

Tetrapodenfährten aus dem saarpfälzischen Rotliegenden (? Ober-Karbon – Unter-Perm; Südwest-Deutschland)

1: Fährten der Gattungen *Saurichnites*, *Limnopus*, *Amphisauroides*, *Protritonichnites*, *Gilmoreichnus*, *Hyloidichnus* und *Jacobiichnus*

JÜRGEN FICHTER

Kurzfassung: Es werden Morphologie, Proportionen und Belastungsverhältnisse der Fährtentaxa *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861, *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901, *Saurichnites intermedius* FRITSCH, 1895, *Limnopus palatinus* nov. ichnospec., *Amphisauroides* sp., *Protritonichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861), *Gilmoreichnus kablikae* (GEINITZ & DEICHMÜLLER, 1882), *Gilmoreichnus minimus* HAUBOLD, 1973, *Hyloidichnus arnhardti* HAUBOLD, 1973 und *Jacobiichnus caudifer* (FRITSCH, 1895) beschrieben. Außerdem werden die Körperproportionen der fährtenerzeugenden Tiere in hypothetischer Form rekonstruiert und ihre orthotaxonomische Position diskutiert.

Abstract: Morphology, proportions and pressure distribution of the ichnotaxa *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861, *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901, *Saurichnites intermedius* FRITSCH, 1895, *Limnopus palatinus* nov. ichnospec., *Amphisauroides* sp., *Protritonichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861), *Gilmoreichnus kablikae* (GEINITZ & DEICHMÜLLER, 1882), *Gilmoreichnus minimus* HAUBOLD, 1973, *Hyloidichnus arnhardti* HAUBOLD, 1973 and *Jacobiichnus caudifer* (FRITSCH, 1895) are described. In addition to this the body-proportions of the trackway-producing animals are reconstructed hypothetically. The orthotaxonomic position of these animals is discussed.

Inhalt

1.	Einleitung	10
2.	Fundorte und Fundschichten	10
3.	Terminologie der Fährten	12
4.	Beschreibung der Fährten	13
4.1.	<i>Saurichnites salamandroides</i> GEINITZ, 1861	13
4.2.	<i>Saurichnites incurvatus</i> FRITSCH, 1901	26
4.3.	<i>Saurichnites intermedius</i> FRITSCH, 1895	39
4.4.	<i>Limnopus palatinus</i> nov. ichnospec.	46
4.5.	<i>Amphisauroides</i> sp.	53
4.6.	<i>Protritonichnites lacertoides</i> (GEINITZ, 1861)	59
4.7.	<i>Gilmoreichnus kablikae</i> (GEINITZ & DEICHMÜLLER, 1882)	74
4.8.	<i>Gilmoreichnus minimus</i> HAUBOLD, 1973	90
4.9.	<i>Hyloidichnus arnhardti</i> HAUBOLD, 1973	97
4.10.	<i>Jacobiichnus caudifer</i> (FRITSCH, 1895)	109
5.	Schlußbemerkungen	117
	Schriften	119

1. Einleitung

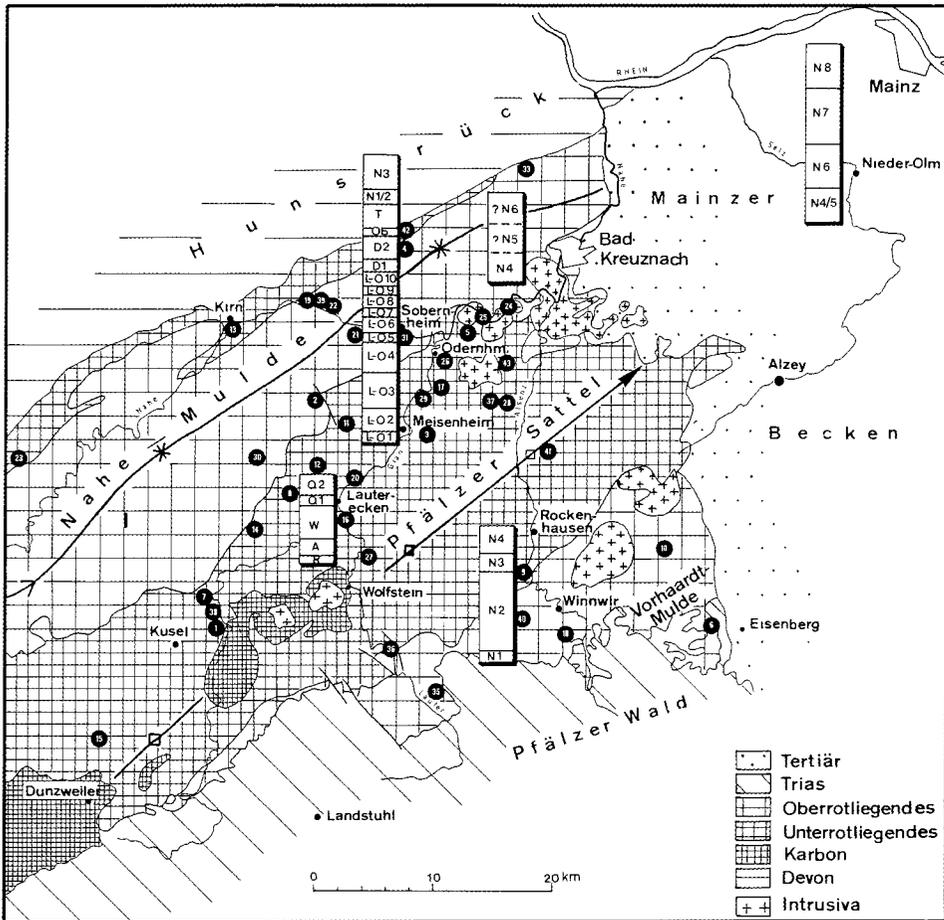
Die Entdeckungsgeschichte der Tetrapodenfährten-Lagerstätten des südwestdeutschen Rotliegenden verlief anfänglich nur sehr zögernd und mit großen zeitlichen Abständen zwischen den einzelnen Fundmeldungen: In den Jahren 1927 und 1928 berichtete SCHMIDTGEN über Insekten- und Tetrapodenfährten aus dem Oberrotliegenden bei Nierstein; 1955 meldete REINECK Tetrapodenfährten aus dem Oberrotliegenden bei Martinstein und Sobernheim; die ersten konkreten Hinweise auf Vorkommen in Schichten des Unterrotliegenden erbrachte DREYER (mündl. Mitt.). Aber erst als Prof. Dr. J. Boy und Verfasser – angeregt durch die jüngsten Funde DREYER – mit gezielten Prospektionen auf Tetrapoden- und Tetrapodenfährten-Lagerstätten begannen, wurden seit 1974 Jahr für Jahr neue Fundstellen erschlossen und ein reichhaltiges Fährtenmaterial geborgen. Da die Geländearbeiten noch andauern und ständig neue fährtenführende Horizonte entdeckt werden, ist die vorliegende Arbeit als ein Zwischenbericht über den derzeitigen Bearbeitungs- und Kenntnisstand der südwestdeutschen Rotliegendefährten aufzufassen. Der Materialumfang und die Absicht, möglichst viele unterschiedliche Erhaltungszustände in Abbildungen zu dokumentieren, machten eine Teilung der Gesamtarbeit erforderlich. Neben diesem Teil 1 sind noch weitere Beiträge geplant.

Die Untersuchungen erfolgten im Geowissenschaftlichen Institut der Johannes Gutenberg-Universität Mainz. Sämtliche Zeichnungen wurden vom Verfasser angefertigt. Besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. Dr. J. Boy (Mainz) für zahlreiche Hinweise und Ratschläge während vieler Stunden gemeinsamer Prospektion und Grabungen. Mein Dank gilt auch Herrn SCHUCHMANN (Mainz) für die Herstellung von Gipsabgüssen. Einige wichtige Stücke wurden mir von den Herren SCHULTHEISS (Kusel), STAPELMANN (Mainz) und STAFF (Nierstein) zur Verfügung gestellt. Herrn Dr. sc. HAUBOLD (Halle) danke ich für zahlreiche Hinweise und für Abgüsse von Thüringer Fährtenmaterial. Die Untersuchungen wären ohne die großzügige finanzielle Unterstützung der DFG im Rahmen des Programmes Bo 553 „Rotliegend-Tetrapoden“ nicht möglich gewesen. Die Reinschrift des Manuskriptes besorgte Frau HOLLER (Mainz). Die Aufbewahrungsorte des bearbeiteten Materials werden folgendermaßen genannt: PIM = Paläontologisches Institut Mainz, SSch = Sammlung SCHULTHEISS (Kusel), SSN = Sammlung STAFF (Nierstein). In den Synonymie-Listen werden nur die für das Verständnis der Nomenklatur wichtigsten Zitate aufgeführt.

2. Fundorte und Fundschichten

In die stark vereinfachte geologisch-tektonische Übersichtskarte des mittleren und nordöstlichen Abschnittes des Saar-Nahe-Beckens sind alle derzeit bekannten Fährtenfundpunkte eingetragen (Abb. 1). Die Markierungen orientieren sich in der Regel an den nächstliegenden größeren Ortschaften und kennzeichnen ein mehr oder weniger eng begrenztes Gebiet, in dem entweder ein oder auch mehrere fährtenführende Horizonte aufgefunden wurden. Zu diesen Fährtenlokalitäten müssen noch einige (derzeit 8) in dem hier nicht dargestellten SW-Abschnitt des Saar-Nahe-Beckens gelegene und zwei Lokalitäten im Niersteiner Horst (mit zahlreichen fährtenführenden Horizonten) hinzugezählt werden.

Die größte Fundpunktdichte liegt auf dem SE-Flügel der nordöstlichen Nahe-Mulde im Verbreitungsbereich der Unterrotliegend-Sedimente. Diese Anhäufung von Fundpunkten ist nur in zweiter Linie auf eine anfangs verstärkte Prospektionstätigkeit in den Unterrotliegend-Schichten dieses Gebietes zurückzuführen. Vielmehr ist hier der Becken-Bereich des Sedimentationsgebietes aufgeschlossen, der die stärkste Faziesdifferen-



Standenbühl-Sch	N8	Odernheim-Sch	L010	Quirnbach-Sch.	Q2
Wadern-Sch.	N7		L09	Wahnwegen-Sch	W
	N6	bis	L08	Altenglan-Sch	A
	N5		L07	Remigiusberg-Sch.	R
	N4		L06		
„Sotern“-Sch.	N3		L05		
	N2	Lauterecken-Sch	L04		
Thallichtenberg-Sch	N1		L03		
Oberkrirchen-Sch	Ob		L02		
Disibodenberg-Sch	D2				
	D1				

Abb. 1: Stark vereinfachte geologisch-tektonische Übersichtskarte des mittleren und nordöstlichen Saar-Nahe-Beckens; eingetragen sind die lithostratigraphischen Profile (Boy & FICHTER 1982) und die bisher bekannten Fahrtenfundpunkte.

zierung und die größten Mächtigkeiten aufweist. In der „Beckenfazies“ sind die sedimentologischen Voraussetzungen für eine Fährtenenerzeugung und -konservierung günstiger und auch häufiger gegeben als etwa in der „Randfazies“. Hier liegen auch die Typusgebiete für die bei Boy & FICHTER (1982) vorgestellten und diskutierten lithostratigraphischen Standard-Profile des Unterrotliegenden, welche in ihrer detaillierten Form das

Gerüst für eine vorläufige biostratigraphische Untergliederung des saar-pfälzischen Rotliegenden anhand der Tetrapodenfährten abgeben. Näheres zu der Lithostratigraphie, zu den verschiedenen Ökotypen der Lagerstätten und zu der Biostratigraphie der Fährten ist BOY & FICHTER (1982) zu entnehmen.

Wie bereits erwähnt, liegen die altbekannten Lagerstätten ausschließlich in Schichten des Oberrotliegenden. Dies ist bezeichnend, denn hier wurde infolge der durchgehenden Rotfärbung, den häufig auftretenden Trockenrissen (Nierstein) und Regentropfeneindrücken (Martinstein/Sobornheim) von vornherein stärker mit dem Vorkommen von Tetrapodenfährten gerechnet als in den meist graugefärbten Unterrotliegend-Sedimenten, die zudem noch subaquatisch gebildete Schichtflächenerscheinungen zeigen können, wie etwa Arthropodenfährten vom Typ *Isopodichnus*. Dies ist sicherlich ein Grund dafür, daß in Schichten des Unterrotliegenden Tetrapodenfährten erst verhältnismäßig spät entdeckt wurden (STAPF & SUES 1974; SCHULTHEISS 1976; FICHTER 1976). Heute sind mit Ausnahme der Remigiusberg-Schichten sämtliche lithostratigraphische Einheiten des südwestdeutschen Rotliegenden durch Tetrapodenfährten belegt. Im Falle der Unterrotliegend-Vorkommen lassen sowohl die Litho- als auch die Biofazies der Fundschichten meist auf den fluviolakustrischen (flood plains), gelegentlich auf den lakustrischen, seltener aber auf den rein fluviatilen Sedimentationsbereich als Entstehungsort der Fährten schließen. Dagegen sind die Fundschichten des Oberrotliegenden mit wenigen Ausnahmen einem Bereich Playaähnlicher Sedimentation zuzuordnen (BOY, in unveröffentlichtem DFG-Bericht).

3. Terminologie der Fährten

Die Lage der wichtigsten, im Text und in den Abbildungen vorkommenden Fährtenmaße ist aus Abbildung 2 zu ersehen. Darüber hinaus muß auf die Arbeiten FICHTER (1976, 1979, 1982 a, b) und HAUBOLD (1971) verwiesen werden. In den Abbildungen werden die Fuß eindrücke mit p (= pes) und die Hand eindrücke mit m (= manus) bezeichnet. Unter dem coupling value wird das Verhältnis von scheinbarer Rumpflänge zur Summe der Extremitätenlängen (d. h. Länge einer Hinter- + Länge einer Vorderextremität) verstanden. Dieses Verhältnis gibt Auskunft über die Körperproportionen des möglichen Fährtenenerzeugers: Je größer der coupling value, um so länger der Rumpf im Verhältnis zu den Extremitäten. Mit hAc und hGl ist die Höhenlage von Acetabulum und Glenoid über dem Substrat während bestimmter Lokomotionsphasen gemeint. Das Schema, nach welchem die hypothetischen Körperproportionen der Fährtenenerzeuger rekonstruiert werden, leitet sich rein empirisch aus dem Vergleich zwischen Körper- und Fährtenproportionen bei rezenten Urodelen und Lacertiliern ab. Für die Berechnung der Extremitätenlängen und -abschnitte gilt:

$$\text{Extremitätenlänge} \quad \frac{3 \times \text{Pace}}{4}$$

Länge des propodialen Extremitätenabschnittes (= Oberarm bzw. Oberschenkel)

$$\frac{3 \times \text{Pace}}{4} - \sqrt{\left(\frac{\text{Pace}}{2}\right)^2 + \left(\frac{\text{Pace}}{12} \sqrt{3}\right)^2}$$

Länge des epipodialen Extremitätenabschnittes (= Unterschenkel- bzw. Unterarm)

$$\sqrt{\left[\left(\frac{\text{Pace} - \text{Fußlänge bzw. Handlänge}}{4}\right)^2 - \left(\frac{\text{Pace}}{12} \sqrt{3}\right)^2\right]}$$

Um Pace-Schwankungen, die sich infolge mehr oder weniger starker lateraler Körper- undulationen ergeben können, auszugleichen, muß in die Berechnungen in verschiedenen Fällen ein Korrekturfaktor eingebaut werden.

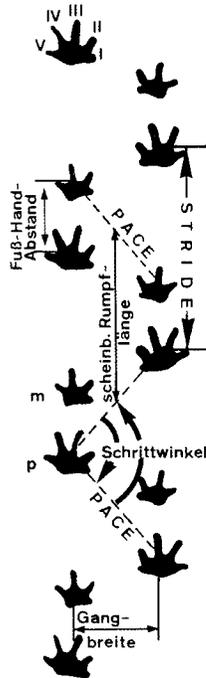


Abb. 2: Schematisierte Salamanderfährte mit Darstellung der wichtigsten Fährtengrößen; m = Hand-, p = Fußabdruck; die Zählweise der Zehen erfolgt von I bis V bzw. I bis IV von innen nach außen.

4. Beschreibung der Fährten

4.1. *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861

Abb. 3–10, 11 A, Tab. 1, 2

1861 *Saurichnites salamandroides*. – GEINITZ, Dyas I: S. 44, Taf. 1.

1970 *Anthichnium salamandroides*. – HAUBOLD, Versuch einer Revision der Amphibienfährten des Karbon und Perm: S. 89, Abb. 3 E, 14; Tab. 2.

1981 *Saurichnites salamandroides* (partim). – HOLUB & KOZUR, Revision einiger Tetrapodenfährten des Rotliegenden und biostratigraphische Auswertung der Tetrapodenfährten des obersten Karbon und Perm.

Holotypus: Staatl. Mus. Mineral. Geol., Dresden, Nr. 4 und 5.

Locus typicus: Nach GEINITZ (1861) die Gegend von Huttendorf/Ober-Kalná, südlich Hohenelbe.

Stratum typicum: Kalná-Horizont, Unter-Perm.

Material: PIM K 6 bis PIM K 8; PIM K 50 bis PIM K 77.

Vorkommen: Sicher ab Wahnwegen- bis Wadern-Schichten.

Beschreibung

Fährtenanordnung und Proportionen (Abb. 3, 4; Tab. 1)

Quadrupede Fährten mit streng alternierender Fährtenanordnung; Handeindrücke stets dicht vor den Fußeindrücken liegend, primäres Übertreten in wechselndem Umfange möglich. Gangbreiten der Vorderextremitäten erheblich kleiner als die der Hinterex-

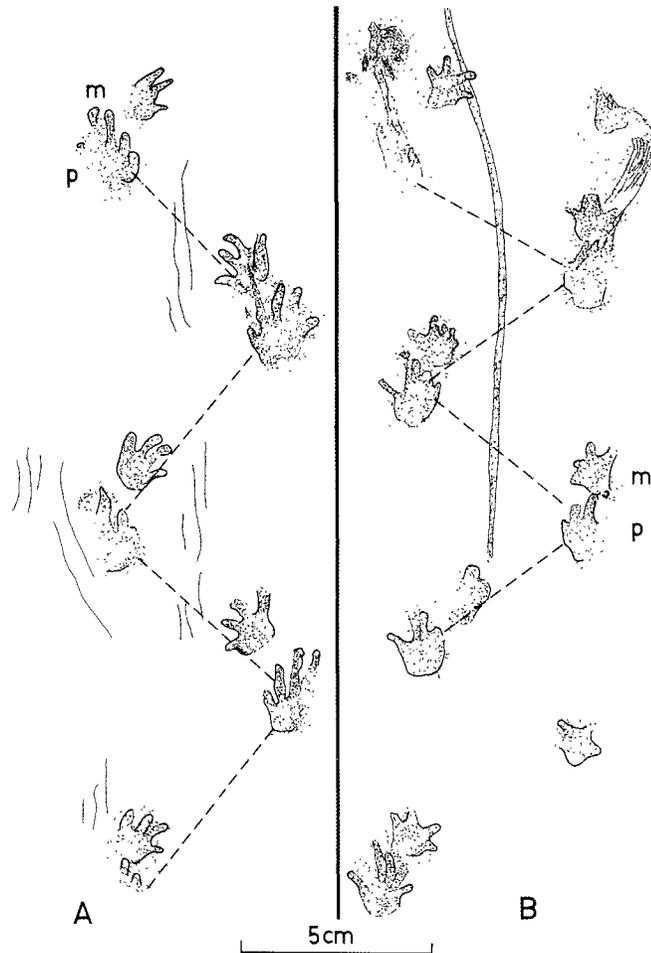


Abb. 3: *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861. A) PIM K 54, Fährte mit Schleifspuren der Hand- und Fußzehen; B) PIM K 57, Übergang von der Lauf- zur Schwimmfährte, im oberen Teil der Fährte erfolgte offensichtlich das Abstoßen in tieferes Wasser, in der Mitte zwischen den Eindrücken ist eine Schwanzschleifspur zu erkennen; Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 7) bei Lettweiler.

tremitäten; Verhältnis Stride : scheinbare Rumpflänge zwischen 1,34:1 und 1,61:1, in der Regel aber größer als 1,4:1. Scheinbare Rumpflängen zwischen 32 und 74 mm; sinusförmig gebogene Schwanzschleifspur möglich, aber nur selten zu beobachten.

Morphologie der Fußeindrücke (Abb. 6 B)

Fünfzehig, Zeh IV am längsten; geringe Zehenspreizung, Zehnwinkel I/IV: 30 bis 59 Grad, I/V: bis 70 Grad; schlanker Fußbau; Fuß meist parallel zur Fortbewegungsrichtung ausgerichtet. Zehen stumpf endend, gelegentlich aber in Gleitspuren spitz zulaufend, keine Hinweise auf eine Bewehrung mit Krallen. Fußsohle bei vollständiger Überlieferung von rechteckiger bis subquadratischer Gestalt, keine Sohlen- oder Phalangenpolster überliefert, damit auch keine Hinweise auf die Phalangenzahl. Fußlängen zwischen 10 und 20 mm.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 6 A, B)

Kleiner und gedrungener als Fußeindrücke, durchweg vierzehig überliefert!; Zeh III am längsten, variable Zehenspreizungen, Zehnwinkel I/IV zwischen 64 und 105 Grad; Hand meist nach innen gedreht; Zehen III und IV parallel orientiert; stumpfe Zehenen- dungen; Sohle von subquadratischer Gestalt; keine Sohlen- oder Phalangenpolster über- liefert, damit auch keine Hinweise auf die Phalangenzahl; Handlängen: 7,5 bis 16 mm.

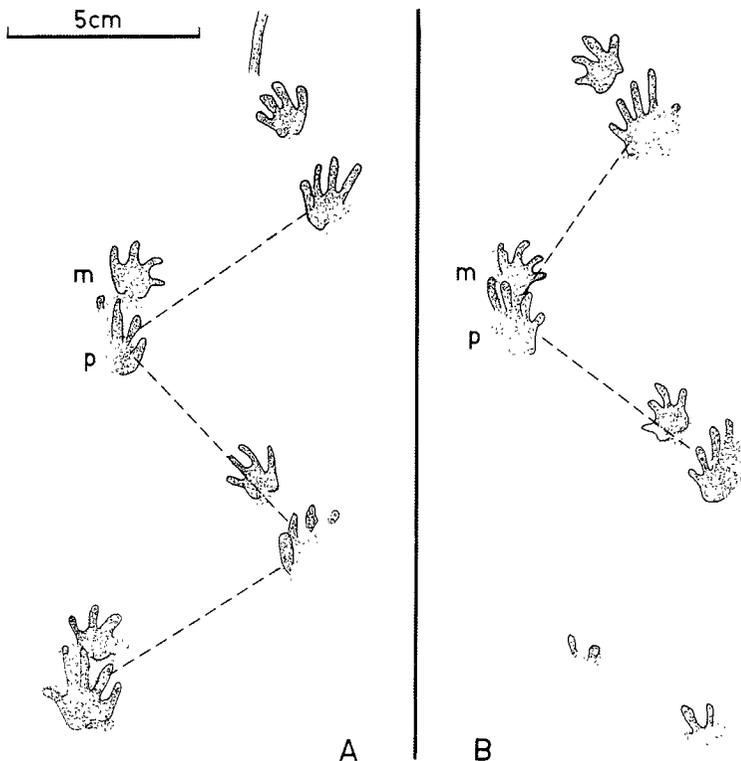


Abb. 4: *Saurchnites salamandroides* GEINITZ, 1861. A) PIM K 50, b) PIM K 51. Vorkommen s. Abb. 3.

Tab. 1: *Saurichnites salamandroides*.

			1	2	3	4	5	6
Material			K 8	K 53	K 52	K 50	K 54	K 51
Stride	mm		119,50	97,75	112,75	89,50	98,50	93,00
Pace	Fuß	mm	76,33	72,62	71,33	70,66	70,00	65,75
	Hand	mm	71,16	62,66	66,66	59,50	54,16	55,50
Abstand	Hand- Fuß	mm	14,12	17,75	13,00	20,50	21,50	20,00
Gangbreite	Fuß	mm	45,66	51,33	42,33	56,25	51,30	46,50
	Hand	mm	42,00	38,66	33,33	36,00	26,30	31,25
scheinb. Rumpflänge	mm		74,00	64,75	72,00	60,00	68,00	63,50
Schrittwinkel	Fuß	Grad	104,50	85,16	104,75	75,50	85,30	90,00
	Hand	Grad	110,50	102,00	127,00	104,00	121,00	103,50
Zeh III zur Mittellinie	Fuß	Grad	- 20,00	—	—	- 19,00	± 0	± 0
	Hand	Grad	+ 10,00	—	—	+ 36,00	+ 57,00	+ 38,00
Fuß	Länge	mm	? 20,00	—	? 20,00	22,00	23,00	? 20,00
	Breite	mm	—	—	—	—	19,00	—
Hand	Länge	mm	? 13,90	—	—	15,00	15,50	16,00
	Breite	mm	? 13,20	—	—	17,00	18,00	17,00
Fuß	Zeh I	mm	3,50	—	—	7,00	7,00	5,00
	II	mm	7,50	—	—	9,00	9,00	8,00
	III	mm	9,60	—	—	—	11,00	10,50
	IV	mm	—	—	—	—	12,00	—
	V	mm	—	—	—	—	? 8,00	—
Hand	Zeh I	mm	3,20	—	—	3,80	5,00	3,00
	II	mm	4,00	—	—	5,40	? 5,50	7,00
	III	mm	—	—	—	7,00	8,50	8,50
	IV	mm	—	—	—	6,50	8,00	7,00
Stride: Fußlänge			5,97:1	—	5,63:1	4,06:1	4,28:1	4,65:1
Stride: scheinb. Rumpflänge			1,61:1	1,50:1	1,56:1	1,49:1	1,44:1	1,46:1

Anmerkungen zu den Tabellen: Die positiven und negativen Vorzeichen in der Spalte „Zeh III zur Mittellinie“ bedeuten, daß der Fuß (die Hand) entweder nach innen (+) oder nach außen (-) gedreht ist; es werden nur die maximalen Werte aufgeführt.

Tetrapodenfährten aus dem saarpfalzischen Rotliegenden

7	8	9	10	11	12	13	14	15
K 56	K 60	K 58	K 55	K 59	K 67	K 57	K 12	K 7
90,50	89,50	85,75	92,00	88,33	86,00	65,66	74,75	59,70
65,00	61,66	61,33	61,00	60,50	57,00	55,66	52,50	47,28
59,83	56,66	57,33	54,00	56,60	55,50	50,30	46,33	39,54
15,37	15,75	17,90	19,25	13,00	10,83	16,00	14,62	10,42
46,50	43,50	43,00	41,00	41,00	38,00	43,00	37,83	36,41
42,33	33,00	31,60	33,00	36,50	36,00	36,10	27,83	26,91
62,50	59,00	62,00	61,00	58,50	55,00	49,00	50,00	38,90
88,00	91,00	80,00	95,00	95,16	97,00	71,25	87,50	76,80
96,00	107,00	105,00	99,00	98,16	97,00	87,00	104,50	93,35
- 25 + 9	---	- 8,00	- 12,00	- 7,00	---	± 0	---	---
+ 45,00	---	+ 35,00	+ 70,00	+ 15,00	---	± 0	---	---
? 24,50	? 19,00	19,00	? 20,00	21,00	21,00	? 19,00	---	---
---	---	---	? 18,00	? 20,00	16,50	? 18,00	---	---
14,00	---	14,00	? 14,00	15,00	14,50	? 14,00	---	---
14,00	---	14,00	? 14,50	14,50	12,00	? 13,00	---	---
? 4,00	---	? 3,50	? 4,00	5,00	? 6,50	? 3,00	---	---
9,00	---	8,50	8,00	7,50	8,00	6,00	---	---
11,00	---	10,50	10,00	8,00	8,50	8,00	---	---
---	---	? 11,00	---	12,00	10,50	11,00	---	---
---	---	---	---	6,00	7,00	6,00	---	---
3,00	---	? 3,00	3,00	---	---	3,50	---	---
5,00	---	5,00	5,00	7,00	---	4,50	---	---
7,00	---	? 5,50	6,00	8,00	8,00	6,00	---	---
6,00	---	5,00	5,00	6,00	6,00	4,00	---	---
? 3,7:1	? 4,7:1	4,51:1	? 4,6:1	4,20:1	4,09:1	3,45:1	---	---
1,44+1	1,51:1	1,38:1	1,50:1	1,50:1	1,56:1	1,34:1	1,49:1	1,53:1

				16	17	18	
Material				K 65	K 66	K 6	Holotypus
Stride		mm		56,16	54,75	52,60	92,00
Pace	Fuß	mm		45,25	37,66	36,60	61,00
	Hand			38,87	36,00	32,50	53,50
Abstand	Hand- Fuß	mm		11,70	9,75	7,80	9,40
Gangbreite	Fuß	mm		34,62	27,00	25,50	38,25
	Hand			27,37	22,50	20,10	24,50
scheinb. Rumpflänge		mm		38,66	33,75	32,60	52,50
Schrittwinkel	Fuß	Grad		75,33	89,50	89,60	100,66
	Hand			89,33	103,00	105,00	125,83
Zeh III zur Mittellinie	Fuß	Grad		—	± 0	—	—
	Hand			—	± 0	+ 17,00	—
Fuß	Länge	mm		—	13,86	? 11,00	—
	Breite			—	9,86	? 10,50	—
Hand	Länge	mm		—	11,20	? 7,50	—
	Breite			—	7,73	? 8,50	—
Fuß	Zeh I	mm		—	2,13	? 2,50	—
	II			—	3,73	4,00	—
	III			—	6,13	5,00	—
	IV			—	—	5,50	—
	V			—	—	4,20	—
Hand	Zeh I	mm		—	1,86	2,20	—
	II			—	2,66	2,70	—
	III			—	4,53	3,20	—
	IV			—	2,66	? 3,20	—
Stride: Fußlänge				—	3,95:1	4,80:1	—
Stride: scheinb. Rumpflänge				1,45:1	1,53:1	1,60:1	1,71:1

Belastungsverhältnisse

Bei den Fußindrücken herrscht hoher Innendruck vor, wodurch der Fuß in eine Pronationshaltung gezwungen worden sein muß. Während des Abrollens wird der Druck zunehmend auf die Zehen I bis IV verlagert. Die Handindrücke zeigen in der Regel gleichmäßigere Druckverteilung an.

Variationsbreite

Über die Variationsbreite der einzelnen Fährtengrößen s. Tab. 1, die morphologische Variationsbreite s. Abb. 3–10. Im Falle der Hinterextremitäten werden infolge des hohen Innendruckes in der Regel die äußeren lateralen und proximalen Abschnitte nicht zum Abdruck gelangen. Eine häufige und für *Saurichnites salamandroides* recht typische Überlieferungsform läßt vom Fuß nur die Zehenspitzen erkennen, wie dies ungefähr in Abbildung 8 angedeutet ist. Einen ganz entscheidenden Einfluß auf das morphologische Erscheinungsbild übt die Größe der Hand-Fuß-Abstände aus. Bei relativ großen Abständen sind die Hand- und Fußindrücke klar unterscheidbar. Sehr oft kommt es aber zu einer weitgehenden Überlagerung der Handindrücke durch die Fußindrücke (= primäres Übertreten). In diesen Fällen sind die Hand- und Fußindrücke kaum eindeutig voneinander zu trennen (Abb. 7 B).

Die Handindrücke sind infolge der gleichmäßigeren Druckverteilung meist vollständiger überliefert als die Fußindrücke. Auch bei guter Erhaltung zeigen sie nur vier Zehen, daher ist davon auszugehen, daß die Vorderextremitäten wahrscheinlich vierzehig waren, was aber nicht heißen soll, daß sie keinen Praepollex besaßen, der nicht eingedrückt wurde.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen (Abb. 11 A)

Basierend auf den Daten der Fährte K 51 wurde eine Rekonstruktion der Körperproportionen versucht (Tab. 2).

Orthotaxonomische Interpretation

Die Belastungsverhältnisse der Hinterextremitäten lassen auf einen primitiven amphibischen Fußbau schließen, d. h. auf einen Fußbau, bei dem die proximalen Tarsus-Elemente Tibiale, Intermedium und Fibulare noch nicht zu den funktionellen Einheiten Astragalus und Calcaneus verschmolzen sind (eine derartige Verschmelzung würde m. E. eine wesentlich gleichmäßigere Druckverteilung ergeben). Betrachtet man die hypothetische Rekonstruktion (Abb. 11 A), so könnte man angesichts der kurzen Rumpflänge

Tab. 2: Hypothetische Körperproportionen eines möglichen Erzeugers der Fährte *Saurichnites salamandroides* in mm.

	Vorderextremität	Hinterextremität
Länge insgesamt	39,86	47,22
Länge des propodialen Abschnittes	12,20	14,45
Länge des epipodialen Abschnittes	11,66	12,77
Epipodialer : propodialer Abschnitt	0,95	0,88
Scheinbare Rumpflänge		63,50
coupling value		0,72
hGl, hAc	7,60	9,00

länge und der insgesamt langen Extremitäten einige habituelle Übereinstimmungen mit den im Saar-Nahe-Becken so häufig vorkommenden Branchiosauriern und Micromelerpetontiden (= Dissorophoidea) konstatieren. Einschränkend ist jedoch anzuführen, daß die bisher aus dem Saar-Nahe-Becken bekannten (neotenen) *Branchiosaurus*- und *Micromelerpeton*-Arten meist geringere Werte für das Verhältnis von epipodialen : propodialen Extremitätenabschnitten zeigen als hier aus den Fährten berechnet wurde. Allerdings soll auch ein *Branchiosaurus petrolei* bekannt sein, bei dem das entsprechende Verhältnis größer als 0,7 ist. Damit ist nicht auszuschließen, daß die *Saurichnites salamandroides*-Fährten auf bisher unbekannte, terrestrisch adaptierte Branchiosaurier zurückzuführen sind. Es kann aber auch nicht ausgeschlossen werden, daß diese Fährten von kleinwüchsigen, metamorphosierten *seymouriamorphen* Batrachosauria erzeugt wurden. Denn die Discosaurisciden etwa scheinen sich durch ähnlich hohe Werte für das Verhältnis von epipodialen : propodialen Extremitätenabschnitten auszuzeichnen, wie sie hier für die möglichen Fährtenenerzeuger zu fordern sind. Es soll jedoch noch einmal darauf hingewiesen werden, in welchem Größenordnungsbereich sich die Oberschenkel-(Oberarm-), Unterschenkel-(Unterarm-)Längen der möglichen Fährtenenerzeuger bewegen müßten (in mm):

Oberschenkel	7,50–16,00
Unterschenkel	5,40–15,00
Oberarm	7,00–15,00
Unterarm	7,55–16,00

Diese Werte wurden aus den in Tab. 1 angegebenen Fährten errechnet.

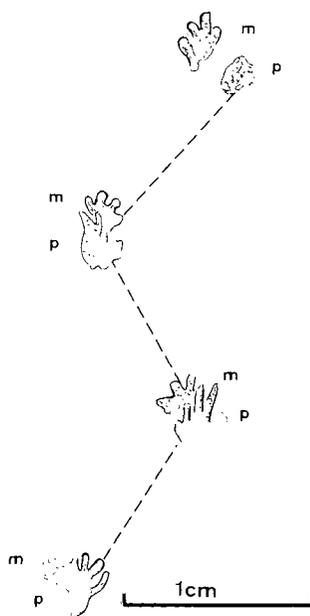


Abb. 5. *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861. Ausschnitt aus der Holotypus-Fährte.

Artenabgrenzung und Beziehungen

Saurichnites salamandroides kann insbesondere mit dem morphologisch recht ähnlichen *Saurichnites incurvatus* verwechselt werden. Größere Fährtenzüge lassen jedoch deutliche Unterschiede erkennen. So ist bei *Saurichnites salamandroides* die Fährtenanordnung strenger alternierend und die infolge geringerer Zehenspreizung schlanker wirkenden Fußabdrücke sind gerader nach vorne ausgerichtet als bei *Saurichnites incurvatus*. Außerdem zeigt *Saurichnites salamandroides* durchschnittlich geringere Gangbreiten, größere Schrittwinkel und ein sehr viel höheres Verhältnis von Stride : scheinbare Rumpflänge. Diese Unterschiede können nicht allein aus unterschiedlichen Ganggeschwindigkeiten resultieren, sondern sie müssen wenigstens zum Teil primär bedingt, d. h. bereits in den Bauplänen der Fährtenherzeuger festgelegt sein. Somit ist eine artliche Trennung der beiden Fährtentaxa durchaus berechtigt.

In den oben genannten Merkmalen stimmt das hier zur Diskussion stehende saarpfälzische Fährtenmaterial gut mit dem Holotypus von *Saurichnites salamandroides* überein (Abb. 5, 9). Allerdings zeigt der Holotypus eine weit deutlicher alternierende Fährtenanordnung als die Mehrheit des saarpfälzischen Materials. Da aber das Verhältnis von Stride : scheinbare Rumpflänge 1,71:1 beträgt, kann davon ausgegangen werden, daß die Holotypus-Fährte bei höherer Ganggeschwindigkeit erzeugt wurde. Dementsprechend sind die Hand-Fuß-Abstände und die Gangbreiten durchschnittlich kleiner und die Schrittwinkel größer als bei dem saarpfälzischen Material.

Morphologische Vergleiche sind schwierig, da die Holotypus-Fährte wenige Einzelheiten erkennen läßt. Im Verlaufe der Fährte ist jedoch ein deutlicher Handeindruck zu erkennen und dieser zeigt keine Spur eines fünften Zehes. Charakteristisch ist das starke primäre Übertreten der Handeindrücke durch die Fußabdrücke, wie es bei dem saarpfäl-

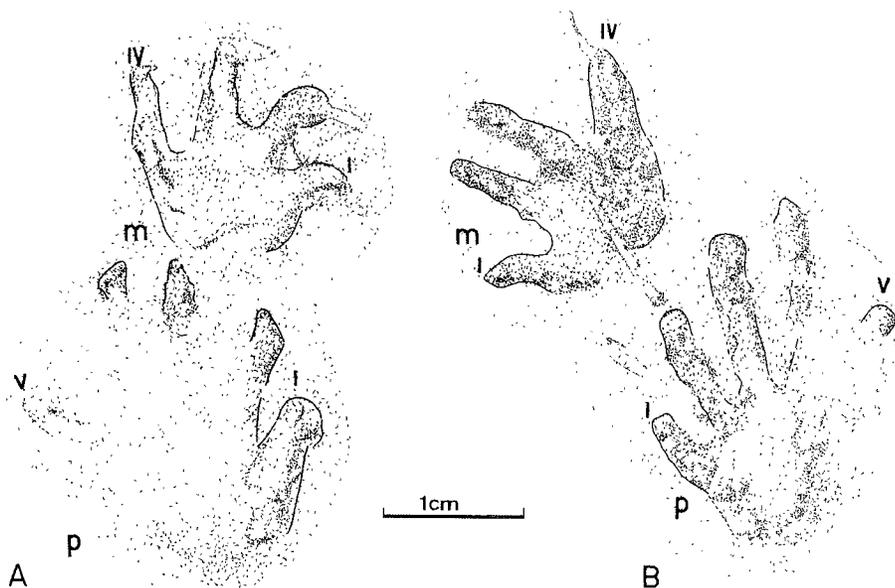


Abb. 6: *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861. A) und B) PIM K 54, zusammengehörige Hand- und Fußabdrücke aus der Fährte Abb. 3A.

zischen Material in ähnlichem Ausmaße auch im Verlauf der Fährte PIM K 8 vorkommt. Die Fährte PIM K 8 wurde ebenfalls bei höherer Ganggeschwindigkeit erzeugt, was deutlich in den hohen Werten für die Schrittwinkel und für das Verhältnis von Stride : scheinbarer Rumpflänge zum Ausdruck kommt. Zusammenfassend kann gesagt werden: Nach Kenntnis der Holotypus-Fährte, die mir in einem Latex-Abguß vorliegt, ist die Zuordnung des hier besprochenen saarpfälzischen Fährtenmaterials zu der Art *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861 gerechtfertigt.

