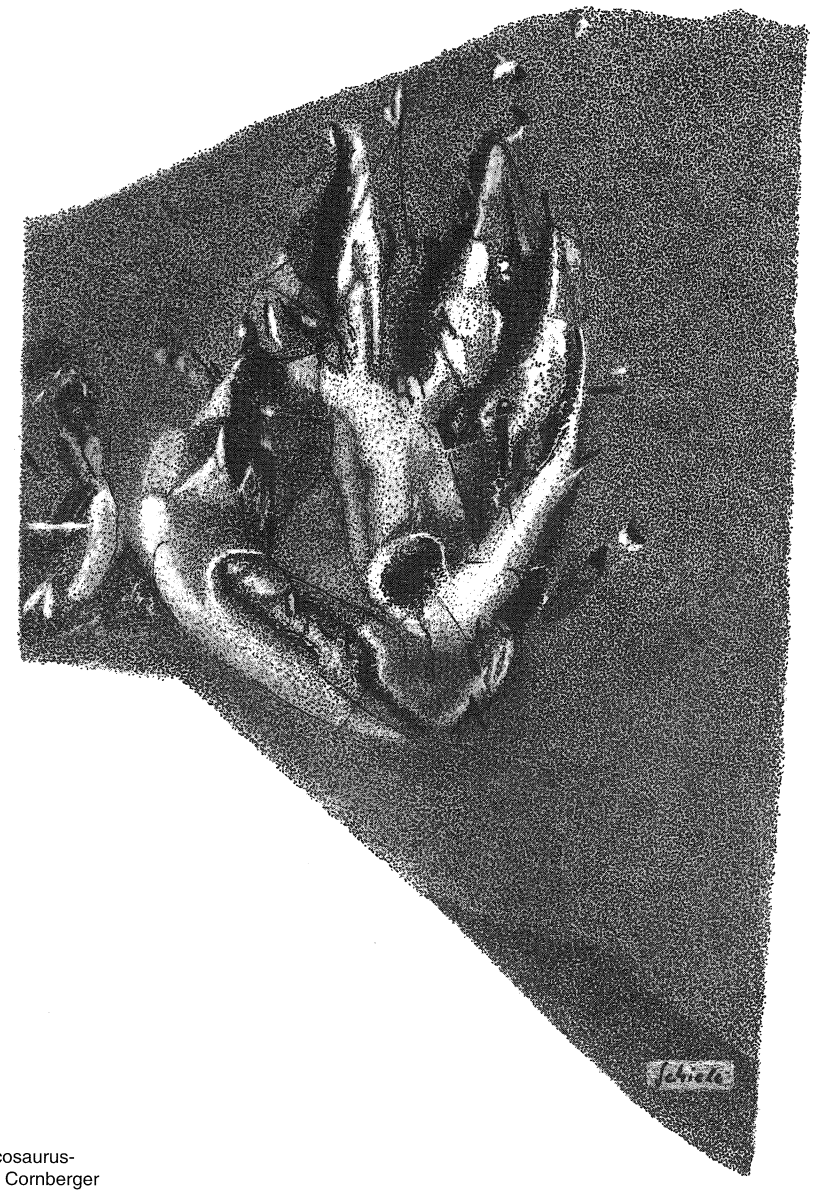


Abb. 22: Cincosaurus-Fußeindruck, Cornberger Sandstein, Naturkundemuseum Kassel, ca. x 0,70; Inv.-Nr. IC200. Zeichnung: Heinz-R. Schiele, Naturkundemuseum Kassel

