PHILIPPIA VI / 2: 111 – 154 1989

GEORGES DEMATHIEU & JÜRGEN FICHTER

Die Karlshafener Fährten im Naturkundemuseum der Stadt Kassel

Ihre Beschreibung und Bedeutung

Zusammenfassung

Aus dem mittleren Buntsandstein von Bad Karlshafen a. d. Weser werden jene Fährtenfunde erstmals ausführlich beschrieben, die bereits 1876 Eingang in die Literatur gefunden hatten, aber niemals gründlich bearbeitet wurden. Auf den Fährtenplatten können insgesamt fünf verschiedene Fährtenarten identifiziert werden: *Rhynchosauroides bornemanni* HAUBOLD 1966, *Rhynchosauroides schochardti* (RÜHLE V. LILIENSTERN 1939), *Chirotherium sickleri* KAUP 1835, *Rotodactylus matthesi* HAUBOLD 1967, *Dicynodontipus geinitzi* (HORNSTEIN 1876).

Abstract

Tetrapod trackways from the Lower Triassic (Solling sequence) of the area of Bad Karlshafen/Weser (GFR) are described. These slabs were previously mentioned in geological literature in 1876 but never treated thoroughly. The slabs show five already well known triassic trackway species: *Rhynchosauroides schochardti* (RÜHLE V. LILIENSTERN 1939), *Chirotherium sickleri* KAUP 1835, *Rotodactylus matthesi* HAUBOLD 1967, *Dicynodontipus geinitzi* (HORNSTEIN 1876).

Resumé

Il s'agit des pistes de Tétrapodes du Buntsandstein moyen de la région de Bad Karlshafen sur Veser. Ces dalles, déjà mentionées dans le passé, en 1876, n'avaient pas jusqu'à présent fait l'objet d'une étude complète. Cinq ichnoespèces ont été identifiées: *Rhynchosauroides bornemanni* HAUBOLD 1966, *Rhynchosauroides schochardti* (RÜHLE V. LILIENSTERN 1939), *Chirotherium sickleri* KAUP 1835, *Rotodactylus matthesi* HAUBOLD 1967, *Dicynodontipus geinitzi* (HORNSTEIN 1876).

Inhalt

1. Einleitung
2. Fundumstände, Fundort- und Fundschichten
3. Bemerkungen zur Fährtenterminologie
4. Die Fährten
4.1. *Rhynchosauroides bornemanni* HAUBOLD 1966
4.2. *Rhynchosauroides schochardti* (RÜHLE V. LILIENSTERN 1939)
4.3. *Chirotherium sickleri* KAUP 1835
4.4. *Rotodactylus matthesi* HAUBOLD 1967
4.5. *Dicynodontipus geinitzi* (HORNSTEIN 1876)
5. Schlußbemerkungen
6. Stratigraphische Signifikanz der Fährten
7. Schriften

1. Einleitung

In den Sammlungen des Naturkundemuseums befinden sich etliche Fährtenplatten aus dem Buntsandstein von Karlshafen a. d. Weser, die zum Teil heute noch durch Aufklebeetiketten als „Eigentum von Professor HORNSTEIN" ausgewiesen sind. In dem betreffenden Inventarbuch des Museums findet sich unter der Rubrik Sammler und Datum folgende Eintragung: HORNSTEIN, 1878. Ob HORNSTEIN diese Platten wirklich selbst aufgesammelt hat, ist zumindest fraglich. Mit Sicherheit kann aber 1878 nicht als das Fundjahr interpretiert werden, sondern allenfalls als Zeitpunkt, zu dem die Fährtenplatten in den Besitz des Museums übergingen. Denn HORNSTEIN selbst berichtete bereits am 20. Oktober 1876 in einem Brief an H. B. GEINITZ, der übrigens Ehrenmitglied des Vereins für Naturkunde war, über die Entdeckung von Tierfährten . . . „im bunten Sandstein bei Karlshafen". Dem Brief ist weiterhin zu entnehmen, daß HORNSTEIN zum damaligen Zeitpunkt zwei Plattenpaare, jeweils aus Hangend- und Liegendplatte bestehend sowie eine einzelne Liegendplatte gesehen hatte. Der Brief endet mit der Bemerkung: . . . „Ich werde noch mehr Exemplare zu beobachten Gelegenheit haben und beabsichtige die Fährten einer näheren Untersuchung zu unterziehen. Falls sich meine Annahme bestätigt, werden Sie hoffentlich nichts dagegen haben, wenn die Spuren einem *Chirotherium Geinitzi* zugeschrieben werden". Tatsächlich müssen dann in dem kurzen Zeitraum zwischen Oktober 1876 und Januar 1877 weitere Entdeckungen gemacht worden sein, denn am 8. Januar 1877 legte HORNSTEIN dem Verein für Naturkunde . . . „Eine Anzahl großer Sandsteinplatten vor, welche aus verschiedenen Lagen übereinander stammend Abdrücke von Thierfährten sowie Ausgüsse von ehemaligen Sprüngen wie ein Netzwerk in überaus reicher Zahl und Schönheit repräsentiren". Der Hinweis auf ein Vorkommen von Tetrapodenfährten in mehreren Lagen übereinander läßt darauf schließen, daß gegenüber 1876 wesentlich mehr Platten vorgelegen haben müssen. 1878 spricht HORNSTEIN bei der 51. VERSAMMLUNG DEITSCHER NATURFORSCHER UND ÄRZTE „über das geologische Vorkommen der Thierfährten bei Carlshafen". Unmittelbar auf die Fährten eingehend, erwähnt er lediglich, daß sie zum Teil ähnlich denen von Hildburgshausen sind. Es ist im Nachhinein jedoch unverständlich, warum es nahezu ein Vierteljahrhundert dauerte, bis HORNSTEIN sein 1876 gegebenes Versprechen wenigstens zum Teil einlöste und 1902 eine der Platten abbildete sowie weitere Informationen zu den Funden lieferte. Auf die abgebildete Platte trifft wohl folgender Satz seiner Beschreibung zu: . . . „Ein besonders schönes Paar von fast 1 m im Geviert weist einzelne, von verschiedenen Tieren herrührende Fußspuren auf, die sich zum Teil zu fortlaufenden Fährten zusammensetzen". Leider läßt auch diesmal seine Beschreibung keine Rückschlüsse auf die genaue Zahl der Funde zu.

1903 geht BLANCKENHORN in seiner Geologie und Topographie der näheren Umgebung Cassels auf die Karlshafener Fährtenplatten ein, die sich nach seiner Aussage . . . „teils im Besitz des Herrn Professors, teils des Realgymnasiums, teils des Kgl. Naturalienmuseums" . . . befinden. Nach den beiden Weltkriegen wendet SCHMIDT (1959) seine Aufmerksamkeit diesen Karlshafener Fährtenplatten zu: . . . „Das Naturkundemuseum Kassel hat heute noch 10 Platten mit *Chelichnus geinitzi,* außerdem zwei 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". Auch HAUBOLD (1971a) erwähnt diese Platten mit der Bemerkung: . . . „Das Material ist so gut wie unbearbeitet . . ." Zuletzt bildete LEPPER (1976) dieselbe Platte ab wie zuvor schon HORNSTEIN (1902) sowie HESSLER & BLANCKEN-

HORN (1911). Allerdings ist diese Platte in der Zwischenzeit aus irgendwelchen Gründen zerbrochen bzw. zweigeteilt worden. Kürzlich konnten zu dieser ehemals einheitlichen Platte zwei weitere Anschlußstücke in den Sammlungen aufgefunden werden, so daß sämtliche vier Teilplatten zu einer in ihrer größten Ausdehnung etwa 190 cm x 94 cm messenden Fährtenplatte zusammengesetzt werden konnten. Diese große Platte stellt mit ihren bemerkenswerten Fährten neben einigen anderen, kleineren Platten die Basis der folgenden Beschreibung dar. Die Untersuchungen erfolgten am Centre des Sciences de la terre, Dijon sowie am Naturkundemuseum der Stadt Kassel. Den Herren Skutta und Schaper (Kassel) sind wir für ihre tatkräftige Mithilfe zu besonderem Dank verpflichtet. Ebenso Frau Lehning vom Presse- und Werbeamt der Stadt Kassel, die einen Teil der Fotoarbeiten ausführte. Mit Ausnahme der Abbildungen 1, 13 wurden sämtliche Zeichnungen von dem Senior-Autor entworfen.

2. Fundumstände, Fundort und Fundschichten

Die genauen Fundumstände lassen sich heute nicht mehr rekonstuieren. Fest steht nur, daß sämtliche Platten in den siebziger Jahren des vorigen Jahrhunderts entdeckt wurden und durch den damaligen Besitzer des Steinbruchs in HORNSTEINS Hand gelangten. Demnach war wahrscheinlich nicht HORNSTEIN selbst der Finder, sondern es dürften wohl Steinbrucharbeiter gewesen sein, deren Aufmerksamkeit diese Funde nicht entgangen sind. HORNSTEIN (1876, 1877, 1902) gibt außer dem Namen des Steinbruchbesitzers, Herr WENCK, keine Anhaltspunkte, die geeignet wären, den genauen Fundort festzulegen (vgl. auch FICHTER, 1986). Nach LEPPER (1976) handelt es sich um den heutigen Steinbruch BUNK, dessen geographische Koordinaten er auf der TK 4322, Blatt Karlshafen, mit R 30 150 und H 23 380 angibt. Die Fundhorizonte werden den höchsten Karlshafener Schichten (smS3) zugerechnet, die zusammen mit den überlagernden Stammener Schichten (smS4) das Hangende der Solling-Folge und damit den obersten Teilabschnitt des Mittleren Buntsandsteins bilden. An weiteren Fossilien aus den höchsten Karlshafener Schichten nennt LEPPER (1976, S. 33): . . . „neben lageweise gehäuft auftretendem Pflanzenhäcksel gelegentlich Estherien der Gattungen ?*Isaura* und ?*Asmussia* und seltener Knochenreste . . .“ Die Fährten finden sich in dünnplattig aufspaltenden, stark Glimmer führenden braunroten Feinsandsteinen, denen offensichtlich sehr dünne Lagen braunroter Tonsteine zwischengeschaltet waren. So berichtet auch HORNSTEIN (1876): . . . „Dünne Schichten von rothem Ton veranlassen diese Plattenbildung.“ Nach HORNSTEIN (1902: 119) ist die Fährtenführung und -erhaltung in den fünf übereinanderfolgenden Fundhorizonten sehr unterschiedlich. Die unterste Schichtfläche (I), die nur durch Hangendplatten überliefert ist, zeigt nur wenige Fährte. Von den übrigen Schichtflächen (II bis IV), die jeweils durch Liegend- und Hangendplatten überliefert sind, zeigt insbesondere Schichtfläche III eine außergewöhnlich reichhaltige Fährtenführung mit zum Teil hervorragend erhaltenen Fährten. Aus diesem Niveau stammt auch die eingangs erwähnte große Fährtenplatte. Aus welchen Lagen die übrigen im Naturkundemuseum aufbewahrten Platten stammen, kann nicht mit Sicherheit festgelegt werden.*

* Während der Überarbeitung dieses Manuskriptes entdeckte der Zweitautor in einer Parkanlage der Stadt Vellmar bei Kassel undeutliche Tetrapodenfährten auf einem der zahlreichen Sandsteinblöcke, die dort als landschaftsgestalterische Elemente plaziert wurden. Nach einigen Recherchen konnte die Herkunft der Blöcke geklärt werden. Sie stammen aus dem hier genannten Steinbruch BUNK und stellen somit die ersten uns bekannten Neufunde nach mehr als hundert Jahren dar. Die Platte zeigt zumindest einen klar definierbaren Eindruck von *Dicynodontipus geinitzii,* die übrigen Eindrücke sind nicht eindeutig zu bestimmen.

3. Bemerkungen zur Fährtenterminologie

Abbildung 1 zeigt die Lage der wichtigsten im Text genannten Fährtengrößen, wie einfacher Schritt (= Pace), Doppelschritt (= Stride), Rumpflänge etc. sowie die Zählweise der Zehen. Näheres zur Fährtenterminologie kann den Arbeiten DEMATHIEU & OOSTERINK 1983, HAUBOLD 1971 a,b und LEONARDI 1987 entnommen werden. Auch bei FICHTER 1982, 1983 finden sich hierzu einige Hinweise und Vorschläge.

4. Die Fährten

Die Platten zeigen vier Fährtengattungen mit insgesamt fünf Fährtenarten. Sämtliche Arten sind bereits durch HAUBOLD (1966, 1970, 1976) beschrieben worden, dennoch können die Karlshafener Platten zu einer besseren Kenntnis dieser Fährtenarten und ihrer Erzeuger beitragen.

4.1. Ichnoart: *Rhynchosauroides bornemanni* HAUBOLD 1966 (Abb. 2–5, Tab. 1, Taf. 1, Fig. 1, 3):

1966 *Rhynchosauroides bornemanni* HAUBOLD

Diese Ichnoart liegt mit einer Fährte vor, die nur zwei einfache Schritte (= Pace) und einen Doppelschritt (= Stride) von Hand und Fuß erkennen läßt.

Beschreibung

Morphologie der Fußeindrücke (Abb. 2, Tab. 1)

Bei den deutlich digitigraden Füßen wurde Zeh I nicht eingedrückt, Zeh V ist dagegen bei zwei Eindrücken klar zu erkennen. Die Länge der schwach nach innen gebogenen mittleren Zehen II, III und IV nehmen von II bis IV zu, wobei die Längendifferenz dieser Zehen ziemlich groß ist. Die Krallen enden spitz, soweit sie überhaupt sichtbar eingedrückt sind.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 2, Tab. 1)

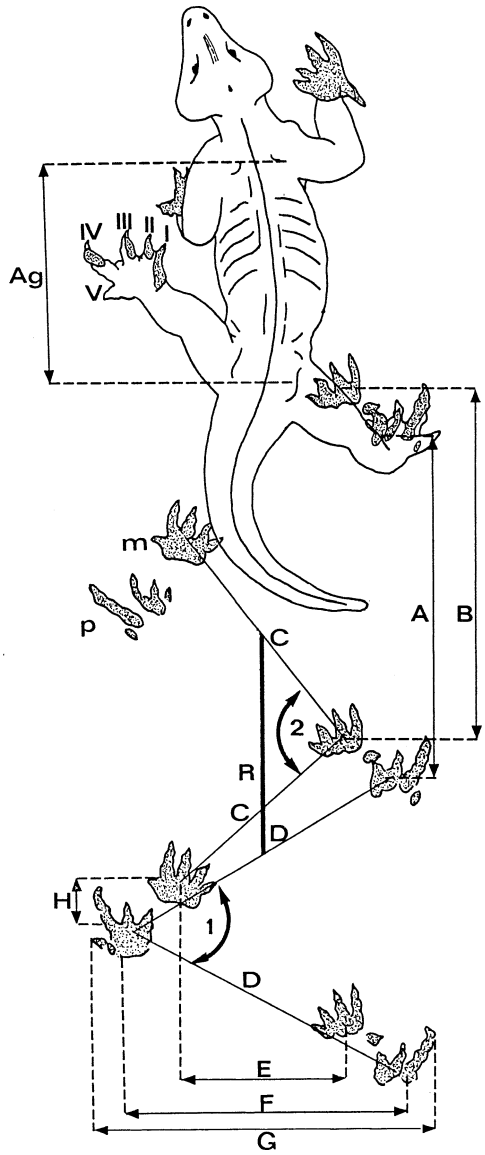
Die Hand ist mit einem einzigen Eindruck klar definiert. Die Morphologie stimmt mit der der Hände aller Arten dieser Gattung gut überein. Das heißt, die Hand ist fünfzehig, plantigrad bis semiplantigrad mit subparalleler Orientierung der Zehen I bis IV, wobei Zeh IV nur wenig länger als III ist. Insgesamt ist die Hand kleiner als der Fuß. Die entsprechenden Maße können der Tabelle 1 entnommen werden.