Zur Nomenklatur und Taxonomie von *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861

1861 führte GEINITZ den Gattungsnamen *Saurichnites* informal – in erster Linie wohl als eine Sammelbezeichnung für Tetrapodenfährten überhaupt – ein. Im folgenden verfuhr er jedoch streng im Sinne der zoologischen Nomenklaturregeln, indem er dieser Gattung die beiden nominellen Fährtenarten *Saurichnites salamandroides* und *Saurichnites lacertoides* zuwies, ohne allerdings eine der beiden Arten als Typus der Gattung zu benennen. Da aber *Saurichnites lacertoides* eine von *Saurichnites salamandroides* gänzlich abweichende taxonomische Einheit repräsentiert, wurde es in der Folgezeit anderen Gattungen zugewiesen – etwa *Protritonichnites* POHLIG, 1892. Somit verbleibt einzig *Saurichnites salamandroides* als ursprünglich der Gattung *Saurichnites* zugeordnete Art. Damit definiert *Saurichnites salamandroides* den Umfang und die Besonderheiten der Gattung und muß als Typus-Art aufgefaßt werden (= Typus-Festlegung durch Elimination). HAUBOLD (1970) will nun die Identität von *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861 mit *Ichnium*

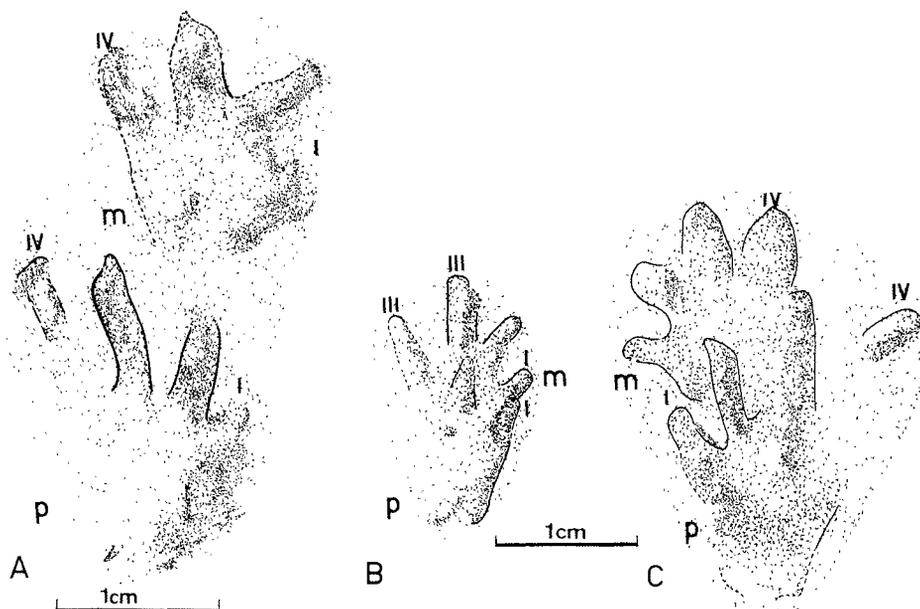


Abb. 7: *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861. A) PIM K 58, Vorkommen s. Abb. 3; B) PIM K 8, Handeindruck (m) wird vom Fußeindruck (p) weitgehend überlagert; C) PIM K 8, Handeindruck (m) wird vom Fußeindruck (p) nur teilweise übertreten. B) und C) Lauterecken-Odernheim-Schichten (L–O 7) bei Odernheim.

anakolodactylum PABST, 1900, das von NOPCSA (1923) in *Anthichnium anacolydactylum* umbenannt wurde, erkannt haben. (Nach HOLUB & KOZUR 1981 hat jedoch *Ichnium tetradactylum* PABST, 1897 noch vor *Ichnium anakolodactylum* PABST, 1900 Priorität.) Selbst wenn die Identität dieser beiden Formen gesichert wäre, hätte der Name *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861 niemals unterdrückt werden dürfen, da es zum einen der älteste verfügbare Name ist, und zum anderen sich NOPCSA bei seiner Namensänderung überhaupt nicht auf den Holotypus bezogen hatte, sondern auf PABSTs thüringisches Fährtenhandstück. Aber gerade diese Identität wird von HOLUB & KOZUR (1981) negiert. Denn nach den genannten Autoren bestehen einerseits erhebliche Größenunterschiede zwischen *Saurichnites salamandroides* und *Ichnium anakolodactylum* (die Frage ist, inwieweit hier die mögliche Variationsbreite berücksichtigt wurde), andererseits sollen Neufunde aus dem Stratum typicum der Typus-Lokalität den Beweis dafür erbracht haben, daß *Saurichnites salamandroides* eine fünfzehige Hand besitzt im Gegensatz zu *Anthichnium tetradactylum*, bei welchem die Hand „echt“ vierzehig sein soll. Somit sehen HOLUB & KOZUR *Anthichnium tetradactylum* (PABST, 1897) als eigenständige Art an. Ob dies berechtigt ist oder nicht, mag dahingestellt bleiben. Auf keinen Fall berührt dieses Problem jedoch die Nomenklatur und die Taxonomie des hier zur Diskussion stehenden saarpfälzischen Materials, da dieses einzig und allein auf den die Art *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861 definierenden Holotypus bezogen wurde. Somit umfaßt das saarpfälzische *Saurichnites salamandroides*-Material Fährten, die in folgenden Merkmalen mit dem Holotypus mehr oder weniger gut übereinstimmen:

- Deutlich alternierende Fährtenanordnung
- Schlanke, gerade nach vorne ausgerichtete Fußindrücke
- Vierzehige Handeindrücke
- Relativ geringe Gangbreiten und große Schrittwinkel, insbesondere der Vorderextremitäten
- Verhältnis Stride : scheinbare Rumpflänge in der Regel größer als 1,4:1.

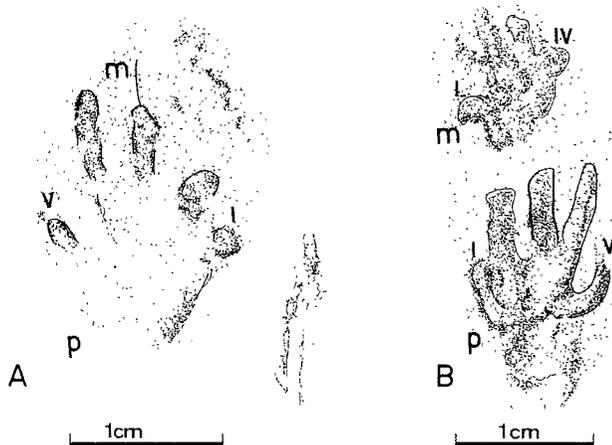


Abb. 8: *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861. A) PIM K 61, vom Fußendruck sind nur die Zehenspitzen I bis V deutlich zu erkennen, die Position des Handeindrucks (m) ist nur zu ahnen; B) PIM K 62, eine für weiches Sediment typische Überlieferungsvariante. Beide: Nahe-Gruppe (N 4).

Folgt man allerdings der Auffassung von HOLUB & KOZUR, so müßte der taxonomische Umfang auch auf solche Formen erweitert werden, die in den meisten dieser Punkte von dem Holotypus abweichen. Denn sie wollen nicht nur erkannt haben, daß *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861 in Wirklichkeit fünfzehige Handeindrücke besitzt (was an dem Holotypus mit Sicherheit nicht der Fall ist), sondern auch in allen Einzelheiten mit *Amphisauropus imminutus* HAUBOLD, 1970 übereinstimmt. Damit wäre *Amphisauropus imminutus* jüngerer Synonym zu *Saurichnites salamandroides*. Allerdings ist die Argumentation von HOLUB & KOZUR (1981, S. 154) nur sehr schwer zu verstehen und auch in einigen wesentlichen Punkten falsch. So hatte nämlich HAUBOLD bei der Aufstellung der Art *Amphisauropus imminutus* die Prioritätenregelung mißachtet. Vor *A. imminutus* hatte *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901 Priorität, was auch von HOLUB & KOZUR nicht nur anerkannt, sondern nachdrücklich betont wird. Allein schon aus den Abbildungen bei FRITSCH (1901) ergibt sich, daß *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861 und *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901 – jeweils bezogen auf die Holotypen – nichts miteinander gemeinsam haben.

HOLUB & KOZUR argumentieren aber nun dahingehend: Wenn sich *Amphisauropus imminutus* als jüngerer Synonym zu *Saurichnites salamandroides* erweist, müßte *Saurichnites incurvatus* zwangsläufig ebenfalls Synonym zu *Saurichnites salamandroides* sein. Dies ist nach den allein ausschlaggebenden Holotypen falsch. *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901 ist eine selbständige Art und bei Bezugnahme auf dieses Taxon muß der bei FRITSCH (1901) abgebildete Holotypus berücksichtigt werden. Aber gerade dies hatte HAUBOLD (1970) umgangen, indem er auf neu aufgefundenem Material des Thüringer Waldes eine neue Gattung und Art begründete und *Saurichnites incurvatus* als Synonym zu dieser Art erkannte. Dieses Vorgehen ist nach den Internationalen Regeln der zoologischen Nomenklatur unzulässig. In Wirklichkeit müßte *Amphisauropus imminutus* HAUBOLD, 1970 als jüngerer subjektives Synonym zu *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901 erkannt werden. Nach den Abbildungen des Holotypus JF 20 bei HAUBOLD (1970, S. 105, Abb. 7 D) zu urteilen, ist diese Synonymie durchaus wahrscheinlich. Allerdings bildet HAUBOLD vom Holotypus nur „Einzelfährten“, also keine zusammenhängende Fährte, ab, was natürlich die Vergleichsmöglichkeiten stark einschränkt. Aber auch der Paratypus JF 52, der von HAUBOLD als die typischere *Amphisauropus imminutus*-Fährte betrachtet wird (mündl. Mitt.) zeigt eine Fährtenanordnung und -morphologie, die weitaus besser mit *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901 als mit *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861 übereinstimmt. Es ist deshalb unverständlich, wie HOLUB & KOZUR zu der Ansicht gelangen können, daß *Amphisauropus imminutus* HAUBOLD, 1970 und *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861 in allen Einzelheiten miteinander übereinstimmen.

HOLUB & KOZUR geben für das von ihnen neu aufgefundene Material aus dem Kalná-Horizont, welches sie der Art *Saurichnites salamandroides* zuordnen wollen, weder Maße noch eine nähere Beschreibung an. Sie verweisen darauf, daß alle sonstigen Merkmale für *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861 emend. bei HAUBOLD (1970, 1973) unter *Amphisauropus imminutus* genannt sind; dies ist falsch. HAUBOLD hat sich bei der Beschreibung der Besonderheiten der Art *Amphisauropus imminutus* auf Material aus dem Thüringer Wald gestützt, also keinesfalls auf den Holotypus von *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861, dieser war bei ihm Typus der Art „*Anthichnium salamandroides*“. Aus diesem Grunde kann die Beschreibung HAUBOLDS von *Amphisauropus imminutus* niemals zur Charakterisierung der Art *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861 herangezogen werden. Zusammenfassend kann also gesagt werden:

– *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861 wird alleine durch seinen Holotypus definiert.

- *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901 ist kein Synonym zu *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861, sondern eine eigenständige Art.
- *Amphisauropus imminutus* HAUBOLD, 1970 ist wahrscheinlich jüngeres subjektives Synonym zu *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901.

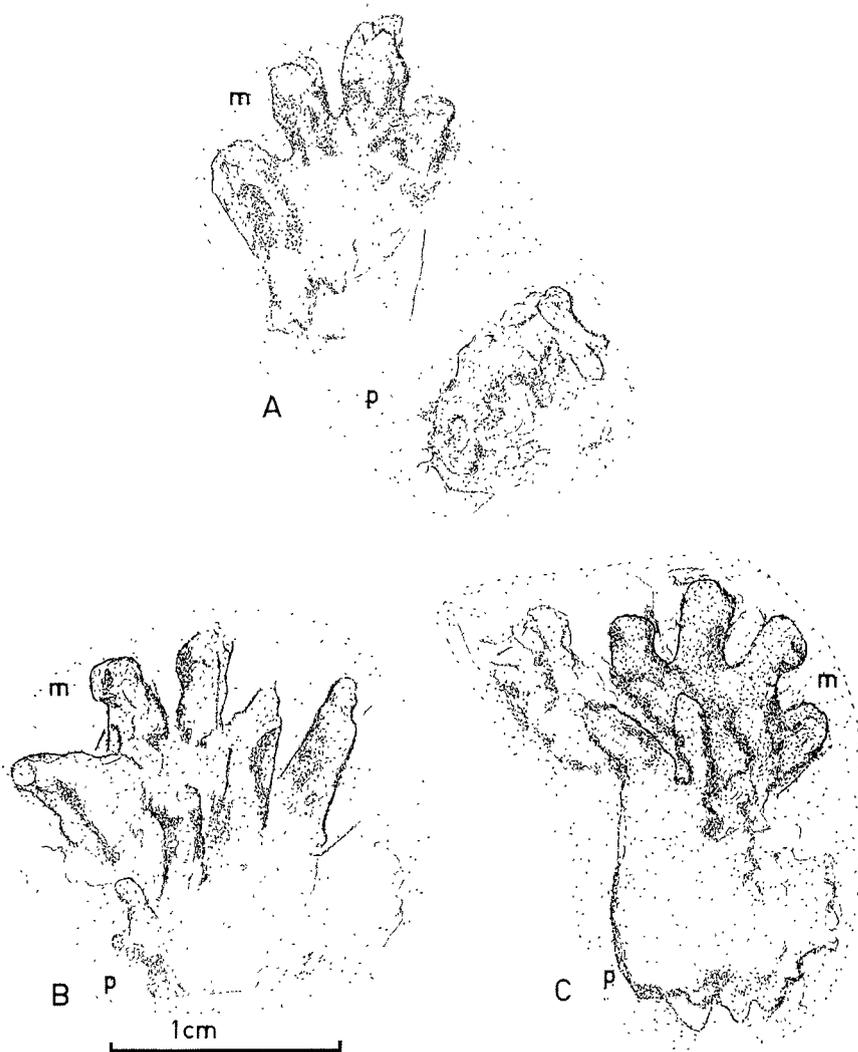


Abb. 9: *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861. Zusammengehörige Hand- (m) und Fußindrücke (p) aus der Holotypus-Fährte.

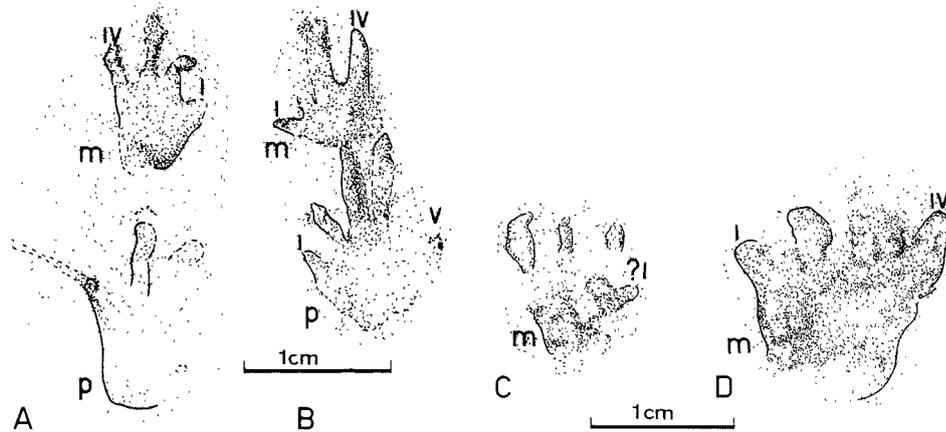


Abb. 10: *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861. A) und B) PIM K 66, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 6) bei Jeckenbach; C) ein fraglicher Handeindruck, Altenglan-Schichten (A) bei Altenglan; D) Ssch, Handeindruck, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 4) bei Langenbach.

4.2. *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901

Abb. 11 C, 12-22; Tab. 3, 4

1901 *Saurichnites incurvatus*. – FRITSCH, Die Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, S. 97, Abb. 394 (10).

1901 *Saurichnites salamandroides*. – FRITSCH, dto., S. 94, Abb. 394 (3).

1970 *Amphisauropus imminutus*. – HAUBOLD, Versuch einer Revision der Amphibienfährten des Karbon und Perm, S. 103, Abb. 7 D, 20, Tab. 6.

1981 *Saurichnites salamandroides* (part.). – HOLUB & KOZUR, Revision einiger Tetrapodenfährten des Rotliegenden und biostratigraphische Auswertung der Tetrapodenfährten des obersten Karbon und Perm, S. 154.

Holotypus: Nationalmuseum Prag, Inv.-Nr. CGH 3501 (?).

Locus typicus: Ober-Kalná.

Stratum typicum: ? Kalná-Horizont.

Material: PIM K 89 bis PIM K 106, PIM K 12, PIM K 14, PIM K 15.

Vorkommen: Sicher ab Lauterecken-Odernheim-Schichten bis Standenbühl-Schichten.

Beschreibung

Fährtenanordnung und Proportionen (Abb. 12, 13; Tab. 3): Quadrupede Fährten mit zum Teil nur schwach alternierender Fährtenanordnung, Handeindrücke wechselnd dicht vor den Fußindrücken liegend. Gangbreiten der Hinterextremitäten immer deutlich höher als die der Vorderextremitäten. Schrittwinkel der Hinterextremitäten liegen häufig unter 80 Grad. Verhältnis Stride : scheinbare Rumpflänge in der Regel geringer als 1,4:1. Scheinbare Rumpflängen zwischen 47 und 74 mm.

Morphologie der Fußindrücke (Abb. 15 A, B)

Fünzföhrig, Zeh IV am längsten, Zeh V zurückliegend. Zehenspreizungen variabel, Zehenwinkel I/IV bis 81 Grad, I/V 75 bis 83 Grad. Zehenendungen stumpf. Fußsohle bei

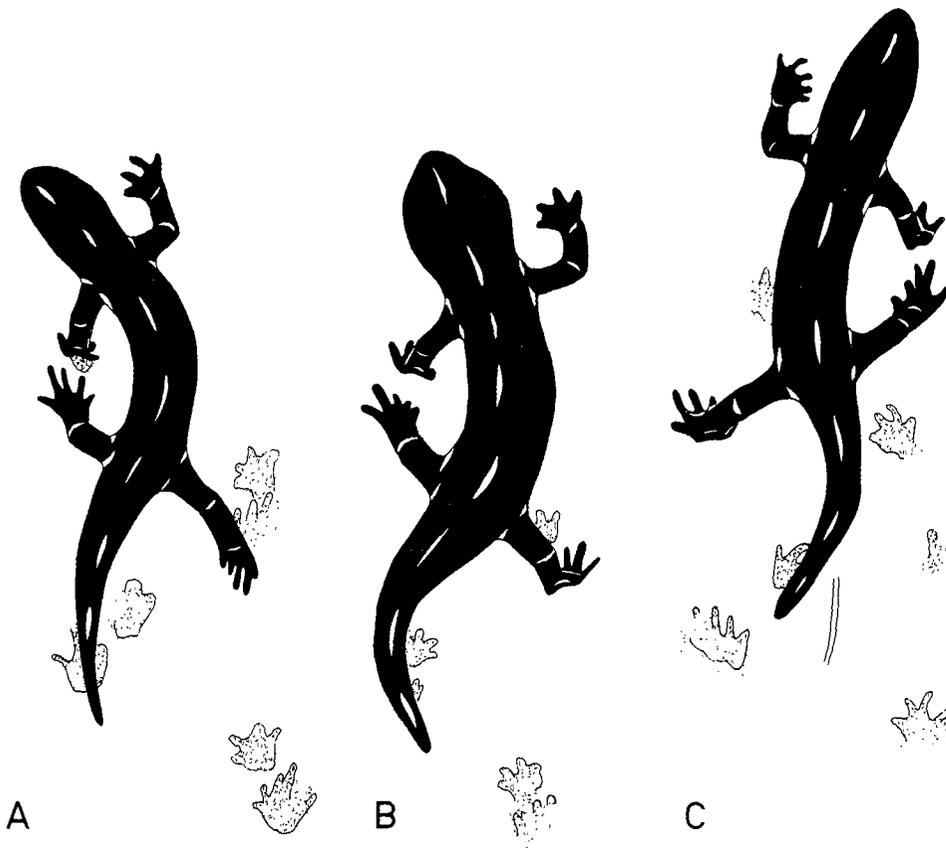


Abb. 11: Hypothetische Rekonstruktionen der Körperproportionen möglicher Fährtenerezeuger. A) zu *Saurichnites salamandroides*; B) zu *Limnopus palatinus* nov. ichnospec.; C) zu *Saurichnites incurvatus*. Größenverhältnisse s. Tab. 2, 4 u. 6.

vollständiger Überlieferung breit rechteckig bis subquadratisch. Keine Sohlen- oder Phalangenpolster deutlich überliefert, damit auch keine Hinweise auf die Phalangenzahl. Fußabdrücke in der Regel etwas breiter als lang und nach außen gedreht.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 17, 19 A, B)

Kleiner als Fußabdrücke und ebenfalls (!) fünfzehig, Zeh I weit innen liegend, Zeh V zurückliegend; Zeh IV am längsten. Zehenspreizungen sehr variabel, Zehenswinkel I/IV zwischen 66 und 110 Grad, I/V zwischen 70 und 140 Grad. Zehensendungen stumpf. Sohle breit rechteckig bis subquadratisch. Keine deutlichen Hinweise auf Sohlen- oder Phalangenpolster, Handeindrücke oft stark nach innen gedreht. Handlängen bis 16 mm.

Belastungsverhältnisse

Aus den Fußabdrücken läßt sich hoher Innendruck ableiten. Nach distal kann der Belastungsdruck kontinuierlich zunehmen, er kann sich jedoch auch verringern, um an den

Tab. 3: *Saurichnites incurvatus*.

			1	2	3	4	5	6
Material			K 107	K 92	K 100	K 89	K 12	K 95
Stride		mm	105,00	73,87	97,00	82,66	87,00	93,00
Pace	Fuß	mm	78,66	76,60	76,00	75,40	74,50	74,00
	Hand		72,00	57,40	71,00	57,16	69,25	62,00
Abstand	Hand- Fuß	mm	24,62	24,00	19,50	29,60	19,83	23,16
Gangbreite	Fuß	mm	57,33	67,30	58,00	58,83	55,75	56,75
	Hand		50,16	41,10	49,00	40,40	48,00	40,50
scheinb. Rumpflänge		mm	74,50	59,33	70,00	68,33	67,50	68,00
Schrittwinkel	Fuß	Grad	82,50	56,50	79,00	66,33	80,00	77,50
	Hand		91,50	82,87	91,00	85,20	91,50	96,00
Zeh III zur Mittellinie	Fuß	Grad	—	- 32,00	—	- 51+ 27	—	—
	Hand		—	+ 27,00	—	+ 67,00	—	—
Fuß	Länge	mm	19,00	? 22,50	—	? 23,00	? 21,00	—
	Breite		23,00	—	—	—	—	—
Hand	Länge	mm	15,00	16,00	—	? 18,00	—	? 15,00
	Breite		18,00	19,00	—	? 18,00	—	—
Fuß	Zeh I	mm	—	7,50	—	—	—	—
	II		—	9,00	—	—	—	—
	III		—	? 12,00	—	—	—	—
	IV		—	—	—	—	—	—
	V		—	—	—	—	—	—
Hand	Zeh I	mm	—	4,50	—	4,50	—	—
	II		—	7,00	—	5,00	—	—
	III		—	8,00	—	8,00	—	—
	IV		—	6,00	—	6,00	—	—
	V		—	—	—	—	—	—
Stride: Fußlänge			5,52:1	? 3,3:1	—	3,59:1	? 4,1:1	—
Stride: scheinb. Rumpflänge			1,40:1	1,24:1	1,38:1	1,20:1	1,28:1	1,36:1

			16	17
Material			K 15	K 99
Stride		mm	77,33	65,00
Pace	Fuß Hand	mm	58,85	55,37
			55,66	45,87
Abstand	Hand- Fuß	mm	28,78	14,60
Gangbreite	Fuß Hand	mm	45,80	45,25
			39,00	31,75
scheinb. Rumpflänge		mm	68,16	47,16
Schrittwinkel	Fuß Hand	Grad	78,75	71,00
			90,00	90,16
Zeh III zur Mittellinie	Fuß Hand	Grad	—	—
			—	—
Fuß	Länge Breite	mm	—	—
			—	—
Hand	Länge Breite	mm	—	—
			—	—
Fuß	Zeh I	mm	—	—
	II		—	—
	III		—	—
	IV		—	—
	V		—	—
Hand	Zeh I	mm	—	—
	II		—	—
	III		—	—
	IV		—	—
	V		—	—
Stride: Fußlänge			—	—
Stride: scheinb. Rumpflänge			1,13:1	1,37:1

Zehenspitzen erneut anzusteigen. Die Handeindrücke zeigen oft eine bevorzugte Belastung der mittleren Handabschnitte, was zu einer drei- oder vierzehigen Überlieferung führt.

Variationsbreite

Die Variationsbreite der wichtigsten Fährtengrößen zeigt Tab. 3, die Abbildungen 12–22 verdeutlichen die morphologische Variationsbreite. Die Vollständigkeit der Fußindrücke hängt im wesentlichen von der Höhe des Innendruckes ab. Zeh I ist in der Regel immer zu erkennen, die übrigen Zehen erscheinen mehr oder weniger vollständig bzw. unvollständig oder fehlen ganz. Bei den Handeindrücken können infolge bevorzugter Belastung der mittleren Handpartien die Zehen I und/oder V fehlen, in der Regel liegen die Handeindrücke also in drei- oder vierzehiger Überlieferung vor. Sowohl die Hand- als auch die Fußzehen können in Schleifspuren spitz oder hakenförmig (= sogenannte „*incurvatus*“-Variante bei HAUBOLD 1973, S. 11) enden.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen (Abb. 11 C): Aus der Fährte PIM K 89 wurden die in Tabelle 4 dargestellten Körpermaße errechnet.

Wie der coupling value andeutet, kann der Fährtenerezeuger ein relativ kurzrumpfiges und hochbeiniges Tier gewesen sein (Abb. 11 C). Sehr interessant ist dabei folgendes: Mit den errechneten Oberschenkellängen lassen sich die teilweise hohen Gangbreiten nur unter der Annahme einer starken Auswärtsneigung der Unterschenkel erreichen. Damit wäre auch die starke Tendenz zur Auswärtsorientierung der Fußachsen zu erklären.

Orthotaxonomische Interpretation

Die Belastungsverhältnisse der Hinterextremitäten lassen auf einen primitiv amphibischen Fußbau schließen. Wegen der Fünfzehigkeit der Hände können die Erzeuger etwa unter kleinwüchsigen Batrachosaurier vermutet werden. Tendenzen zu ähnlichen Extremitätenproportionen, wie sie hier aus den Fährten hypothetisch ermittelt wurden, zeigen die Discosaurisciden. So ist nicht auszuschließen, daß die *Saurichnites incurvatus*-Fährten auf kleinwüchsige, in den Proportionen Discosaurisciden-ähnliche, aber metamorphosierte Batrachosaurier zurückzuführen sind. Aber auch Temnospondylen mit Praepollex sind als Erzeuger dieser Fährten nicht von vornherein auszuschließen.

Tab. 4: Hypothetische Körperproportionen eines möglichen Erzeugers der Fährte *Saurichnites incurvatus* in mm.

	Vorderextremität	Hinterextremität
Länge insgesamt	45,30	59,80
Länge des propodialen Abschnittes	13,90	18,30
Länge des epipodialen Abschnittes	13,40	18,50
Epipodialer : propodialer Abschnitt	0,96	1,01
Scheinbare Rumpflänge		68,00
coupling value		0,64
hAc, hGl	8,70	11,50

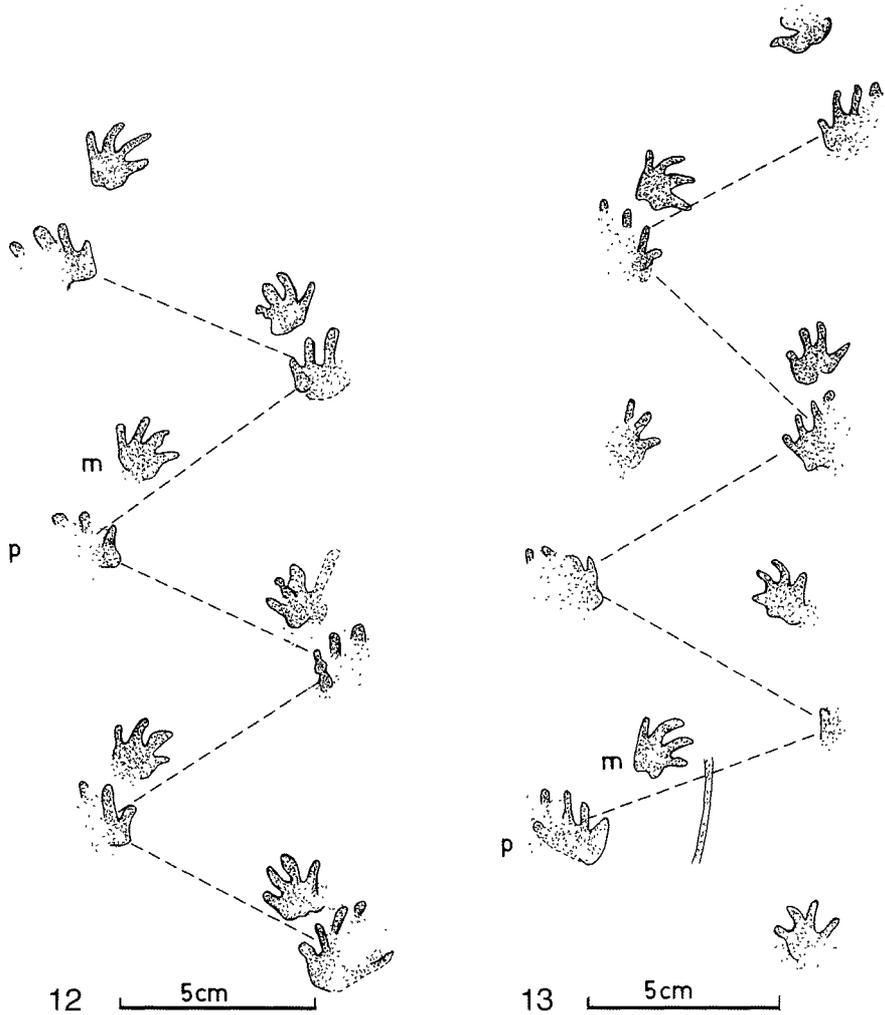


Abb. 12: *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901. PIM K 92, die Fußeindrücke werden durch die strich-punktierten Linien verbunden. Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 7) bei Lettweiler.

Abb. 13: *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901. PIM K 89, im unteren Teil der Fährte ist eine Schwanzschleifspur angedeutet. Vorkommen s. Abb. 12. Die Fußeindrücke werden durch die strich-punktierten Linien verbunden.

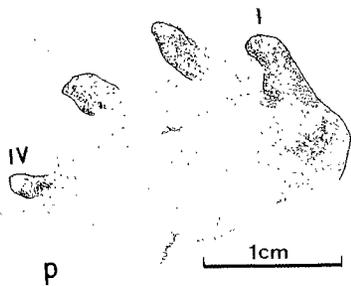
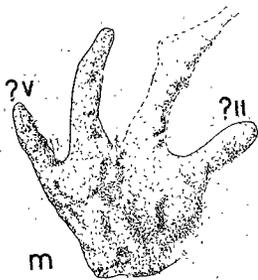


Abb. 14: *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901. PIM K 92, zusammengehöriger Hand- (m) und Fußeindruck (p) aus der Fährte der Abb. 12.

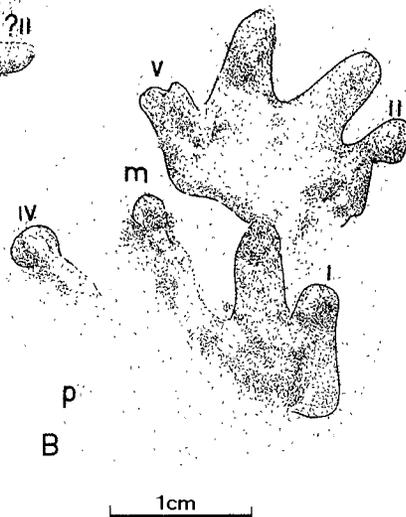
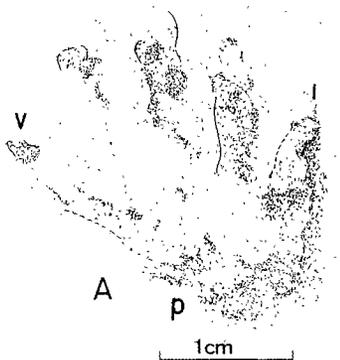
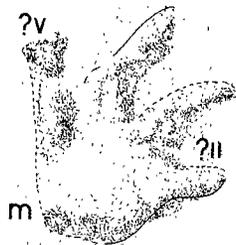


Abb. 15: *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901. A) PIM K 89, Vorkommen s. Abb. 12; B) PIM K 106, Nahe-Gruppe (N 4) bei Monzingen.

Artabgrenzung und Beziehungen

Nach den Abbildungen bei FRITSCH (1901) zu urteilen, stimmt das saarpfälzische Material morphologisch recht gut mit dem Holotypus überein. Hervorzuheben ist hier insbesondere der relativ breite Fußbau. Dabei stört es keineswegs, daß bei dem Holotypus die Zehenproportionen durch Gleitspuren verfälscht sind, da diese eindeutig als solche zu erkennen sind (HAUBOLD 1973, S. 11), und auch bei dem saarpfälzischen Material derartige, von der Substratbeschaffenheit abhängige morphologische Varianten beobachtet werden können. Vergleiche in der allgemeinen Fährtenanordnung sind etwas schwierig, weil das hier als Holotypus zu geltende Handstück offensichtlich keine kontinuierlich erzeugte Fährte erkennen läßt. Auch bei einem anderen Handstück (FRITSCH 1901, Abb. 394; 3) scheint die Fährtenanordnung etwas „gestört“ zu sein. Allerdings läßt sich aus dieser Abbildung die Tendenz zu einer nur schwach alternierenden Fährtenanordnung und zu einer Auswärtsorientierung der Fußachsen ableiten. Und diese spezifischen Merkmale treten auch bei dem saarpfälzischen Material auf. Aus den genannten Gründen halte ich eine Zuordnung des saarpfälzischen Materials zu der Art *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901 für berechtigt.

Die meist vierzehige Überlieferung der Handeindrücke erhöht die Verwechslungsgefahr mit dem morphologisch sehr ähnlichen *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861. Die Kriterien, die eine Trennung der beiden Arten dennoch möglich erscheinen lassen, wurden bereits bei *Saurichnites salamandroides* kurz abgehandelt. Im Becken von Lodève kommen in der „Zone de Transition“ Fährten vor, die sehr an *Saurichnites incurvatus* erinnern und von HEYLER & LESSERTISSEUR (1963, S. 148, Abb. 13, Taf. 3 (1) als *Crenipes*

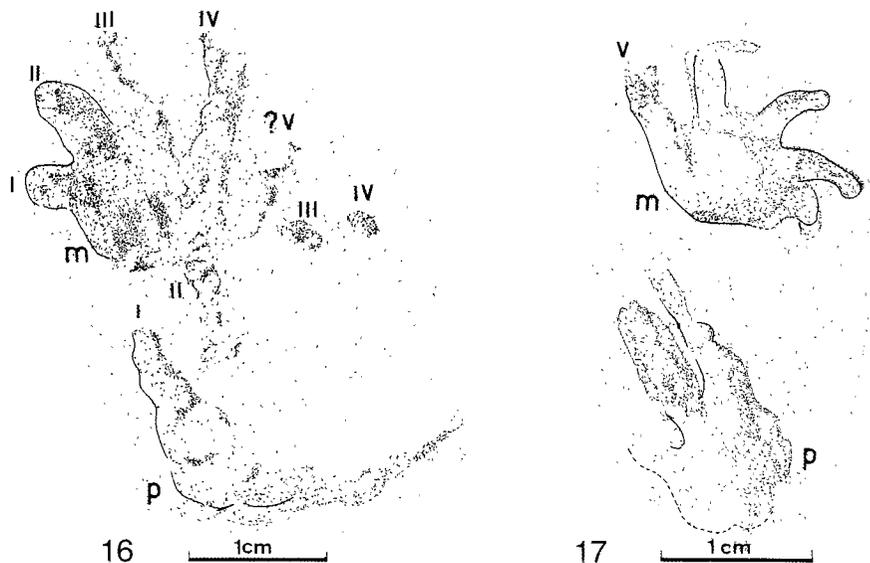


Abb. 16: *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901. PIM K 92, zusammengehöriger Hand- (m) und Fuß- (p) eindruck aus der Fährte der Abb. 12.

Abb. 17: *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901. PIM K 103, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 7) bei Odernheim.

abscurvus beschrieben wurden. Neben gewissen Übereinstimmungen in den Fährtenproportionen (nach eigenen Messungen) – besonders hinsichtlich der Gangbreiten von Vorder- und Hinterextremitäten – bestehen durchaus auch Gemeinsamkeiten in den Belastungsverhältnissen und der allgemeinen Morphologie. Auch ist eine teilweise starke Auswärtsdrehung der Fußeindrücke zu verzeichnen. Leider scheint der bisherige Materialumfang einen Nachweis der Fünfzehigkeit der Handeindrücke nicht zu erlauben, so daß die mögliche Identität mit *Saurichnites incurvatus* nicht weiter untermauert werden kann. Im Gegensatz dazu wollen HOLUB & KOZUR (1981, S. 163) auf dem von HEYLER & LESSERTISSEUR (1963, Taf. 3 (1)) veröffentlichte Foto einen fünften Handzeh erkannt haben und ordnen diese Fährte der Gattung *Palmichnus* zu, deren Erzeuger sicherlich unter den Reptilien zu suchen sind. Diese Deutung entbehrt der notwendigen Grundlagen. Denn zum einen ist die „starke Einwärtskrümmung“ der Zehen bei *Crenipes abscurvus* (= bei HOLUB & KOZUR im übrigen als *Crenipes abscurus* in falscher Schreibweise zitiert) keine primäre Erscheinung wie bei *Palmichnus*, sondern auf Schleifspuren zurückzuführen, zum anderen aber zeigen die *Palmichnus*-Fährten nach meiner Kenntnis keine derart einseitig belasteten Fußeindrücke. Hoher Innendruck, wie er aus den Fußeindrücken von *Crenipes abscurvus* abzuleiten ist, deutet m. E. immer auf einen Fußbau hin, bei dem Astragalus und Calcaneus noch nicht als funktionelle Einheit ausgebildet sind. Es ist deshalb kaum möglich, *Crenipes abscurvus* auf die Reptilfährten-Gattung *Palmichnus* zu beziehen. Auch HEYLER & LESSERTISSEUR (1963) zählten diese *Crenipes abscurvus*-Fährte mit einigen anderen zu der Gruppe der stegocephaloiden Fährten, was aus den genannten Gründen durchaus zu unterstützen ist.

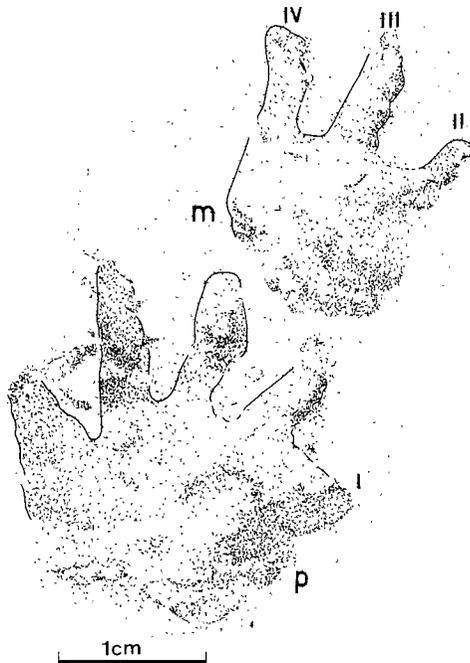


Abb. 18: *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901. PIM K 104; Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 9) bei Kappeln.

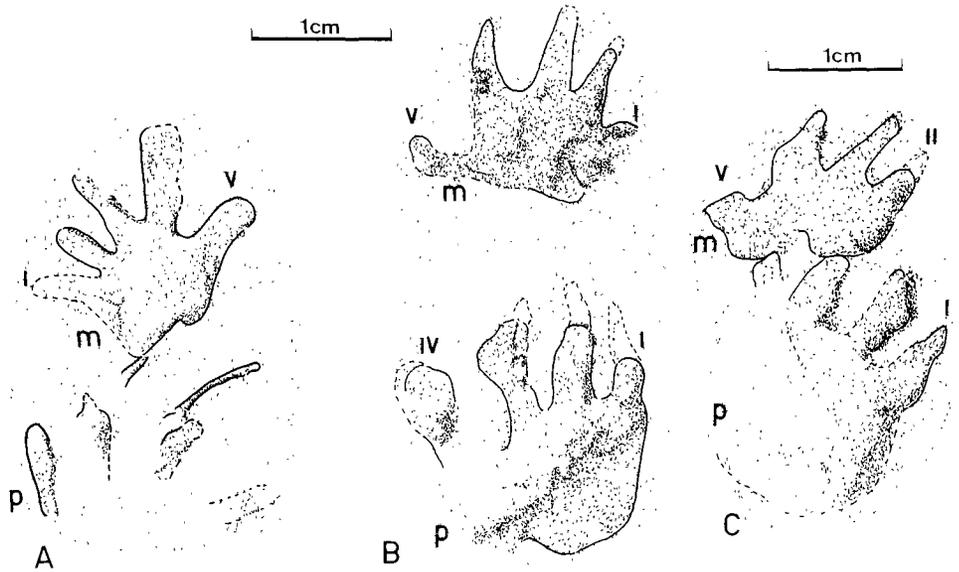


Abb. 19: *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901. A) PIM K 98; Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 9) bei Jeckenbach; B) und C) PIM K 99; Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 6) bei Jeckenbach.

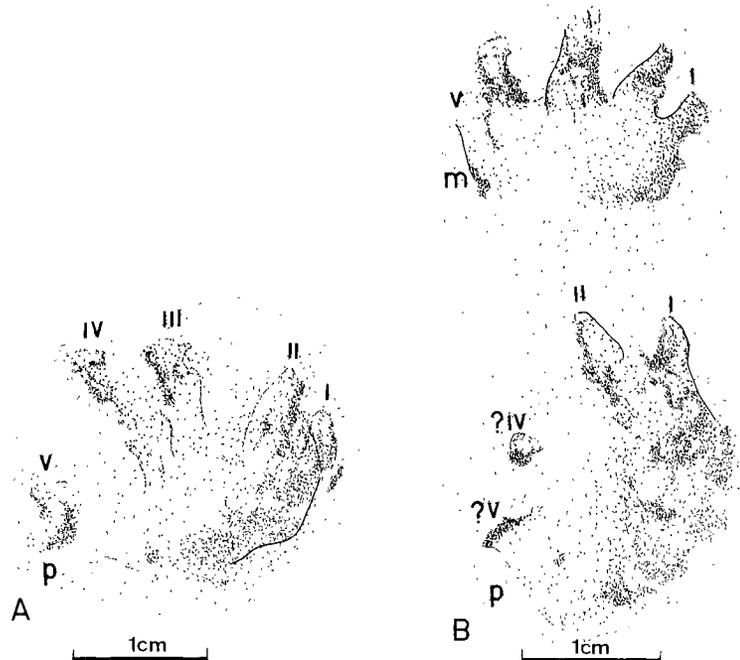


Abb. 20. *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901. PIM K 107, Nahe-Gruppe (N 8) bei Nierstein.