zeigt (Abb. 22). Als solche sind die relativ eng zusammenstehenden Zehen I, II, III und der von dieser Zehengruppe etwas abgerückte Zeh IV zu werten. Auch stimmt die Fußlänge sehr gut mit dem Holotypus von *Cincosaurus tauentzieni* überein. Dies alles berücksichtigend kann man *Amblyopus* als Synonym für *Cincosaurus* werten. Ob auch eine artliche Übereinstimmung besteht, müssen erst weitere Untersuchungen klären. Auf jeden Fall ordnet der Verfasser diese Cornberger Fährten anthracosauren Amphibien zu. Von den Grössenverhältnissen her gesehen, käme am ehesten der aquatisch adaptierte Anthracosaurier *Kotlassia* aus dem Oberperm der Sowjetunion als Erzeuger in Frage. Nach der Skelettrekonstruktion von *Kotlassia* [Die Systematik orientiert sich an CARROLL (1988), der zur Ordnung Anthracosauria die Unterordnung Embolomeri, Geghyrostegida und Seymouriamorpha stellt. Als Fährtenerzeuger kommen hier wohl nur die seymouriamorphen Anthracosaurier in Betracht.] würde sich bei einer anzunehmenden lateralen Körperundulation aus seiner Fährte eine scheinbare Rumpflänge von ca. 470 mm ermitteln lassen. Die Fährte *Amblyopus* zeigt eine scheinbare Rumpflänge von 483 mm.

Die *Amblyopus*-Fährte des Coconino-Sandsteins zeigt zwar morphologisch einige Ähnlichkeiten zu der des Cornberger Sandsteins, weicht jedoch in den Proportionen ganz grundsätzlich davon ab, so daß die Fährten von osteologisch unterschiedlichen Taxa erzeugt worden sein müssen.

Danksagung

Der Verfasser bedankt sich bei der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die finanzielle Unterstützung im Rahmen des Projektes Fi 363/1–1. Die Herren DR. N. HOTTON III (Washington D.C.), DR. R. HOOK (Austin, Texas) und DR. H.-D. SUES (Toronto, Ontario) standen dem Verfasser bei seinen Arbeiten in Washington D.C. hilfreich zur Seite. Dafür sei Ihnen herzlich gedankt.

Literatur

BAIRD, D. (1984): in: SPAMER, E. E. (1984): Geology of the Grand Canyon: An annotated bibliography, with an annotated catalogue of Grand Canyon type fossils, Vol. 2. Supplement to the annotated bibliography (1857–1983), Supplement and revisions to the annotated catalogue. – Geological Society of America, Microform Publication **14**, 229 S.

BRAND, L. R. (1979): Filed and laboratory studies on the Coconono Sandstone (Permian) vertebrate footprints and their paleoecological implications. – Palaeobiography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **28**: 25–38

BRAND, L. R. & TANG, T. (1991): Fossil vertebrate footprints in the Coconino Sandstone (Permian) of northern Arizona: Evidence for underwater origin. – Geology, **19**: 1201–1204, 5 Abb.

CAROLL, R. L. (1988): Vertebrate Paleontology and Evolution. – 698 S.; New York (Freeman)

FICHTER, J. (1976): Tetrapodenfährten aus dem Unterrotliegenden; (Autun, Unter-Perm) von Odernheim: Glan. – Mainzer geowiss. Mitt., **5**: 87–109, 11 Abb., 2 Tab.; Mainz

FICHTER, J. (1982): Tetrapodenfährten aus dem Oberkarbon; (Westfalium A und C) West- und Südwestdeutschlands. – Mainzer geowiss. Mitt., **11**: 33–77, 35 Abb., 7 Tab.; Mainz

FICHTER, J. (1982): Untersuchungen an Fährten einheimischer Urodelen und Lacertilier; Teil II: Aktuopaläontologie-Quantitative Fährtenanalysen. – Mainzer Naturw. Archiv, **21**: 25–66, 15 Abb., 9 Tab., 1 Liste; Mainz

FICHTER, J. (1983): Tetrapodenfährten aus dem saarpfälzischen Rotliegenden; (?Ober-Karbon–Unter-Perm SW-Deutschland), Teil II: Die Fährten der Gattungen Foliipes, Varanopus, Ichniotherium, Dimetropus, Palmichnus, Phalangichnus, cf. Chelichnus, cf. Laoporus und Anhomoiichnium. – Mainzer Naturw. Archiv, **21**: 125–186, 32 Abb.; Mainz

FICHTER, J. (1983): Tetrapodenfährten aus dem saarpfälzischen Rotliegenden; (?Ober-Karbon–Unter-Perm Südwestdeutschland) 1: Fährten der Gattungen Saurichnites, Limnopus, Amphisauroides, Protritonichnites, Gilmoreichnus, Hyloidichnus und Jacobiichnus. – Mainzer geowiss. Mitt., **12**: 9–121, 77 Abb., 19 Tab.; Mainz