Fährtenanordnung und Proportionen

Die Fährte ist keine schnürende Fährte wie die der Chirotheriidae, der Schrittwinkel beträgt 105° für den Fuß und 130° für die Hand, deren Gangbreite damit auch enger als die des Fußes ist. Das Verhältnis Stride : Fußlänge beläuft sich auf 13, 4 : 1, das von Stride : Gangbreite auf 2, 65 : 1. Der außerordentlich hohe Wert von Stride : Fußlänge hängt mit der Digitigradie des Fußes zusammen und entspricht dem Maximum dieser Art (s. HAUBOLD 1976). Ein Vergleich mit sämtlichen Arten dieser Gattung zeigt, daß alle übrigen Vertreter der Gattung *Rhynchosauroides – R. petri* (DEMATHIEU 1966) aus der mittleren Trias Frankreichs ausgenommen – kleinere Werte für das Verhältnis Stride : Fußlänge zeigen.

Für die Fährtenmaße können folgende Werte (Durchschnittswerte) angegeben werden:

Abbildung 1: Position der wichtigsten im Text genannten Fährtengrößen: A = Stride des Fußes, B = Stride der Hand, C = Pace der Hand, D = Pace des Fußes, E = Gangbreite der Hand, F = Gangbreite des Fußes, G = totale Gangbreite, H = Hand–Fußabstand, Ag = Acetabulum-Glenoid-Abstand (Rumpflänge), R = aus Fährte ermittelbare Rumpflänge, die dem Acetabulum-Glenoid-Abstand entspricht, 1 = Schrittwinkel Fuß, 2 = Schrittwinkel Hand, p = Fußeindruck, m = Handeindruck. Entwurf nach LEONARDI 1987, verändert.



Fuß: Länge des einfachen Schrittes (Pace) 187,5 mm; Länge des Doppelschrittes (Stride) 318 mm; totale Gangbreite 120 mm; Abstand Hand–Fuß 57 mm; Schrittwinkel 103°; Zeh III zur Mittellinie –10°.

Hand: Länge des einfachen Schrittes (Pace) 169 mm; Länge des Doppelschrittes (Stride) 316 mm; Schrittwinkel 130°; Zeh III zur Mittellinie –15°.

Diskussion und Bedeutung

Die Fährten der Gattung *Rhynchosauroides* zeichnen sich vor allem dadurch aus, daß die Hand ständig hinter dem Fuß eingedrückt ist. Eine derartige Verteilung der Hand- und Fußeindrücke kann nach unserer Kenntnis der rezenten Lacertiformen bei normaler, ruhiger Fortbewegung nicht zustande kommen, wohl aber während des Gallopierens, einer Gangart wie sie zum Beispiel bei *Crotaphytus c. collaris* (SNYDER 1952) oder bei einem jungen *Crocodylus porosus* (ZUG 1974) beobachtet wurde. Diese Gangart kann jedoch nicht als die normale bezeichnet werden, sondern stellt einen lokomotorischen Spezialfall dar. Es wäre somit äußerst unwahrscheinlich anzunehmen, daß sämtliche bisher beobachteten *Rhynchosauroides*-Fährten von gallopierenden Tieren erzeugt worden sein sollen. Nimmt man dagegen eine Erzeugung bei ruhiger Gangart an, so muß diese Überlegung zwangsweise zu der Schlußfolgerung führen, daß die Fährtenerzeuger sehr lange Vorder-und Hinterextremitäten besessen haben müssen.

Es haben bereits verschiedene Autoren (BAIRD 1957, HAUBOLD 1966 u. a.) Rekonstruktionen der Fährtenerzeuger versucht. Nach diesen Abbildungen (z. B. HAUBOLD 1966) sind die Schreitwinkel (Schreitwinkel: s. SOERGEL 1925: 61) mit ungefähr 90° relativ groß. Solche Werte kommen heute nur noch bei kleinen Tieren und schneller Fortbewegung und/oder mit einer Schubkriechen-Gliedmaßenstellung (WILD 1982) vor.

Bisher basierten alle Rekonstruktionsversuche auf der Annahme des „reinen" Wechseltrittes. In diesem Sinne sind auch die Abbildungen 3 A und 3 B unter Verwendung der Fährtendaten gezeichnet worden. Bei dem Rekonstruktionsversuch der Abbildung 3 A wurde ein Schreitwinkel von 60° für die Hinter- und von 70° für die Vorderextremitäten angenommen. Der Abbildung 3 B dagegen wurden Schreitwinkel von 100° für die Vorder- und von 90° für die Hinterextremitäten zugrunde gelegt. Damit lassen sich aus den Abbildungen für die Rumpf- und Extremitätenlängen folgende Werte ableiten:

Abbildung 2: *Rhynchosauroides bornemanni* (HAUBOLD 1966): Ein rechtes Eindruckspaar Hand–Fuß. Die Hand liegt hinter dem Fuß. Maßstab 5 cm.

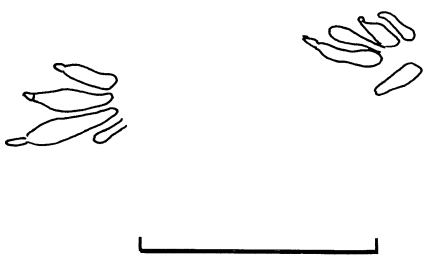


Abb. 3 A:
Rumpflänge: 110 – 115 mm
Vorderextremitäten: 160 mm
Hinterextremitäten: 195 mm

Abb. 3 B:
Rumpflänge: 110 – 115 mm
Vorderextremitäten: 125 mm
Hinterextremitäten: 145 mm

Mit den Abbildungen 3 A und 3 B sind die Unter- und Obergrenzen für die Extremitätenproportionen des möglichen Fährtenerzeugers definiert. Daneben lassen die aus den Abbildungen resultierenden Schätzungen der Extremitätenlängen deutlich werden, welchen Einfluß die Schreitwinkel auf die Ermittlung der Extremitätenlängen und damit auf die Gesamtrekonstruktion ausüben. Wahrscheinlich kommt die erste Rekonstruktion (Abb. 3 A) der Wirklichkeit etwas näher als die zweite (3 B). Denn im letzteren Fall wäre der Rumpf so dicht über dem

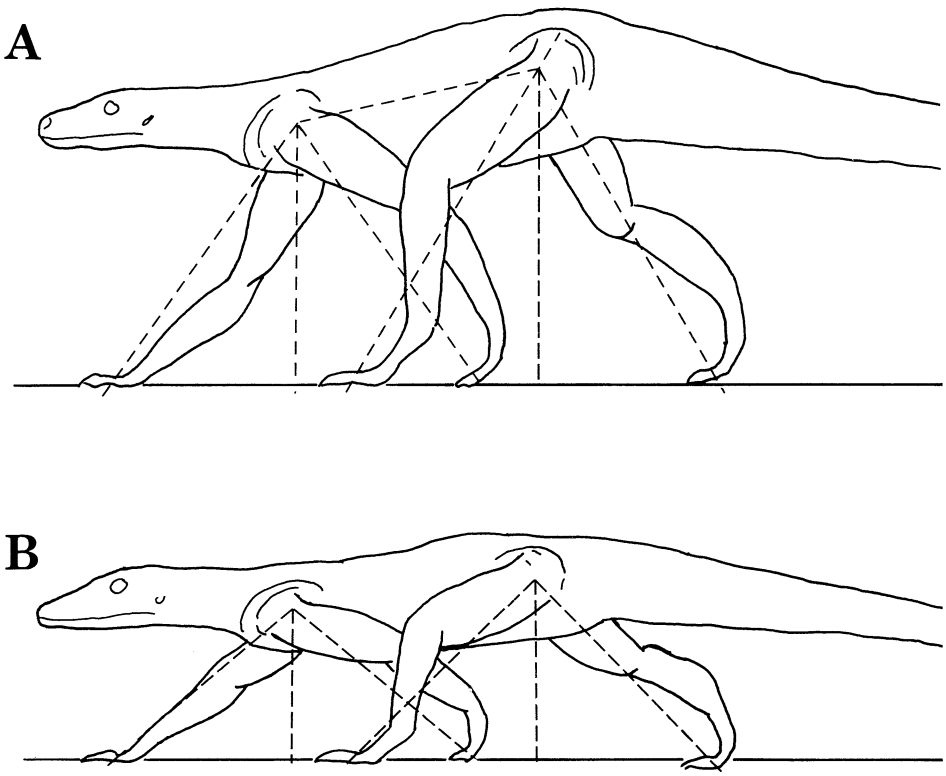


Abbildung 3: *Rhynchosauroides bornemanni* (HAUBOLD 1966): Rekonstruktion des Fährtenerzeugers A) unter Zugrundelegung eines Handschreitwinkels von 70° und eines Fußschreitwinkels von 60°. B) Der Handschreitwinkel beträgt hier 100° und der des Fußes 90°.

Boden getragen worden, daß der Schwanz den Boden berührt haben müßte. Eine Schwanzschleifspur ist jedoch nicht zu erkennen. Außerdem würde ein Schreitwinkel von 90°/100° auf ein schnelles „Gehen" hinweisen. Beiden Rekonstruktionen ist gemeinsam, daß sowohl die Vorder- als auch die Hinterextremitäten länger als der Rumpf (= Gleno-acetabular-Abstand) sind. Und bei beiden Abbildungen haben wir dem Hals sowie dem Kopf die gleiche Länge gegeben. Sollten allerdings die Extremitäten- und Rumpfproportionen der Abbildung 3 A mit der Wirklichkeit annähernd übereinstimmen, müßte der Hals etwas länger sein.

Außer den beiden bisher genannten Interpretationsmöglichkeiten gibt es noch eine dritte Möglichkeit, diese Fährte und ihren Erzeuger zu deuten. Es ist durchaus denkbar, daß das Tier nicht den „reinen" Wechseltritt, sondern einen mit einer Phasendifferenz begleiteten Wechseltritt (= Paß bei SOERGEL 1925) ging. Unter diesem Aspekt wurde die Abbildung 4 gezeichnet, aus der sich für die Rumpf- und Extremitätenlängen die folgenden Werte ableiten lassen:

Rumpflänge: 180 mm
Vorderextremitäten: 160 mm (Schreitwinkel 70°)
Hinterextremitäten: 195 mm (Schreitwinkel 60°)

Diese Überlegung führt also zu einer Rekonstruktion mit längerem Rumpf als in den beiden vorhergehenden Fällen.

Versuch einer paläontologischen Deutung

Aus der Morphologie der Eindrücke lassen sich einige Daten ableiten, die den Versuch einer Rekonstruktion zumindest des Fußskelettes erlauben. Der Fuß ist wie die Hand fünfzehig, wobei aber Zeh I offensichtlich zu kurz ist, um überhaupt noch erkennbar eingedrückt zu werden. Zeh V dagegen ist neben der ersten Phalange des IV. Zehes deutlich zu erkennen und muß dementsprechend länger sein. Die Fußhaltung ist deutlich digitigrad, das heißt, der Fuß wurde im wesentlichen nur mit den Zehen dem Boden aufgesetzt. Aus diesem Grund kann in dem Rekonstruktionsversuch (Abb. 5) der Darstellung des Metatarsus nur hypothetischer Charakter zukommen. Das Metatarsale V haben wir hakenförmig gezeichnet. Dazu muß man wissen, daß diese hakenförmige Ausbildung des Metatarsale V bei den Archosauriern (einige Pseudosuchier und die Dinosaurier) zu dem Zeitpunkt verschwindet, zu dem das Mesotarsalgelenk die Crurotarsalgelenkung ersetzt (DEMATHIEU & HAUBOLD 1974). Zunächst hatten verschiedene Autoren die Erzeuger der *Rhynchosauroides*-Fährten den Rhynchocephalen zugeordnet. Aber diese haben zu kurze Extremitäten, um als Fährtenerzeuger in Frage zu kommen. Heute vermutet man die Fährtenerzeuger für gewöhnlich unter den Lepidosauria. Bei der Suche nach dem Fährtenerzeuger müssen sowohl die Rekonstruktionen der Abbildungen 3 A und 3 B als auch die der Abbildung 4 berücksichtigt werden. In den beiden erstgenannten Fällen sind sowohl die Vorder- als auch die Hinterextremitäten länger als der Rumpf. Es gibt aber unter den bekannten terrestrischen Reptilien der Trias kein Tier, das diese Besonderheiten aufweisen würde. Im dritten Fall stehen die Extremitätenproportionen in einem ausgewogeneren Verhältnis zur Rumpflänge. Somit könnten hier prolacertiforme (sensu WILD 1980) Proterosuchier als Erzeuger in Erwägung gezogen werden. Die Abbildung 4 scheint damit noch die beste Darstellung des Fährtenerzeugers zu sein. Allerdings stellt die geringe Körpergröße für eine derartige Deutung ein nicht zu übersehendes Problem dar.

Abbildung 4: *Rhynchosauroides bornemanni* (HAUBOLD 1966): Rekonstruktion des Fährtenerzeugers in der Annahme, daß er den Wechseltritt mit einer Phasendifferenz ging (?Paß). Schreitwinkel wie in Abbildung 3 A.