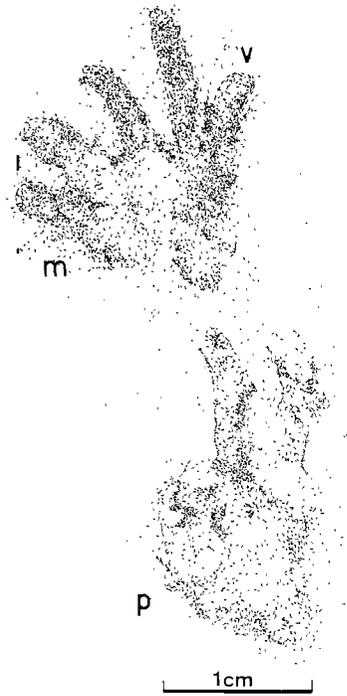


Abb. 21: *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901. PIM K 90; Vorkommen s. Abb. 12.

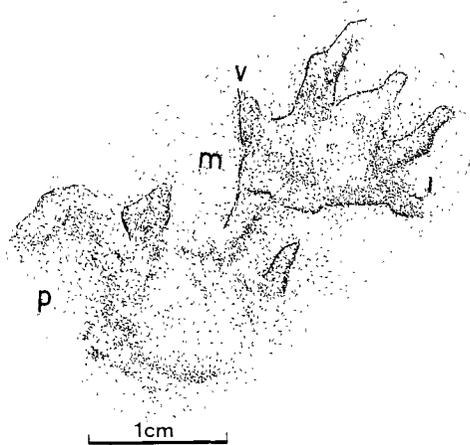


Abb. 22: *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901. PIM K 101, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 10) bei Imsweiler.

Zur Nomenklatur und Taxonomie von *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901

Nach HAUBOLD (1973, S. 11) hat *Saurichnites comaeformis* FRITSCH, 1895 noch vor *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901 Priorität. Doch weder aus den Beschreibungen noch aus den Abbildungen bei FRITSCH (1895, 1901) lassen sich Merkmale ableiten, die zur zweifelsfreien Abgrenzung des Taxon herangezogen werden könnten. Würde *Saurichnites comaeformis* nomenklatorisch wirksam werden, so wäre dies der nomenklatorischen und taxonomischen Klarheit auf die Dauer gesehen nur abträglich. In diesem Zusammenhang soll auch daran erinnert werden, daß HOLUB & KOZUR (1981) die Synonymie von *S. comaeformis* und *S. incurvatus* in Frage stellen. Im Interesse der Stabilität des Systems ist es daher besser, *Saurichnites comaeformis* als Nomen dubium und *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901 als eigenständige Art zu betrachten. Doch HAUBOLD (1970) läßt nicht nur die Priorität von *Saurichnites incurvatus*, das in Übereinstimmung mit den Internationalen Regeln der zoologischen Nomenklatur aufgestellt wurde, außer acht, sondern er begründet auf Neuaufsammlungen aus dem Thüringer Wald eine neue Art *Amphisauropus imminutus*, der er *Saurichnites incurvatus* als Synonym zuordnet; dies ist ein Kreisschluß. Ältester verfügbarer Name ist (neben *S. comaeformis*) *S. incurvatus*, wobei das Taxon durch den bei FRITSCH (1901, Abb. 394 (10)) abgebildeten Holotypus definiert wird und auch HAUBOLD'S *Amphisauropus imminutus* umfaßt. Eine weitere Frage, die sich hier stellt, ist die, ob die Zuordnung der Art zur Gattung *Saurichnites* GEINITZ berechtigt ist. Nach meiner Meinung ist diese Frage zu bejahen, denn die Übereinstimmungen in den allgemeinen morphologischen Merkmalen sind so groß, daß bei isoliert gefundenen Hand- und Fußindrücken oft eine Unterscheidung in die Arten *Saurichnites salamandroides* und

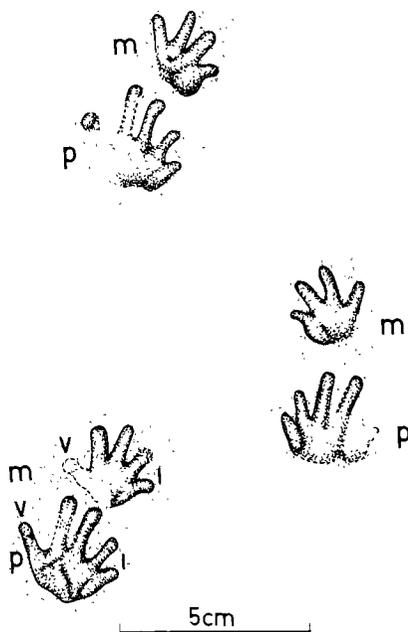


Abb. 23: *Saurichnites intermedius* FRITSCH, 1895. PIM K 43 (Original: SSN). Lauterecken-Odernheim-Schichten (L–O 7) bei Odernheim.

Saurichnites incurvatus nicht möglich ist. Erst zusammenhängende Fährten zeigen Unterschiede in der Fährtenanordnung und in den Fährtenproportionen, die es ratsam erscheinen lassen, die Fährten der Gattung *Saurichnites* auch auf Artniveau zu differenzieren. Somit umfaßt das saarpfälzische Material von *Saurichnites incurvatus* Fährten, bei denen

- die Fährtenanordnung schwächer alternierend ist,
- die Fußindrücke öfters nach außen gedreht sind,
- die Gangbreiten relativ größer und damit die Schrittwinkel kleiner sind und
- das Verhältnis von Stride : scheinbare Rumpflänge immer kleiner ist als bei *Saurichnites salamandroides*-Fährten. Außerdem sind die Hände fünfzehig, was aber nur in wenigen Fällen nachzuweisen ist. In der Regel liegen die Handindrücke in drei- oder vierzehiger Überlieferung vor.

4.3. *Saurichnites intermedius* FRITSCH, 1895 Abb. 23–27; Tab. 5–6

- 1895 *Saurichnites intermedius*. – FRITSCH, Über neue Wirbeltiere aus der Permformation Böhmens nebst einer Übersicht der aus derselben bekannt gewordenen Arten, S. 6.
1900 a *Ichnium pachydactylum* (von Friedrichroda). – PABST, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Thierfährten in dem Rotliegenden „Thüringens“, S. 122–125, Abb. 1,2.
1970 *Amphisauropus latus*. – HAUBOLD, Versuch einer Revision der Amphibienfährten des Karbon und Perm, S. 103, Abb. 7 A–C, 18, 19; Tab. 6.
1981 *Saurichnites intermedius*. – HOLUB & KOZUR, Revision einiger Tetrapodenfährten des Rotliegenden und biostratigraphische Auswertung der Tetrapodenfährten des obersten Karbon und Perm, S. 161.

Holotypus: Nationalmuseum Prag, Inv. CGH 3503 u. 3505.

Locus typicus: Nach FRITSCH die Gegend von Lomnice (Lomnitz), CSSR; nach HAUBOLD (1973): Horni-Kalná (Ober-Kalná), CSSR.

Stratum typicum: Bei FRITSCH: ohne Angaben; nach HAUBOLD 1973: Kalná-Horizont.

Material: PIM K 10 bis PIM K 12, PIM K 43, PIM K 108 bis PIM K 115.

Vorkommen: Wahnwegen- bis Standenbühl-Sch.

Beschreibung

Fährtenanordnung und Proportionen (Abb. 23, Tab. 5)

Quadrupede Fährten mit \pm alternierender Fährtenanordnung. Handindrücke wechselnd dicht vor den Fußindrücken liegend, randlich primäres Übertreten möglich, aber nur selten. Gangbreiten der Hinterextremitäten deutlich höher als die der Vorderextremitäten. Schrittwinkel der Hinterextremitäten zwischen 81 und 93 Grad, Schrittwinkel der Vorderextremitäten zwischen 89 und 104 Grad. Verhältnis Stride : scheinbare Rumpflänge zwischen 1,3:1 und 1,43:1. Scheinbare Rumpflängen zwischen 79 und über 100 mm.

Morphologie der Fußindrücke (Abb. 23, 24)

Fünfzehig, Zeh IV am längsten, Zeh V zurückliegend und nach außen abgespreizt, Zehenwinkel insgesamt variabel, I/IV zwischen 38 und 88 Grad, I/V zwischen 72 und 124 Grad; Zehenendungen rund; Sohle bei vollständiger Überlieferung von breit rechteckiger Gestalt. Keine Sohlen- oder Phalangenpolster erkennbar. Fußbau insgesamt deutlich breiter als lang. Fußlängen zwischen 26 und 40 mm.

Tab. 5: *Saurichnites intermedius*.

			1	2	3	4	5
Material			K 109	K 110	K 12	K 43	K 108
Stride		mm	143,00	136,16	116,50	108,30	113,00
Pace	Fuß Hand	mm	100,00	96,28	90,00	79,33	79,00
			91,00	91,70	83,50	74,57	65,50
Abstand	Hand- Fuß	mm	29,00	31,83	33,00	27,92	27,50
Gangbreite	Fuß Hand	mm	69,00	68,16	70,50	56,16	54,50
			51,00	59,90	59,25	52,25	45,50
scheinb. Rumpflänge		mm	100,00	101,50	89,00	81,00	79,00
Schrittwinkel	Fuß Hand	Grad	90,00	88,66	81,00	86,25	93,00
			104,00	100,25	89,00	92,37	92,00
Zeh III zur Mittellinie	Fuß Hand	Grad	—	—	+ 22,00	—	—
			—	—	+ 20,50	—	—
Fuß	Länge Breite	mm	—	—	? 26,00	27,00	? 29,00
			—	—	? 29,00	29,00	? 36,00
Hand	Länge Breite	mm	—	—	—	? 22,00	—
			—	—	—	? 25,00	—
Fuß	Zeh I II III IV V	mm	—	—	—	5,50	—
			—	—	—	8,50	—
			—	—	—	12,50	—
			—	—	—	14,00	—
			—	—	—	9,00	—
Hand	Zeh I II III IV V	mm	—	—	—	5,00	—
			—	—	—	7,50	—
			—	—	—	10,00	—
			—	—	—	8,50	—
			—	—	—	7,00	—
Stride: Fußlänge			—	—	? 4,5:1	4,00:1	? 3,9:1
Stride: scheinb. Rumpflänge			1,43:1	1,34:1	1,30:1	1,33:1	1,43:1

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 23, 24, 25)

Fünfzehig und kleiner als Fußeindrücke, Zeh IV am längsten, Zeh I weit innen liegend, Zeh V zurückliegend. Zehenspreizungen grundsätzlich größer als bei den Fußeindrücken, Winkel I/IV bis zu 130 Grad, I/V bis nahezu 180 Grad. Zehenendungen rund. Die Sohle ist bei vollständiger Erhaltung von rechteckiger bis subquadratischer Gestalt. Keine Hinweise auf Sohlen- oder Phalangenpolster.

Belastungsverhältnisse

Bei den Fußeindrücken macht sich Innendruck bemerkbar, es besteht jedoch auch eine gewisse Tendenz zur gleichmäßigeren Belastung. Die Handeindrücke sind insgesamt gleichmäßiger belastet.

Variationsbreite

Das morphologische Erscheinungsbild der Fußeindrücke hängt weitgehend von der Größe, der Art der Belastung und natürlich von der Beschaffenheit des Untergrunds ab. Während die Eindrücke kleinerer Tiere noch verhältnismäßig „grazil“ wirken (Abb. 23), hinterlassen größere Tiere relativ „plumpe“ Eindrücke. Daneben scheinen die Beträge der Zehnwinkel von der Breite des Tarsus abzuhängen: je breiter der Tarsus, um so größer die Zehenspreizung; auch scheint bei größeren Tieren die Fußachse insgesamt stärker nach außen gerichtet zu sein als bei kleineren. Bei den Handeindrücken können die Zehen I oder V im Eindruck fehlen und Zeh V kann im Eindruck oft stark verkürzt erscheinen. Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen (Abb. 27): Aus der Fährte PIM K 43 wurden die in Tab. 6 dargestellten hypothetischen Körpermaße errechnet.

Mit den errechneten Femurlängen lassen sich manche Gangbreiten nur dann erzielen, wenn der Unterschenkel sehr schräg nach außen gestellt war. Das mag auch hier, wie bereits bei *Saurichnites incurvatus*, eine Erklärung für die Tendenz zur Auswärtsorientierung der Fußachsen sein.

Orthotaxonomische Interpretation

Die Belastungsverhältnisse der Hinterextremitäten sprechen eher für einen primitiven amphibischen Fußbau als für einen reptilischen. Wegen des breiten Fußbaues und der fünfzehigen Handeindrücke halte ich eine Zuordnung zu *seymouriamorphen* Batrachosauria für wahrscheinlich. Eventuell sind die Fährtenherzeuger in der Nachbarschaft metamorphosierter Verwandter der neotenischen Discosaurisciden zu suchen. (Wie bereits

Tab. 6: Hypothetische Körperproportionen eines möglichen Erzeugers von *Saurichnites intermedius*-Fährten in mm.

	Vorderextremität	Hinterextremität
Länge insgesamt	55,85	59,65
Länge des propodialen Abschnittes	17,00	18,25
Länge des epipodialen Abschnittes	16,85	14,40
Epipodialer/propodialer Abschnitt	0,98	0,78
Scheinbare Rumpflänge		81,00
coupling value		0,70
hAc, hGl	11,50	10,80

bei *S. incurvatus* angedeutet, zeigen ja die Discosaurisciden Tendenzen zu ähnlich großen Werten für die Verhältnisse von epipodialen : propodialen Extremitätenabschnitten, wie sie auch hier aus den Fährten berechnet werden.)

Artabgrenzung und Beziehungen

HAUBOLD (1973) gibt für die bekannten Fußlängen von *Saurichnites intermedius* (= *Amphisauropus latus* bei HAUBOLD) 24 bis 53 mm und von *Saurichnites incurvatus* (= *Amphisauropus imminutus* bei HAUBOLD) 10 bis 20 mm an. Nach meinen Erfahrungen treten jedoch auch bei *Saurichnites incurvatus* noch Fußlängen bis 24 mm auf. In dem Überlappungsbereich der beiden Arten fällt eine Abgrenzung nach morphologischen Kriterien sehr schwer. Als mögliches Unterscheidungsmerkmal könnte eventuell eine stärkere Tendenz zu plantigrader Fußhaltung und zu einer gleichmäßigeren Belastung der Füße bei *Saurichnites intermedius* genannt werden. Diese Unterscheidungskriterien halten jedoch nicht jeder Kritik stand. Die großen Formen von *Saurichnites intermedius* dagegen sind markant durch ihre sehr viel größeren Fußbreiten im Verhältnis zu den Fußlängen – bei *Saurichnites incurvatus* ist dieser Unterschied nicht so gravierend, wenn überhaupt

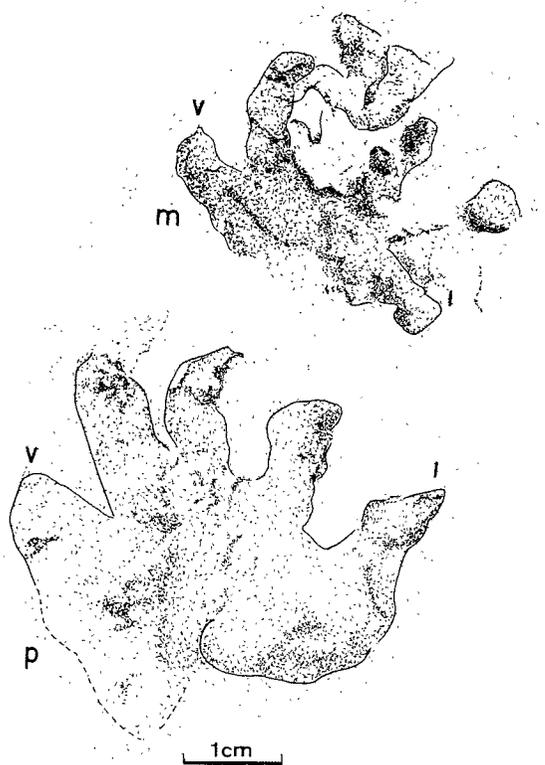


Abb. 24: *Saurichnites intermedius* FRITSCH, 1895. PIM K 112; Nahe-Gruppe (N 5) bei Windesheim; m = Hand-, p = Fußeindruck, Handeindruck hier nicht in natürlicher Position.

vorhanden. Leider konnten bisher von den großen *Saurichnites intermedius*-Formen (mit Fußlängen um 40 mm und darüber) keine vollständigen Fährten geborgen werden. Aber bereits in den Fährten kleinerer Formen treten gewisse Unterschiede in den Fährtenproportionen gegenüber *Saurichnites incurvatus* auf. So sind die Schrittwinkel der Hinterextremitäten generell größer und auch das Verhältnis von Stride : scheinbare Rumpflänge kann öfters den Wert 1,4:1 übersteigen. Die bisher vorliegenden scheinbaren Rumpflängen von *Saurichnites intermedius* reichen bis 101,5 mm. Nach dem Fußabdruck der Abb. 26 zu urteilen, wären jedoch scheinbare Rumpflängen von 160 bis 200 mm durchaus denkbar. Die scheinbaren Rumpflängen von *Saurichnites incurvatus* dagegen reichen allenfalls bis 75 mm.

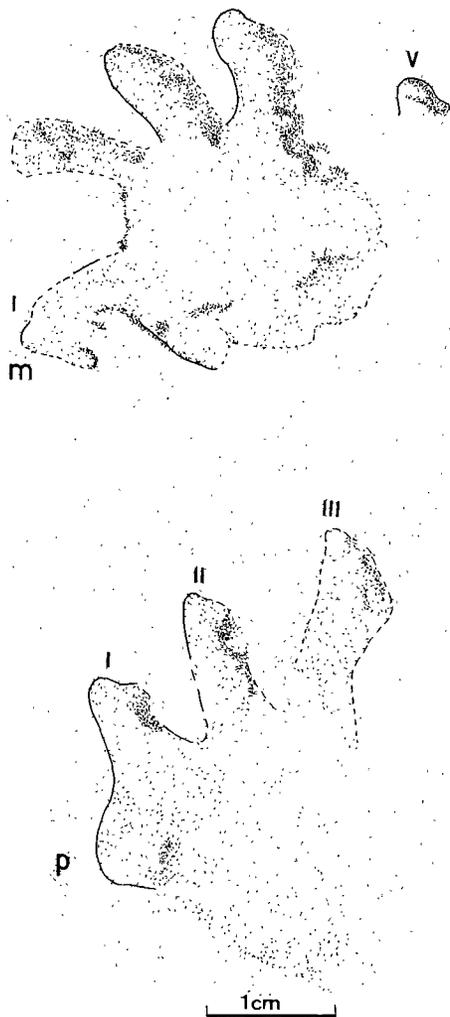


Abb. 25: *Saurichnites intermedius* FRITSCH, 1895. PIM K 114; Nahe-Gruppe (N 4) bei Sobornheim.

Nach dem Gesamthabitus der hypothetischen Rekonstruktion der Abbildung 11 C kann es sich bei dem Erzeuger der *Saurichnites incurvatus*-Fährten um ein relativ schlankeres Tier gehandelt haben, während der Erzeuger der *Saurichnites intermedius*-Fährten während der Lokomotion möglicherweise intensivere laterale Körperundulationen ausführte, was den relativ größeren Stride erklären würde. Beiden gemeinsam kann jedoch sein, daß der Unterschenkel nicht gerade nach vorne gebracht werden konnte. Es wäre durchaus denkbar, daß *Saurichnites incurvatus* ein frühes ontogenetisches Stadium von *Saurichnites intermedius* darstellt. Diese Vermutung kann aber mit dem vorhandenen Material nicht erhärtet werden.

Zur Nomenklatur und Taxonomie von *Saurichnites intermedius* FRITSCH, 1895

Die Gründe für die Priorität von *Saurichnites intermedius* FRITSCH, 1895 gegenüber *Ichnium pachydactylum* PABST, 1900 und *Amphisauropus latus* HAUBOLD, 1970 sind bei HOLUB & KOZUR (1981) erschöpfend abgehandelt. Die Einführung der Art durch FRITSCH (1895) war begleitet von einer Beschreibung, die sowohl ein Kriterium der Abgrenzung gegenüber einer anderen Art als auch die Maße der Fährte nannte. Somit ist *Saurichnites intermedius* der älteste verfügbare Name. Als Holotypus hat das von FRITSCH nachträglich (1901, Abb. 394 (2)) abgebildete Fährtenhandstück zu gelten. Dabei spielt es keine Rolle, daß nach HAUBOLD (1973, S. 11) das Original keine charakteristischen Merkmale zeigen soll. Denn einerseits ist dies keine Vorbedingung für die Auswahl eines Typus bei der Erstellung einer neuen Art, andererseits zeigt aber der Holotypus von *Saurichnites intermedius* – anders als etwa im Falle von *Saurichnites comaeformis* – genügend Merkmale, die für die morphologische Abgrenzung des Taxon herangezogen werden können. Hier sind in erster Linie zu nennen:

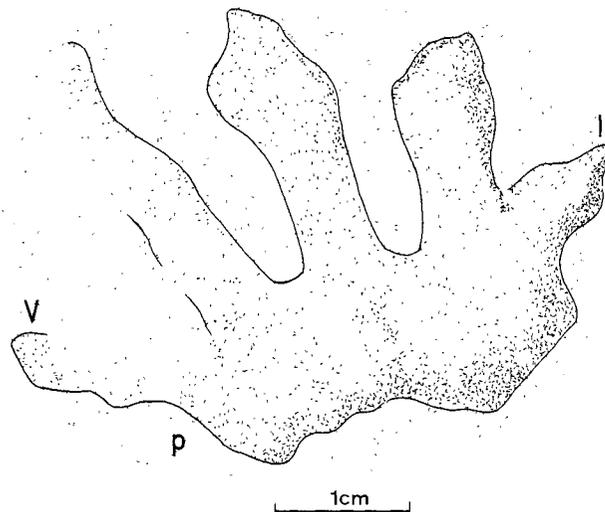


Abb. 26: *Saurichnites intermedius* FRITSCH, 1895. PIM K 113, Quirnbach-Schichten (Q 1) bei St. Wendel; Fußabdruck.

- Die sehr breite, fünfzehige Hand mit weit innen liegendem, schwachem Zeh I und weit zurückliegendem, nach außen abgespreiztem Zeh V,
- drei- bis vierzehige Überlieferung des Fußindrucks als Folge einer bevorzugten Belastung der inneren Fußbereiche.

Dies alles sind Merkmale, die bei guter Kenntnis der Art durchaus charakteristisch und auch bei dem saarpfälzischen Material zu beobachten sind. Daß FRITSCH (1895, 1901) nicht auf besseres Material zurückgreifen konnte, ist kein Grund dafür, die Priorität von *Saurichnites intermedius* zu unterdrücken, denn sonst müßten sämtliche fossile Arten, zu denen nachträglich besser erhaltenes Material gefunden wird, in Frage gestellt werden.



Abb. 27: Hypothetische Rekonstruktion der Körperproportionen eines möglichen Erzeugers der *Saurichnites intermedius*-Fährten; Größenverhältnisse s. Tab. 6.

4.4. *Limnopus palatinus* nov. ichnospec.
Abb. 11 B, 28–35; Tab. 7–8

Genotypus: *Limnopus vagus* MARSH, 1894.

Derivatio nominis: palatinus = pfälzisch

Holotypus: PIM K 73.

Paratypen: PIM K 68 bis PIM K 76.

Locus typicus: Südhang des Wallen-Berges, westlich Lettweiler, Pfalz.

Stratum typicum: Lauterecken-Odernheim-Schichten (= L-O 7 bei BOY & FICHTER 1982).

Material: PIM K 68 bis PIM K 88.

Vorkommen: Wahnwegen- bis Standenbühl-Schichten.

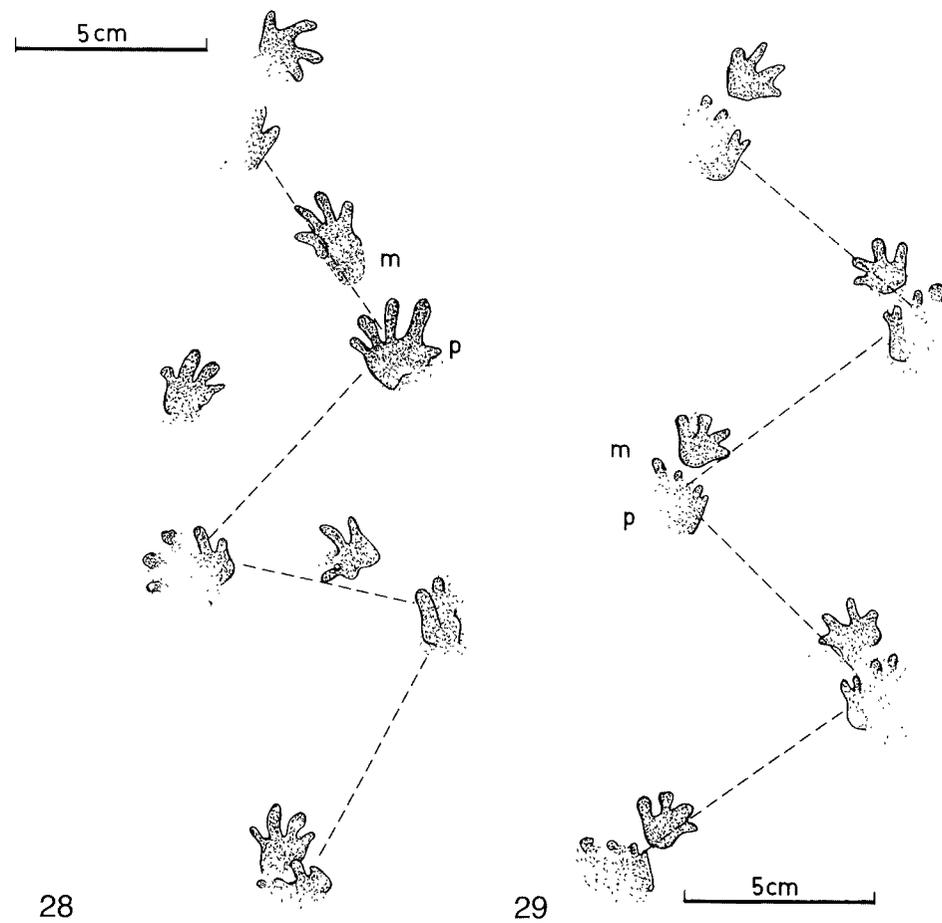


Abb. 28: *Limnopus palatinus* nov. ichnospec., Holotypus PIM K 73; Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 7) bei Lettweiler.

bb. 29: *Limnopus palatinus* nov. ichnospec. PIM K 77, Vorkommen s. Abb. 28.

Diagnose

Amphibienfährte mit (je nach Ganggeschwindigkeit) alternierender bis wechselseitiger Fährtenanordnung. Gangbreiten relativ groß, dementsprechend sind die Schrittwinkel verhältnismäßig klein: Schrittwinkel der Hinterextremitäten im Durchschnitt unter 80 Grad. Schrittwinkel der Vorderextremitäten durchschnittlich bei 95 Grad; Verhältnis Stride : scheinbare Rumpflänge im Durchschnitt unter 1,3:1. Fußeindrücke relativ plump, nur wenig länger als breit und gelegentlich mit extramorphologischer Ferse überliefert.

Beschreibung

Fährtenanordnung und Proportionen (Abb. 28–30; Tab. 7)

Quadrupede Fährte mit unregelmäßiger (= je nach Ganggeschwindigkeit) alternierender oder nahezu wechselseitiger Fährtenanordnung. Fußeindrücke öfters stark nach außen gedreht. Handeindrücke wechselnd dicht vor den Fußeindrücken liegend und mehr oder weniger stark nach innen gedreht. Randlich primäres Übertreten möglich. Gangbreiten der Vorderextremitäten meist kleiner als die der Hinterextremitäten, dementsprechend sind auch die Schrittwinkel der Vorderextremitäten meist größer als die der Hinterextremitäten. Stride : scheinbare Rumpflänge zwischen 1,02:1 und ? 1,5:1. Scheinbare Rumpflängen bis maximal 80 mm, keine Schwanzschleifspuren überliefert.

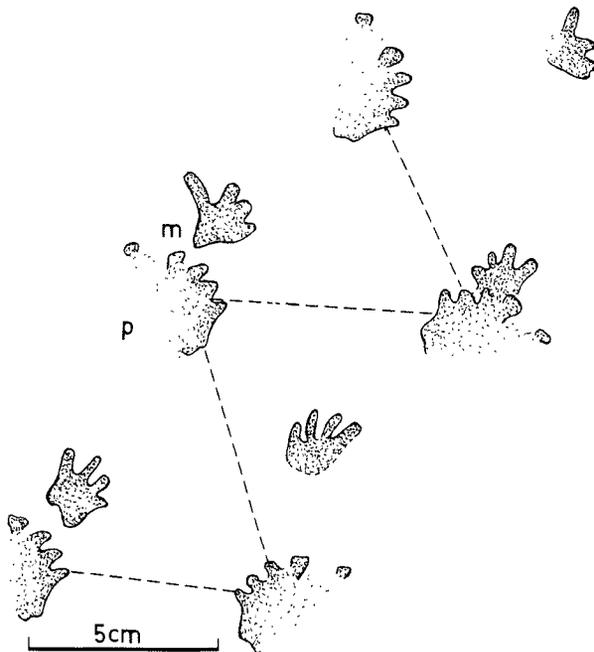


Abb. 30: *Limnopus palatinus* nov. ichnospec. PIM K 69, teilweise rekonstr. Vorkommen s. Abb. 28.

Tab. 7: *Limnopus palatinus* nov. ichnospec.

			1	2	3	4	5	6
Material			K 70	K 73	K 85	K 77	K 69	K 75
Stride		mm	104,00	79,75	115,50	97,87	76,25	92,00
Pace	Fuß Hand	mm	77,50	76,33	74,25	73,20	73,00	66,16
			69,33	63,50	71,00	65,10	68,25	60,00
Abstand	Hand- Fuß	mm	29,00	30,62	19,50	19,00	30,62	18,00
Gangbreite	Fuß Hand	mm	58,00	60,83	44,00	54,80	58,50	45,16
			46,83	37,66	45,00	44,00	55,75	32,35
scheinb. Rumpflänge		mm	79,50	77,50	? 77,25	66,75	71,00	65,00
Schrittwinkel	Fuß Hand	Grad	83,00	63,75	102,00	82,50	60,00	89,50
			95,00	105,50	102,00	93,00	77,00	111,00
Zeh III zur Mittellinie	Fuß Hand	Grad	— - 46,00		— - 27,00		- 12,00	—
			— + 34,00		— + 27,00		+ 10,00	—
Fuß	Länge Breite	mm	— 24,00	? 25,00	? 26,00	? 30,50	—	—
			— 23,00	20,00	—	—	—	—
Hand	Länge Breite	mm	— 22,50	—	18,00	20,00	—	—
			— 17,50	—	—	—	—	—
Fuß	Zeh I II III IV V	mm	—	—	—	—	—	—
			—	—	—	—	—	—
			—	—	—	—	—	—
			—	—	—	—	—	—
			—	—	—	—	—	—
Hand	Zeh I II III IV	mm	—	—	—	—	—	—
			—	—	—	—	—	—
			—	—	—	—	—	—
			—	—	—	—	—	—
Stride: Fußlänge			—	3,32:1	? 3,0:1	? 3,7:1	? 2,5:1	—
Stride: scheinb. Rumpflänge			1,30:1	1,02:1	? 1,5:1	1,46:1	1,07:1	1,41:1

Tetrapodenfährten aus dem saarpfälzischen Rotliegenden

7	8	9	10	11
K 74	K 71	K 72	K 68	K 76
91,50	76,83	79,00	72,75	77,50
64,00	63,00	62,00	61,50	58,25
54,25	53,87	53,75	56,66	54,83
23,00	22,91	19,16	19,70	23,00
44,25	48,50	47,25	49,66	42,75
41,75	33,20	37,25	39,00	37,16
63,50	64,00	57,00	57,00	62,50
90,00	72,25	80,00	72,00	83,00
87,50	103,00	97,50	86,75	94,50
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	12,00	—
—	—	—	15,50	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	3,00
—	—	—	—	3,50
—	—	—	—	5,00
—	—	—	—	4,50
—	—	—	—	—
1,44:1	1,20:1	1,38:1	1,27:1	1,24:1

Morphologie der Fußeindrücke (Abb. 31 A)

Füßeindrücke fünfzehig und geringfügig länger als breit; Zeh IV am längsten, Zeh V zurückliegend; Zehwinkel I/IV zwischen 53 und 65 Grad, I/V maximal 95 Grad. Zehenendungen stumpf, gelegentlich auch in Gleitspuren spitz ausgezogen. Fußsohle bei vollständiger Ausbildung von rechteckiger Gestalt, manchmal in einem fersenförmigen Fortsatz endend (= extramorphologisch). Keine Anzeichen von Sohlen- oder Phalangenpolster, Fußlängen bis 30,5 mm.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 31 A)

Handeindrücke kleiner als Füßeindrücke und „echt“ vierzehig. Zeh III am längsten, Zeh IV schwach zurückliegend; Zehwinkel I/IV variabel, zwischen 64 und 155 Grad schwankend. Stumpfe Zehenendungen. Handsohle bei vollständiger Überlieferung breit rechteckig, gelegentlich aber auch nach proximal spitz zulaufend. Keine Anzeichen von Sohlen- oder Phalangenpolster. Handlängen zwischen 12 und 23 mm.

Belastungsverhältnisse

Die Füßeindrücke zeigen ausgeprägten Innendruck an, die proximalen und distalen Zehenabschnitte können wechselnd stark belastet sein. Die Vorderextremitäten sind meist gleichmäßiger und vor allem stärker belastet, was auf einen relativ schweren Schädel und damit auf einen weit nach vorne verlagerten Schwerpunkt schließen läßt.

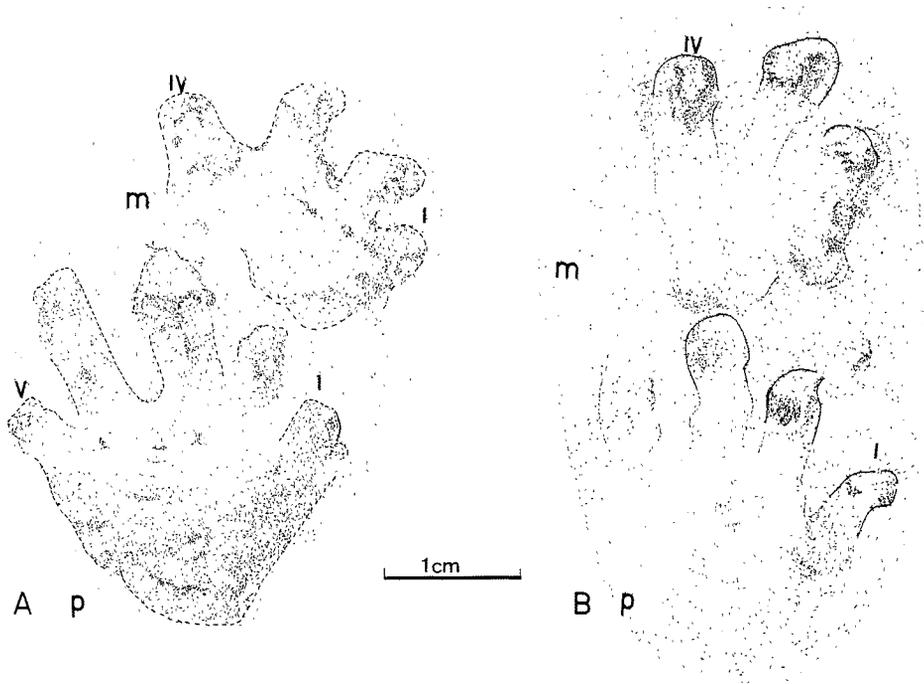


Abb. 31: *Limnopus palatinus* nov. ichnospec., A) PIM K 78; Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 10) bei Imsweiler; B) PIM K 83; Nahe-Gruppe (N 8).

Variationsbreite

Über die Variationsbreite der einzelnen Fährtengrößen s. Tab. 7, die Abb. 28–35 zeigen mögliche morphologische Varianten. Im Falle der Hinterextremitäten kann infolge des Innendruckes der äußere laterale und proximale Fußabschnitt im Eindruck fehlen oder nur undeutlich abgebildet sein. Gelegentlich können die Fußindrücke aufgrund des offensichtlich weit nach vorne verlagerten Schwerpunktes auch vollständig fehlen, so daß der Fährtenverlauf nur anhand der stärker eingedrückten Hände zu verfolgen ist. Bei den Handindrücken kann Zeh I im Eindruck fehlen, ebenso Teile der Sohle. Die Handsohle kann auch in Abhängigkeit von der Substratbeschaffenheit kugelig aufgebläht und durch eine Furche (= Negativerhaltung) von den Zehen getrennt sein. Mit den aus der Fährte PIM K 77 errechneten Daten wurde der Versuch einer Rekonstruktion unternommen (Tab. 8 und Abb. 11 B).

Die hypothetische Rekonstruktion der Abbildung 11 B zeigt ein relativ plumpes, aber hochbeiniges Tier. Die lateralen Körperundulationen während der Lokomotion können gering gewesen sein.

Orthotaxonomische Interpretation

Die Belastungsverhältnisse der Hinterextremitäten, die vierzehigen, stark belasteten Vorderextremitäten und die Körperproportionen lassen an ein hochbeiniges Amphib mit kurzem, breitem Rumpf und relativ großem, schwerem Schädel als Erzeuger dieser Fährten denken. Amphibien von ähnlichem Habitus sind sicherlich unter den Temnospondyli, insbesondere unter eryopiden Rhachitomi, zu finden. Eventuell könnten sogar kleinwüchsige Vertreter der Gattung *Sclerocephalus* als Urheber dieser Fährten in Betracht kommen. Denn *Sclerocephalus* kann durchaus ähnlich proportionierte Hinterextremitäten besessen haben, wie sie hier für die möglichen Fährtenherzeuger gefordert werden (Tab. 8).

Artabgrenzung und Beziehungen

Die unregelmäßige Fährtenanordnung, die durchschnittlich kleineren Schrittwinkel und die öfter nach außen gedrehten Fußindrücke unterscheiden diese Fährten von den morphologisch recht ähnlichen *Saurichnites salamandoides*-Fährten. Die Zugehörigkeit zur Gattung *Limnopus* steht damit aufgrund der allgemeinen morphologischen Ähnlichkeit und der gelegentlich zu beobachtenden, charakteristischen „*Limnopus*-Ferse“ zweifelsfrei fest. Dagegen ist eine Zuordnung zu bisher bekannten *Limnopus*-Arten nicht

Tab. 8: Hypothetische Körperproportionen eines möglichen Erzeugers der *Limnopus palatinus*-Fährten in mm.

	Vorderextremität	Hinterextremität
Länge insgesamt	46,80	52,60
Länge des propodialen Abschnittes	14,30	16,10
Länge des epipodialen Abschnittes	14,50	10,50
Epipodialer/propodialer Abschnitt	?1,01	0,65
Scheinbare Rumpflänge		66,75
coupling value		0,67
hAc, hGl	8,99	10,10

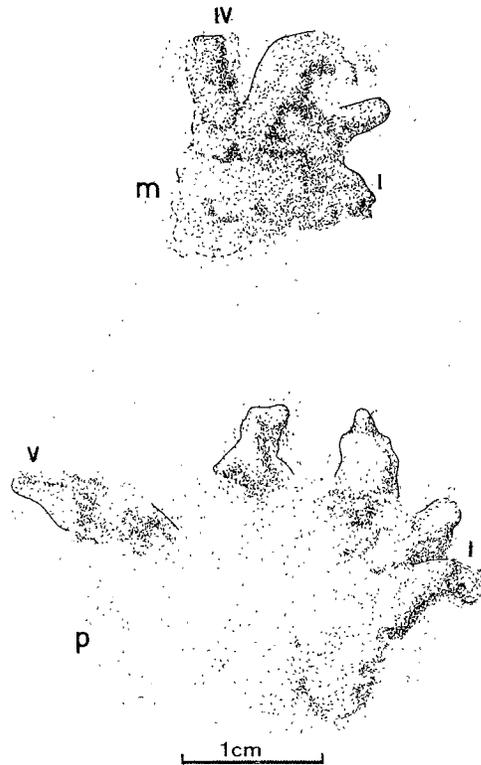


Abb. 32: *Limnopus palatinus* nov. ichnospec., PIM K 84; Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 9) bei Kappeln.

möglich. Nach den Größenverhältnissen der Fährten kämen einzig und allein die beiden nordamerikanischen Arten *Limnopus vagus* MARSH, 1894 und *Limnopus cutlerensis* BAIRD, 1965 für einen näheren Vergleich in Frage. Aber da das saarpfälzische Material in seiner Gesamtheit deutlich zwischen den Dimensionsbereichen von *L. vagus* und *L. cutlerensis* angesiedelt ist und sich keine „Überlappungsbereiche“ der wichtigsten Meßwerte abzeichnen, repräsentiert es mit einiger Wahrscheinlichkeit eine eigenständige Art. In diesem Zusammenhang muß auch darauf verwiesen werden, daß sich nicht ausschließlich Unterschiede in den Fährtenproportionen, sondern auch in der allgemeinen Fährtenanordnung, in den Zehenwinkeln und in den relativen Handgrößen abzeichnen: bei *Limnopus vagus* ist die Fährtenanordnung deutlicher alternierend, das primäre Übertreten häufiger und stärker und die Fußindrücke sind gegenüber dem saarpfälzischen Material eher nach innen als nach außen orientiert. Auch sind bei den saarpfälzischen *Limnopus*-Fährten die Fußzehen I niemals so stark nach innen gerichtet, und die Handindrücke sind, gemessen an den Fußindrücken, nicht so unproportional klein, wie dies bei *Limnopus cutlerensis* zu beobachten ist (BAIRD 1965, C 48; Abb. 14 B, C). Dies kann zwar zum Teil von der Substratbeschaffenheit zum Zeitpunkt der Fährtenenerzeugung beeinflusst worden sein (FICHTER 1982b), aber zusammen mit der Tatsache, daß *L. cutlerensis* noch deutlich kleiner als die kleinste saarpfälzische *Limnopus*-Fährte ist, läßt dies erhebliche

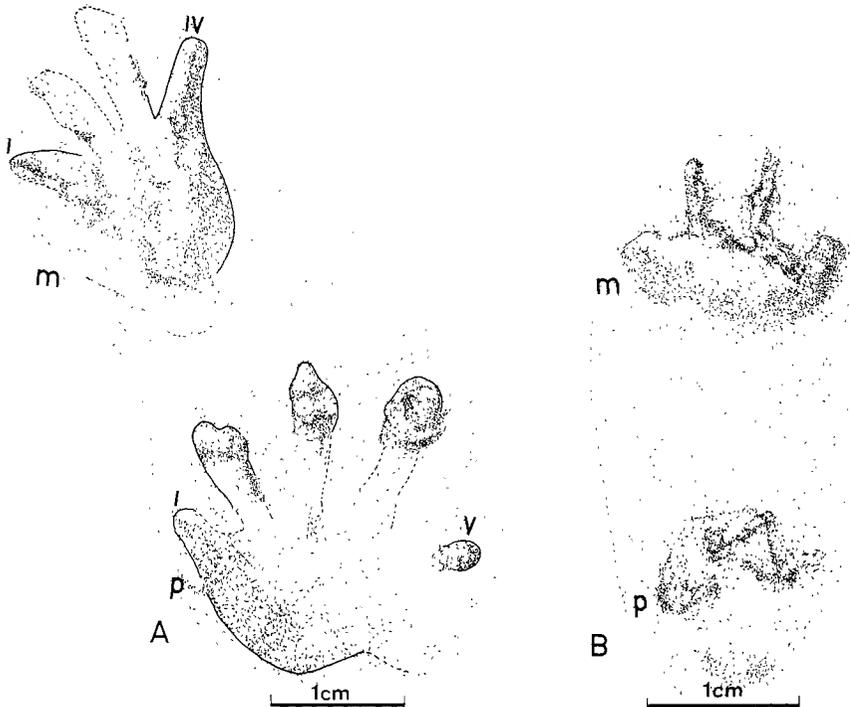


Abb. 33: *Limnopus palatinus* nov. ichnospec., A) PIM K 73, zusammengehöriger Fuß- (p) und Handeindruck (m) der Holotypusfährte, Abb. 28; B) PIM K 68; Vorkommen s. Abb. 28.