GILMORE, C. W. & Sturdevant, G. E. (1928): Discovery of fossil tracks; on the north rim of the Grand Canyon. – Science, n. s., **67**: 216

GILMORE, C. W. (1927a): Collecting fossil footprints; in the Grand Canyon, Arizona. In: Explorations and field-work of the Smithsonian Institution in 1926. – Smithson. Miscell. Coll.,**78** (7): 45–48

GILMORE, C. W. (1927b): Fossil footprints from the Grand Canyon. II; – Smithson. Miscell. Coll., **80** (3), 78 S., 21 Taf., 37 Abb.; Washington

GILMORE, C. W. (1927c): Fossil footprints in the Grand Canyon; (abs.). – Washington Acad. Sciences J., **17**: 272

GILMORE, C. W. (1928a): Fossil footprints in the Grand Canyon; of the Colorado, Arizona. – In: Exploration

and field-work of the Smithsonian Institution in 1927. – Smithson. Inst. Pub., **2957**: 10

GILMORE, C. W. (1928b): Fossil footprints from the Fort Union (Palaeocene); of Montana. – Proc. U. S. natn. Mus., **74**: 1–4, 3 Taf.

GILMORE, C. W. (1928b): Fossil footprints from the Grand Canyon. III; – Smithson. Miscel. Coll., **80** (8): 1–16, 5 Taf., 7 Abb.

GILMORE, C. W. (1926a): Fossil footprints from the Grand Canyon; (abs.). – Bull. geol. Soc. Amer., **37**: 240–241

GILMORE, C. W. (1926b): Fossil footprints from the Grand Canyon. I; – Smithson. Miscell. Coll., **77** (9), 41 S., 2 Taf., 23 Abb.; Washington.

GILMORE, C.W. (1926c): Collecting fossil footprints in Arizona; – In: Exploration and field-work of the Smithsonian Institution in 1925. – Smithson. Miscell. Coll., **78** (1): 20–23

HAUBOLD, H. (1971): Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum; fossilium. In: KUHN, O.: Handbuch der Paläoherpetologie, 123 S., 65 Abb.; Stuttgart: Portland (FISCHER)

HAUBOLD, H. (1973): Die Tetrapodenfährten aus dem Perm; Europas. – Freiberger Forsch.h. C **285**: 5–55

KEMP, T. S. (1982): Mammal-like Reptiles and the Origin of Mammals. – 363 S., London (Academic Press)

LEONARDI, G. (Hrsg.) (1987): Glossary and Manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology. – 72 S., Brasilia

SCHMIDT, H. (1959): Die Cornberger Fährten; im Rahmen der Vierfüßler-Entwicklung. – Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch., **28**: 1–137, 9 Taf., 57 Abb., Wiesbaden

SUES, H. D. & Boy, J. A. (1988): A procynosuchid cynodont from central Europe. – Nature, **331** (1988), Nr. 6156: 523–525, London.

WATSON, D. M. S. (1914): Broomia perplexa, gen. et sp. n., a Fossil Reptile from South Africa. – Proc. Zool. Soc., no LXVIII: 905–1010, 5 Abb., 1 Taf.

WILLISTON, S. E. (1925): The Osteology Of The Reptiles. – 304 S., Cambridge, Mass. (Harvard University Press)

Manuskript bei der Schriftleitung eingegangen am 1. September 1994

Verfasser
Dr. Jürgen Fichter
Naturkundemuseum Kassel
Steinweg 2
34117 Kassel

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Philippia. Abhandlungen und Berichte aus dem Naturkundemuseum im Ottoneum zu Kassel

Jahr/Year: 1994-1996

Band/Volume: 7

Autor(en)/Author(s): Fichter Jürgen

Artikel/Article: Permische Saurierfährten Ein Diskussionsbeitrag zu der Bearbeitungsproblematik der Tetrapodenfährten des Cornberger Sandsteins (Perm, Deutschland) und des Coconino Sandsteins (Perm, USA) 63-82