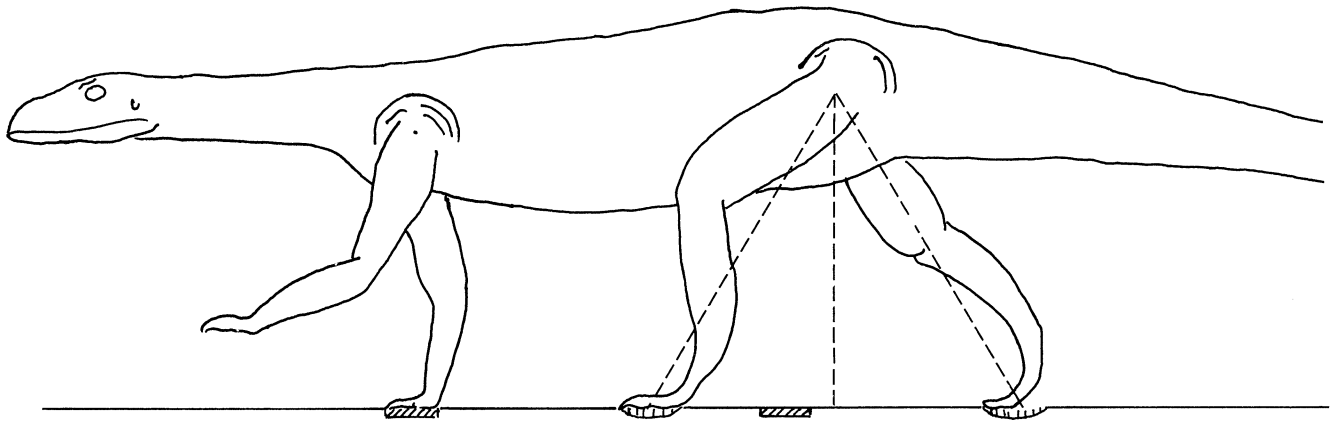
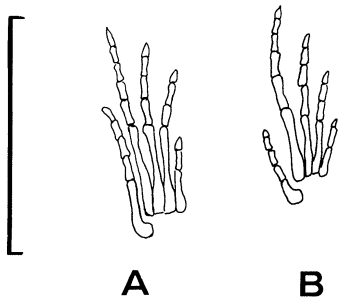


Abbildung 5: *Rhynchosauroides bornemanni* (HAUBOLD 1966): A) Rekonstruktion des Fußskeletts. Der Metatarsus ist hypothetisch. B) Fußskelett des prolacertiformen *Macrocnemus bassanii* NOPCSA, nach KUHN-SCHNYDER in PIVETEAU 1955. Maßstab 5 cm.



Zusammenfassend bleibt zu sagen: Nach der Fährte zu urteilen, die auf ein behendes Tier hinweist, kann ein Prolacertiforme, eventuell ein Vertreter der Macrocnemidae, der Erzeuger dieser Fährte gewesen sein.

Tabelle 1:
Numerische Angaben

		Zehen (mm)			
		I	II	III	IV
Rhynchosauroïdes bornemanni (S. 179)	Füsse				
	F 1	-	13	16	23
	F 2	-	11	19	22
	F 3	-	9	14	22
	Hände				
	H 1	7	9	10	15
	H 2	-	-	-	-
	H 3	-	-	-	-
Rhynchosauroïdes schochardti (S. 124)					
	Hände				
	1 (R)	11	17	19	20
	2 (R)	11	19	21	20
	3 (L)	16	20	23	23
Chirotherium sickleri (125 C)					
	Füsse				
	F 1	+	32	44	42
	F 2	-	-	46	42
	F 3	-	-	59	52
	Hände				
	H 1	-	17	21	18
	H 2	-	14	18	13
	H 3	-	16	21	18
(R 94)	Füsse				
		35	61	78	65

4.2. Ichnoart: *Rhynchosauroides schochardti* (RÜHLE V. LILIENSTERN 1939)

(Abb. 6 A, Tab. 1, Taf. 2, Fig. 1)

1939 *Akropus schochardti* RÜHLE VON LILIENSTERN
1939 *Akropus langi* RÜHLE VON LILIENSTERN
1939 *Hamatopus wildfeueri* RÜHLE VON LILIENSTERN
1966 *Rhynchosauroides schochardti, langi, wildfeueri* HAUBOLD

EINDRÜCKE

	Autopoden (mm)		Zehengruppe I-IV (mm)		Winkel (°)		
V	Länge	Breite	Länge	Breite	II-IV	I-IV	I-V
9	23	16	-	-	22	-	-
6	24	17	-	-	23	-	-
	24	14	-	-	21	-	-
9	23	14	-	-	18	25	72
9	19	16	-	-	-	-	-
7	20	14					
8	39	24	26	21	40	45	85
9	40	25	28	28	18	22	70
-	45	28	28	28	35	50	-
-	-	-	48	44	15	-	-
31	82	-	-	-	20	-	-
29	80	50	60	39	20	-	-
-	-	-	-	-	20	-	-
-	-	-	-	-	15	-	-
-	-	-	-	-	20	-	-
45	110	70	80	52	10	18	70

Beschreibung

Diese Art liegt mit einer Ansammlung von Eindrücken vor, die auf eine verhältnismäßig kleine Fläche konzentriert sind. Darunter können möglicherweise fünf Handeindrücke identifiziert werden, wovon allerdings zwei schlecht erhalten sind. Von den drei gut erhaltenen Handeindrücken stammen zwei von der linken und einer von der rechten Hand.

Fortsetzung Tabelle 1

		EINDRÜCKE	FÄHRTEN	
				Länge (mm)
		Kreuz-achse	Schritt	
Rhynchosauroïdes bornemanni (S 179)	Füsse			
	F 1	-	)	
	F 2	-	))	185
	F 3	-	)	190
	Hände			
	H 1	-	)	
	H 2	-	))	165
	H 3		)	173
Rhynchosauroïdes schochardti (S 124)				
	Hände			
	1 (R)	55		-
	2 (R)	70		-
	3 (L)	58		-
Chirotherium sickleri (125 C)				
	Füsse			
	F 1	-	)	
	F 2	-	))	320
	F 3	90	)	290
	Hände			
	H 1	-		
	H 2	-		
	H 3	-		
(R 94)	Füsse			
		80		

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 6 A)

Die Hände sind fünfzehig mit IV als längstem Zeh. Zeh V kann nur zweimal beobachtet werden und ist mit Abstand der kürzeste. Die Zehen sind insgesamt kräftig entwickelt und schwach einwärts gekrümmt. Die Krallen enden spitz und liegen annähernd auf derselben Linie wie die Zehen. Die wuchtige Sohle ist relativ kurz. Die Divergenz der Zehen (Abb. 6 A) macht die Angabe von Zehenwinkeln notwendig, die entsprechenden Werte können der Tabelle 1 ent-

FÄHRTEN

Länge (mm)				Winkel (°)	
Stride	Gang-breite	Abstand Hand-Fuss	Schritt	III zur Mittellinie	
		55			
318	120	58	105	8	
		59			
315			130		
-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	
		74		15	
585	120	45	155	20	
		60		20	

nommen werden. Bei drei der fünf möglichen Handeindrücke sind die Handachsen parallel orientiert; die zwei übrigen, die ihrerseits einander parallel orientiert sind, weichen von der Richtung der ersten drei Handeindrücke um ungefähr 40° ab. Zusammen mit den Handeindrücken kommen zwei parallele Schleifspuren vor. Da diese in dieselbe Richtung weisen wie die Handeindrücke, könnte es sich um Schwanzschleifspuren handeln. Wenn man aber berücksichtigt, daß diese Spuren einen der Handeindrücke durchschneiden, um sich dann weit von dem anderen Handeindruck entfernt wieder einzustellen, ist es äußerst problematisch, sie dem Erzeuger dieser Fährte zuzuordnen (Taf. 2, Fig. 1). Vielleicht handelt es sich auch gar nicht um Schwanzschleifspuren sondern um sogenannte „Rollmarken". Bei dem Eindruck der auf einer Ecke dieser Platte liegt, könnte es sich um einen Fußeindruck handeln. Dies läßt sich jedoch nicht mit absoluter Sicherheit sagen.

Diskussion

Normalerweise werden bei dieser Art die Handeindrücke von den Fußeindrücken begleitet. In dem vorliegenden Fall lassen sich jedoch die Fußeindrücke nicht nachweisen. Ein derartiges Phänomen ist auch bei *R. peabodyi*-Fährten zu beobachten, was deren Entdecker (FABER 1958) dazu verleitete, die Eindrücke der Hände für Fußeindrücke zu halten (DEMATHIEU & OOSTERINK 1983). *R.schochardti* und *R. peabodyi* sind sehr nah verwandte Arten, deren Abgrenzung nicht in jedem Fall eindeutig gelingt. So zeigen sie neben ähnlicher Morphologie

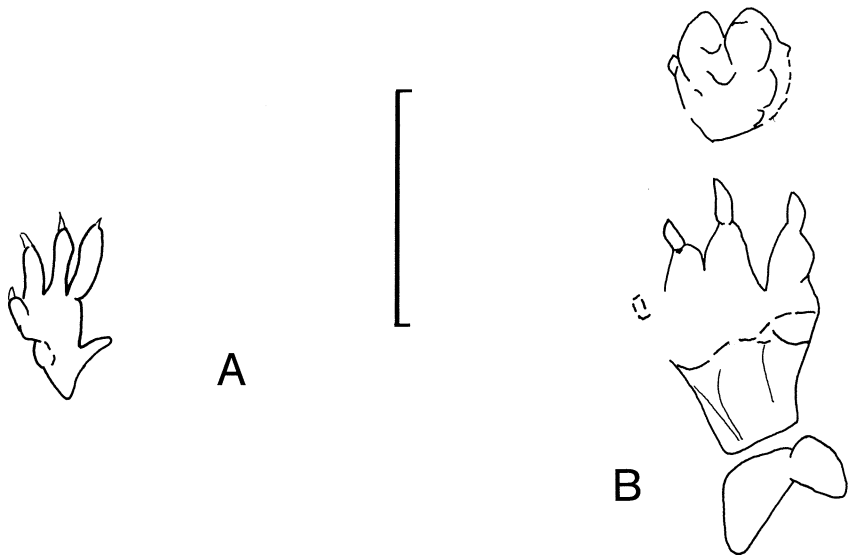


Abbildung 6 A: *Rhynchosauroides schochardti* (RÜHLE v. LILIENSTERN 1939): Ein rechter Handeindruck auf der Platte S. 124.

Abbildung 6 B: *Chirotherium sickleri* KAUP, 1835: Ein rechtes Eindruckspaar Hand-Fuß auf der Platte S 125, hinterer Teil der Fußzehengruppe I–IV, die Zehen I, II sind nur schwach erhalten.

und ähnlichen Größenverhältnissen auch eine vergleichbare Position der Handeindrücke dicht und vor allem neben den Fußeindrücken. Bis jetzt haben wir jedoch zu wenige *R. schochardti* betreffende Daten, um in allen strittigen Punkten eine Klärung zu erzielen. Zwar wurden *R. schochardti*-Fährten von HAUBOLD (1971 b) unter Angabe von Fährtenmaßen beschrieben, doch aus diesen Angaben läßt sich lediglich eine große Variabilität in den Längen und Breiten der Eindrücke sowie in den Zehenlängen ableiten. So zeigen die Fußeindrücke Schwankungen von durchschnittlich 32% in den Zehenlängen und von 18% in den Fußlängen und Fußbreiten. Bei den Handeindrücken liegt die Variabilität in den Zehenlängen bei durchschnittlich 35,5% sowie bei 20% in den Handlängen und Handbreiten. Diese enormen Variabilitäten dienen nicht dazu, den Vergleich zwischen den beiden Arten zu erleichtern, sondern spiegeln nur die große, auch von äußeren Faktoren beeinflußte Variationsbreite in der statistischen Verteilung der Fährtenmaße bei dem von RÜHLE VON LILIENSTERN gesammelten Material wider. Wie dem auch sei, die Aufspaltung in zwei Arten scheint dennoch gerechtfertigt zu sein. Zur Unterscheidung könnten neben der Stellung der ersten Fußzehen in bezug auf die übrigen Zehen und den relativen Längen der Fußzehen auch die Stellung der ersten Handzehen herangezogen werden.

Versuch einer paläontologischen Deutung

Die Erzeuger der *R. peabodyi*-Fährten werden mit den Archosauriern (= im engeren Sinne mit Proterosuchia) in Verbindung gebracht (DEMATHIEU & OOSTERINK 1983). Wichtigster Beweis hierfür ist der Nachweis von runden Schuppen unter den Zehen, wie sie auch für rezente Krokodile charakteristisch sind. Bei *R. schochardti* sind dagegen bisher noch keine derartigen Schuppen nachgewiesen worden und die Form der Autopoden könnte ebensogut auf Lepidosauria hinweisen. Da die Hand plantigrad und der Fuß, falls überhaupt eingedrückt, digitigrad ist, kommt die Gesamtfläche der Hand der des Fußes gleich. Das bedeutet, daß das Körpervorderteil des hypothetischen Fährtenerzeugers ebenso schwer bzw. nahezu so schwer gewesen sein kann wie der hintere Körperabschnitt. Somit können gegen eine Rekonstruktion des Fährtenerzeugers mit großem Kopf und/oder einem langen Hals keine Einwände vorgebracht werden. Proterosuchier wie etwa *Chasmatosaurus* hatten einen großen Schädel und einige Prolacertiformes (sensu WILD 1982) wie *Tanystropheus* hatten einen ausgesprochen langen

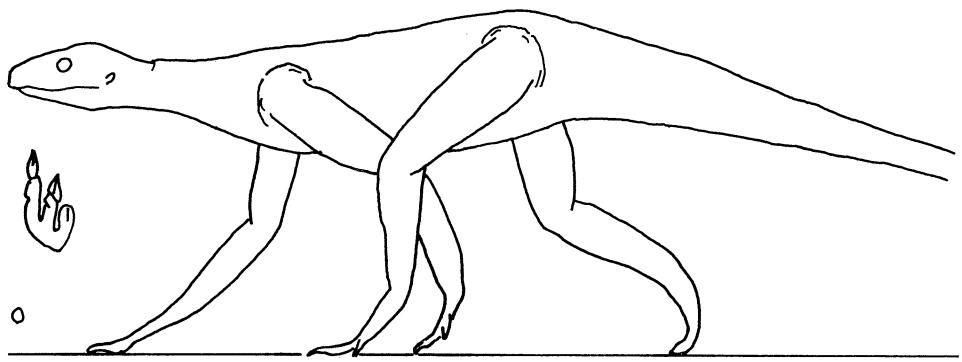


Abbildung 7: *Rotodactylus matthesi,* Fußeindruck und Phantombild des Erzeugers.