Zweifel an einer möglichen artlichen Übereinstimmung aufkommen. Somit halte ich es für vertretbar, das saarpfälzische Material einer neuen Fährtenart, *Limnopus palatinus* nov. ichnospec., zuzuweisen. Im Becken von Lodève kommen in der „Zone de Transition“ ebenfalls Fährten mit *Limnopus*-Merkmalen vor, die von HEYLER & LESSERTISSEUR (1963, S. 142; Abb. 8, 9; Taf. 1 (2,3)) unter der Bezeichnung *Diversipes proclivis* beschrieben wurden. Deren Schrittwinkel der Hinterextremitäten liegen entsprechend der unregelmäßig alternierenden bis wechselseitigen Fährtenanordnung durchschnittlich unter 80 Grad. Die vierzehigen Handeindrücke sind sehr viel stärker belastet als die Fußeindrücke und daher in der Regel weitaus vollständiger überliefert. Doch zumindest in einem Falle zeigt ein Fußeindruck eine typische „*Limnopus*-Ferse“. Meines Erachtens sollte die Gattung *Diversipes* HEYLER & LESSERTISSEUR, 1963 in die Synonymie von *Limnopus* MARSH, 1894 gestellt werden, was HAUBOLD (1970) auch praktizierte, aber später (1973) wieder rückgängig machte. Allerdings behielt er den Einwand bei, daß „*Diversipes* vermutlich eng an *Limnopus* anschließt“.

4.5. *Amphisauroides* sp.

Abb. 36–38; Tab. 9

Material: PIM K 161 bis PIM K 165.

Vorkommen: bisher nachgewiesen in den Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 7 und L-O 10) und den Wadern-Schichten (N 4) des Saar-Nahe-Beckens.

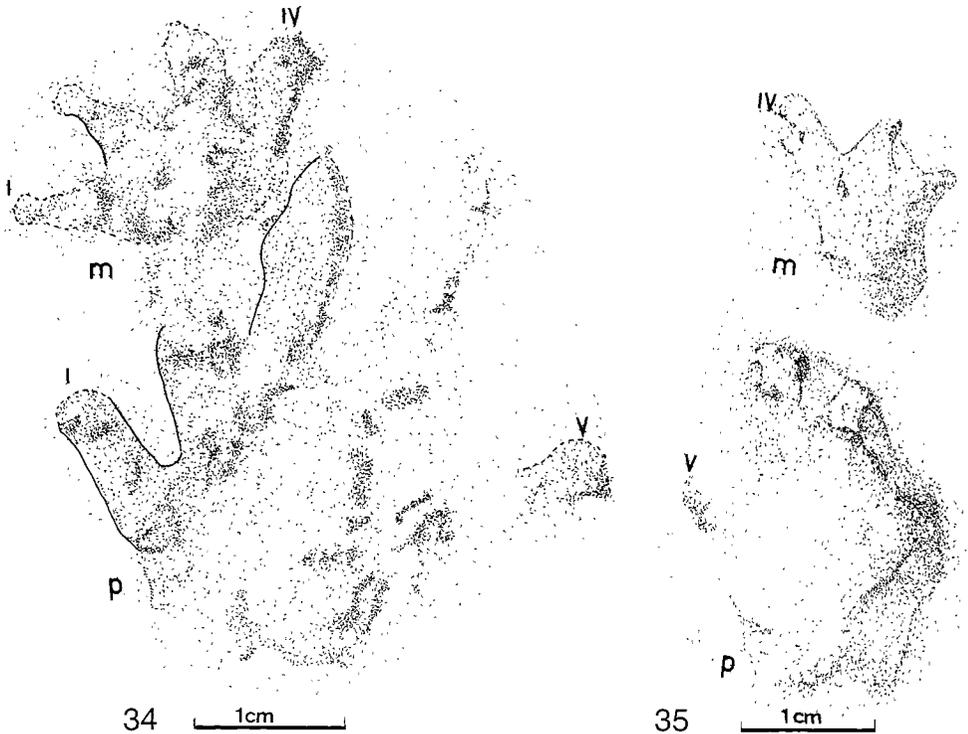


Abb. 34: ? *Limnopus palatinus* nov. ichnospec., PIM K 82; Disibodenberg-Schichten (D 2) bei Niederrambach-Burbach.

Abb. 35: *Limnopus palatinus* nov. ichnospec., PIM K 87; Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 7) bei Odernheim.

Vorbemerkung

Es handelt sich um relativ seltene Fährten, die aus dem saarpfälzischen Rotliegenden bisher nur in isolierten Hand- und Fußindrücken vorliegen. Wahrscheinlich beinhaltet das Fundmaterial die beiden thüringischen Arten *Amphisauroides discessus* HAUBOLD, 1970 und *Amphisauroides conrectus* HAUBOLD, 1970, jedoch Art und Umfang des Materials erlauben zum jetzigen Zeitpunkt keine konkrete Artzuweisung.

Morphologie der Fußindrücke (Abb. 36, 37)

Fünffühig, Zeh III entweder so lang wie IV oder länger; wechselnd starke bzw. schwache Zehenspreizung, Zehnwinkel I/IV zwischen 40 und 96 Grad, I/V zwischen 55 und 111 Grad; breiter Fußbau, die Fußbreite übertrifft die Fußlänge im Schnitt um 2,7 bis 4,45 mm. Fuß entweder gerade nach vorne oder leicht nach außen orientiert. Zehen enden stumpf oder sind gelegentlich in Gleitspuren spitz ausgezogen, keine Hinweise auf eine Bewehrung mit Krallen. Fußsohle bei vollständiger Erhaltung entweder breit rechteckig oder annähernd subquadratisch. Keine Sohlen- oder Phalangenpolster deutlich

überliefert, damit auch keine Hinweise auf die mögliche Phalangenzahl. Proximal von Zeh IV und V könnte eine Ferse ausgebildet sein, die jedoch selten zum Abdruck kommt. Fußlängen zwischen (?) 10,7 und 22,4 mm.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 36, 37)

Nachweisbar fünfzehig, davon Zeh I weit innen liegend und relativ schwach; Zehenspreizungen variabel, Zehwinkel I/IV zwischen 71 und 140 Grad, Zehwinkel I/V bis ?153 Grad; auch die Handbreite übertrifft die Handlänge um mehrere mm. Die Zehen enden stumpf und sind nur selten in Gleitspuren spitz zulaufend; keine Hinweise auf eine Bewehrung mit Krallen. Die mittleren Zehen III und IV sind am längsten und ungefähr gleich lang. Die Sohle ist von subquadratischer bis breit rechteckiger Gestalt; keine Hinweise auf Sohlen- oder Phalangenpolster, damit auch keine Hinweise auf die mögliche Phalangenzahl. Die meßbaren Handlängen liegen zwischen 8,7 und 11,1 mm. Die Handeindrücke können gelegentlich stark nach innen gedreht sein.

Belastungsverhältnisse

Trotz einiger Tendenzen zu stärkerem Innen- oder Außendruck können die Belastungsverhältnisse bei den Fußindrücken als ausgeglichen bezeichnet werden. Aufgrund seiner Mittelstellung und Länge ist Zeh III gelegentlich bevorzugt belastet, Zeh V erscheint immer im Abdruck, wenn auch manchmal nur andeutungsweise. Die proximalen Sohlenabschnitte werden nur schwach belastet, so daß ihre Begrenzung gegen das umgebende Sediment meist undeutlich ist (= ? Tendenz zur semiplantigraden Fußhaltung). Bei den Handeindrücken zeichnet sich eine schwache Tendenz zur bevorzugten Belastung der inneren Handbereiche ab, die proximalen Sohlenabschnitte sind ebenfalls nur schwach belastet.

Variationsbreite

Aufgrund des geringen Materialumfanges sind über die Variationsbreite in den Fährtenmaßen keine und über die morphologische Variationsbreite nur eingeschränkte Aussagen möglich. Je nach Art und Umfang der zum Abdruck gekommenen Sohlenanteile wirken die Fußindrücke insgesamt entweder sehr breit-rechteckig oder mehr subquadratisch. Eventuell machen sich hier aber auch primäre Unterschiede in den Tarsusbreiten bemerkbar. So ist der Fußendruck der Abbildung 36 A nur etwa 2,7 mm breiter als lang, während bei den übrigen Fußindrücken die Fußlänge um mehr als 4 mm von der Fußbreite übertroffen wird. Durch die dominierende Stellung und Länge des III. Zehes erscheinen die Fußindrücke oft erstaunlich symmetrisch.

Die Handeindrücke können vier- oder fünfzehig überliefert sein und variieren sehr stark in dem Grad der Zehenspreizungen. Dadurch ändert sich auch der optische Gesamteindruck: bei starker Zehenspreizung wirken die Handeindrücke sehr breit und groß, während sie bei schwächerer Zehenspreizung und/oder vierzehiger Überlieferung eher subquadratisch und kleiner wirken.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen (Abb. 38)

Körperproportionen betreffende Aussagen sind anhand des saarpfälzischen Materials nur bedingt möglich. Als Fährtenenerzeuger kommen vermutlich Tiere mit sehr langen Extremitäten im Verhältnis zur Rumpflänge in Frage. Eine hypothetische Rekonstruktion nach den Daten des thüringischen Typus von *Amphisauroides discessus* scheint dies zu bestätigen. Die Berechnung aus den von HAUBOLD (1970, S. 106, Tab. 6) angegebenen Maße liefert die Tab. 9.

terschieden zwischen den Zehen II und IV vermitteln insbesondere die Fußeindrücke einen annähernd symmetrischen Gesamteindruck, wie er bei anderen Fährtenarten nicht zu beobachten ist. Bei isolierten Funden erschwert diese Symmetrie oft sogar eine einwandfreie Orientierung der Fußeindrücke nach der Innen- oder Außenseite. Nach HAUBOLD (1973, S. 11) beinhaltet die Gattung *Amphisauroides* die Arten *Amphisauroides discensus* (= Genotypus) und *Amphisauroides conrectus*. Als Unterscheidungskriterium zwischen den Arten nennt HAUBOLD Unterschiede in den Schrittwinkeln, in der Orientierung der Fuß- und Handachsen, in den Hand-Fuß-Abständen, in dem Grad der Zehenspreizung sowie in den Verhältnissen von Hand- zu Fußgrößen. Bei dem hier diskutierten saarpfälzischen Material treten diese Unterschiede jedoch gemischt auf. So entspricht etwa im Fall der Abbildung 37 A der sehr breit erscheinende Tarsus für *A. conrectus*, während der geringe Hand-Fuß-Abstand dagegen spricht. Solange bei dem saarpfälzischen

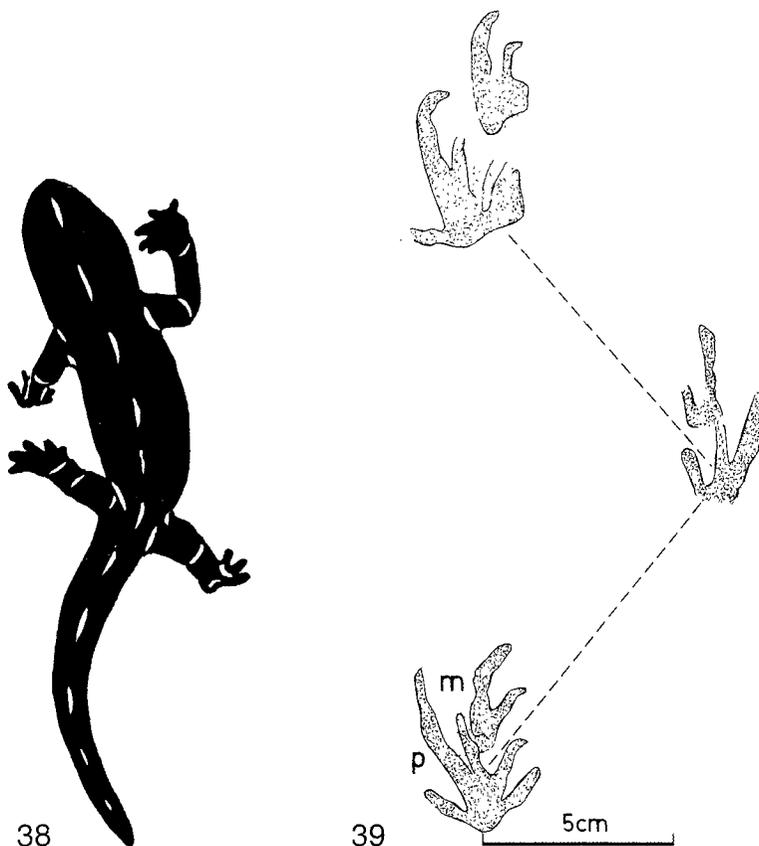


Abb. 38: Hypothetische Rekonstruktion der Körperproportionen eines möglichen Erzeugers der *Amphisauroides* sp.-Fährten; Größenverhältnisse s. Tab. 9.

Abb. 39: *Protritronichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861), Original SSN, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 7) bei Odernheim

Material nicht abgeschätzt werden kann, ob die sich abzeichnenden Unterschiede, insbesondere in der Tarsusbreite, primär oder erhaltungsbedingt sind, ist eine Artzuweisung nicht möglich.

Bemerkungen zur Gattung *Amphisauroides*: 1970 begründete HAUBOLD die Gattung und zählte neben der Typuspezies *A. discessus* auch noch die Arten *A. conrectus* und *A. minor* dazu. Später (1973, S. 12) klammerte er *A. minor* als *Hyloidichnus minor* aus der Gattung aus. In jüngster Zeit erweiterten HOLUB & KOZUR (1981, S. 164–165) die Gattung um eine Form aus dem Kalná-Horizont bei Prosečné, die sie *Amphisauroides ? transitus* nennen, und die insbesondere dadurch charakterisiert sein soll, daß sie bereits Anklänge an *Laoporus* zeigt. Nach den von HOLUB & KOZUR gegebenen Abbildungen (Abb. 1 und Taf. 8 (2,3) scheint jedoch die Erhaltung speziell der Fußindrücke nur mangelhaft zu sein, so daß hier nicht näher darauf eingegangen werden kann.

4.6. *Protritrichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861)
Abb. 39–54, Tab. 10, 11

- 1861 *Saurichnites lacertoides*. – GEINITZ, *Dyas I*: S. 4, 5; Taf. 2 (2), 3.
1892 *Protritrichnites lacertoides*. – POHLIG, *Altpermische Saurierfährten, Fische und Medusen der Gegend von Friedrichroda i. Thür.*, S. 62, Taf. 7 (2).
1971a *Dromopus lacertoides*. – HAUBOLD, *Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium*, S. 32, Abb. 18 (1–3).
1981 *Protritrichnites lacertoides*. – HOLUB & KOZUR, *Revision einiger Tetrapodenfährten des Rotliegenden und biostratigraphische Auswertung der Tetrapodenfährten des obersten Karbon und Perm*, S. 155–161, Taf. 2 (1, 2), Taf. 5 (2).

Holotypus: Staatl. Mus. Mineral. Geol., Dresden, Nr. 8–10.

Locus typicus: Nach GEINITZ (1861) die Gegend von Huttendorf/Ober-Kalná, südlich Hohenelbe.

Stratum typicum: Kalná-Horizont, Unter-Perm.

Material: PIM K 17 bis PIM K 19; PIM K 230 bis PIM K 244.

Vorkommen: Sicher ab Altenglan-Schichten (A) bis Standenbühl-Schichten (N 8).

Beschreibung

Fährtenanordnung und Proportionen (Abb. 39, 40; Tab. 10)

Quadrupede Fährten mit alternierender Fährtenanordnung. Die Handindrücke liegen stets dicht bei den Fußindrücken und können etwas zur Mittellinie versetzt sein, randlich primäres Übertreten ist insbesondere bei kleinen Formen öfters zu verzeichnen. Gangbreiten der Vorderextremitäten entweder kleiner, gleich groß oder geringfügig größer als die der Hinterextremitäten; Verhältnis Stride : scheinbare Rumpflänge zwischen (?) 1,16:1 und 1,74:1. Scheinbare Rumpflängen zwischen 34 und 165 mm. Keine Schwanzschleifspuren bekannt.

Morphologie der Fußindrücke (Abb. 41–43)

Fünffühlig, gleichmäßige Längenstaffelung der Zehen I bis III, Zeh IV am längsten und bei vollständigen Eindrücken in etwa doppelt so lang wie Zeh II, Zeh V weit zurückliegend; Zehenwinkel äußerst variabel, Zehenwinkel I/IV zwischen 63 und 113 Grad, I/V zwischen 63 bis 180 Grad. Die distalen Abschnitte der Zehen II bis IV können mehr oder weniger stark nach innen umgebogen sein. Die Zehen enden meist stumpf, spitze Endungen sind vermutlich auf Gleitspuren zurückzuführen, damit keine Hinweise auf eine

Bewehrung mit Krallen. Sohle bei vollständiger Erhaltung klein und nahezu halbmondförmig. Keine Anzeichen von Sohlenpolster, bei den Zehen dagegen zeichnen sich des öfteren Einschnürungen ab, die auf Polstergrenzen an Gelenkstellen zurückgeführt werden können, ihre unregelmäßige Verteilung läßt aber keine Rückschlüsse auf die Phalangenanzahl zu. Die Fußeindrücke können wechselnd stark nach außen gedreht sein. Die Fußlängen reichen von nur wenigen mm bis zu knapp 70 mm.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 46)

Die kleineren Handeindrücke stellen das genaue morphologische Ebenbild der Fußeindrücke dar; die Staffelung der Zehenlängen erfolgt in ähnlicher Weise wie bei den Fußeindrücken, auch die Zehenspreizungen zeigen keine großen Unterschiede. Für die Form der Fußsohle usw. gilt das bei den Fußeindrücken Gesagte.

Belastungsverhältnisse

Die Fußeindrücke belegen eine ausgesprochene Tendenz zu Außendruck im proximalen Tarsusbereich. Weiter distal wird die Belastung in zunehmendem Maße auf die inneren bis mittleren Fußabschnitte übertragen. Demnach wird vor allem Zeh III sehr stark belastet. Diese Belastungsverhältnisse setzen auf jeden Fall einen reptilomorphen Fußbau voraus, denn bei einem amphibischen Fußbau mit diskreten proximalen Elementen wäre bereits im proximalen Tarsus-Bereich Innendruck zu erwarten. Die Phalangen werden nicht in stärkerem Maße belastet, sondern die distalen Metatarsalköpfe nehmen das Körpergewicht auf und vermitteln den größten Belastungsdruck an den Untergrund. Diese Belastungsverteilung setzt m. E. einen relativ starren Tarsus mit ausgesprochen langen Metatarsalia voraus.



Abb. 40: *Protritonichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861), PIM K 237, Nahe-Gruppe (N 4) bei Sobornheim; die Platte zeigt eine Vergesellschaftung verschieden großer Fährten.

Variationsbreite

Die Variationsbreite in den Fährten Daten zeigt die Tabelle 10. Die morphologische Variationsbreite beruht zum einen auf beachtlichen individuellen Größenunterschieden, zum anderen aber auch auf Art und Beschaffenheit des jeweiligen überliefernden Mediums. An verschiedenen Fundpunkten häufen sich die Fährten sehr kleiner Tiere (Fußlängen um 13 mm und kleiner) mit vereinzelt dazwischen auftretenden Fährten mittelgroßer bis sehr großer Tiere (Fußlängen bis ungefähr 69 mm). Abbildung 44 D zeigt einen Fuß- und den dicht davorliegenden Handeindruck eines sehr kleinen Tieres. Die Eindrücke sind grazil und flach, wobei der Fuß- und Handeindruck alle fünf Zehen mehr oder weniger vollständig zeigt, der Sohleneindruck aber nicht sichtbar ist. Vom Handeindruck können nur die Zehen III und IV mit Sicherheit erkannt werden. Die Vergesellschaftung unterschiedlich großer Fährten (Abb. 40) erhärtet die Vermutung, daß die kleinen Fährten von juvenilen Tieren stammen können. Generell sind bei *Protritonichnites lacertoides*-Fährten folgende morphologische Varianten zu beobachten:

- Abb. 41: Nahezu vollständiger Fuß- und unvollständiger Handeindruck eines relativ großen Tieres. Beim Fuß- und Handeindruck sind insbesondere die Zehen II, III und IV sehr schlank, Zeh I zeigt eine partielle Trennung von dem übrigen Eindruck und ist an seiner Spitze verdickt. Zeh V ist etwas plumper als beispielsweise Zeh IV, sehr lang und annähernd S-förmig gebogen. Die proximalen Sohlenabschnitte fehlen im Eindruck.

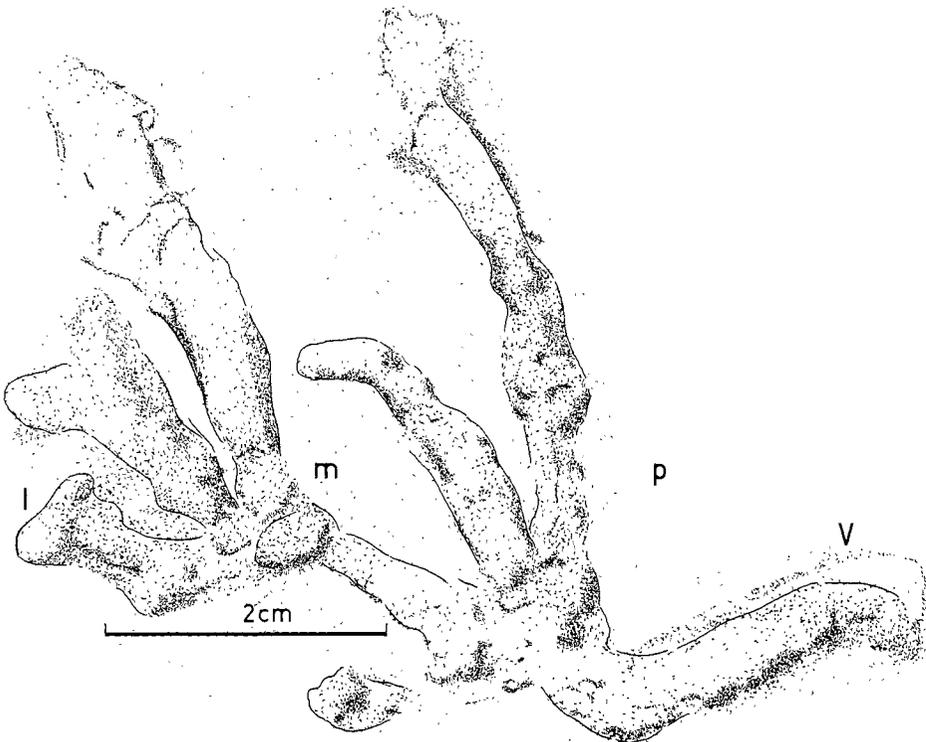


Abb. 41: *Protritonichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861), PIM K 238, Nahe-Gruppe (N 4) bei Sobernheim.

Vom Handeindruck sind nur die Zehen I bis III zu erkennen, die relativ dicker erscheinen als die Fußzehen und vor allem an den Spitzen teilweise stark keulenförmig verdickt sind. Die Zehen IV und V fehlen, ebenso die proximalen Abschnitte der Handsohle. Das Sediment war zum Zeitpunkt der Fährtenzeugung vermutlich oberflächlich abgetrocknet und nicht mehr nachgebend.

- Abb. 42: Annähernd vollständiger, großer Fußeindruck (= sekundär fragmentarische Überlieferung), Handeindruck unvollständig bzw. undeutlich überliefert. Der Fußeindruck ist vergleichsweise plumper als der der Abb. 41. Zeh IV wirkt sehr lang und ist auffallend dicker als die Zehen I bis III. Durch die unvollständige Trennung der proximalen Zehenabschnitte wird eine nahezu rechteckige, schmale Fußsohle vorgetäuscht. Die Basis von Zeh V ist relativ deutlich eingedrückt. Das Sediment dürfte im Augenblick der Fährtenzeugung etwas weicher gewesen sein als bei 1.

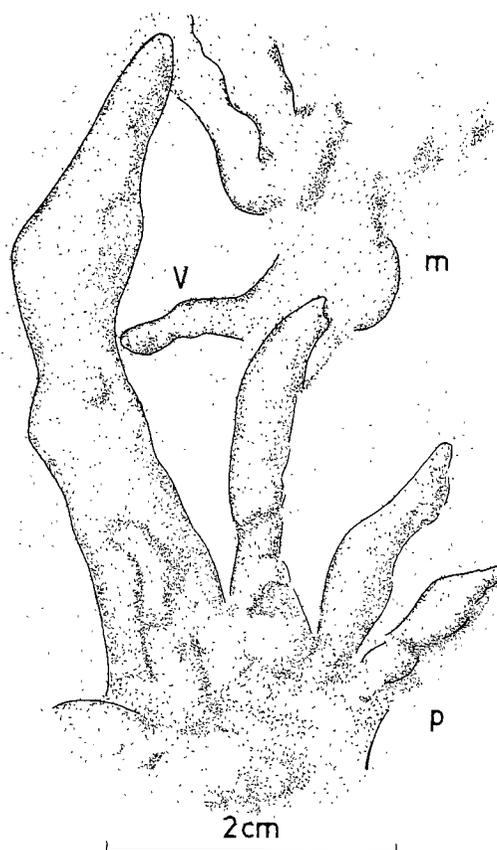


Abb. 42: *Protritichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861), PIM K 19, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 7) bei Odernheim.

- Abb. 43: Sehr plumper, großer Fußeindruck. Zeh IV ist wiederum vergleichsweise dicker ausgebildet als die übrigen Zehen, vor allem aber zeigt er eine extreme, kugelige Verdickung der Zehenspitze. Zeh II fällt durch seine nach innen gebogene relativ spitze Endung auf. Die proximalen Abschnitte der Zehen II, III und IV sind nicht voneinander zu trennen. Zeh I wirkt relativ länger und Zeh V kürzer als bei Abb. 41. Proximal der Zehen III und IV läuft eine scharfe Furche (Negativerhaltung) diagonal über den Fußeindruck. Insgesamt zeigt dieser Fußeindruck Merkmale, die auf ein sehr stark nachgebendes, fließfähiges Substrat hinweisen. Dieser Eindruck ist etwa vergleichbar mit den plumpen Eindrücken, die Salamander bei Rezentversuchen in trockenem, lockerem Sand, also in einem ebenfalls stark nachgebenden Substrat, hinterließen.
- Abb. 44 B, C, 45 A, 46: Verschiedene Hand- und Fußeindrücke mittelgroßer Tiere, wahrscheinlich alle in mäßig weichem Sediment erzeugt. Generell fallen die unterschiedlichen Zehenspreizungen auf. Abb. 44 C zeigt einen sehr unvollständigen Handeindruck mit großer, nahezu dreieckiger, undeutlich begrenzter Sohle. Der dazugehörige Fußeindruck zeichnet sich durch die sehr kurzen, stark nach innen gebogenen Zehen I und II sowie durch die relativ vollständige, proximal breit gerundete Fußsohle aus.

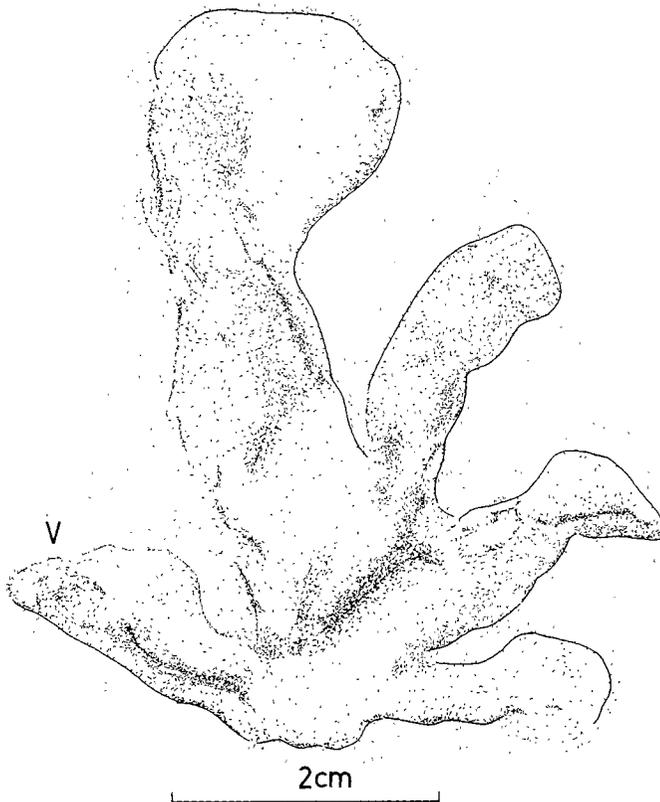


Abb. 43: *Protritornichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861); Original SSch, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 4) bei Langenbach; ? Fußeindruck; V = fünfter Zeh.

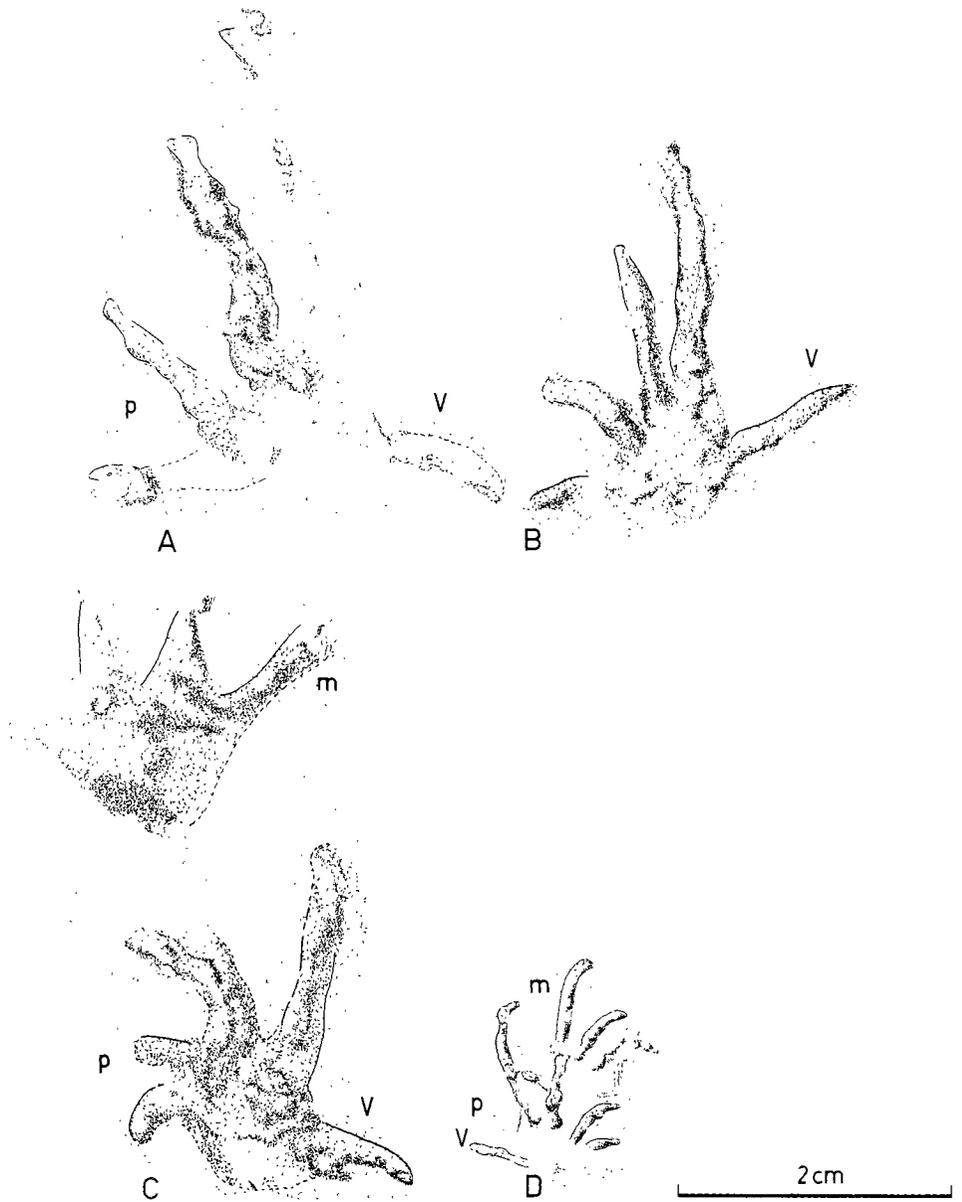


Abb. 44: *Protritonichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861), A) PIM K 244, Altenglan-Schichten (A) bei Altenglan; B) PIM K 242, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 7) bei Lettweiler; C) PIM K 235, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 10) bei Kirrweiler; D) PIM K 232, Nahe-Gruppe (N 3) bei Bärweiler, Fahrte eines sehr kleinen, juvenilen (?) Tieres. Bei B kann nicht festgelegt werden, ob es sich um einen Hand- oder Fußeindruck handelt.

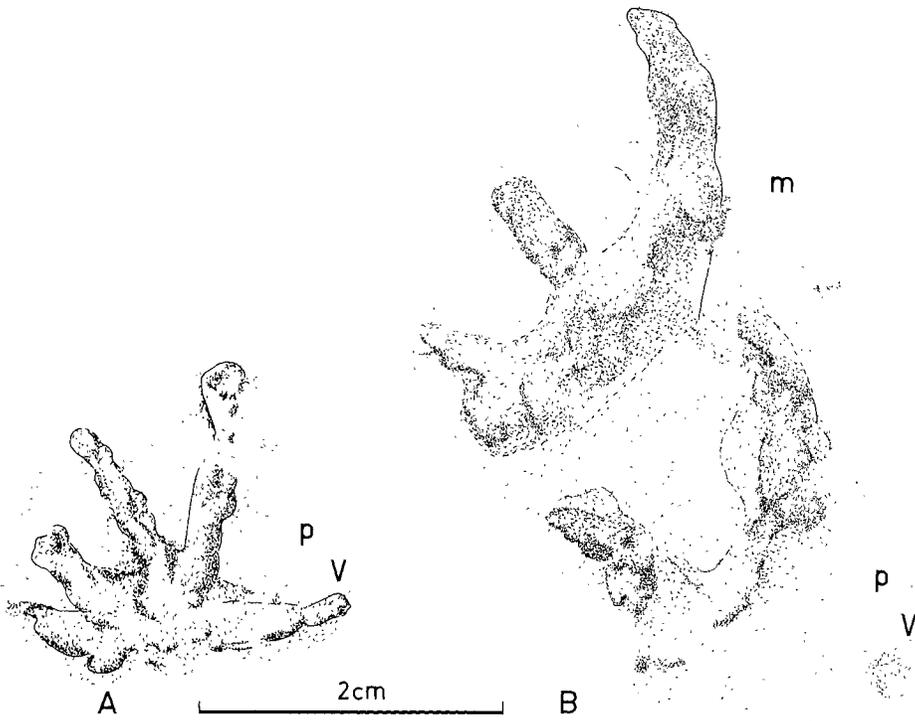


Abb. 45: *Protritonichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861), A) PIM K 243, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 9) bei Jeckenbach; B) PIM K 241, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 2) bei Lauterecken.

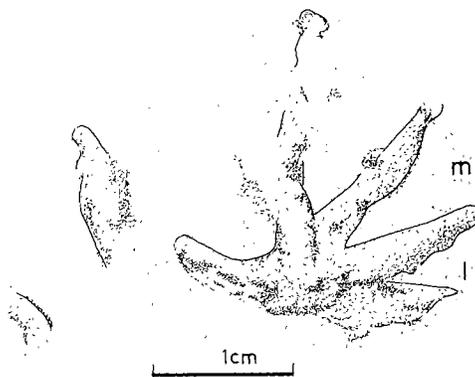


Abb. 46: *Protritonichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861), PIM K 236, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 8) bei Kirrweiler.

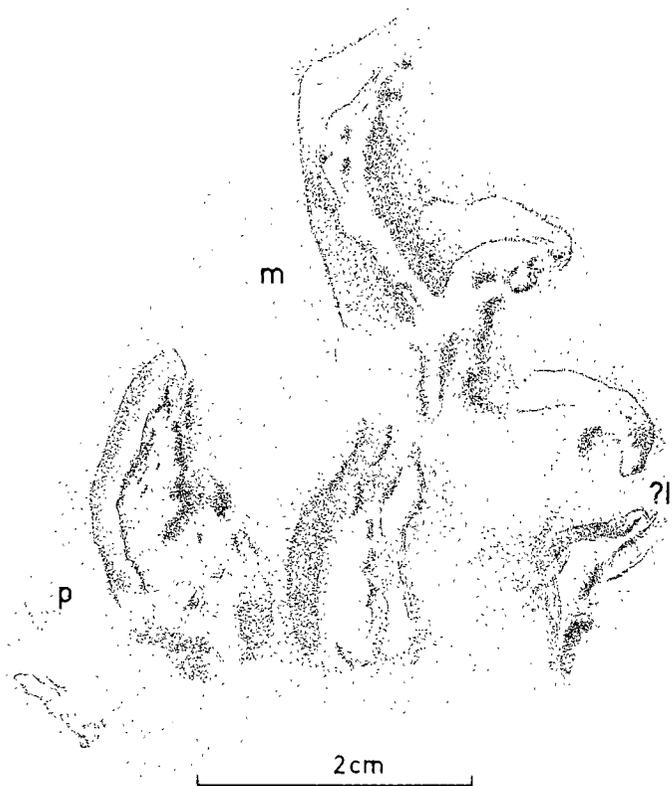


Abb. 47: *Protritonichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861), PIM K 239, Nahe-Gruppe (N 8) bei Nierstein.

- Abb. 45 B, 47-49: Fuß- und Handeindrücke mittelgroßer bis großer Tiere in zwei oder dreizehiger Überlieferungsform. Das Sediment muß zum Zeitpunkt der Fährtenerezeugung extrem weich gewesen sein, so daß es zum Ausfall bestimmter Zehen kommt, wie in Rezentversuchen unter ähnlichen Umständen zu beobachten war. Bevorzugt überliefert werden offensichtlich die Zehen II, III und IV oder auch nur III und IV. Die Überlieferungsformen der Abb. 47, 48 sind typisch für die „Rötelschieferfazies“ (Standenbühl-Schichten). Ähnliche Überlieferungsformen sind aber auch in den Altenglan- und Lauterecken-Odernheim-Schichten zu beobachten (Abb. 49).
- Abb. 44 A: Vermutlich handelt es sich um einen Fuß- und Handeindruck eines mittelgroßen Tieres. Unter normaler Beleuchtung sind nur die flach eingedrückten Zehen II und III zu erkennen. Unter sehr flachem Lichteinfall zeichnen sich auch die Zehen I, IV und V, allerdings nur sehr schemenhaft, ab. Im Gegensatz zu den zuvor geschilderten Fällen dürfte hier das Sediment oberflächlich stark angetrocknet und relativ fest gewesen sein, so daß sich nur noch die am (?) stärksten belasteten Zehen abzeichnen (Abb. 50, 51). Dieser zuerst recht fragwürdige Eindruck stellte das bislang stratigraphisch tiefste Vorkommen dar; neue, sichere Funde bestätigen jedoch das Vorkommen.

- Abb. 52: „Aberrante“ Erhaltungen. Es muß offen bleiben, ob es sich um Fuß- oder Handeindrücke handelt. Die Eindrücke sind tief, das Sediment war also verhältnismäßig weich und „standfest“. Kennzeichnend für diese Art der Überlieferung sind die in der Negativerhaltung gratartig und scharf hervortretenden Zehen. Abbildung 52 B zeigt zwar die vollständige Zehenzahl, jedoch nicht die wahren Längenverhältnisse; auffallend ist die Gruppierung der Zehen II und III sowie die in antero-proximaler Richtung eiförmig ausgebildete Sohle. Abbildung 52 A zeigt dagegen nur vier Zehen und eine kleine, proximal nahezu halbmondförmig begrenzte Sohle. Der fehlende Zeh könnte Zeh IV sein.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen (Abb. 53)

Die Erzeuger von *Protritornichnites lacertoides*-Fährten waren Tiere mit kurzem Rumpf im Verhältnis zu den Extremitäten, der coupling value liegt zwischen 0,57 und 0,75. Die Hinterextremitäten sind in der Regel länger als die Vorderextremitäten. Für die einzelnen Extremitätenabschnitte wurden insgesamt folgende Werte berechnet (in mm):

Oberschenkel-Längen: 8,50–37,18

Unterschenkel-Längen: 3,31–15,30

Oberarm-Längen: 7,23–34,50

Unterarm-Längen: 8,15–? (nicht genau feststellbar)

Anhand der Fährte eines sehr kleinen Tieres (PIM K 233) wurde eine Rekonstruktion der Körperproportionen mit den in Tab. 11 angegebenen Daten versucht.



Abb. 48: *Protritornichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861), PIM K 240, Nahe-Gruppe (N 8) bei Nierstein; Hand- und Fußeindruck übereinander getreten, deshalb ist nicht mehr festzustellen, welche Zehen zum Hand- und welche zum Fußeindruck gehören.

Tab. 11: Hypothetische Körperproportionen eines möglichen Erzeugers der *Protritonichnites lacertoides*-Fährten in mm.

	Vorderextremität	Hinterextremität
Länge insgesamt	26,15	27,82
Länge des propodialen Abschnittes	8,00	8,51
Länge des epipodialen Abschnittes	8,15	(3,31)
Epipodialer/propodialer Abschnitt	1,01	? 0,38
Scheinbare Rumpflänge		35,00
coupling value		0,64
hAc, hGl	5,0	5,3

Die hypothetische Rekonstruktion (Abb. 53) zeigt ein relativ schlankes Tier mit einer ungefähren Schulter- bzw. Beckengürtelbreite von 11 mm. Auffallend ist der sehr kurze Unterschenkel-Abschnitt, das Verhältnis Unterschenkel/Oberschenkel beträgt bei dieser Rekonstruktion nur 0,38, was extrem niedrig ist. Dies könnte allometrisch bedingt sein, es zeichnen sich jedoch auch ganz allgemein Tendenzen zu kleinen Unterschenkellängen ab; der Durchschnitt der o. g. Verhältnisse kann bei 0,47 liegen. Dagegen sind die Verhältnisse von Unter-/Oberarm mit 0,86 und 1,01 wesentlich höher. Sicherlich ist diese erhebliche Diskrepanz in den Proportionen zwischen den Vorder- und Hinterextremitäten auch auf eine Fehlerquote in der Berechnung zurückzuführen, aber selbst wenn sie in abgeschwächter Form vorhanden war, kann das Tier nicht sehr aktiv gewesen sein.

Orthotaxonomische Interpretation

Die Belastungsverhältnisse der Hinterextremitäten und die danach für möglich gehaltenen, sehr langen Metatarsalia, die fünfzehigen Handeindrücke sowie der allgemein lacertoide Habitus lassen zunächst auf Erzeuger schließen, wie sie etwa durch *Petrolacosaurus* oder *Araeoscelis* repräsentiert werden. HAUBOLD (1973) bezieht *Protritonichnites lacertoides*-Fährten auf die osteologische Ordnung der Araeoscelidia. Eine grobe Abschätzung der Körperproportionen von *Araeoscelis* nach den von VAUGHN (1955, S. 390) angegebenen Daten und Skelettrekonstruktionen liefert einen coupling value von mindestens 0,46. Bei einem solch geringen cv müßte wesentlich häufiger primäres Übertreten vorkommen als es tatsächlich bei den *Protritonichnites lacertoides*-Fährten zu beobachten ist (aus diesen Fährten lassen sich hypothetische coupling-Werte zwischen 0,57 und 0,75 ermitteln).

Weiterhin zeigt *Araeoscelis* ein Verhältnis Tibia-/Femurlänge von 0,96 und ein Radius-/Humeruslängen-Verhältnis von 0,91 (nach OLSON 1976, S. 19, Tab. 2 beträgt dieses Verhältnis sogar 1,0). Sollten die aus den Fährten ermittelten Verhältnisse für Unterschenkel- zu Oberschenkellängen von durchschnittlich 0,47 zumindest annähernd zutreffend sein, können weder *Araeoscelis* noch *Petrolacosaurus* (der ähnlich hohe Verhältnisse wie *Araeoscelis* zeigt) in Betracht gezogen werden. Entsprechend niedrige Verhältnisse zeigen aber die romeriiden Reptilien, wie etwa *Hylonomus* (0,50) oder auch *Anthracodromeus* (0,54). Demnach wäre durchaus denkbar, daß die niedrigen hypothetischen Verhältnisse der möglichen *Protritonichnites*-Erzeuger als Primitivmerkmal zu werten und die Erzeuger in einer lacertoiden „Stammgruppe“ um die Romeriiden zu suchen sind. Auch Bedenken morphologischer Art gegen *Araeoscelis* als Urheber der *Protritonichnites*-Fährten ergeben sich aus der Aussage VAUGHNS (1955, S. 384): „*Araeoscelis* walked on its toes“, was nicht ohne weiteres mit der Fährtenmorphologie in Einklang zu bringen

ist. Zusammenfassend läßt sich sagen: M. E. kommen weder *Petrolacosaurus* noch *Araeoscelis* als Erzeuger von *Protritronichnites*-Fährten in Betracht. Vielmehr besteht die Möglichkeit, daß die Fährtenherzeuger innerhalb einer lacertoiden „Stammgruppe“ zu suchen sind, die neben den Romeriiden auch Vorläufer von *Araeoscelis* und *Petrolacosaurus* umfassen können (CLARK & CARROLL 1973, S. 404).

Artabgrenzung und Beziehungen

Protritronichnites lacertoides ist eine charakteristische und sehr auffallende Fährte. Deshalb zählt sie auch meist zu den ersten Fährtenfunden eines Verbreitungsgebietes und kann damit quasi als Indikator für Tetrapodenfährten-Lagerstätten gewertet werden. Bestehende Unterschiede zwischen dem südwestdeutschen Material und dem Holotypus-Material (GEINITZ 1861) halte ich für rein erhaltungsbedingt. Das gilt ebenso für Unterschiede gegenüber dem Material anderer europäischer Verbreitungsgebiete als auch ge-

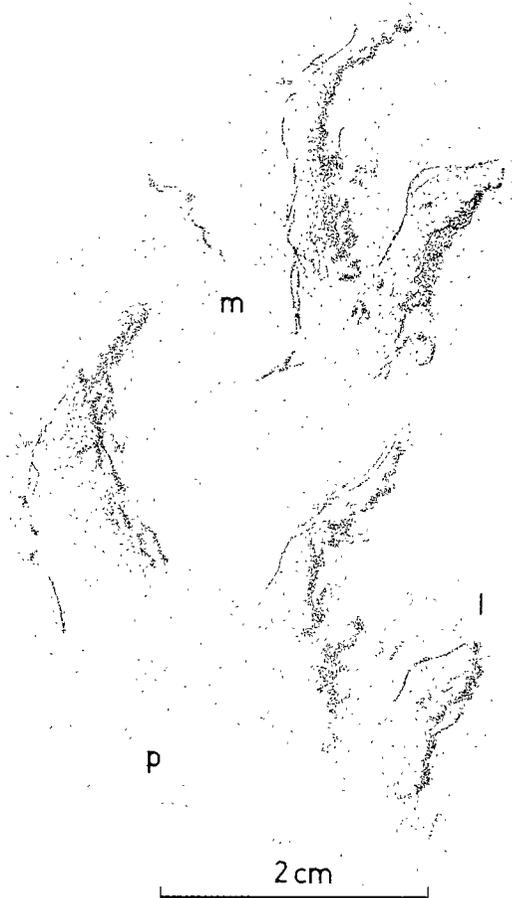


Abb. 49: *Protritronichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861), PIM K 248, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 2) bei Medard.

genüber den nordamerikanischen Arten *Dromopus agilis* MARSH, 1894 und *Dromopus palmatus* (MOODIE, 1929). Damit hat auch die Gattungsbezeichnung *Protritonichnites* nomenklatorische Priorität vor *Dromopus* (in diesem Sinne legt auch HAUBOLD 1973, S. 16, eindeutig klar: „Definitiv kann kein sinnvoller Unterschied innerhalb der Gattung *Dromopus* (= *Protritonichnites*) festgelegt werden, so daß Arten nur regional auszuhalten sind.“ Zweckmäßiger wäre allerdings gewesen, die Monotypie dieser Gattung zu postulieren, was allerdings auch nur bei umfangreicher Kenntnis des gesamten Materials und dessen Variationsbreite möglich ist).

In bestimmten Erhaltungszuständen kann eine Abgrenzung gegenüber Fährten der Gattung „*Anhomöichnium*“, insbesondere gegenüber „*A.* *diversum*“, problematisch sein. Bei vollständigen Fährten zeigt aber „*A.* *diversum*“ eine mit *Protritonichnites lacertoides*

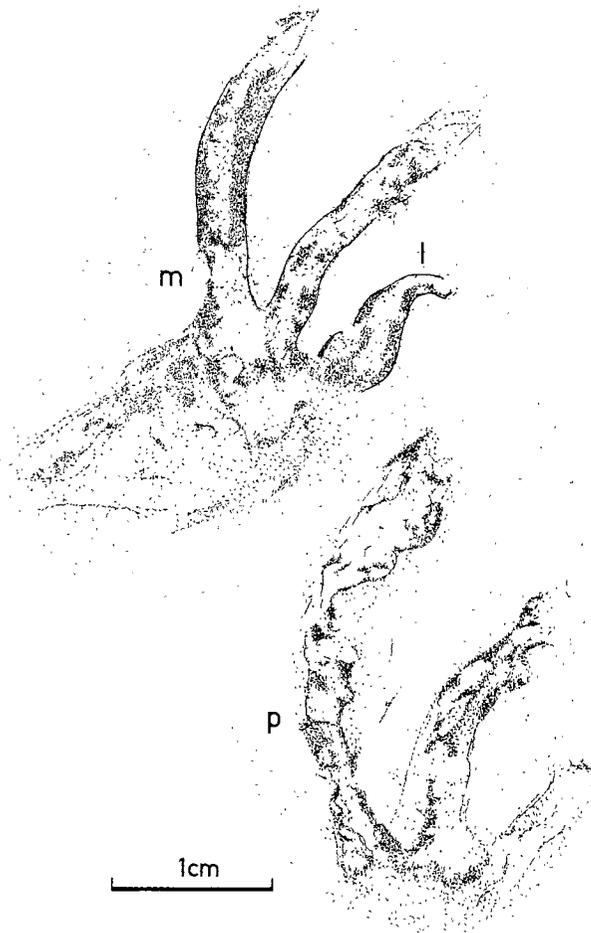


Abb. 50: *Protritonichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861), Geologisches Museum der Saarbergwerke AG, Saarbrücken, ? Kalná-Horizont, Hoheneibe, CSSR.

toides nicht zu verwechselnde Fährtenanordnung, d. h. die Fußindrücke können nahezu senkrecht zur Fortbewegungsrichtung orientiert sein, was bei *P. lacertoides* niemals in einem solchen Ausmaße der Fall ist (Abb. 54).

Zur Nomenklatur und Taxonomie bei *Protritonichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861)

HAUBOLD (1973, S. 15) selbst stellt die Priorität von *Protritonichnites* POHLIG, 1892 gegenüber *Dromopus* MARSH, 1894 fest, rechtfertigt aber dennoch aus verschiedenen Gründen den Gebrauch der Gattungsbezeichnung *Dromopus*. HOLUB & KOZUR (1981, S. 157) widerlegen diese Rechtfertigungsgründe HAUBOLDs und weisen nach, daß eine derartige Verfahrensweise nicht im Sinne der Internationalen Regeln für die zoologische Nomenklatur ist. Die beiden letztgenannten Autoren wollen aber auch zwischen den Typusarten *Saurichnites lacertoides* GEINITZ, 1861 und *Dromopus agilis* MARSH, 1894 Unterschiede erkannt haben, die „wahrscheinlich als Gattungsunterschiede gewertet werden können“. Ähnliche Unterschiede erkennen sie auch innerhalb des europäischen Materials und stellen somit der Gattung *Protritonichnites* mit der bisher einzigen Art *P. lacertoides* die Gattung *Dromopus* mit der Art *D. ? gracilis* gegenüber. Die Gründe für eine solche Differenzierung sehen HOLUB & KOZUR neben Unterschieden in den Stride-, Pace- und Fußlängen, Zehnwinkel und Zehenausrichtung, vor allem auch in der Lagebeziehung von Hand- und Fußindrücken zueinander. Nach meinen Erfahrungen spielen bei den genannten Unterschieden nicht nur die verschiedenen ontogenetischen Stadien, sondern auch die äußeren physikalischen Bedingungen des Lebensraumes eine große Rolle. Das heißt mit anderen Worten, die Variationsbreite der Art *Protritonichnites lacertoides* ist in Abhängigkeit vom Substrat sehr groß und die oben genannten taxonomischen Kriterien spiegeln nichts anderes wider als die Palökologie der fährtenerzeugenden Tiere.

Zusammenfassend wird festgestellt: Das saarpfälzische Fährtenmaterial repräsentiert ausschließlich die Art *Protritonichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861). In den Größenverhält-

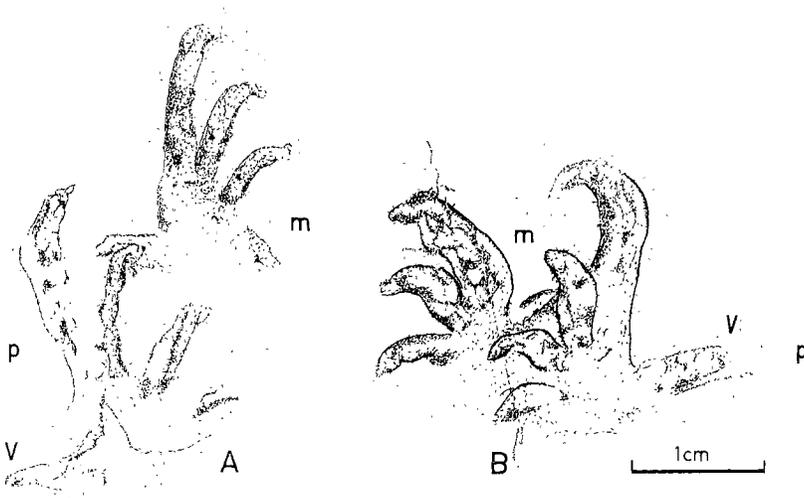


Abb. 51: *Protritonichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861), A) und B), Staatl. Mus. Mineral. Geol., Dresden, ? Kalná-Horizont, Huttendorfer Grube bei Hohelnelbe, CSSR.

nissen äußern sich verschiedene ontogenetische Stadien. Das allgemeine morphologische Erscheinungsbild der Fährten und die Fährtenmaße ändern sich sehr stark in Abhängigkeit von der Substratbeschaffenheit. Eine von *Protritronichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861) abweichende Art „*Dromopus ? gracilis* (PABST, 1900)“ kann nicht festgestellt werden.

Abschließend eine Bemerkung zu ? *Anhomoïchnium staigeri* (SCHMIDTGEN 1928; HAUBOLD 1973): Dies halte ich für eine *Protritronichnites lacertoides*-Fährte, bei der der Fußseindruck stark nach außen gedreht ist, jedoch nicht in dem Ausmaß wie für die Gattung „*Anhomoïchnium*“ typisch.

4.7. *Gilmoreichnus kablikae* (GEINITZ & DEICHMÜLLER, 1882)

Abb. 55–63, Tab. 12, 13

1882 *Saurichnites kablikae*. – GEINITZ & DEICHMÜLLER, Die Saurier der unteren Dyas von Sachsen, S. 2, Taf. 1.

1900 b *Ichnium brachydactylum* nov. von Kabarz. – PABST, Beiträge zur Kenntnis der Thierfährten in dem Rothliegenden „Deutschlands“ 1, S. 60.

1971a *Gilmoreichnus brachydactylus*. – HAUBOLD, Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium, S. 34, Abb. 20 (2).

1981 *Telichnus brachydactylus*. – HOLUB & KOZUR: Revision einiger Tetrapodenfährten des Rotliegenden und biostratigraphische Auswertung der Tetrapodenfährten des obersten Karbon und Perm, S. 163, 170.

Holotypus: Staatl. Mus. Mineral. Geol., Dresden, Inv.-Nr. 167/W 29.

Locus typicus: Kalná bei Hoheneibe.

Stratum typicum: Kalná-Horizont.

Material: PIM K 22 bis 26, PIM K 94, PIM K 127, PIM K 132 bis PIM K 153.

Vorkommen: Sicher ab Lauterecken-Odernheim-Schichten (L–O 6) bis Wadern-Schichten (N 4).

Beschreibung

Fährtenanordnung und Proportionen (Abb. 55–58, Tab. 12)

Quadrupede Fährten mit primär alternierender bis sekundär wechselseitiger Fährtenanordnung. Je nach Ganggeschwindigkeit liegen die Handeindrücke mehr oder weniger dicht vor den Fußeindrücken. Gangbreiten der Hinterextremitäten meist größer als die der Vorderextremitäten. In einzelnen Fällen können sich die Gangbreiten weitgehend angleichen oder die Gangbreite der Vorderextremitäten kann die der Hinterextremitäten übertreffen. Schrittwinkel der Füße zwischen 67 und 102 Grad, der Hände zwischen 75 und 110 Grad. Die Fußachsen sind gerade nach vorne oder nach außen gerichtet, während die Hände meist mehr oder weniger stark einwärts gedreht sind. Verhältnis Stride: scheinbare Rumpflänge zwischen 1,2:1 bis über 1,5:1. Scheinbare Rumpflängen zwischen 52 und 95 mm. Schwanzschleifspuren, die oft recht gerade verlaufen, sind weitaus häufiger als bei anderen Fährtenarten überliefert.

Morphologie der Fußeindrücke (Abb. 56)

Fünffüzig und länger als breit. Zeh IV am längsten, Zeh V zurückliegend und wechselnd stark nach außen abgespreizt, Zehenspreizung sehr variabel, Zehwinkel I/IV 0–75 Grad, I/V 43 bis 120 Grad. Die Zehen können rund, spitz und manchmal sogar schwach keulenförmig enden, was aber im wesentlichen vom Substrat und Lokomo-

tionsmodus abhängt, als daß es auf das Vorhandensein von Krallen zurückzuführen wäre. Fußsohle bei vollständiger Erhaltung in anteroproximaler Richtung lang ausgezogen und proximal breit gerundet. Außer einem Basispolster proximal von Zeh I zeichnen sich keine weiteren Sohlen- oder Phalangenpolster ab, damit auch keine Hinweise auf die Phalangenzahl. Die größten gemessenen Fußlängen liegen bei 30 mm.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 56)

Kleiner als Fußeindrücke und ebenfalls fünfzehig. Zeh I weit innen liegend und häufig stark nach innen umgebogen, Zeh IV am längsten; Spreizung der Zehen meist größer als bei den Fußeindrücken, Zehenwinkel I/IV zwischen 55 und 113 Grad, I/V bis 163 Grad. Die Zehen enden meist rund, damit keine Hinweise auf eine Bewehrung mit Krallen. Sohle bei vollständiger Erhaltung von subquadratischer Gestalt. Über Sohlen- und Phalangenpolster und damit über die Phalangenzahl sind keine Aussagen möglich. Die Handlängen liegen zwischen 13 und 20 mm.

Belastungsverhältnisse

Bei eingehender Betrachtung typischer *Gilmoreichnus kablikae*-Fährten fällt eine gleichmäßigere Fußbelastung auf. Es kann zwar immer noch wie bei den *Saurichnites*-Fährten ein Belastungsgefälle vom postaxialen zum präaxialen Abschnitt bestehen (dies wird besonders auf weichem Untergrund deutlich, vgl. Abb. 59), doch ist der postaxiale Fußabschnitt immerhin so stark belastet, daß Zeh V meist noch am Eindruck beteiligt ist. Diese gegenüber den *Saurichnites*-Fährten deutlich stärkere Belastung des postaxialen Fußabschnittes ist auf eine Umstrukturierung des proximalen Tarsusbereiches zurückzuführen. Der Druck muß gleichmäßig durch Tibia und Fibula auf den proximalen Tarsus übertragen werden, um dann von den proximalen Tarsuselementen ebenso gleichmäßig an die korrespondierenden Tarsalia bzw. Metatarsalia weitergeleitet zu werden. M. E. kann das nur durch proximale Tarsuselemente geschehen, die wie Astragalus und Calcaneus als eine funktionelle Einheit arbeiten und entsprechend mit Tibia und Fibula artikulieren. Somit wäre für ein *Gilmoreichnus kablikae*-Fährten erzeugendes Tier ein Fußbau zu fordern, der zumindest ein *Labidosaurus* entsprechendes Strukturniveau besitzt. Die Handeindrücke zeigen eine relativ gleichmäßige Belastung an. Gelegentlich macht sich aber auch eine Tendenz zur schwächeren Belastung des inneren Handabschnittes bemerkbar.

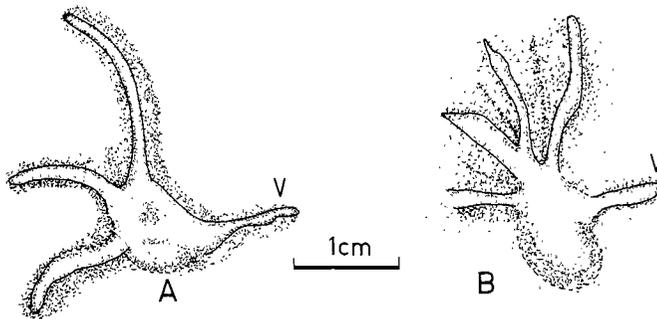


Abb. 52: *Protritonichnites lacertoides* (GEINITZ, 1861), A) PIM K 18, B) PIM K 19, beide: Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 7) bei Odernheim; es kann nicht festgestellt werden, ob es sich um Hand- oder um Fußeindrücke handelt.

Tab. 12: *Gilmoreichnus kablikae*.

			1	2	3	4	5	6
Material			K 136	K 151	K 138	K 148	K 146	K 135
Stride		mm	134,00	111,00	93,00	105,50	100,66	110,50
Pace	Fuß	mm	96,00	87,00	83,50	82,66	82,25	82,00
	Hand		79,75	89,25	66,50	74,00	70,00	71,25
Abstand	Hand- Fuß	mm	33,33	30,75	27,00	22,16	21,33	32,50
Gangbreite	Fuß	mm	68,50	67,50	69,50	64,33	63,62	57,50
	Hand		50,50	70,00	44,25	54,00	46,50	40,50
scheinb. Rumpflänge		mm	95,00	87,00	74,00	73,50	70,00	72,00
Schrittwinkel	Fuß	Grad	89,00	77,50	67,00	78,00	75,50	80,33
	Hand		101,00	77,00	95,00	85,00	94,00	96,60
Zeh III zur Mittellinie	Fuß Hand	Grad	- 16, ± 0 ± 0 + 53	— —	— —	— -22, -41 — + 17	- 20 +	
Fuß	Länge	mm	30,00	25,00	—	—	22,00	27,00
	Breite		27,00	—	—	—	—	24,50
Hand	Länge	mm	20,00	20,00	—	—	(16,50)	20,00
	Breite		(23,00)	—	—	—	(18,00)	22,00
Fuß	Zeh I	mm	8,00	—	—	—	7,50	5,00
	II		11,00	—	—	—	10,50	8,00
	III		13,00	—	—	—	(13,50)	—
	IV		17,00	—	—	—	—	12,00
	V		10,00	—	—	—	—	9,00
Hand	Zeh I	mm	(5,00)	—	—	—	—	—
	II		7,00	—	—	—	—	5,00
	III		9,00	—	—	—	—	6,00
	IV		11,00	—	—	—	—	(7,00)
	V		9,00	—	—	—	—	(7,00)
Stride: Fußlänge			4,46:1	4,44:1	—	—	4,57:1	4,09:1
Stride: scheinb. Rumpflänge			1,41:1	1,27:1	1,25:1	1,43:1	1,43:1	1,53:1

Tetrapodenfahrten aus dem saarpfalzischen Rotliegenden

7	8	9	10	11	12	13	14	15
K 149	K 137	K 141	K 133	K 134	K 139	K 140	K 146	K 142
111,00	89,50	114,00	105,00	93,50	112,50	98,50	104,00	82,00
81,75	79,00	78,25	78,16	78,00	77,25	74,50	70,50	69,50
71,75	75,00	72,00	65,75	63,33	71,25	71,00	58,50	59,00
30,00	23,00	26,50	18,00	35,50	19,33	27,00	22,33	25,50
61,00	56,00	53,50	58,33	56,25	49,00	55,25	48,25	57,50
45,12	48,00	49,50	43,75	47,50	41,00	48,50	39,50	35,00
85,83	76,00	81,00	88,50	75,00	77,00	78,00	70,00	68,00
83,16	70,00	93,00	89,00	86,00	97,00	83,00	95,00	72,00
102,33	—	91,50	86,00	82,00	110,00	90,00	94,00	103,00
—	± 0	—	± 0 - 21; - 41		—	—	—	—
—	± 0	—	± 0 + 43 - 38 - + 82		—	—	—	—
—	28,50	—	(22,00)	25,50	—	(31,00)	(29,00)	—
—	23,00	—	—	26,00	—	—	—	—
—	—	—	16,00	20,50	—	—	—	—
—	—	—	—	20,00	—	—	—	—
—	—	—	(3,50)	6,00	—	—	—	—
—	—	—	(8,50)	8,00	—	—	—	—
—	11,00	—	(9,00)	13,00	—	—	—	—
—	16,00	—	(11,50)	14,00	—	—	—	—
—	10,50	—	—	7,00	—	—	—	—
—	—	—	4,00	4,00	—	—	—	—
—	—	—	7,00	4,50	—	—	—	—
—	—	—	9,00	6,00	—	—	—	—
—	—	—	(7,50)	7,00	—	—	—	—
—	—	—	—	6,00	—	—	—	—
—	3,14:1	—	4,77:1	3,68:1	—	(3,1:1)	(3,5:1)	—
1,29:1	1,17:1	1,40:1	1,47:1	1,25:1	1,36:1	1,26:1	1,48:1	1,20:1

			16	17	18	19	20	21
Material			K 122	K 147	K 147	K 145	K 143	K 151
Stride		mm	94,00	98,25	90,50	94,00	81,25	81,50
Pace	Fuß	mm	68,50	67,25	67,50	66,50	65,95	60,25
	Hand		62,75	61,75	63,75	57,00	58,62	53,50
Abstand	Hand- Fuß	mm	20,66	16,83	17,83	24,66	23,50	23,83
Gangbreite	Fuß	mm	47,50	45,50	49,75	47,25	51,94	44,50
	Hand		41,00	35,00	48,00	31,75	40,75	42,00
scheinb. Rumpflänge		mm	61,00	66,50	60,00	69,50	61,50	60,00
Schrittwinkel	Fuß	Grad	89,00	93,00	82,00	90,00	75,06	86,00
	Hand		97,00	110,00	80,50	109,00	90,28	75,00
Zeh III zur Mittellinie	Fuß	Grad	± 0	—	—	—	8, - 25	± 0
	Hand		—	—	—	—	+ 134	—
Fuß	Länge	mm	(28,00)	—	—	—	21,00	—
	Breite		23,00	—	—	—	(19,00)	—
Hand	Länge	mm	19,00	—	—	—	(16,00)	—
	Breite		15,00	—	—	—	(18,00)	—
Fuß	Zeh I	mm	—	—	—	—	5,00	—
	II		—	—	—	—	6,00	—
	III		—	—	—	—	9,00	—
	IV		—	—	—	—	10,00	—
	V		—	—	—	—	8,00	—
Hand	Zeh I	mm	—	—	—	—	—	—
	II		—	—	—	—	5,00	—
	III		—	—	—	—	6,00	—
	IV		—	—	—	—	7,00	—
	V		—	—	—	—	6,00	—
Stride: Fußlänge			3,35:1	—	—	—	3,25:1	—
Stride: scheinb. Rumpflänge			1,54:1	1,47:1	1,50:1	1,35:1	1,32:1	1,35:1

Tetrapodenfahrten aus dem saarpfälzischen Rotliegenden

22	23	24	25
K 150	K 132	K 144	K 127
89,00	79,50	65,60	80,00
56,50	56,50	55,75	55,50
57,00	47,50	45,80	54,37
21,75	17,33	19,00	27,33
34,00	40,75	44,91	36,15
34,00	32,50	32,00	38,62
66,25	55,50	52,00	60,00
102,50	84,00	74,50	91,33
102,00	97,00	92,50	83,50
—	—	—	—
—	—	—	—
(24,00)	—	22,00	(20,50)
—	—	20,00	17,50
—	—	13,00	16,50
—	—	13,50	15,50
—	—	5,00	—
—	—	7,00	7,00
—	—	10,00	(8,00)
—	—	11,00	(9,50)
—	—	7,00	(7,00)
—	—	3,00	—
—	—	5,00	—
—	—	7,00	—
—	—	5,00	—
—	—	—	—
(3,7:1)	—	2,98:1	3,90:1
1,34:1	1,43:1	1,26:1	1,33:1



Abb. 53: Hypothetische Rekonstruktion der Körperproportionen eines möglichen Erzeugers der *Protritonichnites lacertoides*-Fährten. Größenverhältnisse s. Tab. 11.

Variationsbreite

Fährten von *Gilmoreichnus kablikae* zeigen eine sehr große morphologische Variationsbreite. Selbst im Verlauf derselben Fährte können Fuß- und Handeindrücke von recht unterschiedlicher Ausbildung sein. Bei den Fußeindrücken basiert diese Formenmannigfaltigkeit vor allem auf dem Betrag der Zehenspreizung und auf Form und Begrenzung der Fußsohlen. Die Zehen I bis IV können parallel gestellt (Abb. 60A) oder „normal“ gespreizt sein (Abb. 61–62), vor allem kann aber Zeh V nur schwach nach außen gerichtet sein (Abb. 55) oder er kann nahezu senkrecht vom Fuß abstehen (Abb. 57A). Dadurch und je nachdem, wie der Zehenzwischenraum zwischen IV und V ausgebildet ist, können erhebliche Unterschiede in der relativen Länge von Zeh V und dem Grad seines Zurückliegens gegenüber Zeh IV deutlich werden (Abb. 55, 56). Von ganz er-

heblichem Einfluß auf das morphologische Erscheinungsbild der Fuß eindrücke ist die Ausbildung der Fußsohlen, die nach proximal langgezogen erscheinen können und dann entweder proximal mehr oder weniger U-förmig begrenzt sind (Abb. 56) oder aber sich „konisch“ derartig nach proximal verjüngen, daß proximal der Zehen III–V eine markante Ferse ausgebildet zu sein scheint (Abb. 60 A). Vielfach ist aber der proximale Sohlenanteil stark verkürzt, was zu einer gedrungenen Sohle führt, die entweder proximal breit gerundet ist (Abb. 61 A, 62) oder aber derartig rechtwinklig begrenzt wird, daß der gesamte Fuß Eindruck eckig wirkt (Abb. 55). Weitere morphologische Verfremdungen können durch scheinbare Einwärtskrümmungen der distalen Zehenabschnitte erfolgen (Abb. 62). In vielen Fällen handelt es sich aber nicht wirklich um eine Krümmung der Zehen, sondern eher um lokomotorisch bedingte Gleitspuren (Abb. 55, 61). Dasselbe gilt wohl auch für eine scheinbare Tendenz zum auswärts gerichteten Umbiegen von Zeh IV (Abb. 60 B). Bei den Handeindrücken liegen die morphologischen Variationsmöglichkeiten ebenfalls in der Form und Ausbildung der Sohlen und in der Ausrichtung bzw. Krümmung der Zehen begründet. Die Handsohle kann nach proximal lang ausgezogen sein (Abb. 55), meist ist sie jedoch subquadratisch bis rechteckig ausgebildet (Abb. 56, 61 A). Viel wichtiger für die Morphologie ist die Ausrichtung der Zehen, die mehr oder weniger gerade gestreckt sein können oder aber stark nach innen gekrümmt sind. Bedingt durch die starke Einwärtsdrehung der Hände sind so die Zehen vielfach senkrecht zu oder sogar entgegen der Fortbewegungsrichtung orientiert (Abb. 57 B). Häufig lassen sich bei den Handeindrücken die Zehen in ihren basalen Abschnitten nicht voneinander und von der Sohle unterscheiden, so daß der Eindruck insgesamt etwas plump wirkt (Abb. 62). Interessant ist auch, daß sich bei tiefen Eindrücken eine morphologische Trennung der Sohle in einen distalen und einen proximalen Abschnitt abzuzeichnen beginnt (Abb. 60 B), ähnliches wurde auch bei den Rezentversuchen beobachtet (FICHTER 1982 b Abb. 14 B).

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen (Abb. 63)

Aus der Fährte PIM K 136 wurden die in Tab. 13 dargestellten hypothetischen Körpermaße errechnet. Aus der Rekonstruktion ergibt sich ein Tier mit relativ schlankem Rumpf (Becken- bzw. Schultergürtelbreite: 27 mm) und langen Extremitäten. Über den Schädel läßt sich höchstens sagen, daß er nicht übermäßig schwer gewesen sein kann, denn die Handeindrücke zeigen keine ungewöhnlich hohe Belastung an. Die lateralen Körperundulationen während der Lokomotion waren vermutlich gering, was ja auch in den oft gerade verlaufenden oder nur großräumig gebogenen Schwanzschleifspuren zum Aus-

Tab. 13: Hypothetische Körperproportionen eines möglichen Erzeugers von *Gilmoreichnus kablikae*-Fährten in mm.

	Vorderextremität	Hinterextremität
Länge insgesamt	58,20	70,20
Länge des propodialen Abschnittes	17,80	21,50
Länge des epipodialen Abschnittes	20,40	18,70
Epipodialer/propodialer Abschnitt	1,14	0,86
Scheinbare Rumpflänge		95,0
coupling value		0,73
hAc, hGl	11,20	13,50

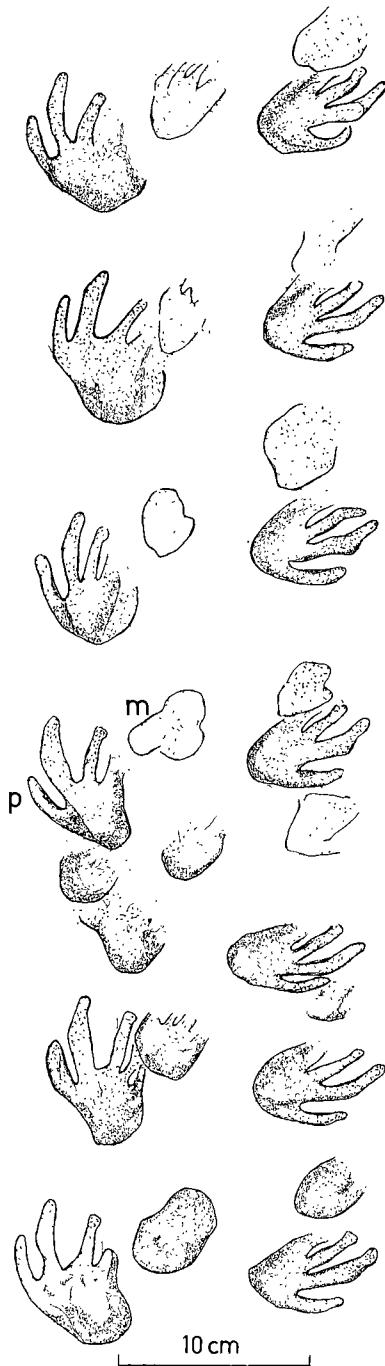


Abb. 54: „*Anhomoiichnium*“ *diversum* (SCHMIDT, 1959), Ausschnitt aus der großen, im Heimatmuseum Rotenburg/Fulda befindlichen Fährtenplatte; Cornberger Sandstein; m = Hand-, p = Fußeingdruck; Fußeingdrücke geringfügig rekonstruiert.

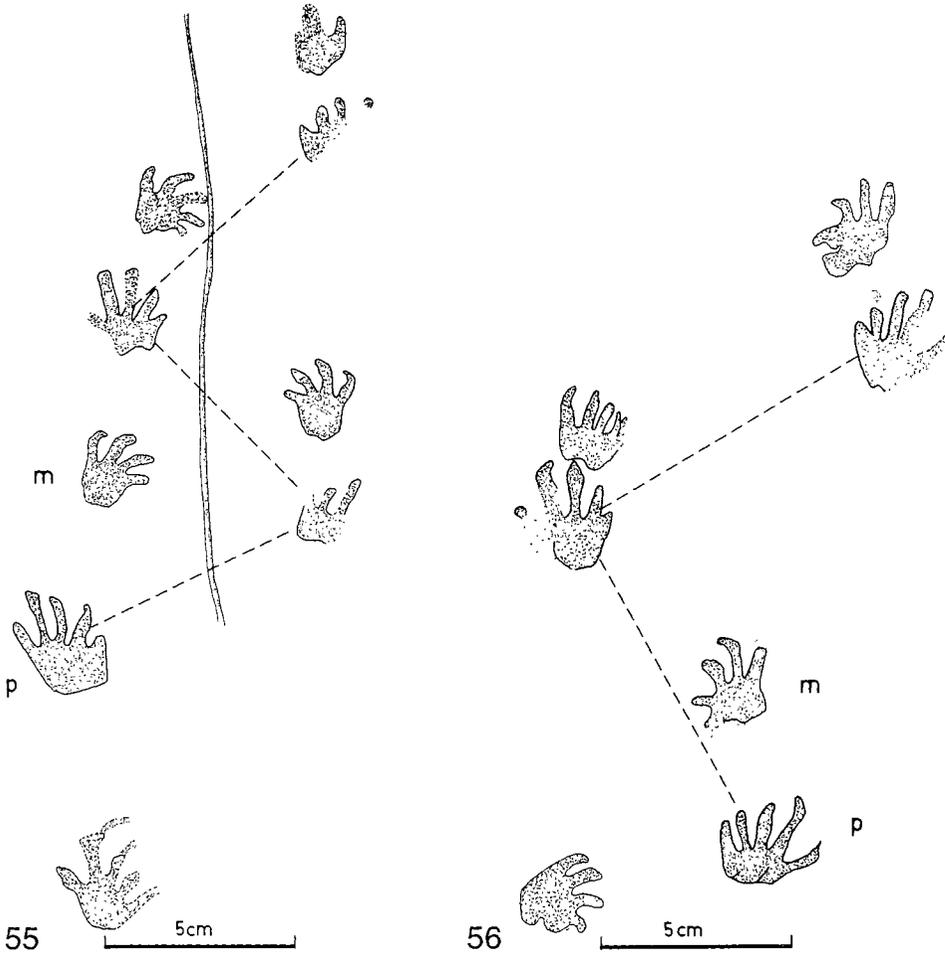


Abb. 55: *Gilmoreichnus kablikae* (GEINITZ & DEICHMÜLLER, 1882), PIM K 134, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 7) bei Lettweiler; m = Hand-, p = Fußeindruck, die strich-punktiierten Linien verbinden jeweils die Fußeindrücke. In der Mitte der Fahrte ist eine Schwanzschleifspur sichtbar.

Abb. 56: *Gilmoreichnus kablikae* (GEINITZ & DEICHMÜLLER, 1882), PIM K 136, Vorkommen s. Abb. 55; m = Hand-, p = Fußeindruck; die strichpunktiierten Linien verbinden jeweils die Fußeindrücke.

druck kommt. Eventuell war ein relativ langer und schwerer Schwanz vorhanden. Bemerkenswert ist der wesentlich längere Unter- als Oberarm. Die Tendenz zur Verlängerung der Unterarme scheint für die meisten Erzeuger, der hier abgehandelten Fährten typisch zu sein und kommt bei Tieren mit kleinen, scheinbaren Rumpflängen noch verstärkt zum Ausdruck.

Orthotaxonomische Interpretation

HAUBOLD (1973, S. 18, 19) stellt die Erzeuger von *Gilmoreichnus* zu den Pelycosauria und vermutet aufgrund der Größe der Fährten Ophiacodontia; bei HAUBOLD (1974) finden sie sich bei den Cotylosauria wieder. Dieses Beispiel zeigt klar, wie groß die Unsicherheiten in der osteologisch-systematischen Interpretation noch sind. Nach morphologischen Kriterien lassen sich Zuordnungen der Fährten zu bestimmten osteologischen Taxa allein nicht bewältigen. Für eine derartige Zuordnung sollten alle aus den Fährten nur irgendwie ersichtlichen Hinweise auf die Körperproportionen und den möglichen Fußbau herangezogen werden. Nach Art der Fußbelastung bei *Gilmoreichnus kablikae*-Fährten scheiden m. E. alle Amphibien und Reptilien unterhalb des Fußstruktur-Niveaus von *Labidosaurus* als Erzeuger aus. Weiterhin kommen voraussichtlich als Erzeuger nur solche Reptilien in Frage, bei denen die eigentlich funktionierende Fußgelenkung nicht mehr in metatarsaler-tarsaler Position liegt, sondern nach proximal in cruro-tarsale Position gerückt ist. Das ist nach SCHAEFFER (1941) bei den Pelycosauria der Fall. Unter den Pelycosauria wiederum muß nach solchen Formen gesucht werden, die Tendenzen zu großen Radius- : Humerus-Werten erkennen lassen. Nach einer Berechnung dieser Indices anhand aller von ROMER & PRICE (1940) veröffentlichten Daten (FICHTER 1983) hebt sich allein *Haptodus saxonicus* deutlich in diesem Sinne von allen übrigen Pelycosauriern ab, was zum Teil daran liegen mag, daß es sich um ein noch jugendliches Exemplar handelt. Bei kleinerer Rumpflänge können bei dieser Art durchaus R/H-Werte erwartet werden, die sich der Obergrenze des Dimensionsbereiches von *G. kablikae* nähern (der tatsächlich berechnete Wert von 0,91 liegt ohnehin schon im mittleren Bereich). Als weiterer Anhaltspunkt kommt hinzu, daß bei *H. saxonicus* das Verhältnis Unterschenkel : Oberschenkel (Tibia : Femur) auffallend klein zu sein scheint. Eine Tendenz zu sehr kleinen Unterschenkel- : Oberschenkelverhältnissen zeigen auch einige *G. kablikae*-Fährten an.