Hals. Leider stimmt die Morphologie der Fußeindrücke von *R. schochardti* nicht mit der Fußmorphologie von *Tanystropheus* überein. Dies wird vor allem dann sehr deutlich, wenn man den V. Zeh betrachtet, der bei *Tanystropheus* sehr lang ist. Auch die Morphologie der Handeindrücke kann nicht mit *Tanystropheus* in Übereinstimmung gebracht werden. Der Erzeuger von *R. schochardti* war ein relativ großes Tier. Nach HAUBOLDS Angaben konnte der Rumpf eine Maximallänge von 300 bis 400 mm erreicht haben, d. h. die Gesamtlänge des Tieres konnte sich durchaus auf 1200–1500 mm belaufen.

Abschließend bleibt festzustellen, daß die systematische Stellung des Fährtenerzeugers nur mit Hilfe von Neufunden geklärt werden kann.

4.3. Ichnoart: *Chirotherium sickleri* KAUP 1835

(Abb. 6 B, Tab. 1 Taf. 1, Fig. 2, Taf. 3)

1835 *Chirotherium bipes* BERTHOLD
1886 *Chirotherium minus* WINKLER
1917 *Chirotherium bornemanni* WILLRUTH
1923 *Chirotherium beasleyi* NOPCSA
1925 *Chirotherium pfefferi* SOERGEL

Beschreibung

Diese Art liegt mit einer kurzen Fährte von nur drei „Trittsiegeln" sowie mit einem isolierten Fußeindruck vor.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 6 B, Tab. 1)

Von der Hand sind nur die ziemlich kurzen und breiten mittleren Zehen II, III und IV eingedrückt worden, wobei Zeh III der längste ist. Die beiden äußeren Zehen I und V haben sich – wie oft bei den Fährten dieser Art zu beobachten (vgl. HAUBOLD 1971 b) – nicht eingedrückt. Die Klauen erscheinen kurz und dreieckig. Im hinteren (proximalen) Teil dieses Eindruckes ist ein digitometatarsales Polster zu erkennen.

Morphologie der Fußeindrücke (Abb. 6 B, Tab. 1)

Der Fuß ist semi-plantigrad und fünfzehig. Zwischen den Strahlen I bis IV einerseits und V andererseits zeichnet sich eine deutliche morphologische Trennung ab. Der zurückliegende Eindruck umfaßt also Zeh V und Teile des zugehörigen Metatarsalbereiches. Dieser Zeh ist nach außen abgespreizt und nach hinten umgebogen. Die Klauen erscheinen – falls überhaupt eingedrückt – kräftig und lang. Die Erhaltung läßt keine Polster erkennen.

Die Reihenfolge in den Zehenlängen ist I < II < IV < III (siehe Tabelle 1). Nach den Größenverhältnissen liegt diese Fährte in dem mittleren Dimensionsbereich der Art. Das Verhältnis Länge : Breite beträgt wie bei den Stichproben HAUBOLDS (1971) 1,6. Die Zehenwinkel sind nicht groß, die Ausrichtung der Zehen erscheint deshalb subparallel.

Fährtenanordnung und Proportionen

Die Fährte ist eng und fast Schnürend mit einem Schrittwinkel um 155° (etwa wie bei einer Katze heute). Die Füße sind etwas nach außen gedreht, wobei der Winkel Zeh III/Mittellinie durchschnittlich 18° beträgt.

Bedeutung

Die Gesamtheit der beschriebenen Merkmale deutet auf ein quadrupedes Tier mit fünfzehigen Autopoden hin. Aus der Tatsache, daß die Handeindrücke erheblich kleiner als die Fußeindrücke sind, läßt sich auf eine geringere Länge der Vorder- gegenüber der Hinterextremität schließen. Dies bedeutet andererseits aber auch eine geringere Belastung des vorderen Körperabschnittes gegenüber dem hinteren Körperabschnitt. Die geringe Gangbreite (Stride : Gangbreite = 5 : 1) und der hohe Wert des Schrittwinkels weisen den Erzeuger als ein Lauftier mit vollaufgerichteter Gliedmaßenstellung (WILD 1982) aus.

Versuch einer paläontologischen Deutung

Unter der Annahme, daß sich der Fährtenerzeuger langsam und im Wechselschritt fortbewegte, können wir seine Körperproportionen schätzen (vgl. DEMATHIEU 1970). Da es ein ziemlich großes Tier war, ging er den Wechseltritt mit einer Phasendifferenz (Paß bei Soergel 1925). Dies berücksichtigend, kann die Rumpflänge mit 490 mm kalkuliert werden. Für die Länge der Vorderextremitäten muß ein Intervall von 380 bis 470 mm und für die Hinterextremitäten ein solches von 470 bis 550 mm angenommen werden. Der nur mit drei Fingern überlieferte Handeindruck zeigt eine starke Digitigradie der Vorderextremitäten. Möglicherweise war die Vorderextremität doch sehr viel kürzer als die Hinterextremität, und die Maße der Extremitäten könnten somit eher 400 mm bzw. 500 mm betragen haben. Da bei einigen Fährten die Hände nicht eingedrückt sind (HAUBOLD 1971), konnte sich das Tier gelegentlich auch biped fortbewegt haben. Die Gesamtlänge des Tieres könnte 1500 – 2000 mm erreicht haben.

Seit der wichtigen Arbeit von Soergel 1925 sind die Chirotheriiden-Fährten den Pseudosuchia (Thecodontia) zugeordnet worden. Zuvor glaubte man (GAUDRY 1890, WATSON 1914, WALTHER 1917) die Erzeuger dieser Spuren unter den Vorfahren der Dinosaurier oder unter den Dinosauriern selbst suchen zu müssen. Neuerdings greift man diese Überlegung wieder auf (DEMATHIEU & HAUBOLD 1978, HAUBOLD 1983). Dies betrifft sicher nicht alle Chirotheriiden-Fährten, aber doch wenigstens die mit einer starken Kreuzachse und einer nach vorne gekrümmten Metatarsalpolsterlinie. Diese Merkmale sind sowohl bei *Chirotherium barthii* als auch bei *Chirotherium sickleri* sichtbar.

Es ist durchaus denkbar, daß der Erzeuger von *Ch. sickleri* ein „Urdinosaurier" war. Die Welt der triassischen Reptilien war sehr mannigfaltig, und die bisher bekannten Skelette vertreten nur den einen Teil davon, die Fährten den anderen. In Termini der Mengenlehre ausgedrückt bedeutet dies: die beiden Teilmengen (Skelette – Fährten) haben einen nicht leeren Durchschnitt, aber es ist unmöglich, ihn zu präzisieren, und ihre Vereinigung ist weit davon entfernt, die Gesamtheit der Tiere zu repräsentieren.

Zum Schluß sei noch erwähnt, daß diese Ichnoart nahezu weltweit verbreitet ist. So ist sie auch in England (Lower Triassic from Storeton) und in den USA (Moenkopi Formation Arizona) gefunden worden. *Chirotherium sickleri* ist also eine charakteristische und signifikante Fährte der Untertrias.

4.4. *Rotodactylus matthesi* HAUBOLD 1967
(Abb. 7, Taf, 3, 4)

1967 *Rotodactylus matthesi* HAUBOLD

Beschreibung

Diese Ichnoart ist auf den Karlshafener Platten selten vertreten. Es kann nur eine Fährte mit zwei leicht eingedrückten linken Füßen beobachtet werden. Sie sind auf der Platte S 125 C, D mit *Dicynodontipus geinitzi* sowie der letztgenannten Fährte *Chirotherium sickleri* vergesellschaftet und verlaufen parallel zu *Ch. sickleri.* Die Eindrücke sind dank der charakteristischen Position der V. Zehen erkennbar. Offensichtlich nehmen die Zehenlängen von II bis IV zu, es sind jedoch nur die distalen Zehenabschnitte eingedrückt. Zeh V ist durch eine rundliche Spur repräsentiert; Zeh I fehlt im Eindruck. Die Maße des ersten Fußes sind: Zeh II = 9 mm; Zeh III = 14 mm; Zeh IV = 17 mm: totale Länge = 36 mm. Breite (ohne Zeh I) = 11 mm. Doppelschritt (Stride) = 290 mm. Polster sind nicht zu erkennen. Die Krallen sind spitz und verlängern die geradlinigen Zehen. Die Zehenwinkel sind klein (Abb. 7).

Diskussion

Im großen und ganzen stimmen die Maße mit denen des Typus von *Rotodactylus matthesi* (HAUBOLD) überein. Allerdings sind die gemessenen Zehenlängen etwas kleiner als beim Typus. Dies ist aber mit dem generell schwachen Eindruck zu erklären, der die proximalen Zehenabschnitte nicht erkennen läßt.

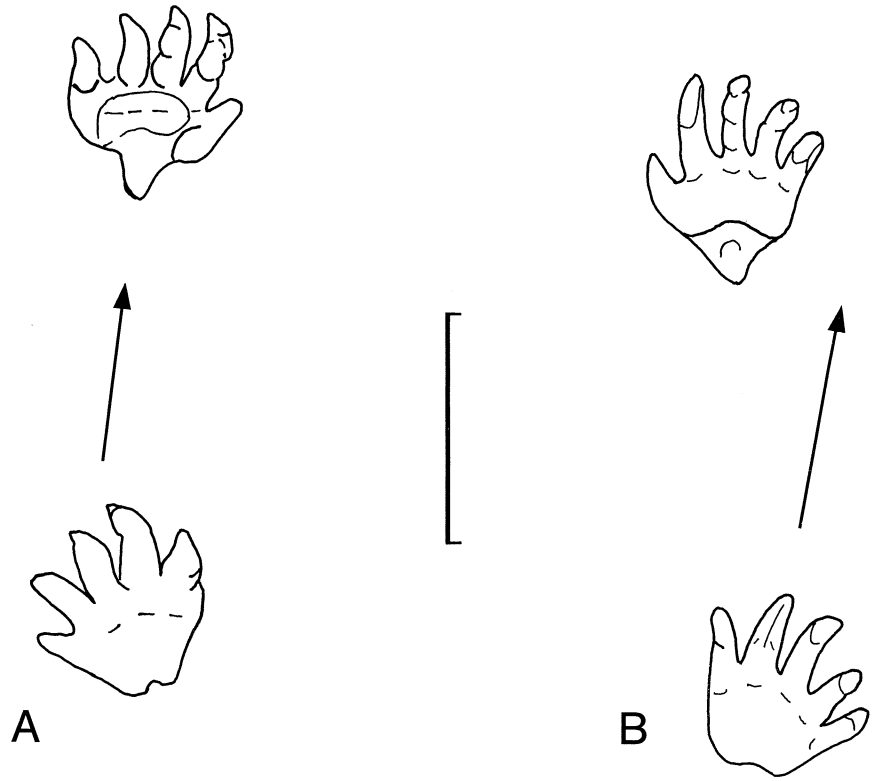


Abbildung 8: *Dicynodontipus geinitzi* (HORNSTEIN 1876): A) Rechtes Eindruckspaar Hand–Fuß, B) Linkes Eindruckspaar Hand–Fuß, Maßstab 5 cm.

Die Längenunterschiede zwischen den Zehen III und IV sind zwar nicht so groß wie bei dem Typus, aber sie sind immer noch relativ groß. Daneben ist zu bemerken, daß die Spitze von Zeh V weiter von dem Eindruck der Zehengruppe I – IV entfernt liegt als bei dem Typus. Doch auch hier ist die Ursache in dem schwachen Eindruck zu sehen, der die Zehengruppe I – IV verkürzt.

Versuch einer paläontologischen Deutung

HAUBOLD (1967, 1971 b) hat gezeigt, daß der *Rotodactylus*-Erzeuger ein Reptil war, dessen Vorder- und Hinterextremitäten in bezug auf die Rumpflänge sehr lang waren. Die besonders langen Füße und die Hände besaßen Metapodien, die erheblich länger waren als die Phalangen. Auf diese starke Verlängerung der Metapodien I – IV ist die rückwärtige Lage der Zehenspitze V unmittelbar zurückzuführen. HAUBOLD beschrieb den Erzeuger als ein sehr bewegliches Tier mit einer ausgeprägten Digitigradie. Die Entdeckung von *Lagosuchus* und *Lagerpeton* (Chañares Formation, ROMER 1971) haben diese Ansicht gefestigt. Somit ist es sehr wahrscheinlich, daß der Erzeuger ein Lagosuchide war. Die Familie Lagosuchidae wird von BONAPARTE 1982) den Pseudosuchiern zugeordnet, nach KREBS (1976) sind sie jedoch keinesfalls Pseudosuchier.

Da Handeindrücke fehlen, ist es nicht möglich, die Proportionen des Fährtenerzeugers abzuschätzen. Nach HAUBOLD (1971) lassen die Fährtendaten des Typus folgende Schätzungen der Körperproportionen zu: Rumpflänge 90 – 96 mm; Länge der Vorderextremitäten 170 – 200 mm; Länge der Hinterextremitäten 200 – 230 mm. Mit solchen Proportionen trat das Tier den „reinen" Wechseltritt.

Die aus HAUBOLD 1967 entnommene Abbildung 7 zeigt die Rekonstruktion des möglichen Erzeugers von *Rotodactylus matthesi.*

4.5. *Dicynodontipus geinitzi* (HORNSTEIN 1876)
(Abb. 8–12, Tab. 2, 3, Taf. 2–4)

1876 *Chirotherium geinitzi* HORNSTEIN
1939 *Agostropus fulcatus* RÜHLE V. LILIENSTERN
1944 *Dicynodontipus hildburghausensis* RÜHLE V. LILIENSTERN
1959 *Chelichnus geinitzi, hildburghausensis* SCHMIDT
1963 *Onkichnium beasleyi* KUHN
1966 *Chelichnus geinitzi* HAUBOLD
1970 *Dicynodontipus geinitzi* HAUBOLD

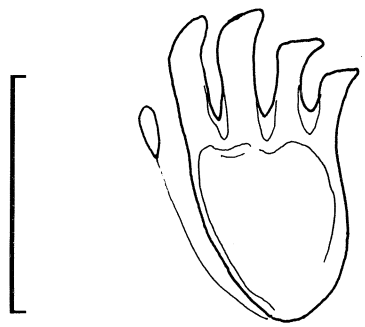


Abbildung 9: *Dicynodontipus geinitzi* (HORNSTEIN 1876): Ein linker Handeindruck (n° 9) der Fährte 4, Maßstab 5 cm.