Zusammenfassend bleibt zu sagen: Die Wahrscheinlichkeit, daß es sich bei den Erzeugern von *Gilmoreichnus kablikae*-Fährten um kleine Pelycosauria aus der engsten Verwandtschaft der Haptodontidae handelt, ist recht groß. Aus den Fährten der Tab. 12 wurden insgesamt folgende Werte für die Längen der einzelnen Extremitätenabschnitte berechnet (in mm):

Oberschenkel-Länge	13,0–21,5
Unterschenkel-Länge	7,9–21,4
Oberarm-Länge	10,8–21,0
Unterarm-Länge	11,8–27,6

Daraus ergeben sich folgende Werte:

Unterschenkel : Oberschenkel	0,60–0,99
Unterarm : Oberarm	1,09–1,31

Artabgrenzung und Beziehungen

Die Arten der Gattung *Gilmoreichnus* können insbesondere mit *Saurichnites incurvatus*, z. T. auch mit *Saurichnites intermedius* verwechselt werden. Generelles Unterscheidungskriterium ist die unterschiedliche Belastung der Hinterextremitäten. Während bei *Saurichnites incurvatus* und *S. intermedius* meist Innendruck vorherrscht, zeugen die *Gil-*

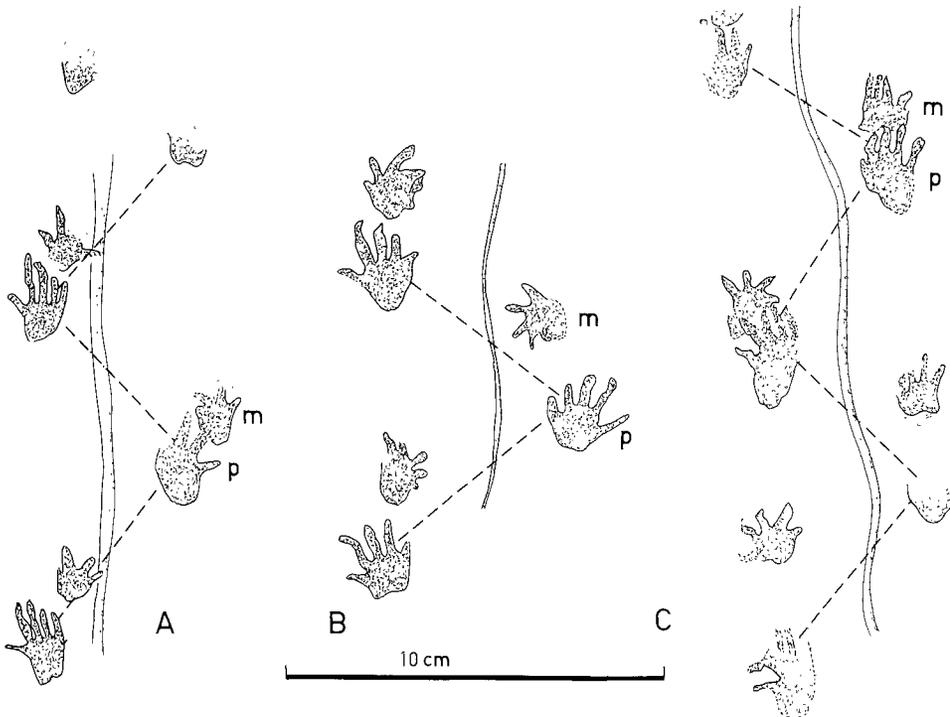


Abb. 57: *Gilmoreichnus kablikae* (GEINITZ & DEICHMÜLLER, 1882), A) PIM K 94, B) PIM K 143, C) PIM K 127; Vorkommen s. Abb. 55; m = Hand-, p = Fußeindrücke; die strich-punktiierten Linien verbinden jeweils die Fußeindrücke. Beachte die Schwanzschleifspuren in der Mitte der jeweiligen Fahrte.

moreichnus-Fußeindrücke von einer gleichmäßigeren Belastung, was sich hauptsächlich darin äußert, daß Zeh V häufiger im Eindruck erscheint als bei den beiden vorgenannten Arten. Außerdem wird die Fußsohle in der Regel vollständiger abgebildet (Ausnahmen sind jedoch vorhanden, s. Genotypus *Gilmoreichnus hermitanus*) und ist deutlicher begrenzt. Vielfach zeichnen sich die *Gilmoreichnus*-Fußeindrücke durch eine sich nach proximal verjüngende Sohlenform aus, was bei *Saurichnites incurvatus* und *S. intermedius* nicht beobachtet werden kann. Bei *Gilmoreichnus* sind in Abhängigkeit von der Beschaffenheit des Untergrundes die Fußzehen I bis IV öfters parallel orientiert, was bei *S. incurvatus* und *S. intermedius* nur selten der Fall ist. Besonders in solchen Fällen wirken die Fußeindrücke von *Gilmoreichnus* wesentlich länger und schlanker. Auch sind die *Gilmoreichnus*-Fußeindrücke in der Regel gerade nach vorne orientiert, während die *Saurichnites incurvatus*- und *S. intermedius*-Fußeindrücke z. T. sehr stark nach außen geneigt sein können. Bei den Handeindrücken von *Gilmoreichnus* kann die Fünfzehigkeit häufig leichter nachgewiesen werden als bei *Saurichnites incurvatus* und *S. intermedius*. Schwanzschleifspuren sind bei *Gilmoreichnus*-Fahrten häufiger als bei anderen Fahrten.

Was eine Artabgrenzung nach den Fahrtenproportionen angeht, so wird dies dadurch erheblich erschwert, daß *Gilmoreichnus kablikae* mit seinen Daten den gesamten Dimensionsbereich von *Saurichnites incurvatus* und annähernd auch den von *Saurichnites intermedius* überdeckt. Im Gegensatz zu *Saurichnites incurvatus* überschreitet das Verhältnis von Stride : scheinbare Rumpflänge öfters den Wert 1,4:1 und der Pace der Hinterextre-

mitäten ist vergleichsweise größer, gelegentlich kann auch der Hand-Fuß-Abstand größer sein. Dagegen sind große *Gilmoreichnus kablikae* und mittelgroße (= nach den scheinbaren Rumpflängen) *S. intermedius* anhand der Fährtenmaße kaum voneinander zu unterscheiden. Es kann lediglich die Vermutung geäußert werden, daß *G. kablikae* bei weitem nicht die Rumpflängen erreicht, wie sie *S. intermedius* nach einigen großen, isolierten Eindrücken zu urteilen erreichen kann.

Zur Nomenklatur und Taxonomie bei *Gilmoreichnus kablikae*

GEINITZ & DEICHMÜLLER beschrieben (1882, S. 9) ein Fährtenhandstück „aus den Kalkplatten von Ober-Kalná bei Hohenebelbe“ unter dem Namen *Saurichnites kablikae*.

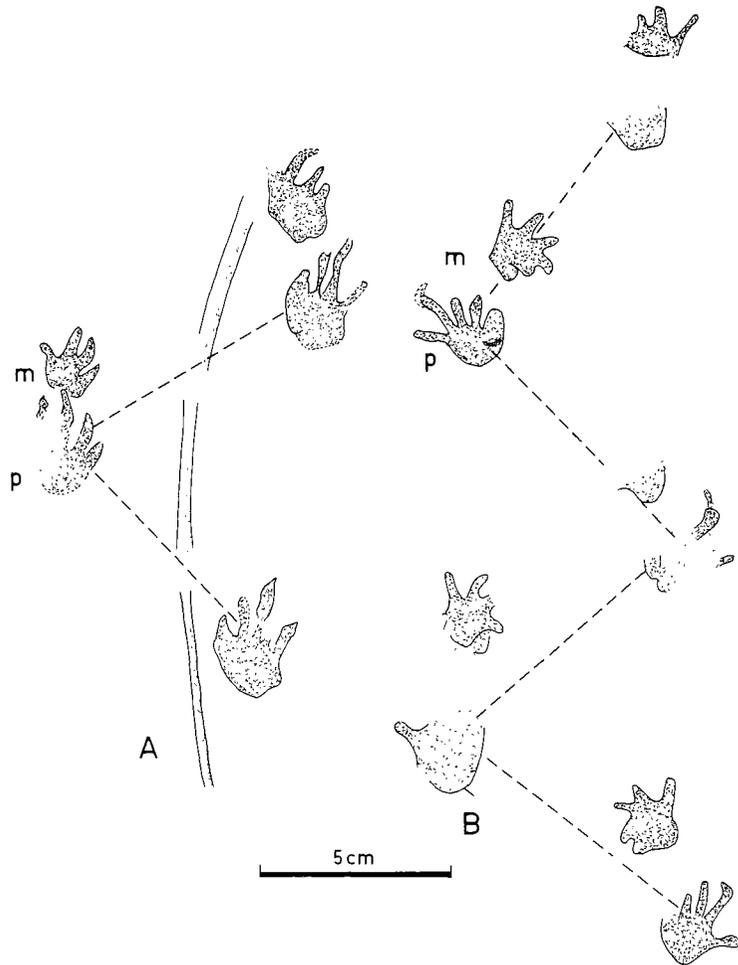


Abb. 58: *Gilmoreichnus kablikae* (GEINITZ & DEICHMÜLLER, 1882), A) PIM K 137, B) PIM K 135, Vorkommen s. Abb. 55; m = Hand-, p = Fußeindrücke; die strich-punktiierten Linien verbinden jeweils die Fußeindrücke.

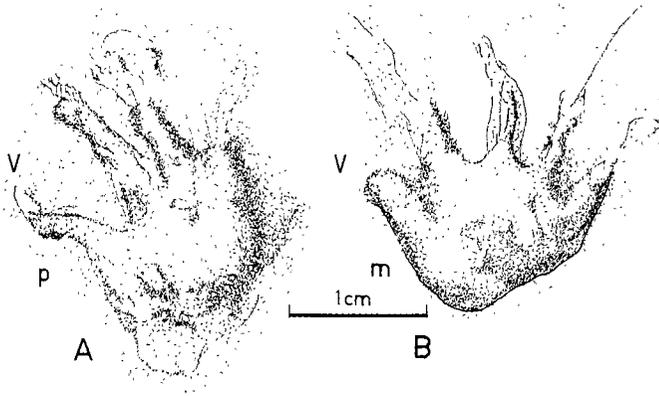


Abb. 59: *Gilmoreichnus kablikae* (GEINITZ & DEICHMÜLLER, 1882), Fußeindruck (A) und Handeindruck (B) aus der Holotypus-Fährte; Original: Staatl. Mus. Mineral. Geol., Dresden, Kalná-Horizont, Ober-Kalná bei Hohenebelbe.

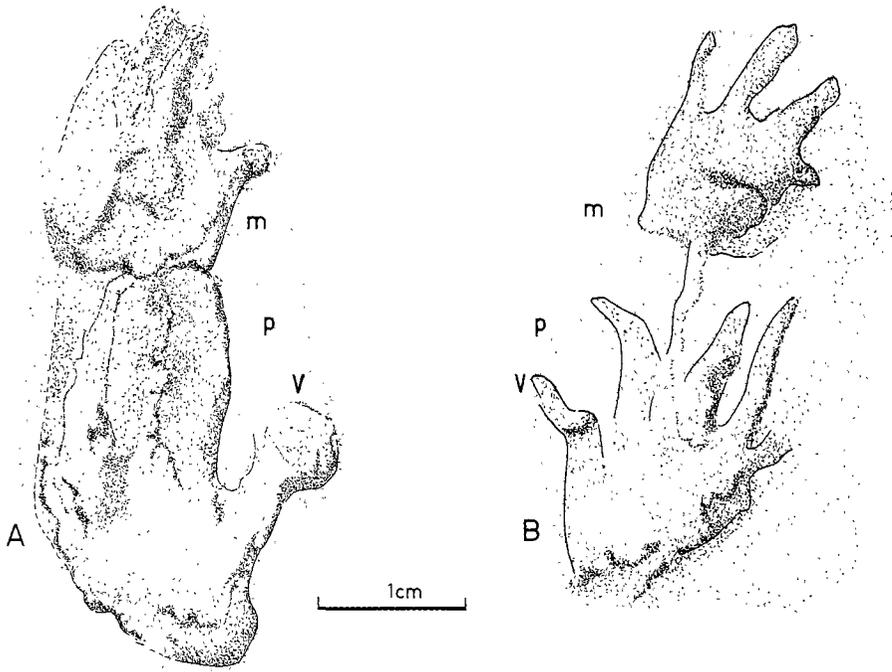


Abb. 60: *Gilmoreichnus kablikae* (GEINITZ & DEICHMÜLLER, 1882), A) PIM K 122, Vorkommen s. Abb. 55; B) PIM K 153, Nahe-Gruppe (N 4) bei Sobernheim.

PABST (1905, 1908) ordnete dieses Taxon zusammen mit *Saurichnites caudifer* FRITSCH als *Ichnium brachydactylum*, *kalnanum* seiner systematisch weit gefaßten Gruppe der Kurzzehfährten = *Ichnium brachydactylum* unter. Neben *Ichnium brachydactylum*, *tambacense* zählte er (1908, S. 152) auch noch *Ichnium brachydactylum*, *kabarzense* zu dieser Gruppe. Letzteres wurde von HAUBOLD (1971a, S. 34) seiner neu aufgestellten Gattung *Gilmoreichnus* zugeordnet, während in derselben Arbeit *Saurichnites kablikae* GEINITZ & DEICHMÜLLER als ? *Anomalopus kablikae* klassifiziert wurde. Später (1973, S. 19) erkennt auch HAUBOLD, was PABST bereits geahnt hatte, nämlich die engen Beziehungen zwischen *Ichnium brachydactylum*, *kabarzense* und *Saurichnites kablikae*, und stellt auch *S. kablikae* zur Gattung *Gilmoreichnus*. HAUBOLD (1973, S. 19) erwähnt eine Thüringer *Gilmoreichnus brachydactylus*-Fährte, die interessante Übergänge verschiedener Erhaltungen, von flachen zu tiefen Eindrücken, zeigen soll und betont: „Letztere erreichen große Ähnlichkeit zu *G. kablikae* und die spezifische Abgrenzung ist in erster Linie nur regional begründet.“ Nach dem mir vorliegenden Latex-Abguß von *Gilmoreichnus* (= *Saurichnites*) *kablikae* ist die Ähnlichkeit jedoch so groß, daß eine artliche Trennung nicht gerechtfertigt erscheint (Abb. 59). Damit hat *Gilmoreichnus kablikae* nomenklatorisch Priorität vor *Gilmoreichnus brachydactylus*. HOLUB & KOZUR (1981, S. 163) bezweifeln jedoch die Zugehörigkeit der hier diskutierten Fährten zu der Fährte ngattung *Gilmoreichnus* HAUBOLD, 1971. Die genannten Autoren stellen fest, daß die Gattung *Gilmoreichnus* HAUBOLD, 1971 „nicht durch ihre auf die europäische Art zugeschnittene Diagnose, sondern durch ihre Typusart, *Hylolopus hermitanus* GILMORE, 1928, definiert ist. Weiterhin führen sie an: „... nicht einmal die Meßwerte der Typusart flossen in die Diagnose ein. So gibt HAUBOLD für die Gattung maximale Fußlängen von 36 mm an, was exakt den bei den europäischen Formen gemessenen Meßwerten entspricht, während die nordamerikanische Typusart 38 mm Fußlänge aufweist.“ Dabei scheint es jedoch der Aufmerksamkeit von HOLUB & KOZUR entgangen zu sein, daß HAUBOLD in seiner Gattungsdiagnose von 1971 Fußlängen von 20 bis 38 mm und Schrittwinkel der Füße von 75 bis 100 Grad angibt. Damit markiert die Typusart *Hylolopus hermitanus* die oberste Grenze des angegebenen Dimensionsbereiches. Auch andere, morphologische Kriterien sind offensichtlich aus der Typusart abgeleitet und können auf diese bezogen werden. Somit läßt HAUBOLD wenig Zweifel daran offen, daß er *Hylolopus hermitanus* als Typusart seiner Gattung *Gilmoreichnus* betrachtet. Aufgrund der allgemeinen morphologischen Ähnlichkeit und unter Berücksichtigung der großen Variationsbreite sehe ich keinen Grund, die saarpfälzischen Fährten aus der zu Recht bestehenden Gattung *Gilmoreichnus* herauszunehmen und sie der von HOLUB & KOZUR (1981, S. 170) als Ersatz neu geschaffenen Gattung *Telichnus* zuzuordnen. Morphologische Beziehungen der Typusart von *Gilmoreichnus* zu *Hardakichnim* NOPCSA, 1923 und damit zu „*Varanopus*“ *microdactylus* im Sinne von HOLUB & KOZUR (1981, S. 163, 164) halte ich für ausgeschlossen.

Morphologische Abweichungen zwischen dem hier behandelten saarpfälzischen Fährtenmaterial und dem Holotypus von *Gilmoreichnus kablikae* sind darauf zurückzuführen, daß die Typusfährte in sehr weichem Untergrund erzeugt wurde. Dadurch kam es insbesondere zu einer unvollständigen Überlieferung der Zehenzahl und -längen sowie zu einer morphologischen Überbetonung (größte Eindrücktiefen) der inneren Abschnitte bei den Fußindrücken. Da diese Erscheinungen einerseits zweifellos substratabhängig sind und andererseits dennoch morphologische Übereinstimmungen, etwa langgezogene Fußsohle, Anordnung der Zehenbasen und Abspreizung des V. Zehes, zwischen dem saarpfälzischen Material und dem Holotypus auszumachen sind (Abb. 59), ist die Zuweisung des saarpfälzischen Materials zu *Gilmoreichnus kablikae* durchaus gerechtfertigt. Nach den von HAUBOLD (1973, S. 20, Tab. 4) für *Gilmoreichnus kablikae* an-

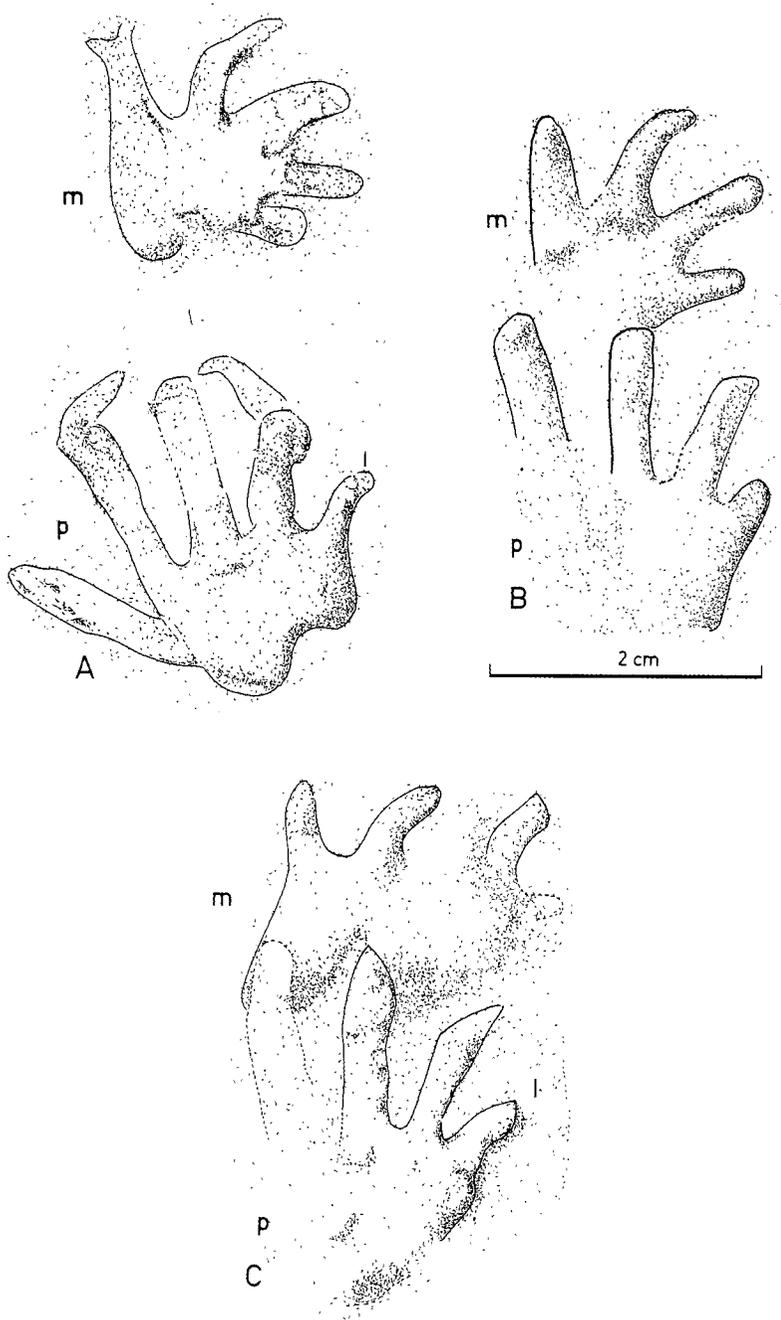


Abb. 61: *Gilmoreichnus kablikae* (GEINITZ & DEICHMÜLLER, 1882), A) PIM K 134, B) und C) PIM K 133; Vorkommen s. Abb. 55.

gegebenen Daten zu urteilen, liegt der Holotypus im unteren Dimensionsbereich des saarpfälzischen Materials. Gut vergleichbar sind die Pacelängen und die Hand-Fuß-Abstände. Andere Größen, wie etwa der Stride, die Gangbreiten und die Schrittwinkel, weichen zwangsläufig voneinander ab, da die Holotypus-Fährte entsprechend dem schwierigeren Untergrund bei langsamer Ganggeschwindigkeit (Stride : scheinbare Rumpflänge = 1,1:1) erzeugt wurde. In diesem Zusammenhang ist sicherlich auch die geringe Einwärtsdrehung der Handeindrücke im Verlauf der Holotypus-Fährte zu sehen.

4.8. *Gilmoreichnus minimus* HAUBOLD, 1973
Abb. 64–67, Tab. 14, 15

1971b ? *Folliipes caudatus*. – HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus den Permosiles (Stefan und Rotliegendes) des Thüringer Waldes, S. 25, Abb. 5 (3).

1973 *Gilmoreichnus minimus* n. sp. – HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas, S. 19; Abb. 3, 6; Tab. 4.

Holotypus: Museum der Natur, Gotha, GN/JF 25.

Locus typicus: Thüringer Wald, Kühles Tal bei Friedrichroda, DDR.

Stratum: typicum: Untere Oberhöfer Schichten.

Material: PIM K 23 bis PIM K 26, PIM K 154 bis PIM K 160.

Vorkommen: Lauterecken-Odernheim-Schichten (L–O 6) bis (L–O 10).

Beschreibung

Fährtenanordnung und Proportionen (Abb. 64, 65, Tab. 14)

Quadrupede Fährten mit mehr oder weniger alternierender Fährtenanordnung, Handeindrücke meist dicht vor den Fußeindrücken liegend, primäres Übertreten in geringem Umfange möglich; Gangbreiten der Hinterextremitäten meist größer als die der Vorderextremitäten, gelegentlich sind die Gangbreiten der Vorderextremitäten aber auch gleich groß oder größer als die der Hinterextremitäten. Schrittwinkel der Füße zwischen 73,5 und 95 Grad, der Hände zwischen 75 und 107,25 Grad. Die Fußachsen können gerade nach vorne oder nach außen orientiert sein, die Handachsen dagegen sind meist nach innen gedreht. Das Verhältnis von Stride : scheinbare Rumpflänge reicht von 1,23:1 bis 1,60:1. Scheinbare Rumpflängen zwischen 32 und ca. 45 mm. Schwanzschleifspuren sind möglich, aber nur selten überliefert.

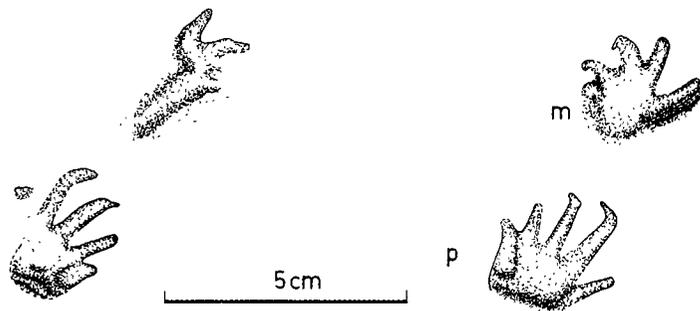


Abb. 62: *Gilmoreichnus kablikae* (GEINITZ & DEICHMÜLLER, 1882), PIM K 22, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L–O 7) bei Odernheim.

Morphologie der Fußeindrücke (Abb. 66)

Fünffüzig, Zeh IV am längsten, Zeh V zurückliegend und nahezu senkrecht zur Fortbewegungsrichtung nach außen gespreizt; Zehenspreizung in Abhängigkeit vom Untergrund variabel, Zehwinkel I/IV 82 Grad, I/V 137 Grad (im Einzelfall). Die Zehen enden oft sehr spitz, was eine Bewehrung mit Krallen möglich erscheinen läßt. In einem Falle läßt Zeh III Einschnürungen erkennen, die Polstergrenzen an Gelenkstellen entsprechen könnten, daraus wäre für Zeh III eine Phalangenzahl von 4 abzuleiten; Die Sohle kann bei vollständiger Überlieferung von breit rechteckiger Gestalt sein und zeigt proximal der Zehen IV und V eine schwach ausgebildete „Ferse“. Sohlenpolster zeichnen sich nicht ab. Die Fußeindrücke erscheinen ungefähr so lang wie breit, Fußlängen zwischen 12 und 18 mm.



Abb. 63: Hypothetische Rekonstruktion der Körperproportionen eines möglichen Erzeugers der *Gilmoreichnus kablikae*-Fährten. Größenverhältnisse s. Tab. 13.

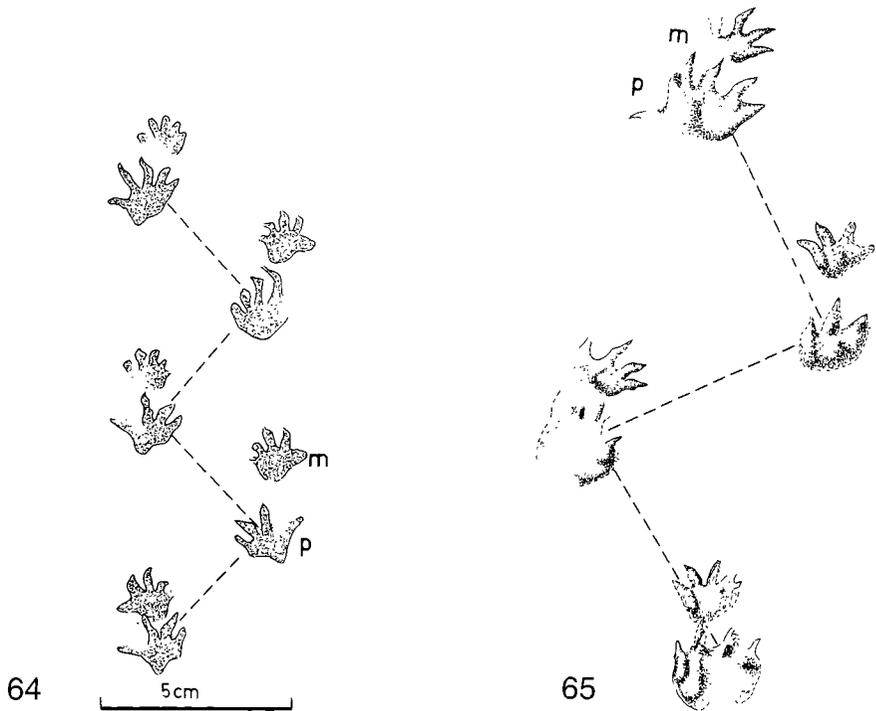


Abb. 64: *Gilmoreichnus minimus* HAUBOLD, 1973; PIM K 154, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 7) bei Lettweiler; m = Hand-, p = Fußeindruck; die strich-punktierten Linien verbinden jeweils die Fußeindrücke.

Abb. 65: *Gilmoreichnus minimus* HAUBOLD, 1973; PIM K 23, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 7) bei Odernheim; m = Hand-, p = Fußeindruck; die strich-punktierten Linien verbinden jeweils die Fußeindrücke.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 66)

Fünfzehig und kleiner als Fußeindrücke, Zeh IV am längsten, Zeh V zurückliegend und nach außen abgespreizt, Zehenwinkel I/IV 65 Grad, I/V 118 Grad (im Einzelfall), die Zehen können stumpf oder spitz enden, eine Bewehrung mit Krallen ist möglich, Handsohle bei vollständiger Überlieferung quadratisch. Über Sohlen oder Phalangenpolster sind keine Aussagen möglich.

Belastungsverhältnisse

Sowohl in medio-lateraler als auch in antero-proximaler Richtung stimmen die Belastungsverhältnisse mit den bei *Gilmoreichnus kablikae* dargelegten überein. Hier wie dort deutet im Metatarsal-Bereich nichts auf einen Bewegungsplan hin, folglich muß die funktionelle Fußgelenkung in cruro-tarsaler Position zu finden sein. Dies bestätigt letzten Endes den generischen Zusammenhang zwischen *G. minimus* und *G. kablikae*.

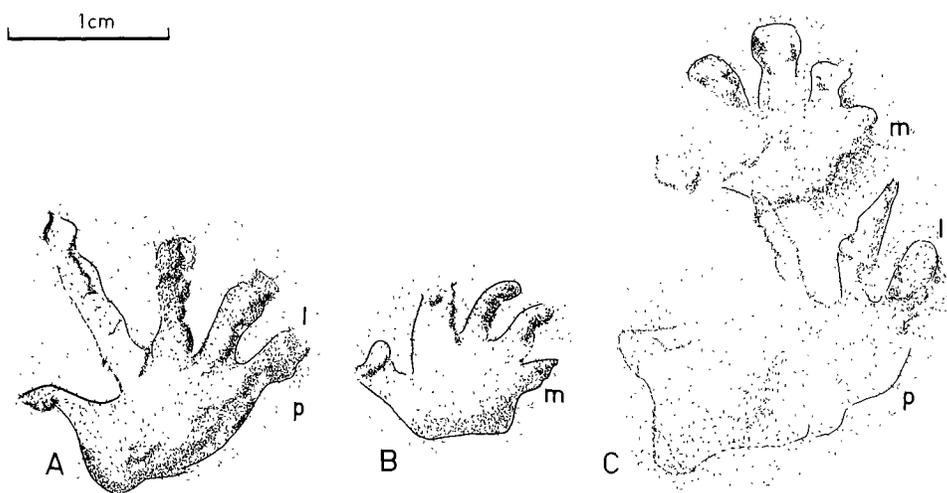


Abb. 66: *Gilmoreichnus minimus* HAUBOLD, 1973; A) und C) PIM K 154, B) PIM K 155; Vorkommen s. Abb. 64.

Variationsbreite

Aufgrund der zahlenmäßig geringen Überlieferung dieser Fährtenart sind Aussagen über die Variationsbreite nur bedingt möglich. Die Morphologie der Fuß eindrücke hängt im wesentlichen von dem Umfang ab, in dem die Sohle am Eindruck beteiligt ist. Gelegentlich wird der proximal von Zeh IV und V gelegene Sohlenabschnitt überhaupt nicht am Eindruck beteiligt, so daß der Fuß insgesamt sehr breit oder nahezu quadratisch wirkt. Der relativ plumpe Eindruck wird noch verstärkt, wenn die Zehnlängen nur unvollständig überliefert und/oder die Zehen in ihrem proximalen Abschnitt nicht voneinander oder von der Fußsohle zu trennen sind. Es sind aber auch Eindrücke möglich, bei denen die Fußsohle proximal stark verlängert erscheint und konisch zuläuft. Fehlt dann noch Zeh V im Eindruck, wird die Fußlänge gegenüber der Breite überbetont. Zeh IV zeigt öfters eine ausgesprochene Tendenz zum auswärtsgerichteten Umbiegen (Abb. 64).

Bei den Handeindrücken ist vielfach entweder der innere erste Zeh oder der äußere V. Zeh nicht im Eindruck zu erkennen, so daß ein vierzehiger Handbau vorgetäuscht wird (Abb. 65). Die Morphologie der Handeindrücke kann wie bei den Fuß eindrücken durch den Umfang der Sohlenbeteiligung am Eindruck geprägt werden. Ist der proximale Sohlenabschnitt nicht am Eindruck beteiligt, wirkt der Handeindruck breit rechteckig (Abb. 65), ist dagegen die Sohle mehr oder weniger vollständig zu erkennen, aber die Zehen sind nur unvollständig überliefert, kann der Gesamteindruck nahezu quadratisch sein (Abb. 66B). Die Zehen I bis III können stark oder weniger stark nach innen gekrümmt sein (Abb. 65, 66).

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen (Abb. 67)

Auf der Grundlage der Fährte PIM K 154 wurden die in Tab. 15 zusammengefaßten Körpermaße berechnet.

Tab. 14: *Gilmoreichnus minimus*.

			1	2	3	4	5	6
Material			K 154	K 23	K 157	K 158	K 156	K 159
Stride		mm	59,00	55,00	54,25	52,50	47,12	52,50
Pace	Fuß	mm	43,25	41,83	41,75	41,00	37,90	35,90
	Hand		44,66	38,50	35,10	33,00	35,83	34,90
Abstand	Hand- Fuß	mm	15,00	10,50	12,62	13,33	13,62	6,16
Gangbreite	Fuß	mm	30,75	31,33	30,25	31,33	31,37	23,10
	Hand		30,75	29,66	20,50	25,50	28,16	21,80
scheinb. Rumpflänge		mm	44,75	37,50	41,00	37,75	38,25	33,00
Schrittwinkel	Fuß	Grad	86,50	79,75	86,00	79,00	73,50	95,00
	Hand		83,00	88,50	107,25	75,00	80,25	99,25
Zeh III zur Mittellinie	Fuß Hand	Grad	— —	— —	— —	— —	— —	— —
Fuß	Länge Breite	mm	(18,00) —	(13,00) —	— —	(16,00) —	(12,00) —	— —
			Hand	Länge Breite	mm	10,50 (13,00)	— —	— —
Fuß	Zeh I	mm	—	—	—	—	—	—
	II		—	—	—	—	—	—
	III		—	—	—	—	—	—
	IV		—	—	—	—	—	—
	V		—	—	—	—	—	—
Hand	Zeh I	mm	—	—	—	—	—	—
	II		—	—	—	—	—	—
	III		—	—	—	—	—	—
	IV		—	—	—	—	—	—
	V		—	—	—	—	—	—
Stride: Fußlänge			(3,2:1)	(4,2:1)	—	(3,2:1)	(3,9:1)	—
Stride: scheinb. Rumpflänge			1,31:1	1,46:1	1,32:1	1,40:1	1,25:1	1,59:1



Abb. 67: Hypothetische Rekonstruktion der Körperproportionen eines möglichen Erzeugers der *Gilmoreichnus minimus*-Fährten. Größenverhältnisse s. Tab. 15.

Tab. 15: Hypothetische Körperproportionen eines möglichen Erzeugers der Fährte *Gilmoreichnus minimus* in mm.

	Vorderextremität	Hinterextremität
Länge insgesamt	34,40	32,70
Länge des propodialen Abschnittes	10,50	10,00
Länge des epipodialen Abschnittes	13,40	4,70
Epipodialer/propodialer Abschnitt	1,27	0,47
Scheinbare Rumpflänge		44,70
coupling value		0,66
hAc, hGl	6,44	6,24

Aus der Rekonstruktion (Abb. 67) resultiert ein Tier, bei dem die Hinterextremitäten insgesamt etwas kürzer sind als die Vorderextremitäten. Das Verhältnis von epipodialelem : propodialelem Abschnitt ist in der Vorderextremität unvergleichlich höher. Sicherlich muß hier eine gewisse Fehlerquote berücksichtigt werden, aber dennoch ist eine starke Tendenz zur Verlängerung der Unterarm-Abschnitte nicht zu übersehen. Das Tier war relativ schlank, aus der Rekonstruktion resultiert eine Becken- bzw. Schultergürtelbreite von rund 13 mm. Die lateralen Körperundulationen waren während der Lokomotion vermutlich nicht sehr intensiv. Durch die langen Vorderarme wurde der Körper während der verschiedenen Lokomotionsphasen in seinem vorderen Abschnitt sehr stark angehoben, was sicherlich zu einer partiellen Entlastung der Wirbelsäule führte. Die Fortbewegung dürfte aus diesem Grund recht „leichtfüßig“ erfolgt sein, eventuell bestand sogar die Möglichkeit zur kurzzeitigen bipeden Lokomotion; gänzlich auszuschließen ist dies m. E. jedenfalls nicht.

Orthotaxonomische Interpretation

Die generischen Beziehungen zu *Gilmoreichnus kablikae* sind offensichtlich. Aus Gründen, die bei der Behandlung von *Gilmoreichnus kablikae* dargelegt wurden, kommen von den Pelycosauria am ehesten Sphenacodontier als Fährtenerezeuger in Betracht.

Artabgrenzung und Beziehungen

Gilmoreichnus minimus zeichnet sich gegenüber *Gilmoreichnus kablikae* durch seinen in charakteristischer Weise nach außen gerichteten V. Fußzeh aus. Zwar kann bei *G. kablikae* dies in ähnlicher Weise beobachtet werden, aber nicht so regelmäßig wie bei *G. minimus*. Daneben unterscheiden sich die beiden Arten in ihren Größenverhältnissen: Bei *G. minimus* scheinen die Fußlängen keine 20 mm zu erreichen, während diese Grenze bei *G. kablikae* nicht unterschritten wird. Auf die scheinbaren Rumpflängen bezogen, bedeutet dies einen Dimensionsbereich von ca. 32 bis knapp 45 mm bei *G. minimus* und von ca. 52 bis 95 mm bei *G. kablikae*. Diese primären Größenunterschiede kommen sehr gut in den hypothetischen Rekonstruktionen der Abbildungen 63, 67 zum Ausdruck. In den wesentlichen morphologischen Merkmalen stimmt das saarpfälzische Material gut mit dem thüringischen Typusmaterial überein. Dies betrifft insbesondere die Form der Fußsohle, die charakteristische Auswärtsspreizung der V. Zehen und die auffallend langen IV. Fußzehen. Das saarpfälzische Material erlaubt eine Erweiterung des Dimensionsbereiches von *G. minimus*. Während HAUBOLD (1973, S. 19, 20, Tab. 4) nur eine Fußlänge von 15 mm und eine scheinbare Rumpflänge von 37 mm nennt, muß bei dem saarpfälzischen Mate-

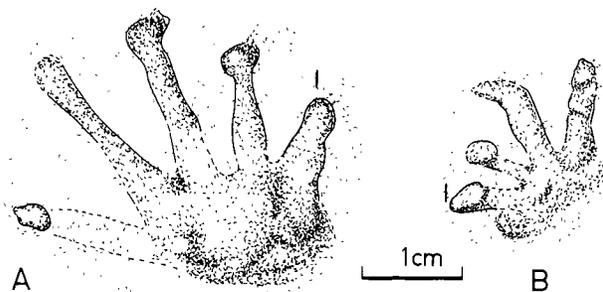


Abb 68: *Hyloidichnus arnhardti* HAUBOLD, 1973; A) PIM K 27, Fußeindruck; B) PIM K 27, Handeindruck, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 7) bei Odernheim.

rial mit Fußlängen bis mindestens 18 mm und mit scheinbaren Rumpflängen bis 45 mm gerechnet werden.

Unter Umständen können *G. minimus*-Fährten mit kleineren *Saurichnites salamandroides*-Fährten verwechselt werden. Jedoch sind die Fußabdrücke von *G. minimus* nicht so schlank wie die von *S. salamandroides*, außerdem sind die Zehen oft stark gekrümmt und enden vielfach spitz, und die Handeindrücke sind fünfzehig. Daneben erreichen die Schrittwinkel der Vorderextremitäten meist keine entsprechend großen Werte wie bei *S. salamandroides*.

Zur Nomenklatur und Taxonomie von *Gilmoreichnus minimus* HAUBOLD, 1973

Zunächst stellt HAUBOLD (1971b) die Art als fragliche Bestimmung zu der Gattung *Foliipes* und bezeichnete sie als ? *Foliipes caudatus*. 1973 erkannte er die engen Beziehungen zur Gattung *Gilmoreichnus*, indem er die neue Art *Gilmoreichnus minimus* begründete. HOLUB & KOZUR (1981, S. 163, 170) verwerfen die Gattung *Gilmoreichnus* und bilden für das europäische Material die neue Gattung *Telichnus*. Aus Gründen, die bereits bei *Gilmoreichnus kablikae* dargestellt wurden, halte ich dieses Verfahren nicht für gerechtfertigt.

4.9. *Hyloidichnus arnhardti* HAUBOLD, 1973

Abb. 68–72, Tab. 16, 17

1973 *Hyloidichnus arnhardti* sp. nov. – HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas, S. 12, Abb. 3 (1), 24, Tab. 1.

Holotypus: Sammlung A. ARNHARDT im Heimatmuseum Schmalkalden, SW/AF 13.

Locus typicus: Glasberg bei Nesselhof, Thüringer Wald, DDR.

Stratum typicum: Oberhöfer Schichten, Niveau der jüngeren Quarzporphyre.

Material: PIM K 27, PIM K 116 bis PIM K 131.

Vorkommen: Wahnwegen-(W) bis Wadern-Schichten (N 4).

Beschreibung

Fährtenanordnung und Proportionen (Tab. 16)

Quadrupede Fährten mit alternierender Fährtenanordnung. Handeindrücke wechselnd dicht vor den Fußabdrücken liegend, randlich primäres Übertreten möglich, aber nur selten verwirklicht. Gangbreite der Vorderextremitäten meist kleiner als die der Hinterextremitäten. Schrittwinkel der Hinterextremitäten zwischen 74 und 93 Grad, der Vorderextremitäten zwischen 88 und 108 Grad. Verhältnis Stride : scheinbare Rumpflänge zwischen 1,15:1 und 1,56:1. Die Fußabdrücke sind meist gerade nach vorne bis schwach nach außen orientiert, während die Handeindrücke meist mehr oder weniger stark nach innen gedreht sind. Scheinbare Rumpflängen zwischen 57 und 70 mm. Anzeichen einer ± gerade verlaufenden Schwanzschleifspur sind gelegentlich vorhanden.

Morphologie der Fußabdrücke (Abb. 68A, 71B)

Fünfzehig, Zeh IV am längsten, Zeh I unverhältnismäßig kurz (? Erhaltung), Zeh V zurückliegend, Zehenspreizung variabel, Zehwinkel I/IV zwischen 30 und 70 Grad, I/V zwischen 66 bis 112,5 Grad. Die Zehen enden rund und sind häufig gegenüber den proximalen Zehenabschnitten sehr stark eingedrückt. Vielfach laufen die Zehen aber auch in langen Gleitspuren spitz zu, was nicht als Hinweis auf eine Bewehrung mit Krallen mißdeutet werden darf. Sohle bei vollständiger Erhaltung schmal rechteckig, ihre Abgrenzung gegenüber den Zehen und gegenüber dem umgebenden Sediment ist meist sehr

unscharf. In den Abb. 68 A, 71 C sind die Umrisse von Sohlenpolster angedeutet, demnach wäre Zeh I eventuell ein kräftiges Basispolster zuzuordnen und dem Bereich proximal der Zehen II und III ebenfalls ein einheitliches großes Polster. Distal davon können mehrere kleine Polster ausgebildet sein (Abb. 71 C). Die Zehen lassen zwar gelegentlich auch Einschnürungen erkennen, die als Polstergrenzen interpretiert werden können. Es ist jedoch nicht möglich, daraus auf die Phalangenanzahl der betreffenden Zehen zu schließen. Die Fußlängen liegen zwischen 20 und 30 mm.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 70 A, 71 B)

Fünfzehig und kleiner als Fußeindrücke, Zehenlängen von I nach IV zunehmend, Zeh IV am längsten, Zeh I weit innen liegend und sehr kurz, Zeh V zurückliegend; Zehenspreizung sehr variabel, Zehenzwinkel I/IV zwischen 50 und 106 Grad, I/V zwischen 75 und 134 Grad. Die Zehen enden meist rund und stumpf, gelegentlich aber auch in spitzen Gleitspuren. Eine interessante Erscheinung sind Y-förmig endende Zehenspitzen (Abb. 70 B), was jedoch selten zu beobachten ist. Sohle bei vollständiger Erhaltung schmal rechteckig und gut von den Zehen abgesetzt. Hinweise auf Sohlen- oder Phalangenpolster nicht vorhanden, damit auch keine Hinweise auf die Phalangenanzahl. Die Handlängen liegen zwischen 12 und 19 mm.

Belastungsverhältnisse

In der Regel sind die Füße immer sehr flach eingedrückt, was auf ein relativ leicht gebautes Tier schließen läßt. Die Fußeindrücke lassen verhältnismäßig gleichmäßige Belastung erkennen. Zwar ist die Basis von Zeh I in der Regel sehr deutlich eingedrückt, aber auch die Basis von Zeh V zeichnet sich gut erkennbar ab. Der Tarsusbereich ist meist äußerst schwach belastet und zum distalen Ende des Metatarsalabschnittes geht die Belastung gegen Null. Das spricht für relativ kurze Metatarsalia, denn bei langen Metatarsalia müßten in dieser Position größere Eindrucktiefen auftreten. In den Zehen nimmt die Belastung, mit Ausnahme des mittleren Abschnittes, nach distal stark zu. Die Belastungsverhältnisse insgesamt lassen auf einen reptilomorphen Fußbau mit möglicherweise sehr kurzen Metatarsalia schließen.

Variationsbreite

- In Abhängigkeit von der Sedimentbeschaffenheit sind folgende morphologische Erscheinungsformen möglich (über die Variationsbreite in den Fährtenmaßen s. Tab. 17).
- Abb. 68, 69 C: relativ tiefe Fuß- und Handeindrücke, Fußdruck mit deutlich sichtbarer Sohle und stärkerer Belastung des proximo-medianen Abschnittes gegenüber mehr lateral gelegenen Sohlenbereichen. Die Zehen I bis IV relativ vollständig überliefert, wovon die Zehen I bis III am kräftigsten eingedrückt sind. Starke Betonung der Zehenspitzen I bis III, bzw. I bis IV. Die proximalen Abschnitte von Zeh V sind nur andeutungsweise zu erkennen, die Zehenspitze ist dagegen deutlich eingedrückt. Die Zehenspitzen I bis IV können in Gleitspuren enden. Am proximo-medianen Sohlenrand von PIM K 124 ist ein „zehenförmiger“ Eindruck zu erkennen, der nicht erklärt werden kann. Zehenspreizung I/IV: 60–70 Grad, I/V: 90–104 Grad. Handeindruck vierzehig. Bei Abb. 68 B fehlt vermutlich Zeh V, bei 69 C macht sich Zeh I nur mit einer Gleitspur bemerkbar. Handsohle schmal, rechteckig und proximal nur unscharf begrenzt. Zehenspreizung normal. Zehen können durch Gleitspuren verlängert sein.
 - Abb. 69 A, B; 71 A: sehr flache Fußeindrücke, Handeindrücke tiefer und deutlicher eingedrückt. Fußdruck mit undeutlichem oder kaum sichtbarem Sohleneindruck, die Zehen sind nur teilweise bzw. nur mit ihren Spitzen sichtbar, Zehenspitze V kann feh-

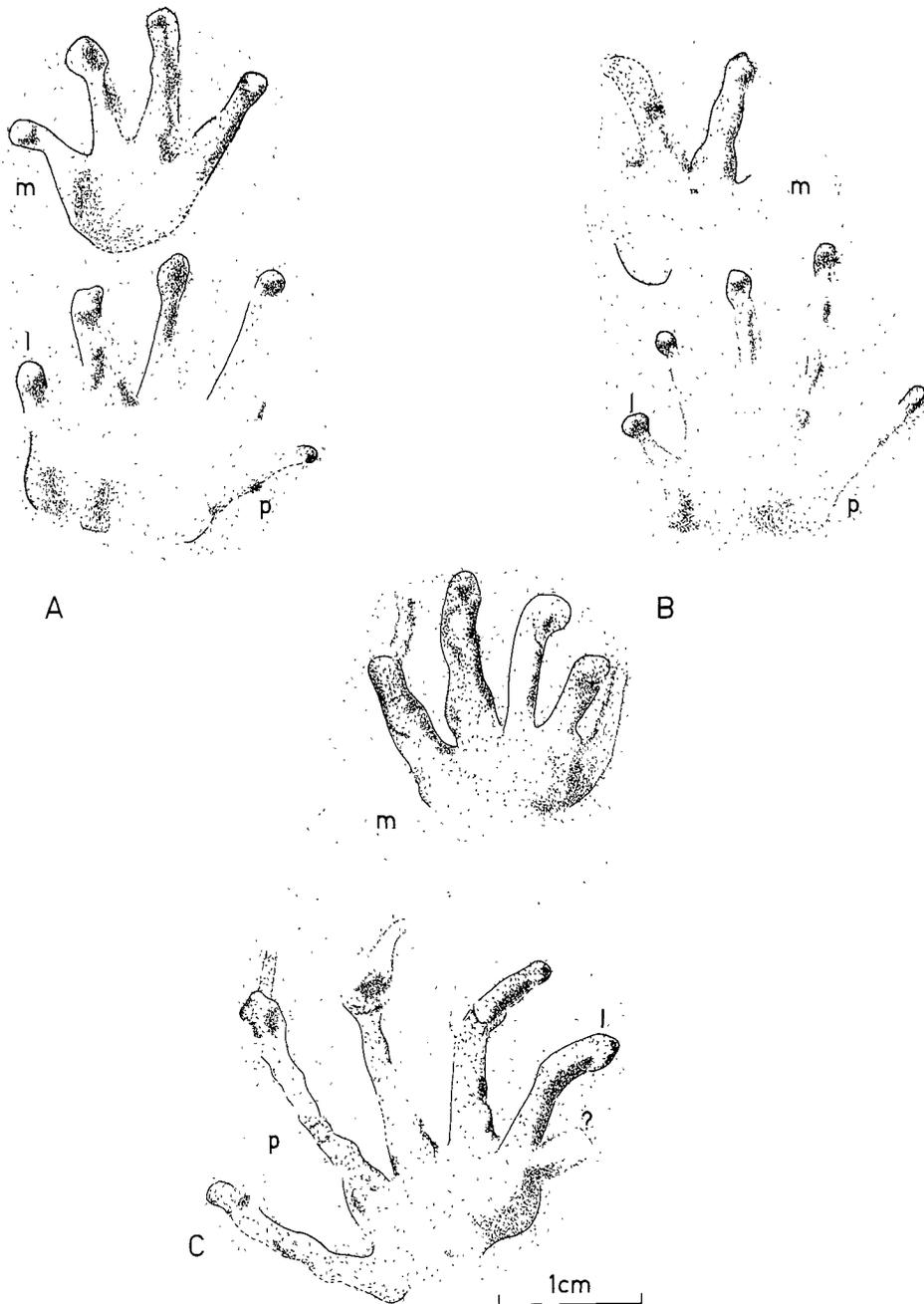


Abb. 69: *Hyloidichnus arnhardti* HAUBOLD, 1973; A) und B) PIM K 126; C) PIM K 124; Lauterecken-Odenheim-Schichten (L-O 7) bei Lettweiler.

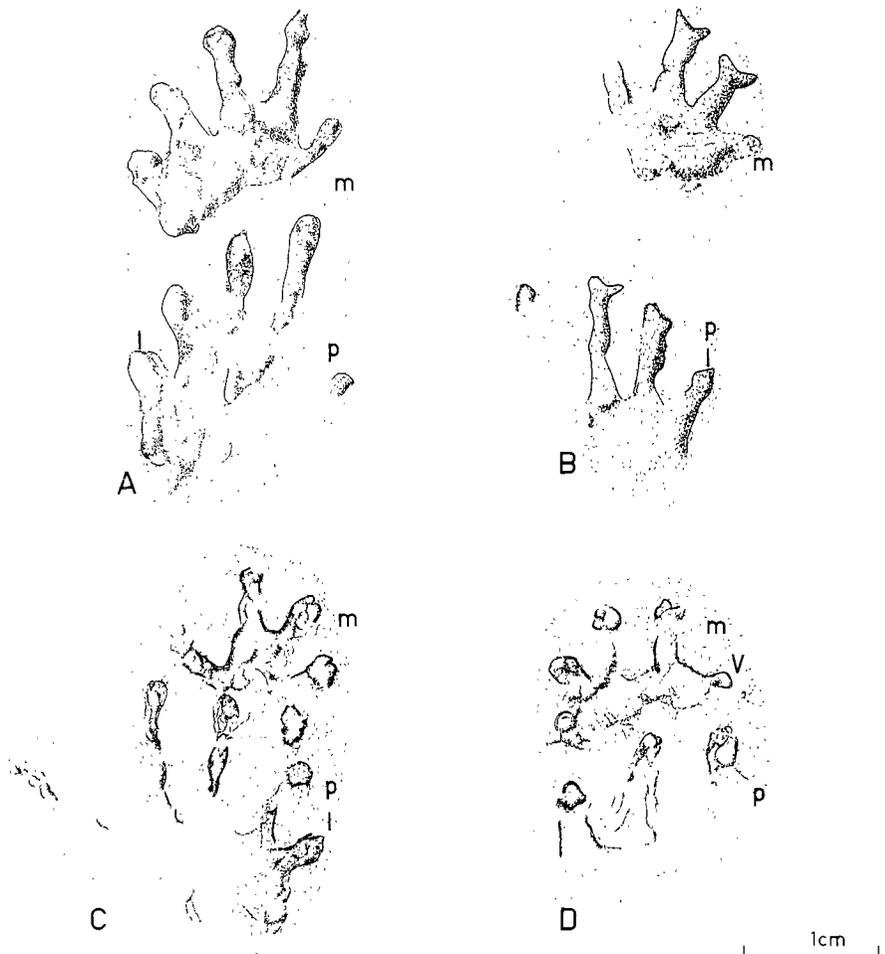


Abb. 70: *Hyloidichnus arnhardti* HAUBOLD, 1973; A) PIM K 129, Nahe-Gruppe (N 4) bei Sobernheim, B) PIM K 130, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 6) bei Jeckenbach; C) und D) PIM K 249, Wahnwegen-Schichten (W) bei Wolfstein.

len, Zehenspitzen wirken „kugelig“. Schwache Zehenspreizung: Zehenwinkel I/IV: 42–46 Grad, I/V: 78–81 Grad (Abb. 69A). Handeindruck in der Regel vollständiger, meist vierzehig nur in äußerst seltenen, günstigen Fällen fünfzehig (Abb. 71A). Zehenspitzen können kugelig hervortreten (Negativerhaltung). Sohle subquadratisch bis rechteckig; proximal entweder undeutlich gerundet oder relativ scharf und gerade. Proximo-mediane Sohlenbereiche stärker eingedrückt als laterale. Zehenspreizung schwach (mittlere Zehen nahezu parallel (Abb. 69A) oder stark gespreizt: Winkel I/IV: 94 Grad und I/V: 130 Grad (Abb. 71A).

- Abb. 70 A, B; 71C: sehr flache Fußeindrücke, Handeindrücke etwas deutlicher. Fußeindrücke sehr unvollständig. Infolge stärkeren Innendruckes nur die Zehen I und II

oder I bis III mehr oder weniger vollständig und deutlich überliefert, IV entweder unvollständig oder nur mit distalen Abschnitten sichtbar. Der laterale Sohlenbereich wird nicht sichtbar, allerdings kann die Zehenspitze V noch eingedrückt sein. Zehen II, III und IV nahezu parallel orientiert. Die Zehen können in Gleitspuren oder, seltener, Y-förmig enden. Handeindruck etwas vollständiger, entweder breit und fünfzehig oder schmal und vierzehig. Zehenenden rund oder Y-förmig. Sohle schmal rechteckig oder subquadratisch mit undeutlicher proximaler Begrenzung. Zehenspreizung relativ schwach: Zehenwinkel I/IV: 50 Grad und I/V: 75 Grad (Abb. 70 A).

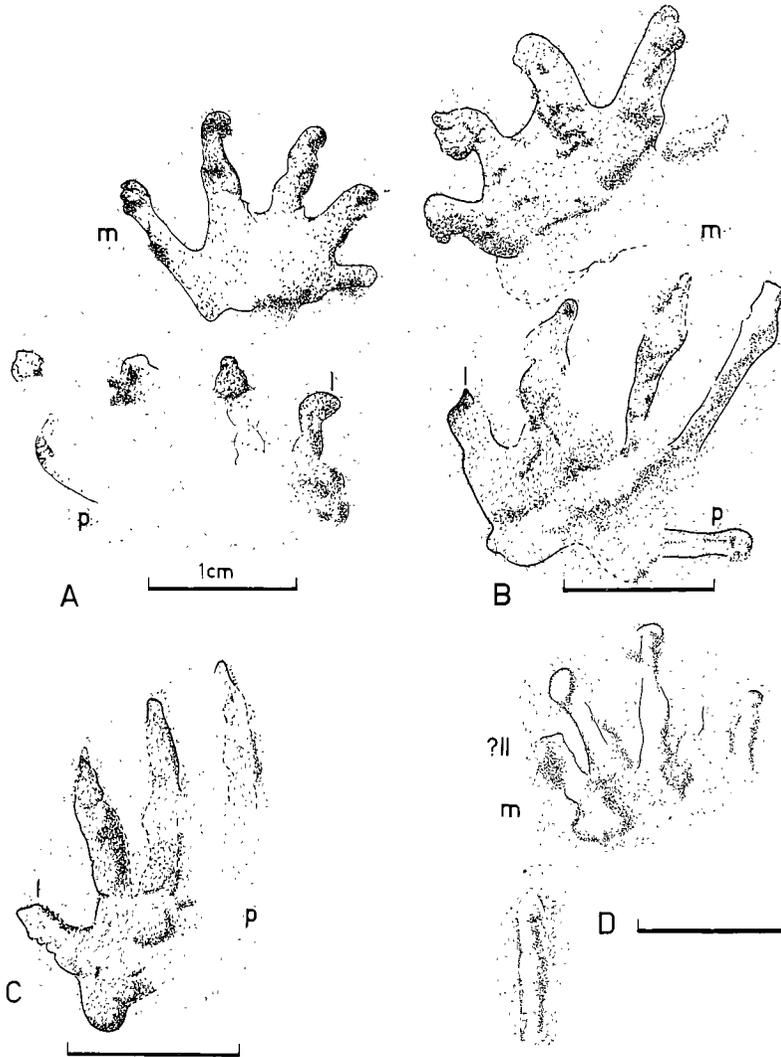


Abb. 71: *Hyloidichnus arnhardti* HAUBOLD, 1973; A) PIM K 122, Vorkommen s. Abb. 69; B) PIM K 128, Vorkommen s. Abb. 70 A; C) PIM K 130, Vorkommen s. Abb. 70 B; D) PIM K 250, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O ?4) bei Marpingen.

- Abb. 70 C, D; 71 B: extrem flacher Fußeindruck, etwas tieferer Handeindruck. Der Fußeindruck ist nur unter sehr flachem Lichteinfall vollständig zu erkennen. Der sehr flache Eindruck und die für eine Negativhaltung ungewöhnlichen Rinnen deuten darauf hin, daß das tonig-siltige Substrat im Augenblick der Fährtenzeugung oberflächlich glatt und angetrocknet war. Beim Abheben des Fußes wurden Sedimentpartikel mitgerissen und blieben als scharfe Grate stehen, die in der Negativhaltung tiefe Furchen bilden, wie sie auch in den Rezentversuchen zu beobachten waren. Aus der relativen Festigkeit des Substrates resultiert eine starke Zehenspreizung: Zehenzwinkel I/V: 112 Grad. Die Sohle ist nur undeutlich zu erkennen und von rechteckiger Gestalt. Beim Handeindruck sind die distalen Abschnitte der Zehen I bis IV tiefer eingedrückt als beim Fuß. Zeh V ist nur andeutungsweise zu erkennen. Die Zehenspreizung ist sehr stark, Zehenzwinkel I/IV: 106 Grad und I/V: 134 Grad. Die Sohle ist unvollständig und wirkt rechteckig.

Wollte man im Rückblick auf die Ergebnisse der Rezentversuche (FICHTER 1982 b) allein aus der Zehenspreizung den Sedimentzustand im Augenblick der Fährtenzeugung abschätzen, so müßte in den Fällen 2 und 3 das Sediment sehr weich und vermutlich auch sehr naß gewesen sein, während es im Falle 1 schon eher plastisch reagiert haben kann. Im Fall 4 kann aber mit Sicherheit ein relativ festes, tonig-siltiges Substrat angenommen werden. Daß die Eindrücke auch bei relativ weichem Substrat nicht tiefer sind, läßt auf ein sehr leichtgebautes Tier schließen. Auch andere Beobachtungen unterstützen diese Theorie: Auf denselben Fährtenflächen lassen sich häufig Fährten von *Gilmoreichnus kablikae* finden, die immer sehr tief eingedrückt sind. Ohne nun an die Zehenspreizungen zu erinnern, kann es doch als sehr unwahrscheinlich gelten, daß die Fährten der beiden Arten immer zu unterschiedlichen Zeitpunkten erzeugt worden sein sollen.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen (Abb. 72)

Auf der Grundlage der Fährte PIM K 126 wurden die in Tab. 17 zusammengefaßten Körpermaße berechnet.

Aus der Rekonstruktion resultiert eine hypothetische Schulter- und Beckengürtelbreite von ca. 17–18 mm. Es dürfte sich also um ein relativ schlankes und leichtes Tier gehandelt haben, was auch nach den immer sehr flachen Fußeindrücken nicht anders zu erwarten ist. Die Rekonstruktion mit den errechneten Daten setzt nur mäßig intensive, laterale Körperundulationen voraus. Unterschenkel und Fuß scheinen immer relativ gerade nach vorne ausgerichtet zu sein.

Orthotaxonomische Interpretationen

Die fünfzehigen Handeindrücke, vor allem jedoch die in mediolateraler Erstreckung relativ gleichmäßige Belastung der Hinterextremitäten sprechen für Reptilien als Fährtenzeuger. Aus den ständig sehr flachen Fußeindrücken läßt sich auf entsprechend leicht gebaute, schlanke und behende Tiere schließen. Die meist unscharfe proximale Sohlenbegrenzung läßt es als unwahrscheinlich erscheinen, daß eine cruro-tarsale Fußgelenkung vorliegt, die Tibia also frei über dem Astragalus rotiert. Wäre dies der Fall, müßte der proximale Sohlenabschnitt wesentlich deutlicher markiert sein. Somit kann man die Pelycosauria als Fährtenzeuger ausschließen. Unter den Cotylosauria kommen allein schon aus morphologischen Erwägungen die Captorhinomorpha in erster Linie in Betracht. Ein Fußbau, wie er von OLSON & BARGHUSEN (1962, S. 66, Abb. 15C) für *Captorhinikos chozaensis* etwa rekonstruiert wurde, erfüllt die wichtigsten Anforderungen, die aus den *Hylodichnus*-Fährten an den Fußbau des erzeugenden Tieres gestellt werden. Auffallend ist der kurze Zeh I, die Metatarsalia sind relativ kurz und gedrungen, ein-



Abb. 72: Hypothetische Rekonstruktion der Körperproportionen eines möglichen Erzeugers der *Hyloidichnus arnhartii*-Fährten. Größenverhältnisse s. Tab. 17.

schränkend muß aber vermerkt werden, daß der V. Zeh für *Hyloidichnus arnhartii* zu kurz ist. Nach der Position und Struktur von Astragalus und Calcaneus zu urteilen, ist eine gleichmäßige Druckverteilung zu erwarten, die auch den postaxialen Fußabschnitt einbezieht. Es sei hier dahingestellt, inwieweit Astragalus und Calcaneus eine einheitliche, komplexe Struktur darstellen; jedoch auch bei nicht vollständiger Verschmelzung des „proximalen Centralia-Anteils“ mit dem „Tibiale-Anteil“ (OLSON & BARGHUSEN 1966, S. 65) stellt der „Astragalus-Komplex“ sicherlich eine funktionelle Einheit dar, deren enge Verbindung mit dem Calcaneus die erwähnte gleichmäßige Belastung garantiert. Was die Fußgelenkung anbelangt, so sind nach SCHAEFFER (1941, S. 430) beim Captorhinomorphen-Tarsus, bezogen auf *Labidosaurus*, keine Anzeichen einer cruro-tarsalen Gelenkung vorhanden, sondern die funktionelle Fußgelenkung soll immer noch in ihrer pri-

Tab. 16: *Hylodichnus arnhardi*.

			1	2	3	4	5	6
Material			K 143	K 121	K 119	K 118	K 126	K 143
Stride		mm	132,00	107,00	112,00	97,50	92,50	86,50
Pace	Fuß	mm	84,25	76,00	75,00	76,33	69,16	69,00
	Hand		81,75	65,16	65,50	68,66	59,33	63,50
Abstand	Hand- Fuß	mm	11,50	18,00	25,66	26,00	18,80	28,83
Gangbreite	Fuß	mm	52,00	49,16	50,00	58,16	48,00	52,50
	Hand		46,00	41,00	36,50	47,00	37,50	38,50
scheinb. Rumpflänge		mm	76,00	70,00	78,00	74,50	66,00	73,00
Schrittwinkel	Fuß	Grad	103,00	92,00	98,00	79,50	84,50	80,00
	Hand		109,00	108,00	110,00	90,00	103,00	95,00
Zeh III zur Mittellinie	Fuß	Grad	—	± 0	—	—	—	—
	Hand		—	—	—	—	—	—
Fuß	Länge	mm	—	25,00	28,00	(23,00)	22,50	—
	Breite		—	—	24,00	—	22,50	—
Hand	Länge	mm	—	—	—	(19,00)	—	—
	Breite		—	—	—	—	—	—
Fuß	Zeh I	mm	—	—	—	5,00	4,00	—
	II		—	—	—	9,00	8,50	—
	III		—	—	—	11,00	—	—
	IV		—	—	—	13,00	—	—
	V		—	—	—	7,00	—	—
Hand	Zeh I	mm	—	—	—	—	—	—
	II		—	—	—	4,00	3,50	—
	III		—	—	—	8,00	7,00	—
	IV		—	—	—	10,00	9,00	—
	V		—	—	—	6,00	8,00	—
Stride: Fußlänge			—	4,28:1	4,00:1	(4,2:1)	4,11:1	—
Stride: scheinb. Rumpflänge			1,73:1	1,52:1	1,43:1	1,30:1	1,40:1	1,18:1

mitiven Position zwischen den Tarsalia und den Metatarsalia sein. Fox & BOWMAN (1966, S. 47) sind allerdings der Meinung, daß bei *Captorhinus* keine Zweifel an einer beweglichen Cruro-tarsal-Verbindung bestehen. Aus den *Hyloidichnus*-Fährten läßt sich keine funktionelle Fußgelenkung in ausschließlich cruro-tarsaler Position ableiten, wahrscheinlicher ist eine Fußgelenkung in primitiver Position kombiniert mit einer gewissen cruro-tarsalen Beweglichkeit. Neben Morphologie und Belastungsverhältnissen zeigen auch die aus den *Hyloidichnus*-Fährten hergeleiteten hypothetischen Extremitätenproportionen einige Übereinstimmungen mit den Captorhinomorphen. Aus den Fährten lassen sich verschiedentlich Verhältnisse für Unter-/Oberschenkel um 0,74 berechnen, die gesamte Spannweite reicht allerdings von 0,58 bis 1,12. *Captorhinikos chozaensis* zeigt ähnliche Werte (um 0,70). Für die Vorderextremitäten ergeben sich jedoch größere Differenzen. So liegen die hypothetischen Verhältnisse für *Hyloidichnus* wesentlich höher (bis 1,27) als bei *C. chozaensis* (max. 0,64) oder *Captorhinus* (0,70) und *Paleothyris* (0,72) (OLSON 1976, S. 20, Tab. 2). Zieht man in Betracht, daß die Erzeuger der hier behandelten *Hyloidichnus*-Fährten nur etwa 30 bis 50 % der Körpergröße von *C. chozaensis* oder *Captorhinus* erreichten und vermutet werden kann, daß dieses Verhältnis sich umgekehrt proportional zur Körpergröße verhält, so sprechen diese großen Differenzen nicht unbedingt gegen captorhinomorphe Fährtenherzeuger.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Die Erzeuger von *Hyloidichnus arnhardti*-Fährten sind mit einiger Sicherheit unter den Reptilien zu suchen. Pelycosauria scheinen nicht in die nähere Wahl zu kommen, während Cotylosauria (vom Typ *Captorhinikos chozaensis*) als Fährtenherzeuger nicht auszuschließen sind.

Tab. 17: Hypothetische Körperproportionen eines möglichen Erzeugers der Fährte *Hyloidichnus arnhardti* in mm.

	Vorderextremität	Hinterextremität
Länge insgesamt	53,60	52,82
Länge des propodialen Abschnittes	16,53	17,74
Länge des epipodialen Abschnittes	17,46	13,58
Epipodialer/propodialer Abschnitt	1,05	0,76
Scheinbare Rumpflänge		62,50
coupling value		0,70
hAc, hGl	8,91	9,41

Artabgrenzung und Beziehungen

Generell ist die morphologische Ähnlichkeit zwischen *Hyloidichnus arnhardti* und größeren *Saurichnites salamandroides*, normal großen *Saurichnites incurvatus* sowie kleineren Formen von *Saurichnites intermedius* sehr groß. Dennoch bereitet eine Artabgrenzung keine größeren Schwierigkeiten, da die Fußindrücke von *Hyloidichnus arnhardti* in der Regel sehr flach eingedrückt sind, und die Zehen dadurch sehr viel schlanker und länger wirken als bei den übrigen Formen. Außerdem sind die Hände fünfzehig, was allerdings nur bei der Abgrenzung gegenüber *S. salamandroides* von Bedeutung ist. Ein sehr wichtiges Unterscheidungskriterium gegenüber allen genannten Arten sind jedoch die Belastungsverhältnisse senkrecht zur Fußlängsachse. Während bei den Arten der Gattung *Saurichnites* zum Teil sehr hoher Innendruck vorherrscht, wird bei *Hyloidichnus* die Belastung gleichmäßiger verteilt. Dieser Unterschied in der Belastungsverteilung muß gleich-

bedeutend sein mit einem generellen Unterschied in der Struktur des Fußbaues. Was die Artabgrenzung mit Hilfe der Fährtenmaße anbelangt, so kann gegenüber *Saurichnites salamandroides* geltend gemacht werden, daß die Gangbreiten der Vorderextremitäten bei vergleichbarer scheinbarer Rumpflänge immer größer sind; gegenüber *Saurichnites incurvatus* erreichen die Schrittwinkel der Vorder- und Hinterextremitäten durchschnittlich höhere Werte, außerdem kann das Verhältnis von Stride : scheinbare Rumpflänge bis 1,7:1 betragen, was für *S. incurvatus* unmöglich ist. Gegenüber gleich großen Formen von *S. intermedius* mit ähnlich großem Stride kann angeführt werden, daß der Pace der Hinterextremitäten sowie die Gangbreiten von Vorder- und Hinterextremitäten bei *Hyloidichnus arnhardti* kleiner, die Schrittwinkel dagegen größer sind. Das Verhältnis von Stride : scheinbare Rumpflänge kann sich in ähnlicher Größenordnung bewegen.

Die morphologischen Beziehungen zwischen dem saarpfälzischen Material und dem thüringischen Holotypus sind so weitreichend, daß eine artliche Übereinstimmung festgestellt werden kann. Die Holotypus-Fährte liegt in einer morphologischen Variante vor, die ebenfalls typisch ist für einige saarpfälzische Fährtenlokalitäten (Abb. 70 C, D). Was Vergleiche nach den Fährtendaten betrifft, so muß festgestellt werden, daß es sich bei dem Holotypus von *Hyloidichnus arnhardti* um eine kleine Form handelt, deren Proportionen den unteren Dimensionsbereich des saarpfälzischen Materials markieren. Leider scheint in Thüringen nicht genügend Material vorzuliegen, um die Variationsbreite in den Fährtenmaßen zu demonstrieren. Nach den Erfahrungen mit dem saarpfälzischen Material, müßten auch in Thüringen scheinbare Rumpflängen bis zu 80 mm zu erwarten sein.

Zur Nomenklatur und Taxonomie bei *Hyloidichnus arnhardti*

Die Art *H. arnhardti* wurde von HAUBOLD (1973, S. 12) neu aufgestellt. Somit ergeben sich hinsichtlich des Artnamens keine nomenklatorischen Probleme. Eine andere Frage ist die nach der Berechtigung der Gattungszuweisung. Typusart der Gattung *Hyloidichnus* ist *Hyloidichnus bifurcatus* GILMORE, 1927 aus dem Hermit Shale des Grand Canyon. Der Artnamen bezieht sich auf die Yförmige Aufspaltung der Fußzehenspitzen II, III und IV. Berücksichtigt man, daß die Typus-Fährte in offensichtlich weichem Substrat erzeugt wurde, sind allein die morphologischen Übereinstimmungen zwischen dem nordamerikanischen und dem europäischen Material ausreichend, um die Gattungszugehörigkeit zu rechtfertigen. Allerdings überschreiten die Dimensionen der Typusart bei weitem den Dimensionsbereich, den die saarpfälzischen Formen umspannen. Der Stride wird von GILMORE (1927, S. 52) mit 180 mm, die Fußlänge mit 42 mm angegeben, und aus seiner Figur 25 läßt sich eine scheinbare Rumpflänge von ungefähr 138 mm ableiten. Entsprechend der Größe des Fährtenerzeugers sind die Eindrücke etwas tiefer, auch unabhängig vom Substrat, als bei *Hyloidichnus arnhardti*. *Hyloidichnus whitei* GILMORE, 1928, vom selben Fundort und demselben Fundhorizont wie *H. bifurcatus* stammend, ist erheblich kleiner, der Stride wird von GILMORE (1928, S. 5) auf 106 mm und die Fußlänge auf 24 mm geschätzt (das entspricht dem oberen Dimensionsbereich der saarpfälzischen *H. arnhardti*-Fährten), dementsprechend sind die Eindrücke sehr viel flacher und die Zehen erheblich schlanker ausgebildet als bei *H. bifurcatus*. Auch bei *H. whitei* treten Yförmige Zehenden auf, und zwar im Gegensatz zu *H. bifurcatus* nicht nur bei den Fuß-, sondern auch bei den Handzehen. Abgesehen davon, daß die saarpfälzischen *Hyloidichnus*-Formen in den Größenordnungsbereich von *H. whitei* hineinreichen und ähnlich leicht eingedrückt sind, können auch bei ihnen Yförmig gespaltene Fuß- und Handzehen vorkommen (Abb. 70B). Aus dieser Erscheinung können jedoch keineswegs artspezifische Zusammenhänge konstruiert werden, denn nach PEABODY (1959, S. 25) ist dieses Phänomen

nicht auf gespaltene Endphalangen, sondern auf einen speziellen Bewegungsablauf zurückzuführen. Nach seinen Beobachtungen kann sowohl beim Aufsetzen als auch beim Abheben des Fußes (der Hand) ein „spornartiger“ Eindruck entstehen, und aus der Verbindung dieser beiden Eindrücke resultiert der Yförmige Eindruck. Dabei sind diese Yförmigen Endungen auf die längeren Zehen beschränkt, da diese zuerst Bodenkontakt gewinnen und ihn zuletzt wieder verlieren. Weiterhin sind nach PEABODY diese gegabelten Eindrücke augenscheinlich mit einem maximalen Stride korreliert (in Verbindung mit einem kraftvollen Vorwärtsschwingen der Extremität) und wurden in den Fährten aller von ihm überprüften rezenter Spezies, außer *Batrachoseps*, als sporadisch auftretend beobachtet.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Die Tatsache, daß die Gattung *Hyloidichnus* hinsichtlich der Dimensionen von GILMORE recht weit gefaßt wurde, erlaubt die Zuordnung des saarpfälzischen und des thüringischen Fährtenmaterials zu dieser Gattung.

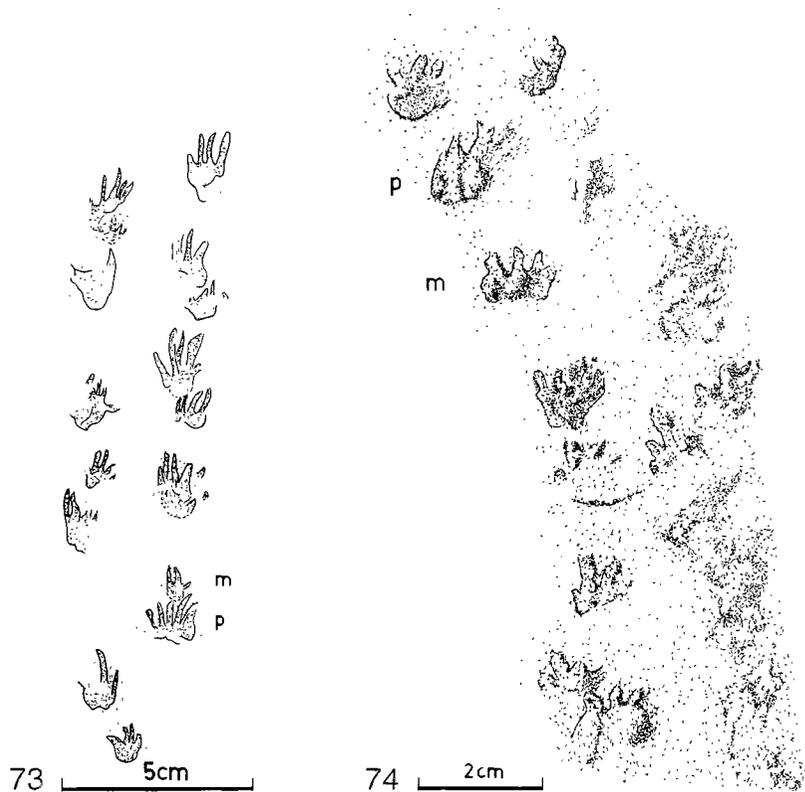


Abb. 73: *Jacobiichnus caudifer* (FRITSCH, 1895), PIM K 195, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 10) bei Kirrweiler.

Abb. 74: *Jacobiichnus caudifer* (FRITSCH, 1895), PIM K 192, Nahe-Gruppe (N 4) bei Sobernheim.

4.10. *Jacobiichnus caudifer* (FRITSCH, 1895)

Abb. 73–77, Tab. 18, 19

1895 *Saurichnites caudifer*. – FRITSCH, Über neue Wirbeltiere aus der Permformation Böhmens nebst einer Übersicht der aus derselben bekannt gewordenen Arten, S. 6.

1971a *Foliipes caudifer*. – HAUBOLD, *Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium*, S. 29.

1971b ? *Foliipes caudifer*. – HAUBOLD, Die Tetrapodenfährten aus dem Permosiles (Stefan und Rotliegendes) des Thüringer Waldes, S. 25.

1975 *Jacobiichnus* (*Saurichnites*) *caudifer* n. gen. – ANDREAS & HAUBOLD, Die biostratigraphische Untergliederung des Autun, S. 38, Taf. 16 (1,2).

Holotypus: ? Nationalmuseum Prag.

Locus typicus: Ober-Kalná, CSSR.

Stratum typicum: Kalná-Horizont.

Material: PIM K 191 bis PIM K 204; SSch.

Vorkommen: Lauterecken-Odernheim-Schichten bis Wadern-Schichten (N 4).

Beschreibung

Fährtenanordnung und Proportionen (Abb. 73–75, Tab. 18)

Quadrupede Fährten mit schwach alternierender bis wechselseitiger Fährtenanordnung; Handeindrücke wechselnd dicht vor den Fußeindrücken liegend, randlich (?) primäres, eventuell auch (?) sekundäres Übertreten möglich und wird vor allem bei alternierend angeordneten Fährten beobachtet. Gangbreiten der Vorderextremitäten häufig nahezu so groß wie die der Hinterextremitäten, gelegentlich sogar größer. Schrittwinkel der Vorderextremitäten 74 bis 134 Grad, der Hinterextremitäten 66 bis 117 Grad. Das Verhältnis Stride : scheinbare Rumpflänge nicht größer als 1,5:1. Sowohl die Fuß- als auch die Handeindrücke sind meist mehr oder weniger parallel zur Fortbewegungsrichtung orientiert. Die größte scheinbare Rumpflänge ist nur wenig größer als 40 mm. Es sind sehr undeutliche Anzeichen von Schwanzschleifspuren vorhanden, diese können sinusförmig gebogen oder gerade verlaufen.

Morphologie der Fußeindrücke (Abb. 73, 75B, 76C)

Fünfzehig, Längenverhältnisse der Zehen nicht genau rekonstruierbar, da sie häufig nur mit ihren proximalen Abschnitten abgebildet oder durch Schleifspuren stark verlängert sind. Schwache Zehenspreizung, alle fünf Zehen nahezu parallel orientiert. Es sind keine Anzeichen vorhanden, die auf eine Bewehrung mit Krallen schließen lassen. Fußsohle bei vollständiger Erhaltung subquadratisch und proximal breit gerundet. Die Fußsohle kann in der Negativerhaltung durch eine deutliche Furche von den Zehen getrennt sein. Es zeichnen sich weder Sohlen- noch Phalangenpolster deutlich ab. Die größten Fußlängen liegen bei rund 17,5 mm. Die Fußeindrücke wirken in bestimmten Erhaltung relativ breit, aber bei vollständiger Überlieferung wird die Fußbreite deutlich von der Fußlänge übertroffen.

Morphologie der Handeindrücke (Abb. 76A)

Fünfzehig, wobei die Zehen I und II relativ kurz sind und die längsten Zehen III und IV nur geringe Längenunterschiede zeigen. Geringe Zehenspreizung, die mittleren Zehen können parallel orientiert sein, wobei die Zehen III und IV mit ihren distalen Abschnitten nach außen umbiegen können. Die äußeren Zehen I und V divergieren gelegentlich sehr stark (90 bis 110 Grad). Die Zehen enden stumpf ohne Anzeichen einer Be-

Tab. 18: *Jacobiichnus caudifer*.