Beschreibung

Es handelt sich um quadrupede Fährten, bei denen die Handeindrücke in etwa so groß sind wie die Fußeindrücke; das Verhältnis Fuß-/Handfläche beträgt ungefähr 1,07. Die Autopoden sind fünfzehig, allerdings ist der V. Zeh nicht immer sichtbar. Die ziemlich kurzen, dicken Zehen sind gerade oder gekrümmt und enden mit kräftigen spitzen Krallen, die manchmal einwärts gekrümmt erscheinen können. Diese Einwärtskrümmung ist jedoch nur vorgetäuscht. Tatsächlich rührt sie daher, daß die Krallen nur unvollständig eingedrückt wurden. Nach den Maßen (Tabelle 2, 3) und der statistischen Auswertung gilt für die Längenanordnung der Fußzehen: V≅I<II<IV≅III; für die Handzehen: V≅I<II<IV≅III. Signifikant sind die Längendifferenzen bei den Hand- und Fußzehen nur zwischen I,II, III. Die Längen der Zehen I und V sind bei oberflächlicher Betrachtung fast gleich, aber nach den Mittelwerten der Differenzen ist V geringfügig kürzer als I. Auch die Zehen II und IV sind annähernd gleich lang, ihre Differenz ist nicht signifikant, die Mittelwerte der Unterschiede sind für Hand und Fuß sehr klein. Die Statistik (Tab. 3) zeigt eine gültige Homogenität in den Stichproben der Merkmale (Zeh II und die Fußbreite ausgenommen), die Variabilitäten der Winkel sind wie gewöhnlich groß, klein sind sie dagegen für die Zehenlängen (V ausgenommen), für die Fußlänge sowie für die Fußbreite. Dies gilt auch für die Hand mit der Ausnahme, daß hier die Variabilität der I. Zehen sehr groß ist. Die hohe Variabilität bestimmter Zehen ist auf unregelmäßige Belastung beim Abrollen der Extremitäten zurückzuführen. Damit scheint diesen Zehen nur eine geringe Bedeutung für eine effektive Lokomotion zuzukommen. Bei den Zehenwinkeln ist häufig eine große Variabilität zu beobachten. Dies liegt zum einen an generellen Schwierigkeiten beim Messen selbst, zum anderen aber auch an Unregelmäßigkeiten während der Lokomotion, an der Beweglichkeit der Zehen sowie an der unterschiedlichen Beschaffenheit des Sediments. Die Polster sind in der Regel nicht klar eingedrückt, aber einige sind dennoch einigermaßen deutlich erkennbar (Abb. 8). Die digito-metapodialen Polster bilden eine Relief-Linie proxinal der Aufspaltung der Zehen. Die Zehenlängen sind als Strecke zwischen den Zehenspitzen und dem Gipfel dieser digito-metapodialen Linie gemessen worden. Diese Verfahrensweise erklärt die Unterschiede zwischen den Werten der von HAUBOLD untersuchten Stichproben und den unseren. Im übrigen zeigen die Längen und Breiten von Fuß- und Handeindrücken keine signifikanten Unterschiede.

Die Sohlen sind in der Regel kürzer als die Zehen. Oft sind jedoch die Handsohlen länger als die Fußsohlen. Die proximale Begrenzung der Handsohle ist gerundet und wird gelegentlich durch eine Einbuchtung in zwei Abschnitte geteilt. In Verlängerung des III. Zehes springt die proximale Fußsohlenbegrenzung manchmal „fingerförmig" nach hinten (proximal) vor (Taf. 3).

Die gegebene Beschreibung wird dem größten Teil der Eindrücke gerecht (Tab. 2, 3; Abb. 8 A, B), es muß aber unbedingt darauf hingewiesen werden, daß diese Form sehr vielgestaltig ist. Bei HAUBOLD (1971 b: Abb. 30, 31) ist die Veränderbarkeit der Umrisse in den verschiedenen Fährten sehr gut dargestellt. Die Karlshafener Fährtenplatten zeigen dagegen nur einen kleinen Ausschnitt der möglichen morphologischen Varianten. Das beste Beispiel hierfür bietet noch die Platte S 136 (Taf. 2, Fig. 2). Diese morphologischen Varianten sind eine Folge unterschiedlicher Sedimentbeschaffenheit.

Die Fährten sind generell sehr eng, wobei die Hände immer hinter den Füßen liegen, sogar bei ruhiger Gangart. Die Stridelänge beträgt 550 mm bei der Fährte 1 und 455 mm bei der Fährte 2. Die Hand liegt weit hinter dem Fuß. Durchschnittlich beträgt der Hand-Fuß-Abstand 64 mm, seine Größe ändert sich jedoch mit der Stridelänge. Die totale Gangbreite beläuft sich auf 125 mm für die Füße und 75 mm für die Hände. Eine Besonderheit dieser Fährte ist die „val-

gus"[1]-Stellung der Füße und die „varus"[2]-Stellung der Hände. Die Winkel Zeh III/Mittellinie betragen bei den Füßen 15° – 20°, bei den Händen zwischen —15° und —34°.

Den beschriebenen Fährten 1 und 2 muß man noch die Fährten 3 und 4 anschließen, die einige besondere Merkmale erkennen lassen. Die Fährte 3 auf der Platte S 136 zeigt (Taf. 2, Fig. 2) drei einfache Schritte (Pace), deren Mittelwert für den Fuß 137 mm, für die Hand 152 mm beträgt. Der Doppelschritt (Stride) liegt bei 230 mm, als Schreitwinkel wurden 114° für den Fuß und 100° für die Hand ermittelt. Die Hand- und Fußachsen sind nahezu parallel zur Mittellinie ausgerichtet, die Gangbreite ist mit 125 mm relativ groß. Die Fußlänge mißt durchschnittlich 33 mm und die Handlänge 50 mm, die Fuß- und Handbreite 42 und 35 mm. Von den Zehen sind nur die Spitzen zu erkennen.

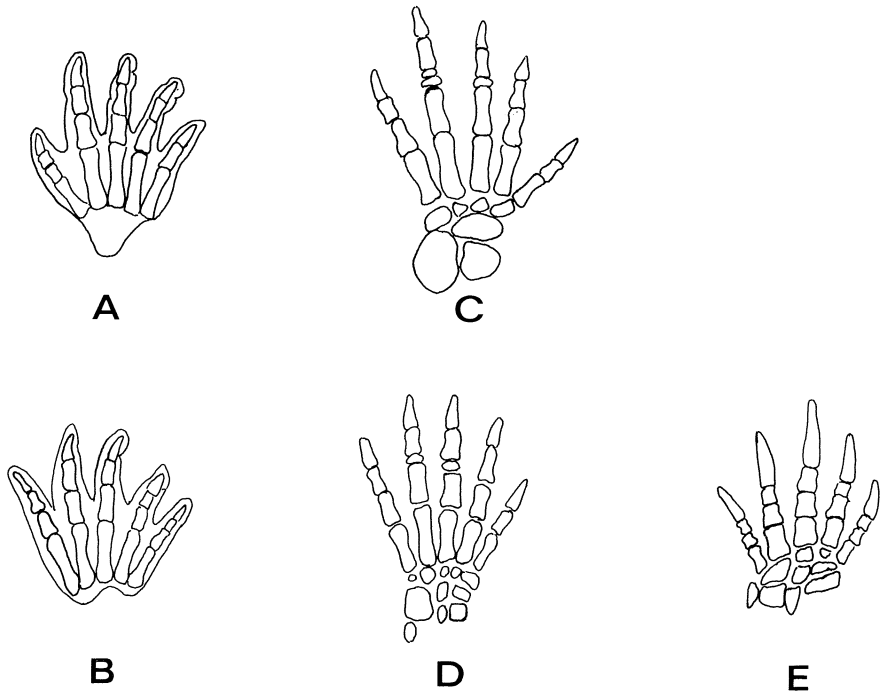


Abbildung 10: Skelettrekonstruktion des Fußes (A) und der Hand (B) des Erzeugers von *Dicynodontipus geinitzi,* C) Fußskelett und D) Handskelett des Cynodontier *Thrinaxodon,* unt. Trias, nach ROMER 1956, E) Handskelett des Dicynodontier *Emydopsis* nach ROMER 1956.

1 Füße oder Hände sind valgus, wenn sie nach außen gedreht sind, z.B. Gang des Menschen

2 Füße oder Hände sind varus, wenn sie nach innen gedreht sind, z.B. Gang der Enten

Die Fährte 4 wurde von einem großen Tier erzeugt (Platte S. 125, Taf. 2, Fig. 3, 4, Taf. 4, Fig. 1, 2). Es ist nur ein Fuß klar zu erkennen, die übrigen sind nur undeutlich eingedrückt bzw. teilweise von anderen Fährten überlagert. Die Fährte zeigt 8 Schritte der Hand. Wir konnten daher 7 Handeindrücke gegenüber nur einem Fußeindruck auswerten (Tab. 2). Die Besonderheit dieser Fährte ist in ihrer ausgesprochenen Unregelmäßigkeit zu sehen. Die einfachen Schrittlängen (Pace) zeigen eine Spannbreite von 160 bis 250 mm, die Stridelängen von 205 bis 350 mm und der Schrittwinkel von 65° bis 110°. Die Variabilitäten können somit mit 18% angegeben werden, was äußerst ungewöhnlich ist, denn normalerweise liegen sie bei nur 6 – 8%.

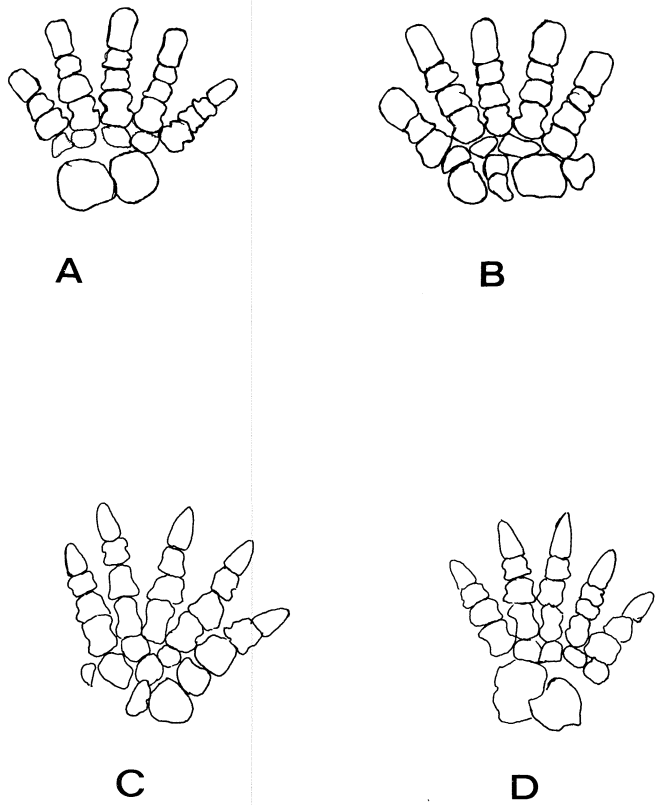


Abbildung 11: Fußskelett (A) und Handskelett (B) des Dicynodontier *Placerias gigas* nach CAMP & WELLES 1956 sowie Handskelett (C) und Fußskelett (D) des Dicynodontier *Kannemeyeria erithrea.*

Diskussion und Deutung

Stichwortartig können für diese Fährten folgende Charakteristika angegeben werden: Fünfzehige Fährten, Hände fast so groß wie die Füße und stets hinter diesen gelegen, Homopodie, Schrittwinkel relativ groß, Fuß und Hand semi-plantigrad, nur geringe Unterschiede in den Zehenlängen.

Aus den Fährtenproportionen lassen sich die Körperproportionen abschätzen. Bei der Rekonstruktion des Fährtenerzeugers ergeben sich dieselben Probleme wie bei *Rhynchosauroides bornemanni,* bei dem die Handeindrücke ebenfalls hinter den Fußeindrücken zu liegen kommen. Eine derartige Gangart kann nicht als normal bezeichnet werden, sondern stellt einen lokomotorischen Spezialfall dar. Wir nehmen deshalb auch hier an, daß der Fährtenerzeuger einen mit einer Phasendifferenz begleiteten Wechseltritt ging. Unter diesem Aspekt wurde die Abbildung 12 gezeichnet. Aus den Fährten lassen sich die folgenden Schätzwerte für die Körperproportionen ableiten:

Fährte 1
Rumpflänge: 330 mm
Vorderextremität: 330 mm (Schreitwinkel: 60°)
Hinterextremität: 340 mm (Schreitwinkel: 60°)
Totale Länge: 900 – 1100 mm

Fährte 2
Rumpflänge: 270 mm
Vorderextremität: 250 mm (Schreitwinkel: 60°)
Hinterextremität: 310 mm (Schreitwinkel: 60°)
Totale Länge: 800 – 1000 mm
Da der Fährtenerzeuger ein relativ kleines Tier war, und die Handeindrücke hinter den Fußeindrücken liegen, müssen die Längen seiner Gliedmaßen ungefähr der Rumpflänge entsprochen haben; vielleicht geringfügig kürzer bei den Vorder- und etwas länger bei den Hinterextremitäten, wie es sich in der Differenz zwischen den Autopodenlängen abzeichnet.

Nach den Proportionen der Fährte 3 und den Dimensionen ihrer Eindrücke beträgt die Rumpflänge in diesem Fall ungefähr 135 mm. Will man hier jedoch den Fährten 1 und 2 entsprechende Beziehungen zwischen Rumpf- und Extremitätenlängen finden, muß man anstelle eines Schreitwinkels von 60° einen von 100° für die Vorder- und von 90° für die Hinterextremität annehmen. Das würde aber bedeuten, daß das Tier entweder die althergebrachte Schubkriechen-Gliedmaßenstellung eingenommen hatte, oder aber die Bewegung war sehr schnell. Gegen die letztere Version sprechen jedoch die relativ kleinen Schrittwinkel. Somit gelangt man zwangsweise zu der Annahme einer langsamen Fortbewegung unter Beibehaltung einer schubkriechenden Gliedmaßenstellung.