			1	2	3	4	5	6
Material			K 196	K 202	K 200	K 201	K 204	K 198
Stride		mm	50,50	46,00	48,75	56,87	36,75	45,37
Pace	Fuß	mm	35,92	35,33	33,83	33,10	31,90	30,80
	Hand		33,42	32,83	30,33	30,37	27,50	32,50
Abstand	Hand- Fuß	mm	(11,28)	(10,66)	(10,12)	(12,10)	(12,50)	(7,60)
Gangbreite	Fuß	mm	24,85	27,66	22,16	16,50	25,50	20,50
	Hand		21,85	23,50	17,66	11,87	20,00	23,75
scheinb. Rumpflänge		mm	(36,00)	(35,00)	(32,50)	(41,25)	(31,50)	(30,25)
Schrittwinkel	Fuß	Grad	90,83	75,50	92,25	117,75	70,75	94,00
	Hand		95,75	85,50	97,00	134,00	83,00	86,83
Zeh III zur Mittellinie	Fuß	Grad	—	—	—	—	—	—
	Hand		—	—	—	—	—	—
Fuß	Länge Breite	mm	(11,00)	—	—	—	—	—
			—	—	—	—	—	—
Hand	Länge Breite	mm	—	—	—	—	—	—
			—	—	—	—	—	—
Fuß	Zeh I	mm	—	—	—	—	—	—
	II		—	—	—	—	—	
	III		—	—	—	—	—	
	IV		—	—	—	—	—	
	V		—	—	—	—	—	
Hand	Zeh I	mm	—	—	—	—	—	—
	II		—	—	—	—	—	
	III		—	—	—	—	—	
	IV		—	—	—	—	—	
	V		—	—	—	—	—	
Stride: Fußlänge			(4,5:1)	—	—	—	—	—
Stride: scheinb. Rumpflänge			1,40:1	1,31:1	1,45:1	1,37:1	1,16:1	1,49:1

Tetrapodenfährten aus dem saarpfälzischen Rotliegenden

			7	8
Material			K 195	K 203
Stride		mm	32,66	44,16
Pace	Fuß	mm	29,00	29,00
	Hand		30,00	27,25
Abstand	Hand- Fuß	mm	(18,50)	(10,91)
Gangbreite	Fuß	mm	23,66	21,75
	Hand		21,50	21,25
scheinb. Rumpflänge		mm	(35,50)	(30,00)
Schrittwinkel	Fuß	Grad	66,66	87,00
	Hand		74,00	96,00
Zeh III zur Mittellinie	Fuß	Grad	—	—
	Hand		—	—
Fuß	Länge Breite	mm	(10,00)	—
			—	—
Hand	Länge Breite	mm	(10,00)	—
			—	—
Fuß	Zeh I	mm	—	—
	II		—	—
	III		—	—
	IV		—	—
	V		—	—
Hand	Zeh I	mm	—	—
	II		—	—
	III		—	—
	IV		—	—
	V		—	—
Stride: Fußlänge			(3,2:1)	—
Stride: scheinb. Rumpflänge			0,92:1	1,47:1

wehrung mit Krallen. Die Handsohle zeigt oft nahezu dreieckigen Umriß, bei vollständiger Erhaltung dürfte sie jedoch eher von subquadratischer Gestalt sein. Bei Abbildung 76 A zeichnet sich proximal von Zeh III ein kräftiges Sohlenpolster ab, Hinweise auf Phalangenpolster sind nicht zu erkennen. Die Handlängen sind um etwa 3 mm kleiner als die Fußlängen.

Belastungsverhältnisse

Die Fußeindrücke zeigen oft eine ausgeprägte Tendenz zu Innendruck, jedoch es werden auch die äußeren lateralen Fußabschnitte in stärkerem Maße belastet, was auf einen primitiv gebauten Reptilien-Tarsus hindeuten kann. Im Tarsus-Metatarsus-Bereich zeichnet sich keine Modifizierung der Belastungsverhältnisse ab, so daß von einem relativ starren Tarsus-Metatarsus gesprochen werden kann. Die funktionelle Fußgelenkung kann zwischen Metatarsus und Phalangen gelegen haben, was auch die oft zu beobachtende Trennung von Sohle und Zehen erklären würde. Auch zwischen den Phalangen scheint ein größeres Maß an Beweglichkeit geherrscht zu haben, wie auch die oft stark eingedrückte, aber proximal nur undeutlich begrenzte Sohle eine gewisse Bewegungsmöglichkeit zwischen Unterschenkel und Tarsus andeuten kann. Insgesamt gesehen können diese Belastungsverhältnisse durchaus mit einem primitiv gebauten Reptilien-Fuß in Übereinstimmung gebracht werden. Bei den Handeindrücken scheinen die Belastungsverhältnisse recht ähnlich zu sein.

Variationsbreite

Die geringe Größe und das damit verbundene geringe Körpergewicht des Fährtenzeugers werfen für eine hinreichend gute morphologische Überlieferung Probleme auf, wie sie sich auch bei den Rezentversuchen stellten (FICHTER 1982 b). Entweder ist das Se-

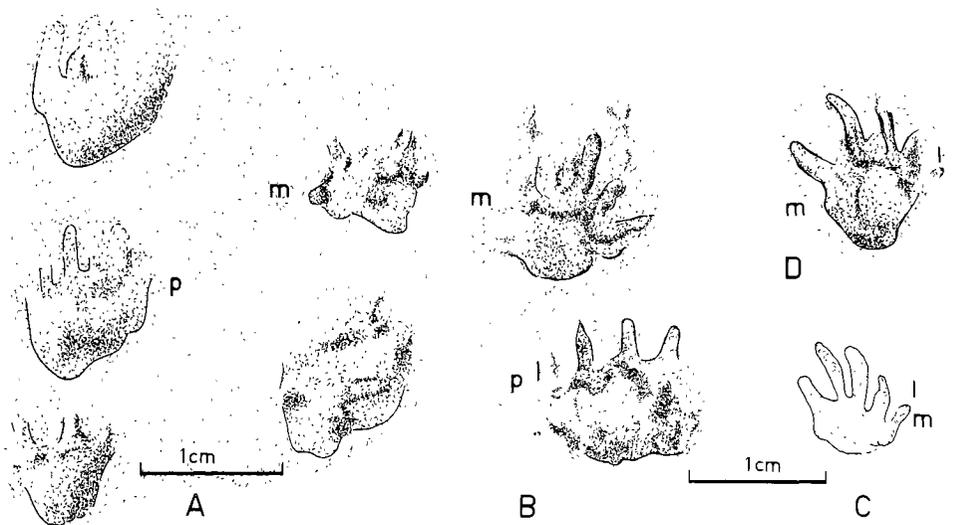


Abb. 75: *Jacobichnus caudifer* (FRITSCH, 1895), A) PIM K 191, Vorkommen s. Abb. 74, B) PIM K 196, Vorkommen s. Abb. 73; C) PIM K 114, Vorkommen s. Abb. 74; D) PIM K 194, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 7) bei Odernheim.

diment zu weich oder zu fest, was zu sehr tiefen oder sehr flachen Eindrücken führt. Dementsprechend liegen auch im fossilen Bereich die morphologischen Überlieferungsvarianten beinahe ausschließlich bei diesen beiden Extremfällen.

- Abb. 75 A: Extrem tiefe Eindrücke, die kaum noch morphologische Einzelheiten erkennen lassen. Die Zehen sind meist nur mit ihrer Basis bzw. ihren proximalen Abschnitten eingedrückt, die Fußsohle ist proximal breit gerundet, während die Handsohle proximal mehr oder weniger deutlich spitz zulaufen kann.
- Abb. 75 B, D; 76: Relativ tiefe Eindrücke. Fuß- und Handeindrücke entweder mit mehr oder weniger quadratischer, undeutlich begrenzter Sohle und breiten, plumpen Zehen (Abb. 76 A, D) oder mit annähernd querovaler, ebenfalls undeutlich begrenzter Sohle und kurzen, im Negativ gratig hervortretenden, teilweise zugespitzten Zehen (Abb. 75 B). In dieser Erhaltung wird, im Gegensatz zur vorhergehenden, eine beginnende Trennung von Sohle und Zehen beobachtet. Bei den Handeindrücken liegen die Verhältnisse ganz ähnlich mit der Ausnahme, daß die Sohle mehr oder weniger dreieckig ausgebildet und die Trennung von Sohle und Zehen schärfer sein kann (Abb. 75 D).
- Abb. 73, 74, 75 C: Relativ flache Eindrücke. Fuß- und Handeindrücke nur mehr oder weniger vollständig. Bei den Fuß- und Handeindrücken können die proximalen Sohlenabschnitte nicht eingedrückt sein, so daß der Eindruck proximal gerade begrenzt ist (Abb. 73 partim). Im Falle der Abb. 73 sind die Zehen durch Gleitspuren sehr stark verlängert, was auf schlüpfrigen und eventuell in Laufrichtung ansteigenden Untergrund hinweist. Die Handeindrücke werden bei weniger weichem Untergrund in der Regel sehr unvollständig überliefert und wirken dadurch unverhältnismäßig klein. Auch bei ihnen können die Zehen durch Gleitspuren verlängert und nach außen umgebogen sein.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Tief eingedrückte *Jacobiichnus*-Fährten sind in ihrem Erscheinungsbild eher plump zu nennen, während flache Hand- und Fuß- und Handeindrücke, speziell solche mit durch Schleifspuren verlängerten Zehen, sehr graziös wirken können, wodurch eine Verwechslung mit gewissen *Microsaurier*-Fährten möglich ist.

Versuch einer Rekonstruktion der Körperproportionen (Abb. 77)

Aus der Fährte PIM K 195 wurden die in Tab. 19 dargestellten Körpermaße errechnet. Die hypothetische Rekonstruktion der Körperproportionen muß unter zwei Aspekten vorgenommen werden: Zum einen lassen sich aus den Fährten coupling values zwischen 0,65 und 0,87 berechnen, zum anderen deuten jedoch gerade die Fährten der Abb. 73 und 74 darauf hin, daß der coupling value das Doppelte dieser Werte betragen kann. Es kann sich also bei den Fährtenenerzeugern entweder um Tiere mit relativ kurzen oder sehr langen scheinbaren Rumpflängen im Verhältnis zu den Extremitäten gehandelt haben.

Die in Tab. 19 angegebenen Werte sind mit einigen Vorbehalten zu betrachten, da die Hand- und Fußlängen nicht eindeutig zu ermitteln sind. Die Rekonstruktion (Abb. 77 A) zeigt ein relativ schlankes Tier mit einer Schultergürtel- bzw. Beckengürtelbreite von ca. 11 mm. Die Vorderextremitäten sind geringfügig länger als die Hinterextremitäten. Fährten, wie die der Abbildungen 73 und 74, lassen eine weitere Interpretationsmöglichkeit zu (Abb. 77 B). Die Extremitätenlängen zeigen dieselben Werte wie oben angeführt, die Rumpflänge verdoppelt sich aber annähernd, so daß der coupling value größer als 1,53 ist; damit beträgt der Abstand zusammengehöriger Hand- und Fuß- und Handeindrücke in Abb. 77 B nahezu 60 mm gegenüber rund 18 mm in der Abbildung 77 A. Das bedeutet, daß in den alternierend angeordneten Fährten der Grad des Übertretens nicht primär, sondern sekundär genannt werden muß. Welcher Interpretation der Vorzug zu geben ist, mag dahingestellt bleiben. Fest steht jedoch, daß für die letztgenannte Interpretation im saarpfälzischen Rotliegenden ein möglicher Fährtenenerzeuger osteologisch belegt ist.

Tab. 19: Hypothetische Körperproportionen eines möglichen Erzeugers der Fährte *Jacobiichnus caudifer* in mm.

	Vorderextremität	Hinterextremität
Länge insgesamt	22,49	21,74
Länge des propodialen Abschnittes	6,88	6,65
Länge des epipodialen Abschnittes	5,61	5,09
Scheinbare Rumpflänge		33,50
coupling value		0,80
hAc, hGl	4,3	4,1

Orthotaxonomische Interpretation

Nach der Fünfzehigkeit der Hände und der relativ gleichmäßigen Verteilung des Belastungsdruckes in medio-lateraler Richtung bei den Füßen muß der Reptilcharakter des Fährtenerzeugers angenommen werden. Wie schon bei den Belastungsverhältnissen ausgeführt, kann der Tarsus verhältnismäßig primitiv strukturiert gewesen sein, was auf Cotylosauria als Erzeuger hinweist. Bei der Interpretation des coupling value mit 0,8 können kaum nähere Angaben über den Fährtenerzeuger gemacht werden. Bei der Interpretation des cv mit über 1,5 dagegen muß in erster Linie *Batropetes* in Betracht gezogen werden; dieses kleine Reptil ist in den Lauterecken-Odernheim-Schichten osteologisch belegt (Boy 1976, S. 58). Es handelt sich um ein sehr kleines Tier mit einer ungefähren Rumpflänge von 30 mm und einem geschätzten coupling value von maximal 1,6. Die Verhältnisse Tibia : Femur und Radius : Humerus sind mit ca. 0,6 und 0,5 sehr viel kleiner als die aus der Fährte PIM K 195 berechneten. Das mag jedoch auch daran liegen, daß bei der Berechnung aus den Fährten die Fuß- und Handlängen mit rund 10 mm etwas zu klein angenommen wurden. Bei größeren Hand- und Fußlängen verkleinern sich die genannten Verhältnisse entsprechend. Wichtig ist jedoch die offensichtliche Übereinstimmung in den coupling value-Werten. Aus den Skelettdaten dieses *Batropetes* sp. des saarpfälzischen Rotliegenden wurde eine hypothetische Fährte rekonstruiert, deren Schema in Abb. 77 C dargestellt ist. Die einzelnen Fährtengrößen sind dabei:

Stride	mindestens 19 mm
Pace	13 mm
Hand-Fuß-Abstand	19–24 mm
Gangbreite	10 mm
Schrittwinkel	82–90 Grad

Die Angaben beziehen sich auf die Hinterextremitäten. Abb. 77 C zeigt alternierende Anordnung der Einzelfährten, allerdings ist der sehr dicht hinter einem jeden Handeindruck liegende Fußdruck nicht der zeitlich unmittelbar folgende, sondern der jeweils zweite folgende, da sekundäres Übertreten vorliegt. Bei fossilen Fährten kann dieses sekundäre Übertreten nur dann vermutet werden, wenn die Stridelängen sehr unregelmäßig sind, woraus Fährtenbilder wie die der Abbildungen 73 und 74 resultieren.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Auf jeden Fall dürften die Erzeuger von *Jacobiichnus*-Fährten unter den Cotylosauria zu suchen sein, was ANDREAS & HAUBOLD (1975, S. 38) ebenfalls vermuten. Bei einer Interpretation des coupling value mit mehr als 1,5 kann der captorhinomorphe *Batropetes* sp. nicht als Fährtenerzeuger ausgeschlossen werden.

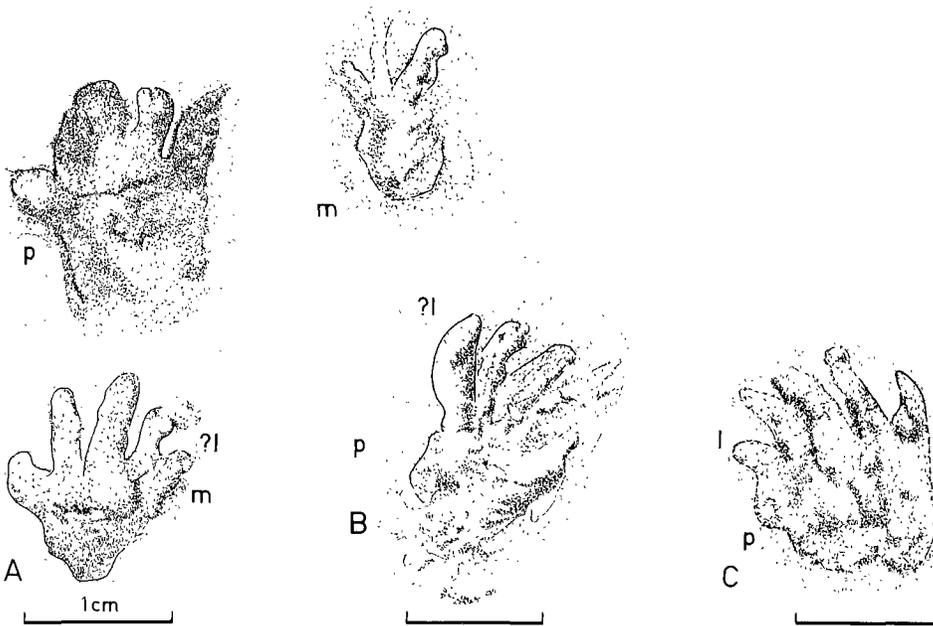


Abb. 76: *Jacobiichnus caudifer* (FRITSCH, 1895), A) PIM K 197, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 10) bei Kirrweiler; B) PIM K 199, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 10) bei Imsweiler; C) SSch, Lauterecken-Odernheim-Schichten (L-O 4) bei Langenbach.

Artabgrenzung und Beziehungen

Jacobiichnus caudifer zeigt sehr große morphologische Ähnlichkeiten zu der Fährtenart *Foliipes abscisus* HEYLER & LESSERTISSEUR, 1963. So verwundert es nicht, daß HAUBOLD (1971, S. 28) diese Fährte als *Foliipes caudifer* bezeichnete. Gegenüber anderen Fährtenarten unterscheiden sich *F. abscisus* und *J. caudifer* vor allem durch die subparallel bis parallel orientierten Fußzehen I und II einerseits, III und IV andererseits, die generell zu beobachtende Tendenz zum Auswärtsumbiegen insbesondere der letztgenannten Zehen, die häufige Verlängerung der inneren Fußzehen durch Schleifspuren sowie die morphologische Trennung von Fußsohle und Zehen oder das Fehlen eines Sohleneindrucks überhaupt. Auch die Fährtenanordnung unterscheidet sich von der anderer Fährtenarten, sie reicht von einer alternierenden bis zu einer sehr unregelmäßigen, wechselseitigen Anordnung. Und eben diese unterschiedlichen Fährtenanordnungen führen zu der Annahme, daß es sich bei den möglichen Fährtenerezeugern nicht um Tiere mit einem relativ kurzen, sondern mit einem relativ langen coupling value handeln könnte. Die morphologischen Beziehungen zwischen *Foliipes abscisus* und *Jacobiichnus caudifer* sind sehr eng, so daß eine Artabgrenzung hauptsächlich nach quantitativen Aspekten erfolgt. Selbst bei ähnlich großen scheinbaren Rumpflängen sind Pace und Gangbreiten der Vorder- und Hinterextremitäten bei *Jacobiichnus caudifer* sehr viel kleiner als bei *Foliipes abscisus*, dementsprechend sind auch die Schrittwinkel von *Jacobiichnus caudifer* durchschnittlich größer. Der Stride von *Jacobiichnus caudifer* schwankt zwischen 32 und 56 mm, während der von *Foliipes abscisus* zwischen 43 und 99 mm liegt. HOLUB & KOZUR (1981, S. 167–168) be-

schrieben aus dem Kalná-Horizont unter der Bezeichnung *Fichterichnus pulcher* Fährten, die zweifellos in den morphologischen Formenkreis um *Jacobiichnus* und *Foliipes* gehören. Nach den angegebenen Meßwerten handelt es sich bei *Fichterichnus pulcher* um relativ kleine *Foliipes abscisus*-Fährten.

In der Diagnose zu *Jacobiichnus caudifer* schreiben ANDREAS & HAUBOLD (1975, S. 38): „Fährten kleiner vierfüßiger Tiere, Hand- und Fußindrücke in dichter Folge angeordnet, Stride-Länge 3–5 cm, Gangbreite 2–3 cm, Länge der Eindrücke bis 15 mm, meist mit deutlichem Sohleneindruck, Zehen zugespitzt, subparallel, nach vorne gerichtet, nur V. Zeh seitlich abgespreizt, innere Zehen erscheinen durch Schleifspuren meist am längsten. Im allgemeinen ist eine deutliche, relativ breite Schwanzschleifspur sichtbar.“ Im wesentlichen zeigt das saarpfälzische Material die aufgeführten Merkmale, wobei allerdings einige Anmerkungen notwendig sind. Die dichte Folge der Hand- und Fußindrücke bedeutet nicht unbedingt, daß eine alternierende Fährtenanordnung ausgeschlossen ist, nur muß beim Vorliegen einer alternierenden Fährtenanordnung die Frage geklärt werden, ob sie primär oder sekundär ist. Bei alternierend angeordneten *J. caudifer*-Fährten besteht oft der Eindruck, als ob das fährtenerzeugende Tier mit den Vorderextremitäten leicht seitwärts gelaufen wäre. Diese Erscheinung soll nach PEABODY (1959, S. 19) typisch sein für „longer coupled“ Tiere. Somit kann eine alternierende Anordnung bei *J. caudifer* sekundär sein, und die hypothetische Rekonstruktion (Abb. 77B) mit langem Rumpf ist vielleicht zutreffender als die mit kurzem Rumpf (Abb. 77A). Der Variationsbereich der Stride-Längen kann gegenüber der oben genannten Diagnose etwas erweitert, da die Stride-Längen durchschnittlich knapp an 57 mm heranreichen können, die Gangbreiten ihrerseits können geringer als 20 mm sein. Die Zehen sind zwar subparallel, können jedoch durchaus auch (wie bei *Foliipes*) nach außen umgebogen sein. Eine deutliche, relativ breite Schwanzschleifspur ist bei dem saarpfälzischen Material nur in einem Falle vorhanden, allerdings sind die dazugehörigen Hand- und Fußindrücke nur sehr undeutlich überliefert.

Zur Nomenklatur und Taxonomie bei *Jacobiichnus caudifer*

Der Artnamen geht auf FRITSCH (1895, 1901) zurück. Allerdings stellte FRITSCH die Art in die Gattung *Saurichnites*. Bei konsequenter Handhabung der Nomenklatur-Regeln und taxonomischer Kriterien, können zu *Saurichnites* nur die Arten *S. salamandroides*, *S. incurvatus* und *S. intermedius* gezählt werden. Da nun *Saurichnites caudifer* FRITSCH, 1895 keiner anderen bekannten Gattung angeschlossen werden kann, ist die Bildung einer neuen Gattung unerlässlich. Dementsprechend verfahren ANDREAS & HAUBOLD 1975. Als Typus der Gattung erkannten sie jedoch nicht das von FRITSCH (1901, Abb. 394 [8]) abgebildete Stück an, da es sich um einen untypischen Gipsabdruck, zu dem kein Original mehr vorliegen soll, handelt. Statt dessen wählten sie aus thüringischem Material einen neuen „Generotypus“ aus. Mag diese Verfahrensweise auch nicht ganz korrekt sein, so wirft sie dennoch keine nomenklatorischen Probleme auf, da die spezifischen Merkmale des FRITSCHSchen Originals in der Gattungsdiagnose mitenthalten sind.

5. Schlußbemerkungen

Die FährtenGattung *Saurichnites* ist in dem saarpfälzischen Rotliegenden mit den drei Arten *Saurichnites salamandroides* GEINITZ, 1861, *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1901 und *Saurichnites intermedius* FRITSCH, 1895 vertreten. Es handelt sich dabei eindeutig um Amphibienfährten, deren Erzeuger etwa unter *seymouriamorphen* Batrachosauria zu vermuten sind. Gegen diese Zuordnung kann allerdings im Falle von *Saurichnites salamandroides* folgender Einwand geltend gemacht werden: Nach den Größenverhältnissen und

der Fährtenmorphologie könnten diese Fährten ebensogut von Vertretern der Temnospondylen-Familien Dissorophidae oder Branchiosauridae erzeugt worden sein. Die im südwestdeutschen Rotliegenden vorkommenden Vertreter der genannten Familien sind jedoch entweder aquatisch oder nur sehr schlecht dem Landleben angepaßt und zeigen deswegen auch sehr geringe Werte für die Verhältnisse von epipodialen : propodialen Extremitätenabschnitten. Selbst der erst kürzlich von Boy (1980) beschriebene *Tersomius graumanni* (Dissorophidae) weist keine höheren Werte als 0,54 für die Vorder- und 0,56 für die Hinterextremität auf. Und auch der *Branchiosaurus petrolei*, der für die Hinterex-

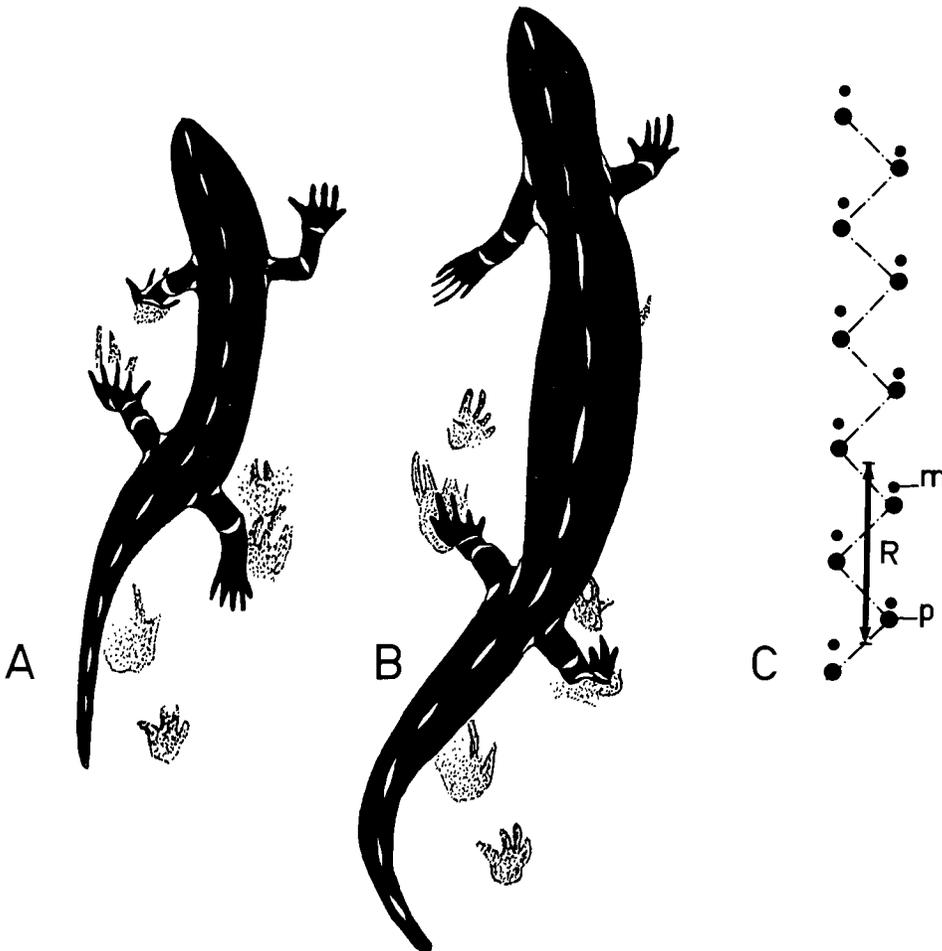


Abb. 77: Hypothetische Rekonstruktion der Körperproportionen eines möglichen Erzeugers der *Jacobichnus caudifer*-Fährten, A) Interpretationsmöglichkeit mit kleinem coupling value, B) Interpretationsmöglichkeit mit großem coupling value. Größenverhältnisse s. Tab. 19. C) Fahrtenschema, das aus den Skelettmaßen von *Batropetes* sp. (Boy, 1976) errechnet ist; es liegt sekundäres Übertreten vor; m = Hand-, p = Fußeindruck; Abstand m-p = Hand-Fuß-Abstand; R = Rumpflänge.

tremität einen Wert von 0,71 aufweist, zeigt in der Vorderextremität nur einen Wert von 0,50 (Boy, mündl. Mitt.). Aus den saarpfälzischen Fährten werden jedoch weit höhere Werte errechnet (dies gilt insbesondere für die Vorderextremitäten), die auch unter Berücksichtigung einer gewissen Fehlerquote den möglichen Fährtenenerzeugern eine hervorragende terrestrische Adaptation bescheinigen. Somit kommen die Dissorophiden, Branchiosauriden oder Micromelerpetontiden als Urheber der *Saurichnites salamandroides*-Fährten kaum in die engere Wahl, es sei denn, man findet unter ihnen entsprechend terrestrisch adaptierte Formen. Dann würde eher der Temnospondylen- als der Batrachosaurier-hafte Charakter der Fährten den Ausschlag geben, sie einer der genannten Familien zuzuordnen. Bisher waren im saarpfälzischen Rotliegenden *seymouriamorphe* Batrachosauria ebenfalls unbekannt. In jüngster Zeit sind allerdings Funde bekannt geworden, die nach Boy (mündl. Mitt.) den Discosaurisciden zugerechnet werden können. Deshalb soll hier noch einmal daran erinnert werden, daß die Discosaurisciden Tendenzen zu ähnlichen Extremitätenproportionen zeigen, wie sie aus den saarpfälzischen Fährten für die möglichen Erzeuger zu fordern sind. Ein in einer Privatsammlung sich befindender saarpfälzischer Discosauriscide zeigt Extremitätenproportionen von 0,79 für die Vorder- und von 0,69 für die Hinterextremität.

Die FährtenGattung *Limnopus* MARSH, 1894 wird in dem saarpfälzischen Rotliegenden durch die Art *Limnopus palatinus* nov. ichnospec. vertreten. Auch hierbei handelt es sich um eindeutige Amphibienfährten, deren Erzeuger unter eryopiden Rhachitomi zu vermuten sind. In den Fährten der Gattungen *Amphisauroides*, *Protritonichnites*, *Gilmoreichnus*, *Hyloidichnus* und *Jacobiichnus* dokumentieren sich Reptilien, zu denen im saarpfälzischen Rotliegenden die osteologischen Belege weitgehend fehlen; lediglich mit dem kleinen Reptil *Batropetes* sp. (Boy, 1976) kann ein Fährtenenerzeuger (zu *Jacobiichnus caudifer*) vorliegen. Die Reptilfährten werden im einzelnen folgenden osteologischen Taxa zugeordnet:

Protritonichnites, *Hyloidichnus*, *Jacobiichnus* = Cotylosauria (Captorhinomorpha).

Amphisauroides = frühe Procolophonia.

Gilmoreichnus = Pelycosauria (Sphenacodontia).

Trotz einiger Revisionen in den vergangenen 12 Jahren (HAUBOLD 1970, 1971, 1973; HOLUB & KOZUR 1981) ist man immer noch von nomenklatorischer und taxonomischer Klarheit weit entfernt. Die Ursachen hierfür liegen unter anderem auch in dem Vorgehen HAUBOLDS (1970, 1971, 1973) begründet, der unter Umgehung der Prioritätsregelung neue Gattungen und Arten aufstellte, die jedoch schon zum Zeitpunkt ihrer Einführung als subjektive Synonyme zu sehr viel älteren Gattungen und Arten hätten erkannt werden müssen. Auch ist der übliche Bestimmungsgang nicht geeignet, Fehlbestimmungen und Fehlinterpretationen weitgehend auszuschließen. So werden vielfach gerade solche Merkmale, wie Anzahl der eingedrückten Zehen, Zehenwinkel und Sohlenumriß, überbetont, die ihrerseits jedoch in hohem Maße vom jeweiligen Substrat zum Zeitpunkt der Fährtenenerzeugung abhängig sind. Andererseits wird erst gar nicht der Versuch unternommen, aus den Fährtenproportionen Rückschlüsse auf die Körperproportionen der möglichen Fährtenenerzeuger zu ziehen. Aber gerade eine Rekonstruktion der Körperproportionen – mag sie noch so hypothetisch sein – kann viel dazu beitragen, eine Annäherung des parataxonomischen ichnologischen Systems an das orthotaxonomische osteologische System zu erreichen. Aus diesem Grunde wurde in dieser Arbeit der hypothetischen Rekonstruktion der Körperproportionen breiter Raum eingeräumt. Es muß jedoch betont werden, daß die daraus abzuleitenden orthotaxonomischen Konsequenzen spekulativer Natur sind, da die entsprechenden osteologischen Belege im südwestdeutschen Rotliegenden größtenteils noch fehlen.

Schriften

- ANDREAS, D. & HAUBOLD, H. (1975): Die biostratigraphische Untergliederung des Autun (Unteres Perm) im mittleren Thüringer Wald. – Schriftenr. geol. Wiss., 3, S. 5–86, 8 Abb., 2 Tab., 18 Taf., Berlin.
- BAIRD, D. (1952): Revision of the Pennsylvanian and Permian footprints *Limnopus*, *Allopus* and *Baropus*. – J. Paleont., 26, S. 832–840, 3 Abb., 3 Taf., 1 Tab., Tulsar/Okla.
- (1965): Footprints from the Cutler Formation. – U.S. geol. Surv., Prof. Paper, 503 C, S. 47–50, 1 Abb., Washington/D.C.
- BOY, J. A. (1976): Überblick über die Fauna des saarpfälzischen Rotliegenden (Unter-Perm). – Mainzer geowiss. Mitt., 5, S. 13–85, 41 Abb., Mainz.
- (1980): Die Tetrapodenfauna (Amphibia, Reptilia) des saarpfälzischen Rotliegenden (Unter-Perm; SW-Deutschland), 2. *Tersomius graumanni* n. sp. – Mainzer geowiss. Mitt., 8, S. 17–30, 5 Abb., Mainz.
- BOY, J. A. & FICHTER, J. (1982): Zur Stratigraphie des saarpfälzischen Rotliegenden (? Ober-Karbon–Unter-Perm; SW-Deutschland). – Z. deutsch. geol. Ges., 133, S. 607–642, 7 Abb., Hannover.
- CLARK, J. & CARROLL, R. L. (1973): Romeriid Reptiles from the Lower Permian. – Bull. Mus. comp. Zool., 144, S. 353–407, 25 Abb., 1 Tab., 1 Taf., Cambridge/Mass.
- FICHTER, J. (1976): Die Tetrapodenfährten aus dem Unterrotliegenden (Autun, Unter-Perm) von Odernheim/Glan. – Mainzer geowiss. Mitt., 5, S. 87–109, 11 Abb., 2 Tab., Mainz.
- (1979): Aktuopaläontologische Studien zur Lokomotion rezenter Urodelen und Lacertilier sowie paläontologische Untersuchungen an Tetrapodenfährten des Rotliegenden (Unter-Perm) SW-Deutschlands. Diss. Univ. Mainz, 425 S., 168 Abb., 28 Tab., 3 Taf., Mainz. – [unveröff.].
- (1982a): Tetrapodenfährten aus dem Oberkarbon (Westfalium A und C) West- und Südwestdeutschlands. – Mainzer geowiss. Mitt., 11, S. 33–77, 35 Abb., 7 Tab., Mainz.
- (1982b): Aktuopaläontologische Untersuchungen an den Fährten einheimischer Urodelen und Lacertilier. Teil I: Die Morphologie der Fährten in Abhängigkeit von der Sedimentbeschaffenheit. – Mainzer naturwiss. Archiv, 20, S. 91–129, 26 Abb., Mainz.
- (1983): Aktuopaläontologische Untersuchungen an den Fährten einheimischer Urodelen und Lacertilier. Teil II: Quantitative Fährtenanalysen. – Mainzer naturwiss. Archiv, 21. – [im Druck].
- FRITSCH, A. (1895): Über neue Wirbeltiere aus der Permformation Böhmens nebst einer Übersicht der aus derselben bekannt gewordenen Arten. – Sitz-Ber. böhm. Ges. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Art. 52, S. 1–17, 2 Abb., Prag.
- (1901): Die Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, 4 (3), 101 S., Abb. 311–394, Prag.
- FOX, R. C. & BOWMAN, M. C. (1966): Osteology and relationships of *Captorhinus aguti* (COPE) (Reptilia: Captorhinomorpha). – Univ. Kansas Palaeont. Contrib., 11, S. 1–79, Abb. 1–38, Lawrence/Kansas.
- GEINITZ, H. B. (1861): Dyas I. 130 S., 42 Taf., Leipzig (Engelmann).
- GEINITZ, H. B. & DEICHMÜLLER, J. V. (1882): Die Saurier der unteren Dyas von Sachsen. – Palaentographica, 29, S. 1–46, 1 Abb., 9 Taf., Kassel.
- GILMORE, CH. W. (1927): Fossil footprints from the Grand Canyon: Second contribution. – Smithsonian miscell. Collect., 80 (3), S. 1–78, 37 Abb., Taf. 1–21, Washington/D.C.
- (1928): Fossil footprints from the Grand Canyon: Third Contribution. – Smithsonian miscell. Collect., 80 (8), S. 1–16, 7 Abb., Taf. 1–5, Washington/D.C.

- HAUBOLD, H. (1970): Versuch einer Revision der Amphibienfährten des Karbon und Perm. – Freiberger Forschungsh., C 260, S. 83–117, 23 Abb., 6 Tab., Leipzig.
- (1971a): Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium. In: Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 18, 124 S., 65 Abb., Stuttgart, Portland/USA.
- (1971b): Die Tetrapodenfährten aus dem Permosiles (Stefan und Rotliegendes) des Thüringer Waldes. – Abh. Ber. Mus. Nat. Gotha, S. 15–41, 11 Abb., Gotha.
- (1973): Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas. – Freiberger Forschungsh., C 285, S. 5–55, 46 Abb., 5 Tab., Leipzig.
- (1974): Die fossilen Saurierfährten. – Die Neue Brehm-Bücherei, 168 S., 94 Abb., 9 Tab., Wittenberg (ZIEMSEN).
- HEYLER, D. & LESSERTISSEUR, J. (1963). Pistes des tétrapodes dans la région Lodève (Hérault). – Mém. Musée national Hist. natur., n. sér. C, 11, S. 125–222, 48 Abb., Taf. 1–12, Paris.
- HOLUB, V. & KOZUR, H. (1981): Revision einiger Tetrapodenfährten des Rotliegenden und biostratigraphische Auswertung der Tetrapodenfährten des obersten Karbon und Perm. – Geol.-paläont. Mitt. Innsbruck, 11, S. 149–193, 10 Taf., Innsbruck.
- KUHN, O. (1969): Cotylosauria. In: Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 6, 89 S., 47 Abb., Stuttgart & Portland/USA.
- MARSH, O. C. (1894): Footprints of vertebrates in the Coal Measures of Kansas. – Amer. J. Sci., 48, S. 81–84, Taf. 2–3, New Haven/Conn.
- MOODIE, R. L. (1929): Vertebrate footprints from the Red Beds of Texas. – Amer. J. Sci., ser. 5, 17, S. 352–368, 9 Abb., New Haven/Conn.
- NOPCSA, F. VON (1923): Die Familien der Reptilien. – Fortschr. Geol. Paläont., 2, 210 S., 6 Taf., Berlin.
- OLSON, E. C. (1976): The exploitation of land by early tetrapods. In: BELLAIRS, A. & COX, C. B. (Eds.): Morphology and Biology of Reptiles, S. 1–30, 15 Abb., 2 Tab., London.
- OLSON, E. C. & BARGHUSEN, H. (1962): Permian vertebrates from Oklahoma and Texas. – Oklahoma geol. Surv., 59, 68 S., 15 Abb., 7 Tab., Norman/Okla.
- PABST, W. (1897): Thierfährten aus dem mittleren Rothliegenden von Kabarz in Thüringen. – Naturwiss. Wochenschr., 12, S. 85–87, Berlin.
- (1900a): Weitere Beiträge zur Kenntnis der Thierfährten in dem Rothliegenden „Thüringens“. – Naturwiss. Wochenschr., 15, S. 121–128, 6 Abb., Berlin.
- (1900b): Beiträge zur Kenntnis der Thierfährten aus dem Rothliegenden „Deutschlands“ I. – Z. deutsch. geol. Ges., 52, S. 48–63, Berlin.
- (1905): Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten in dem Rotliegenden „Deutschlands“ II. – Z. deutsch. geol. Ges., 57, S. 1–14, Taf. 1–4, Berlin.
- (1908): Die Tierfährten in dem Rotliegenden „Deutschlands“. – Nova Acta, Abh. kaiserl. Leop.-Carol., Deutsch. Akad. Naturforsch., 89, 166 S., 36 Abb., 35 Taf., Halle a. d. Saale.
- PEABODY, F. E. (1959): Trackways of living and fossil Salamanders. – Univ. California Publ. in Zool., 63, S. 1–72, 9 Abb., Taf. 1–11, Berkeley/Los Angeles.
- POHLIG, H. (1892): Altpermische Saurierfährten, Fische und Medusen der Gegend von Friedrichroda i. Thür. – Festschr. 70. Geburtstag RUDOLF LEUCKARTS, S. 56–64, 2 Abb. Taf. 7, Leipzig.
- REINECK, H. E. (1955): Marken, Spuren und Fährten in den Waderner Schichten (ro) bei Martinstein/Nahe. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 101, S. 75–90, 2 Abb., Taf. 7–11, Stuttgart.
- ROMER, A. S. & PRICE, L. W. (1940): Review of the Pelycosauria. – Geol. Soc. Amer., Spec. Pap., 28, 538 S., 71 Abb., 46 Taf., 8 Tab., Baltimore/Md.

- SCHAEFFER, B. (1941): The morphological and functional evolution of the tarsus in amphibians and reptiles. – Bull. amer. Mus. natur. Hist., 78, S. 395–472, 21 Abb., New York/N.Y.
- SCHMIDTGEN, O. (1927): Insektenfährten aus dem Rotliegenden bei Mainz. – Natur & Museum, 57, S. 71–78, 7 Abb., Frankfurt am Main.
- (1928): Tierfährten im oberen Rotliegenden bei Mainz. – Paläont. Z., 9, S. 101–107, 7 Abb., Berlin.
- SCHULTHEISS, K. H. (1976): Ein neuer Fährtenfundpunkt im Unterrotliegenden des Saar-Nahe-Beckens. – Pfälzer Heimat, S. 137–140, 6 Abb., Speyer.
- STAPF, K. R. G. & SUES, H.-D. (1974): Der erste Nachweis der Reptilfährte *Ichniotherium cottae* (POHLIG 1885) im Rotliegenden SW-Deutschlands. – Mitt. Pollichia, 3. R., 21, S. 5–18, 7 Abb., Bad Dürkheim.
- VAUGHN, P. P. (1955): The Permian reptile *Araeoscelis* restudied. – Bull. Mus. comp. Zool., 113, S. 305–467, 15 Abb., 2 Taf., Cambridge/Mass.

Anschrift des Autors: Dr. JÜRGEN FICHTER, Institut für Geowissenschaften, Johannes Gutenberg-Universität, Saarstraße 21, D-6500 Mainz.

Manuskript eingegangen am 19. 1. 1983