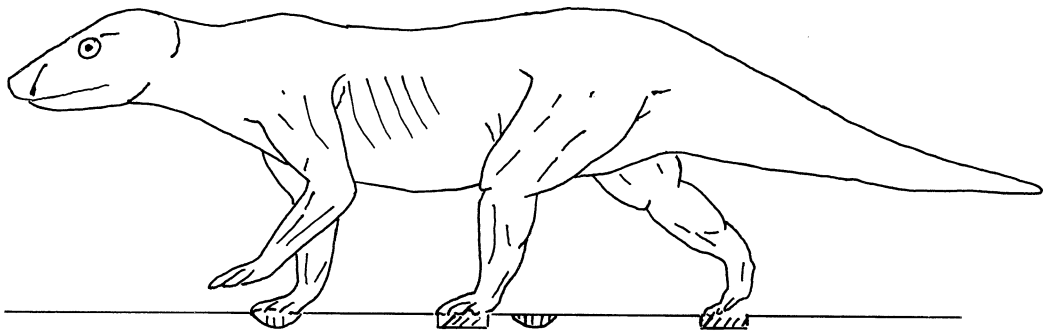


Abbildung 12: Phantombild des Erzeugers von *Dicynodontipus geinitzi.*

Was die Fährte 4, die Fährte mit den beobachteten großen Unregelmäßigkeiten, anbelangt, so muß man zwei verschiedene Möglichkeiten ins Auge fassen: 1. Das Tier war in einer schlechten physischen Verfassung oder 2. die Fährte stammt nicht von einem, sondern von zwei Tieren. Allerdings kann die letztere Möglichkeit aufgrund der Fährtenanordnung weitgehend ausgeschlossen werden. Es bleibt also nur die Annahme, daß der Fährtenerzeuger verwundet, krank und/oder sehr erschöpft war. (bei rezenten Wildfährten findet man solche Unregelmäßigkeiten in den Fährten unter verwundeten oder kranken Tieren, aber auch unter weiblichen

Tabelle 2:
Dicynodentipus geinitzi
Numerische Angaben

		EINDRÜCKE					
		Zehen (mm)					Autopoden (mm)
		I	II	III	IV	V	Länge
Füße							
Fährte 1	F 1	18	18	20	20	18	42
(125d-125 c)	F 2	20	22	23	23	18	40
	F 3	17	20	20	19	/	40
	F 4						
Fährte 2 (125 c)	F 2	17	19	20	20	10	40
	F 3	15	18	20	17	/	36
	F 4	14	19	20	18	10	43
Einzeleindrücke							
(125 b)		15	18	20	17	11	39
(125 b)		16	19	21	20	/	42
(125 d)		16	18	21	21	/	43
(125 a)		16	20	23	21	/	40
(125 d)		14	19	24	26	16	50
Fährte 4							
(125 b, c, d)	F 9	20	23	25	24	/	55
Hände							
Fährte 1	H 1	/	20	22	18	10	34
(125 d-125 c)	H 2	9	15	19	22	12	38
	H 3	15	19	22	19	11	40
	H 4	11	15	21	22	11	38
Fährte 2 (125 c)	H 1	14	19	19	18	/	39
	H 2	14	19	18	16	13	36
	H 3	16	20	22	20	13	37
	H 4	10	17	22	24	17	37

Tieren nach der Geburt von Jungen). Unter den genannten Umständen ist es nicht möglich, die Körperproportionen des Fährtenerzeugers abzuschätzen, wahrscheinlich war er größer als die Erzeuger der zuvor beschriebenen Fährten.

Versuch einer paläontologischen Deutung

Die Umrisse der Eindrücke, die geringen Unterschiede in den Zehenlängen und in den Maßen der Autopoden sprechen für ein theromorphes (=synapsides) Reptil. Tatsächlich sind bei anderen Reptilgruppen diese Unterschiede größer. Außerdem sprechen, wie es HAUBOLD

EINDRÜCKE				FÄHRTEN			
	Winkel (°)					Länge (mm)	
Breite	II-IV	I-IV	I-V	Schritt	Stride	Gang-breite	
36	05	12	62	)			
37	08	15	35	))275	545	125	
37	22	50	/	)) 275	550		
				) 280			
33	13	24	45	237		105	
/	28	40	/	242	455		
30	15	20	50	240	452	125	
32	25	37	/				
34	19	30	/				
32	20	50	/				
32	13	30					
37	30	45	55				
50	15	23	/				
33	47	/	/	)			
35	35	65	80	))280	540	75	
37	38	65	85	)) 275	550		
36	28	70	90	) 280			
/	23	40	/	)			
36	20	38	60	))253	465		
34	20	50	75	)) 240	450		
32	20	40	60	) 235			

(1966, 1971) bewertet hatte, die Zehenproportionen und die gelegentlich eingedrückten Zehenpolster für eine Phalangenformel von 2, 3, 3, 3, 3. Bei den Therapsiden sind die metapodialen Elemente (Metatarsus, Metacarpus) kürzer als die Zehen (Abb. 10, 11). Unter diesen Umständen können die Extremitäten plantigrad aufgesetzt werden, ohne daß der Tarsus oder Carpus den Boden berührt. Die hintere Begrenzung der Eindrücke würde somit in etwa der proximalen Grenze von Metacarpus oder Metatarsus entsprechen. Die in den Abbildungen 10 A, B dargestellten Skelettrekonstruktionen der Extremitäten folgen dieser Interpretation. Sie deuten eher auf einen Theriodontier als auf einen Anomodontier hin. Wie HAUBOLD bereits 1971 gezeigt hat, kann der Erzeuger ein Cynodontier gewesen sein (Abb. 10 C, D) die in der unteren Trias sehr verbreitet waren. Hier muß der Vollständigkeit halber eingefügt werden, daß es bereits im oberpermischen Cornberger Sandstein Fährten gibt, aus denen sich Körperproportionen des Erzeugers ableiten lassen, die sehr ähnlich denen des Cynodontiers Thrinaxodon sind. Auffallendes Merkmal dieser Fährten sind die ausgesprochen geringen lichten Gangbreiten der Hinter- und Vorderextremitäten im Vergleich zu den Fuß- und Handbreiten. Dies deutet zweifellos auf eine halb- bis vollaufgerichtete Fortbewegungsweise hin entsprechend der Rekonstruktion der Abbildung 12. Trotz dieser – allerdings ungewöhnlich frühen – Hinweise auf das Vorhandensein von Cynodontiern in dieser Region sollte man aber auch nicht die Dicynodontia als mögliche Fährtenerzeuger unberücksichtigt lassen (Abb. 10 E). Die Abbildung 12 zeigt ein Phantombild des möglichen Fährtenerzeugers auf der Grundlage der Fährte 1.

Fortsetzung Tabelle 2

		EINDRÜCKE					
		Zehen (mm)					Autopoden (mm)
		I	II	III	IV	V	Länge
Einzeleindrücke							
		16	20	22	18	14	38
		18	21	21	16	/	43
		15	20	19	18	17	41
Fährte 4							
(125 b, c, d)	H 2	19	23	27	/	/	61
	H 3	22	25	27	26	16	62
	H 4	17	21	24	21	/	64
	H 5	19	22	28	26	/	58
	H 7	17	24	26	23	/	54
	H 8	16	26	29	26	18	63
	H 9	20	25	27	28		62

5. Stratigraphische Signifikanz der Fährten

Nach DEMATHIEU & HAUBOLD (1972, Abb. 1) sowie HAUBOLD (1983, Fig. 1) kommen *Chirotherium sickleri* und *Rotodactylus matthesi* erstmals ab der tiefen Solling-Folge vor. Zusammen mit den sie begleitenden *Rhynchosauroides bornemanni* und *Rhynchosauroides schochardti* sowie *Dicynodontipus geinitzi* stellen sie eine typische Fährtenfaunula der Solling-Folge dar. Da sich unsere zu Beginn der Untersuchungen einmal geäußerte Vermutung, eine der *Dicynodontipus*-Fährten könnte sich als neue Fährtenart erweisen, nicht bestätigte, können bezüglich der stratigraphischen Signifikanz keine differenzierteren Aussagen getroffen werden.

Wenn auch das Auftreten verschiedener dieser Fährten mehr oder weniger ökologisch bedingt ist, wie es sich zum Beispiel in der herdenartigen Vergesellschaftung der *Dicynodontipus*-Fährten bemerkbar macht, so ist dennoch die überregionale Verbreitung von *Rhynchosauroides schochardti, Chirotherium sickleri, Rotodactylus matthesi* und auch *Dicynodontipus geinitzi* durchaus bemerkenswert. Dies bestätigt einmal mehr die faunistischen Beziehungen zwischen Mitteleuropa und Nordamerika via Großbritannien, die sich seit dem Oberkarbon abzeichnen.

Nach DEMATHIEU & HAUBOLD (1972) kommen auch bei Godelheim an der Weser Fährten in demselben Horizont vor.

EINDRÜCKE				FÄHRTEN			
	Winkel (°)			Länge (mm)			
Breite	II-IV	I-IV	I-V	Schritt	Stride	Gang-breite	
33	20	40	70				
38	21	42	/				
31	35	60	80				
46	45	75	85	250	350	Min.	
46	25	40	80	200	312	190	
41	27	40	/	230	335		
44	30	55	/	190	325		
				170	215	Max.	
41	28	52	/	195	305	205	
46	25	35	60	195	240		
48	10	20	/	160			

6. Schlußbemerkungen

Die Ichnofauna aus der unteren Trias von Bad Karlshafen enthält fünf Ichnoarten:

1. *Rhynchosauroides bornemanni*

Nach HAUBOLD (1976) kommt diese relativ seltene Ichnoart nur noch im Oberen Buntsandstein und im Thüringischen Chirotheriensandstein von Harras bei Eisfeld und Bad Berka vor. Auch auf den Karlshafener Fährtenplatten ist seine Häufigkeit ausgesprochen gering. Die einzige nachgewiesene Fährte liegt auf der Platte S 179.

Fortsetzung Tabelle 2

		FÄHRTEN		
		Länge (mm)	Winkel (°)	
		Abstand	Schritt	III zur Mittellinie
Füße				
Fährte 1	F 1		)	
(125d-125 c)	F 2		))155	15
	F 3	75	) 155	
	F 4			
Fährte 2 (125 c)	F 2		)	20
	F 3	65	))142	17
	F 4		) 140	26
Einzeleindrücke				
(125 b)				
(125 b)				
(125 d)				
(125 a)				
(125 d)				
Fährte 4				
(125 b, c, d)	F 9	135		0
Hände				
Fährte 1	H 1			
(125 d-125 c)	H 2			
	H 3			
	H 4			
Fährte 2 (125 c)	H 1			- 34
	H 2			- 32
	H 3			- 27
	H 4			- 15

2. *Rhynchosauroides schochardti*

Im Germanischen Buntsandstein ist diese Ichnoart nur wenig bekannt. Nachweise liegen aus der Rhön (LEPPER 1969) und von Hildburghausen (HAUBOLD 1976) vor. Dagegen ist sie aber auch in der Moenkopi Formation (U.S.A.) vorhanden (PEABODY 1948).

3. *Chirotherium sickleri*

Durch die nahezu weltweite Verbreitung und ihre begrenzte stratigraphische Verbreitung kommt dieser Fährte annähernd Leitfossilcharakter zu (HAUBOLD 1976, DEMATHIEU 1982). Außer im Germanischen Buntsandstein ist sie auch aus den „Keupersandstones" von Cheshire und Storeton (Großbritannien) sowie in der Moenkopi Formation von Arizona (USA) bekannt geworden. Häufig wird diese Fährte von *Chirotherium barthii* begleitet.

4. *Rotodactylus matthesi*

Auf den Karlshafener Fährtenplatten ist diese Fährte nur fragmentarisch überliefert, sie begleitet hier *Dicynodontipus geinitzi.* Im Germanischen Buntsandstein ist diese Fährtenart öfters auf Platten aus der Umgebung von Hildburghausen und Ostthüringen zu verzeichnen, wo sie manchmal mit *Chirotherium barthii* vergesellschaftet ist. Sie ist nach HAUBOLD (1976) ebenfalls in den „Keupersandstones" (= Buntsandstein) von Storeton und Cheshire (Großbritannien) vorhanden.

Fortsetzung Tabelle 2

		FÄHRTEN		
		Länge (mm)	Winkel (°)	
		Abstand	Schritt	III zur Mittellinie
Einzeleindrücke				
Fährte 4 (125 b, c, d)	H 2		113	15
	H 3		98	
	H 4		108	12
	H 5		78	12
			65	
	H 7		90	16
	H 8		90	18
	H 9			12

5. *Dicynodontipus geinitzi*

Dies ist die häufigste Fährtenart der Karlshafener Fährtenplatten. Anderswo in der Germanischen Trias findet man diese Ichnoart in Thüringen bei Harras und Hildburghausen sowie in Großbritannien, wo sie unter den Nummern F1, F2, F3 von BEASLEY (1904, 1906) erwähnt wurde (s. auch SARJEANT 1974).

Bei der Platte mit der größten Anhäufung von *Dicynodontipus*-Fährten wurde der Versuch unternommen, die Orientierung eines jeden einzelnen Fuß- oder Handeindruckes festzulegen (Abb. 13). Da die Platte ursprünglich nicht orientiert entnommen wurde, spielt dieses Verfahren für das Erkennen der geographischen Richtungen keine Rolle. Sollte sich jedoch ein deutbares Muster in der Orientierung der Eindrücke ergeben, so könnte dies ein bezeichnendes Licht auf das Verhalten der Tiere während der Fährtenerzeugung werfen. Bei näherer Betrachtung der Abbildung 13 hat man den Eindruck als ob ein Großteil der Eindrücke zu einem Muster unregelmäßiger Kreise mit unterschiedlichen Radien zusammentreten. Es wäre also durchaus denkbar, daß dieses scheinbar ungeordnete Gewirr von Eindrücken von einigen Individuen erzeugt wurden, die diese Fläche in kreisförmiger Fortbewegung systematisch nach Nahrung abgesucht haben. Solches Verhalten hat man auch bei rezenten Reptilien beobachtet. So berichtet etwa MILSTEAD (1961), daß sich *Cnemidophorus sacki* (Rennechsen) bei der Nahrungssuche in kleinen, unregelmäßigen Kreisen von ca. 20 Fuß im Durchmesser bewegt. Die Fährten *Chirotherium sickleri* und *Rotodactylus matthesi* queren diese unregelmäßigen Kreise zielstrebig. Die Eindrucktiefen bzw. die Reliefhöhen zeigen an, daß die Mehrzahl der *Dicynodontipus*-Fährten ± gleichzeitig erzeugt wurden. Dagegen scheinen die Erzeuger von *Chirotherium sickleri* und *Rotodactylus matthesi* die Fährtenfläche etwas später begangen zu haben, da ihre Eindrücke wesentlich flacher eingetreten sind. Das Sediment muß zu diesem Zeitpunkt also schon etwas stärker ausgetrocknet und damit fester gewesen sein. Daraus folgt, daß die Karlshafener Fährtenplatten ursprünglich Teil eines Biotops waren, der einer ökologischen Nische für die Erzeuger der *Dicynodontipus*-Fährten benachbart gewesen sein muß. Aus den Laufrichtungen läßt sich weiter schließen, daß diese Tiere in mehr oder weniger kleinen Herden ziehend (OSTROM 1972) gelebt haben müssen. Warum die Erzeuger von *Chirotherium sickleri, Rhynchosauroides schochardti* und *Rotodactylus matthesi* diese Fläche ebenfalls überquert haben, läßt sich nur sehr schwer sagen. Die Erzeuger der *Dicynodontipus*-Fährten waren ziemlich große und schwere Tiere, so daß sie als Beutetiere kaum in Frage kamen. Außerdem sind *Rh. schochardti* und *Roto. matthesi* ohnehin nicht die Fährten von Raubtieren. Vielleicht betraten sie diese Flächen rein zufällig oder diese Flächen stellten für sie eine Durchgangspassage, also eine Art „Wechsel" dar. Bei dem Erzeuger der *Chirotherium sickleri*-Fährte wäre es schon eher vorstellbar, daß er Jagd auf die sehr häufigen *Dicynodontipus*-Erzeuger gemacht haben könnte. In diesem Zusammenhang muß jedoch unbedingt auf das Fehlen von *Chirotherium barthii* auf den *Dicynodontipus*-Fährtenplatten aus Karlshafen wie auch auf denjenigen aus Thüringen aufmerksam gemacht werden. Dies könnte bedeuten, daß dieses Biotop weit entfernt von den ausgedehnten Fährtenflächen war, wo die wirklich großen Reptilien ihre Fährten hinterlassen hatten. Somit könnte auch der Erzeuger von *Chirotherium sickleri* diese Fläche nur mehr oder weniger zufällig überquert haben.

Die große Häufigkeit von *Dicynodontipus geinitzi*-Fährten kann wie gesagt dahingehend gedeutet werden, daß eine Gruppe von Tieren eine relativ eng begrenzte Fläche in unregelmäßigen Kreisen systematisch nach Nahrung absuchten. Vielleicht waren die fährtenerzeugenden Tiere doch Pflanzenfresser, die sich auch in einem kleinen Lebensraum genügend Nah-

rungsquellen erschließen und deshalb auch in herdenartigen Verbänden auftreten konnten? Dies widerspräche allerdings unserer in dem Versuch einer paläontologischen Deutung geäußerten Vermutung, es könnte sich bei den Erzeugern der *Dicynodontipus*-Fährten um Cynodontier handeln. Um diese letztere Version glaubhafter erscheinen zu lassen, müßte man sie um die These bereichern, daß diese Cynodontier Raubtiere waren, die wie einige heutige Canidae (z B. Wölfe) in kleinen Scharen lebten und deren Beute nur schwache Tiere waren. Unabhängig von allen Unklarheiten in den palöontologischen Deutungsversuchen der Fährtenerzeuger bleibt abschließend festzustellen, daß es sich bei der beschriebenen Ichnofauna von Karlshafen um eine für den Buntsandstein typische Fährtenfauna handelt.

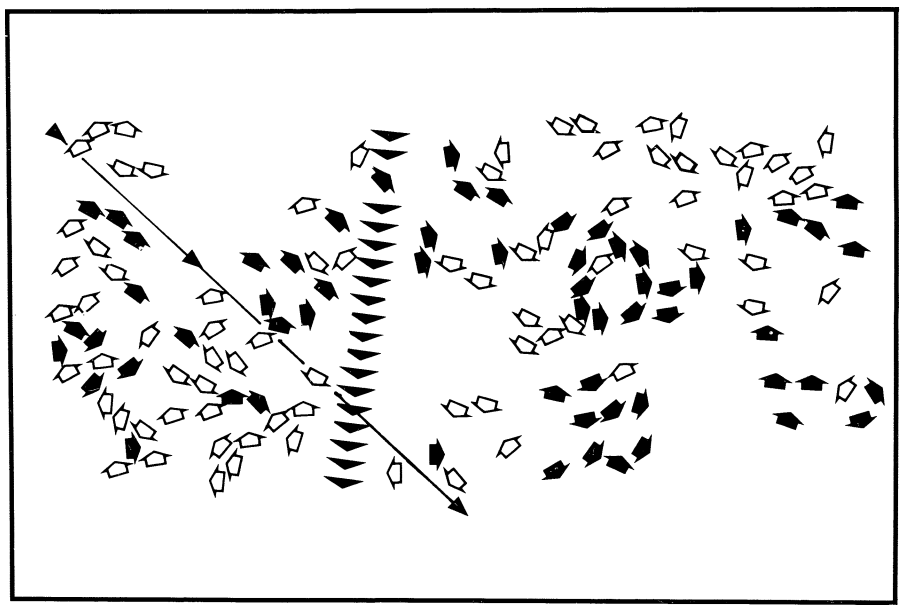


Abbildung 13: Orientierung der einzelnen Eindrücke auf der Platte S 125: Die generell nach rechts (einschließlich der Richtungen rechts oben und rechts unten) weisenden Eindrücke sind durch schwarze, die nach links weisenden (einschließlich links oben und links unten) durch weiße Pfeile dargestellt. Besonders hervorgehoben sind zwei „durchlaufende" Fährten, davon gehört die linke zu *Dicynodontipus geinitzi,* die rechte zu *Chirotherium sickleri,* alle übrigen Markierungen entsprechen *Dicynodontipus geinitzi.*

Tabelle 3:

Dicynodontipus genitzi

Parameter der Häufigkeitsverteilungen bei den Extremitä-

Merkmale	Zahl	Mittelwert	Streuung	Variabilität (%)
Füße				
Zeh I	11	16,2 mm	1,77866mm	11
II	11	19,1 -	1,22103-	6,4
III	11	21,1 -	1,51357-	7,2
IV	11	20,2 -	2,63887-	13,1
V	6	13,8 -	3,92003-	28,3
Fusslänge (L)	11	41,4 -	3,50065-	8,5
Fussbreite (B)	10	34,0 -	2,58199-	7,6
Winkel II-IV	11	18,0°	8,01249°	44,5
- I-IV	11	32,1°	13,45700°	41,9
- I-V	5	49,4°	10,21274°	20,7
Hände				
Finger I	11	13,8 mm	2,89828mm	21,0
II	11	18,6 -	2,06265-	11,1
III	11	20,6 -	1,56670-	7,6
IV	11	19,2 -	2,56196-	13,4
V	9	13,1 -	2,52212-	19,2
Händlänge (L)	11	38,3 -	2,45320-	6,4
Handbreite (B)	10	34,5 -	2,27303-	6,6
Winkel II-IV	11	27,9°	9,42820°	33,8
- I-IV	10	51,0°	12,68420°	24,9
- I-V	8	75,0°	11,01946°	14,7

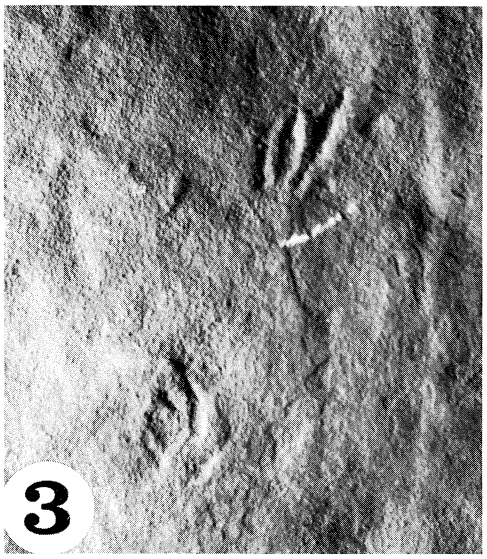
tenmaßen

Vertrauensgrenzen für die Mittelwerte		Cramers test: Asymmetrie	Test variable	Wahrscheinlichkeit(%)
14,9 mm	17,4 mm	0,840	1,27	20
18,2 -	20,0 -	1,404	2,13	3
20,0 -	22,2 -	1,084	1,64	10
18,4 -	22 -	0,957	1,45	15
9,7 -	17,9 -	0,097	0,11	91
39,0 -	43,8 -	1,356	2,05	4
32,1 -	35,9 -	- 1,936	2,82	1
12,6°	23,4°	- 0,078	0,12	90
23,0°	41,2°	- 0,058	0,08	94
36,7°	62,1°	- 0,350	0,38	70
11,7 mm	15,9 mm	- 0,505	0,74	46
17,2 -	20,1 -	- 1,073	1,62	11
19,5 -	21,7 -	- 0,594	0,90	37
17,4 -	20,1 -	0,626	0,95	34
11,1 -	15,1 -	0,681	0,95	34
36,6 -	40,0 -	0,311	0,47	64
32,8 -	36,2 -	-0,0000004	0,0000005	100
21,5°	34,3°	0,915	1,38	17
41,9°	60,1°	0,419	0,61	54
65,7°	84,3°	- 0,320	0,43	67

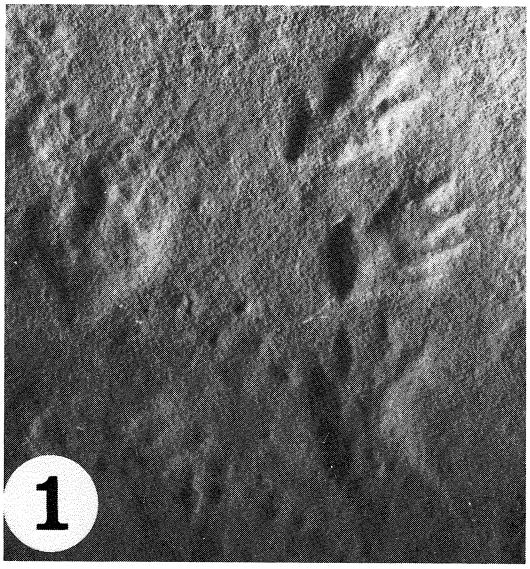
Tafel 1: Fig. 1: *Rhynchosauroides bornemanni* HAUBOLD 1966, Platte S 126, ca. X 0,65; Fig. 2: *Chirotherium sickleri* KAUP 1835, Hand- und Fußeindruck, Platte S 125, ca. X 0,68; Fig. 3: *Rhynchosauroides bornemanni* HAUBOLD 1966, rechter Hand- und Fußeindruck, der Handeindruck liegt hinter dem Fußeindruck, Platte S 179; ca. X 0,70.


1


2

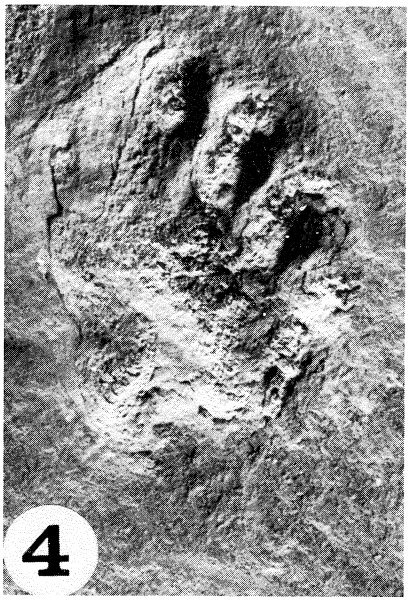

3

Tafel 2: Fig. 1: *Rhynchosauroides schochardti* (RÜHLE V. LILIENSTERN 1939), Platte S 124, ca. X 0,56; Fig. 2: *Dicynodontipus geinitzi* (HORNSTEIN 1876), Fährte 3 auf Platte S 136 ca. X 0,28; Fig. 3: *Dicynodontipus geinitzi* (HORNSTEIN 1876), Handeindruck, Detailaufnahme aus der Fährte 4, ca. X 1,38; Fig. 4: wie 3, jedoch Fußeindruck, ca. X 1,3.

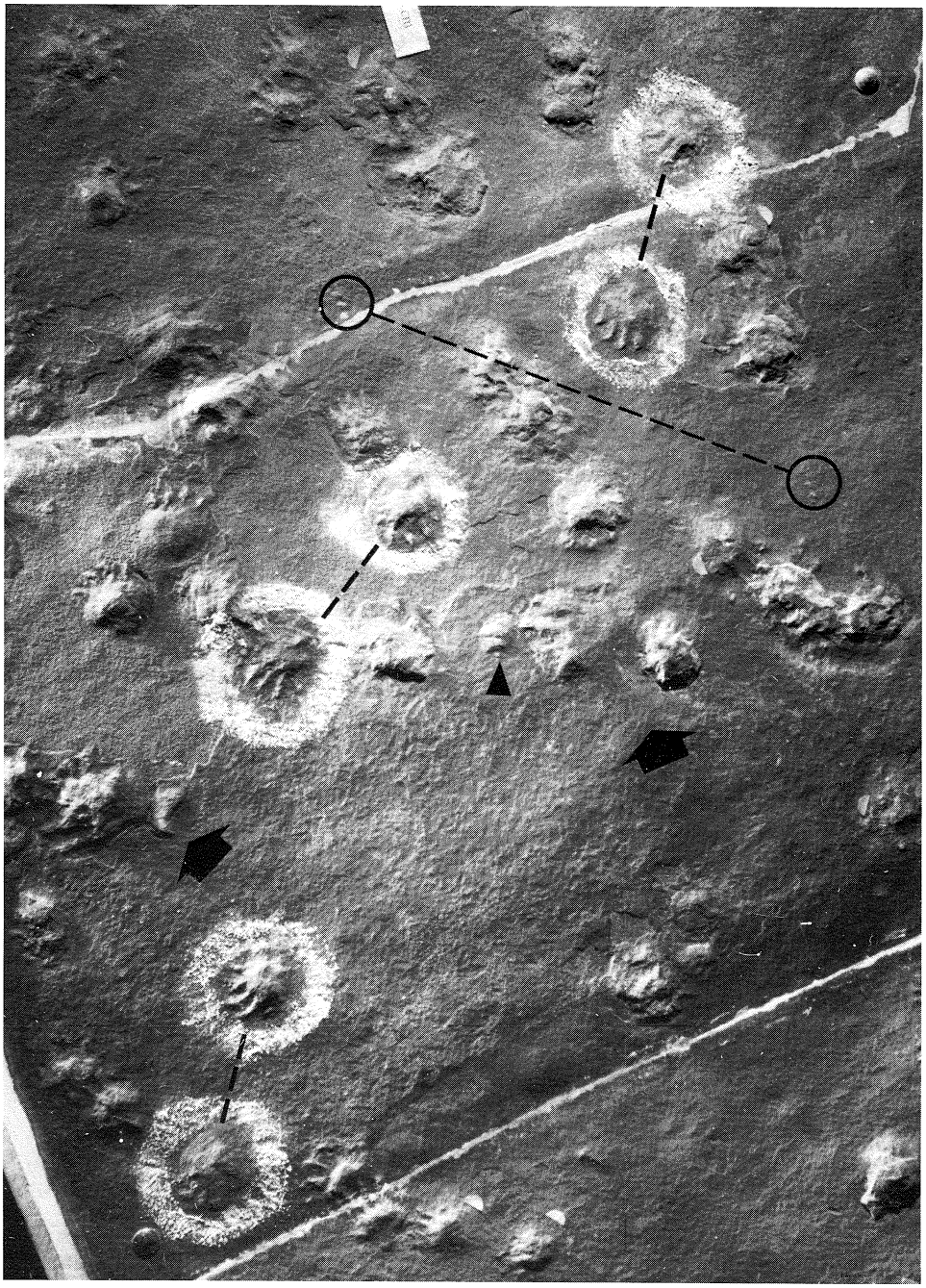

1


2


3

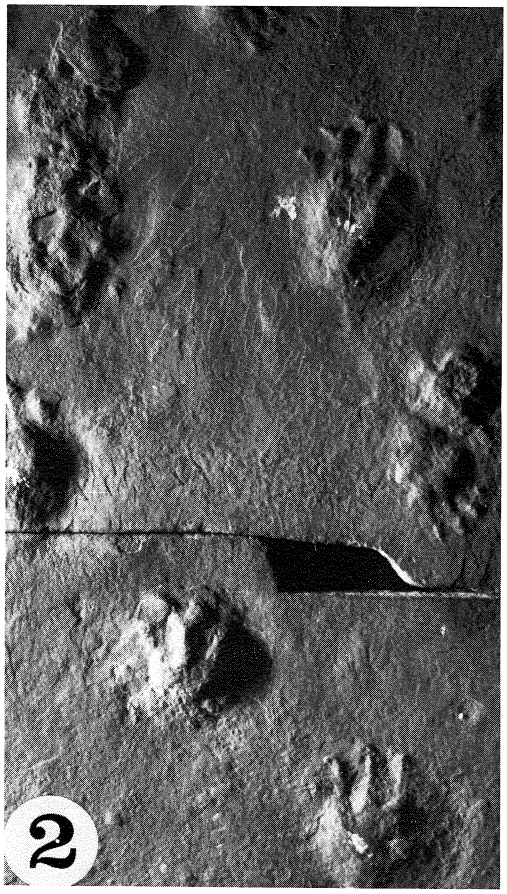

4

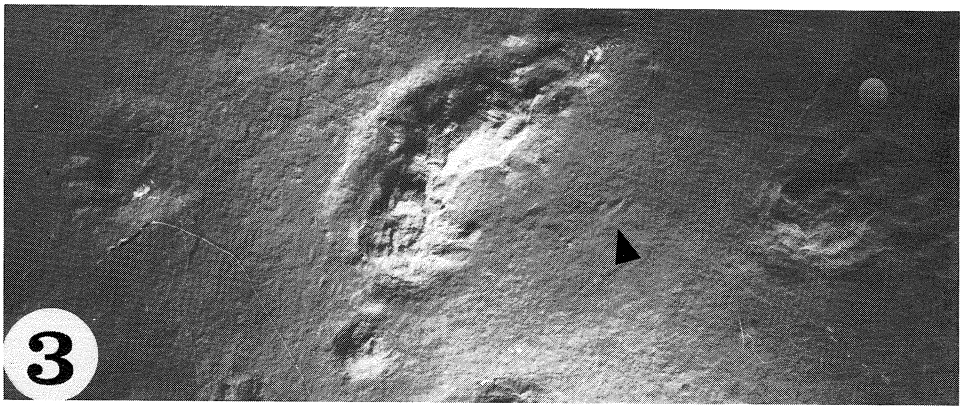
Tafel 3: Ausschnitt aus der großen Fährtenplatte S 125. Die kurzen gestrichelten Linien verbinden die Hand- und Fußeindrücke von *Dicynodontipus geinitzi,* die vor der Aufnahme weiß umrandet wurden. Die lange gestrichelte Linie zwischen den beiden Kreisen stellt den Stride von *Rotodactylus matthesi* dar, der kleine schwarze Pfeil verweist auf einen zu dieser Fährte gehörenden Handeindruck. Die dicken schwarzen Pfeile markieren Fußeindrücke von *Chirotherium sickleri.* Ca. X 0,25.



Tafel 4: Fig. 1: *Dicynodontipus geinitzi* (HORNSTEIN 1876), Handeindruck n° 9 aus der Fährte 4, der zugehörige Fußeindruck liegt vorne, Platte S 125, ca. 0,43; Fig.2: *Dicynodontipus geinitzi* (HORNSTEIN 1876), ein Stride der Hände in der Fährte 4, Platte S 125, ca. X 0,36; Fig. 3: Ausschnitt aus der großen Fährtenplatte S 125, der Pfeil zeigt auf einen Fußeindruck von *Rotodactylus matthesi,* ca. X 0,32.


1


2


3

7. Schriften

BAIRD, D. (1957): Triassic reptile footprint faunules from Milford, New Jersey. – Bull. Mus. comp. Zool., **17** (5): 449 – 520, Cambridge, Massachusetts.

BEASLEY, H. C. (1904): Report on footprints from the Trias. – Rep. Brit. Ass. Advmt. Sci., **74**, part II: 275 – 282, Cambridge.

– (1906): Report on footprints from the Trias. – Rep. Brit. Ass. Advmt. Sci., **76**, part IV: 299 – 301, York.

BONAPARTE, J. F. (1982): Classification of the Thecodontia. – Geobios. mém. spécial no **6**: 99 – 112, Lyon

CAMP, C. L. & WELLES, S. P. (1956): Triassic Dicynodont Reptiles. Part I and II. – Mem. Univ. California, **13** (4): 255 – 348, Berkeley, Los Angeles.

DEMATHIEU, G. (1966): *Rhynchosauroides petri* et *Sphingopus ferox.* Nouvelles empreintes des grès triasiques de la bordure Nord Est du Massif Central. – C. R. Acad. Sc., série D, **263**: 483 – 486, Paris.

– (1970): Méthodes d'études in: Les empreintes de pas de Vertébrés du Trias de la bordure N-E du Massif Central. – Cah. Pal., Ed. C.N.R.S., 211 S., Paris.

– (1982): Archosaurier-Fährtenfaunen der Trias: Die Bedeutung ihrer Ähnlichkeiten und ihrer Verschiedenheiten – ihre mögliche Verwendung im Rahmen der Stratigraphie der Trias. – Geol. Rundschau, **71** (3): 741 – 746, Stuttgart.

DEMATHIEU, G. & HAUBOLD, H. (1972): Stratigraphische Aussagen der Tetrapodenfährten aus der terrestrischen Trias Europas. Geologie, **21** (7), 802 – 836, Berlin.

DEMATHIEU, G. & HAUBOLD, H. (1974): Evolution und Lebensgemeinschaft terrestrischer Tetrapoden nach ihren Fährten in der Trias. – Freiberger Forschungshefte, **C 298**: 51 – 72, Leipzig.

– (1978): Du problème de l'origine des Dinosauriens d'après les données de l'ichnologie du Trias. – Géobios, **11** (3): 409 – 412, Lyon.

DEMATHIEU, G. & OOSTERINK, H. (1983): Die Wirbeltier – Ichnofauna aus dem unteren Muschelkalk von Winterswijk (Die Reptilfährten aus der Mitteltrias der Niederlande. – Staringia no **7**, Nederl. Geol. Ver., 52 S.

FABER, F. J. (1958): Fossiele Voetstappen in de Muschelkalk van Winterswijk. – Geol. en Munb. (nv. ser.), **20e**: 317 – 321.

FICHTER, J. (1982): Aktuopaläontologische Untersuchungen an den Fährten einheimischer Urodelen und Lacertilier: Teil I – Die Morphologie der Fährten in Abhängigkeit von der Sedimentbeschaffenheit. – Mainzer Naturw. Archiv, **20**: 91 – 129, Mainz

– (1983): Untersuchungen an Fährten einheimischer Urodelen und Lacertilier: Teil II: Aktuopaläontologie – Quantitative Fährtenanalysen. – Mainzer Naturw. Archiv, **21**: 25 – 66, Mainz.

– (1986): Zur Geschichte der Hornsteinschen Saurierfährtensammlung und zur Person Professor Dr. Ferdinand Friedrich Hornstein. – Festschr. 150 Jahre Philippi-Ges. 1836 – 1986: 82 – 88, Kassel.

GAUDRY, A. (1890): Les enchainements du monde animal dans les temps géologiques. T. II – Fossiles secondaires, 323 S., Ed. F. SAVY, Paris.

HAUBOLD, H. (1966): Therapsiden- und Rhynchocephalen-Fährten aus dem Buntsandstein Südthüringens. – Hercynia, **3** (2): 147 – 183, Leipzig.

– (1967): Eine Pseudosuchier-Fährtenfauna aus dem Buntsandstein Südthüringens. – Hall. Jb. f. Mitteldt. Erdg., **8**: 12 – 48, Halle.

– (1971 a): Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium. – Hdb. Paläoherpetol., **18**: 124 S., G. Fischer Verlag, Stuttgart.

– (1971 b): Die Tetrapodenfährten des Buntsandsteins in der Deutschen Demokratischen Republik und in Westdeutschland und ihre Äquivalente in der gesamten Trias. – Pal. Abh., Abt. A, IV (3): 395 – 548, Berlin.

– (1983): Archosaur evidence in the Buntsandstein (Lower Triasic). – Acta Pal. Polonica, 2e Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Jadwisin 1981, **28** (1 – 2): 123 – 132, Warszawa.

HESSLER, C. & BLANCKENHORN, M. (1911): Geologischer Führer durch die Umgegend von Cassel. — 143 S., Marburg, ELWERT'sche Verlagsbuchhandlung.

HORNSTEIN, F. F. (1876): Entdeckung von Thierfährten im Buntsandstein bei Karlshafen. Brief an Geinitz. — N. Jb. Min. Geol. Pal., **1876**: 923–924.
(1877): Über eine Anzahl großer Sandsteinplatten mit Thierfährten. Sitzungsprotokoll vom 8. Januar 1977. — Ber. Ver. Naturk. Cassel, **24–25**: 18–19, Cassel.
(1878 a): Über das Geologische Vorkommen der Thierfährten von Carlshafen. — Tagebl. 51. Vers. Deutscher Naturforscher und Ärzte, S. 82, Cassel.
(1878 b): Über Thierfährten im bunten Sandstein. — Tagebl. 51. Vers. Deutscher Naturforscher und Ärzte, S. 242, Cassel.
(1902): Vorlage von Belegmaterial zur Geologie der Umgegend von Cassel. — Z. deutsch. geol. Ges., **54**: 118–121.

KAUP, J. (1835): Mitteilung über Thierfährten von Hildburghausen.
— N. Jb. Geogn. Geol. Petr., **1835**: 327–328, Stuttgart.

KREBS, B. (1976): Pseudosuchia. In: Hdbuch Paläoherpetol., **13**: 40
— 98, G. Fischer Verlag, Stuttgart.

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

LEPPER, J. (1969): Zur Deutung eines Fährten-Fundes aus dem Buntsandstein der Rhön. — Geol. Bl. N. O. Bayern, **19** (3): 128–132, Erlangen.
(1976): Erläuterungen zu Blatt 4322 Karlshafen (Geologische Karte von Nordrhein-Westfalen 1 : 25 000). — Geol. L.-amt Nordrhein-Westfalen, 190 S., Krefeld.

MAIDWELL, F. T. (1911): Notes on footprints from the Keuper of Runcorn Hill. — Proc. Liverpool geol. Soc., **11** (2): 140–152, Liverpool.

MILSTEAD, W. W. (1961): Observations of the Activities of Small Animals (Reptilia and Mammalia) on a Quadrat in Southwest Texas. — The American Midland Naturalist, **65**: 127–138, Notre Dame, Ind.

OSTROM, J. H. (1972): Were some dinosaurs gregarious? — Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., **11** (72): 287–301, Elsevier Publ. Comp., Amsterdam.

PEABODY, E. (1948): Reptile and Amphibian trackways from the lower Triassic Moenkopi formation of Arizona and Utah. — Univ. Cal. Publ., Bull. dep. geol. Sc., **27**(8): 295–468, Berkley, Los Angeles.

ROMER, A. S. (1966): Vertebrate Paleontology. — VIII, 468 S., Univ. Chicago press, Chicag/London.
(1971): The Chañares (Argentina) triassic reptile fauna. X. Two new but incompletely known long-limbed pseudosuchians. — Breviora. Mus. Comp. Zool., **378**: 10 S., Cambridge, Mass.

RÜHLE V. LILIENSTERN, H. (1939): Fährten und Spuren im Chirotheriumsandstein von Südthüringen. — Fortschr. Geol. Paläont., XII (40): 293– 387, Berlin.
(1944): Eine Dicynodontierfährte aus dem Chirotheriumsandstein von Hessberg bei Hildburghausen. — Pal. Z., **23**: 368–385, Berlin.

SARJEANT, W. A. S. (1974): A history and bibliography of the study of fossil vertebrate footprints in the British Isles. — Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., **16** (4): 265–378, Elsevier Publ. Comp., Amsterdam.

SCHMIDT, H. (1959): Die Cornberger Fährten im Rahmen der Vierfüßler-Entwicklung. — Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch., **28**: 137 S., Wiesbaden.

SNYDER, R. C. (1952): Quadrupedal and bipedal locomotion of Lizards. — Copeia, **2**: 64–70.

SOERGEL, W. (1925): Die Fährten der Chirotheria. Eine paläobiologische Studie, 92 S. — Fischer, Jena.

WALTHER, J. (1917): Über Chirotherium. — Z. dt. geol. Ges., **69**: 181–184.

WATSON, D. M. S. (1914): The Cheirotherium. — Geol. Mag. Dec., VI, I (IX): 395–402.

WILD, R. (1980): Neue Funde von *Tanystropheus* (Reptilia, Squamata). — Schw. Pal. Abh., **102**: 44 S., Basel.
(1982): Die Evolution der Reptilien in der Triaszeit. — Geol. Rundschau, **71** (3): 725–739, Stuttgart.

ZUG, G. R. (1974): Crocodilian galloping: an unique gait for Reptiles. — Copeia, **2**: 550–552.

Manuskript bei der Schriftleitung eingegangen am 15. 9. 1988

Anschrift der Autoren:
DR. GEORGES DEMATHIEU
Centre des Sciences de la Terre,
Université de Bourgogne, U. A. du CNRS
n° 157, 6 blvd Gabriel, F – 21100 Dijon

DR. JÜRGEN FICHTER
Naturkundemuseum der Stadt Kassel
Steinweg 2
D - 3500 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: 1988-1994

Band/Volume: 6

Autor(en)/Author(s): Demathieu Georges, Fichter Jürgen

Artikel/Article: Die Karlshafener Fährten im Naturkundemuseum der Stadt Kassel Ihre Beschreibung und Bedeutung 111-154