

# EINE FÜR DIE KENNTNIS DER COTYLOSAURIER DES DEUTSCHEN PERMS BEDEUTSAME SCHWIMMFÄHRTE VON TAMBACH.

Von

**HERMANN KORN**  
(Halle-Saale).

Mit Tafel XV und 4 Textfiguren.

Die im folgenden beschriebene Fährtenplatte wurde dem Geologischen Institut der Universität Halle durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. W. WÄCHTLER am Städtischen Museum in Erfurt zur Bearbeitung übermittelt. Sie wurde vor vier Jahren im Oberrotliegenden des Steinbruches im oberen Splittertal bei Tambach gefunden. Ihr Finder und Eigentümer ist Herr Reichsbahnoberrat SCHLEIFENHEIMER in Erfurt.

Die Platte (Taf. XV) mißt  $49 \times 37$  cm und besteht aus dunkelrotem tonigen Sandstein mittlerer Korngröße (bis 0,65 mm). Im Gegensatz zu den übrigen Fährtenplatten von Tambach, die meistens als sandige Hangendplatten die ursprünglich in feinem Ton angelegte Fährte im Relief zeigen, ist die vorliegende Fährte als unverwaschener Eindruck im Sand erhalten. Alle Spuren auf der Platte stammen von einem Individuum. Sie bestehen aus einem rechten Einzelfährtenpaar, einer unvollständigen linken Hinterfußfährte, zwei in sich paralleler Bündel von Kratzkurven und einer Schwanzschleppspur. Die beiden Kurvenbündel liegen alternierend zu der ebenfalls alternierenden Lauffährte und lassen damit ihren Zusammenhang mit den übrigen Spuren erkennen. Es handelt sich um kombinierte Lauf- und Schwimmspuren, wie im weiteren dargelegt werden soll.

Ohne Frage ist es das große Verdienst W. PABST's, die Tetrapodenfährten des deutschen Rotliegenden systematisch geordnet zu haben. Sein vollständiger bewußter Verzicht, aus dem Fährtenbild

Schlüsse auf die Erzeuger zu ziehen, muß jedoch heute befremdend erscheinen. Sollten deshalb, nach den guten Erfolgen neuerer Fährtenstudien, die Fährten des deutschen Rotliegenden eine moderne paläobiologische Bearbeitung in dieser Hinsicht erfahren, so wird der vorliegende Fund nicht unwichtig für eine vollständigere Rekonstruktion und Einengung der mutmaßlichen Erzeuger sein.

#### Beziehungen zu anderen Fährten des Rotliegenden.

Die Fußfährten gehören in die Gruppe des *Ichnium sphaerodactylum* PABST, die von PABST (31) mit *Ichniotherium cottae* POHL. vereint wurde. NOPCSA (24) stellt *Ichnium sphaerodactylum* PABST neben HARDAKER's Typ H1a (9) aus dem Rotliegenden von Hamstead (middle Permian KING's) als *Acibates sphaerodactylum* zu HICKLING's Form (11) *Acibates triassae* JARDINE. Eine von *Ichnium (Acibates) sphaerodactylum* durch größere Fingerlänge, stärkere Entwicklung des 4. Fingers und besser ausgeprägten Ballen wohl unterschiedene, von HARDAKER als Typ H1 abgebildete und zu *Ichnium sphaerodactylum* PABST gestellte Form trennt NOPCSA mit Recht als *Korynichnium hardakeri* ab. Von LOTZE (16) wird die Stellung des *Ichnium sphaerodactylum* PABST und HARDAKER's Typ H1a zu *Acibates* abgelehnt. Ich muß ihm hierin zustimmen, da die Fährten um die Gruppe *Ichnium sphaerodactylum* PABST trotz beträchtlicher Formenunterschiede doch soviel gemeinsame Züge aufweisen, daß man sie mit LOTZE zweckmäßig alle zu *Korynichnium* stellt. Das wären bis jetzt die Formen:

*Kor. sphaerodactylum* PABST (*Ichn. sphaerod.* PABST, HARDAKER's Typ H1a part.);

*Kor. sphaerod. minor* PABST (die Selbständigkeit wird von LOTZE wegen der höheren Beine bei geringerer Spurbreite und Schrittlänge betont);

*Kor. hardakeri* NOPCSA (HARDAKER's Typ H1, Fig. 11).

Als unterschiedlich muß *Ichniotherium cottae* POHL. betrachtet werden, was auch von LOTZE und nicht ganz so bestimmt von NOPCSA hervorgehoben wurde. Da es in einem tieferen Niveau bei Friedrichroda auftritt und von Tambach nicht bekannt wurde, erscheint seine Trennung von *Korynichnium* gerechtfertigt. Da es weiter, wie später gezeigt werden wird, in die Nähe der *Diadectidae* zu stellen ist, muß es auch entgegen der Auffassung NOPCSA's von

*Acibates* isoliert werden. *Acibates* rührt nach NOPCSA mit Wahrscheinlichkeit von Rhachitomen her.

Die uns vorliegende Fährte lehnt sich eng an *Korynichnium hardakeri* NOPCSA an. Unter dem Tambacher Material steht ihr die von PABST als *Ichnium sphaerod.* beschriebene Platte Nr. 1852 (32, Taf. IV, Fig. 1 und 2) sehr nahe. Die vom Typ abweichenden Maße dieser Platte beobachtete bereits LOTZE. Das Gangbild des allerdings sehr viel kleineren *Kor. sphaerod. minor* PABST ähnelt unserer Fährte ebenfalls. Nicht unmöglich erscheint es, daß der Erzeuger der Tambacher Fährte Nr. 1852 mit den Sohlenmaßen  $9 \times 9$  cm ein jugendliches Individuum oder ein weibliches Tier unserer Form (Sohlenmaße  $12 \times 13,5$  cm) gewesen ist. Ich trenne sie mit der vorliegenden Fährte als *Korynichnium celer n. sp.* von den bekannten Fährten des Rotliegenden mit Trommelschlägerfingern. Begründung und Diagnose werden nach der Analyse der Fährtenbilder gegeben. Zum Vergleich werden die Maße der größten verwandten Fährten des Oberrotliegenden tabellarisch mit angeführt.

#### Die Bewegungsart.

A. Der Gang. Alle Fährten vom Typus *Korynichnium* zeigen alternierende Gangart. Im zusammenhängenden Fährtenbild stehen gegenüber den Lücken zwischen den Einzelfährtenpaaren der einen Seite Einzelfährtenpaare der anderen, wobei je nach Geschwindigkeit und Charakteristik des Tieres die Abstände schwanken. Zur kurzen Kennzeichnung einer Fährte werden die Bezeichnungen von PABST (32) übernommen. Die Einzelfährtenpaare der rechten Seite werden in ihrer zeitlichen Folge mit ungeraden, die der linken Seite mit geraden Zahlen bezeichnet. Die Nummer des Hinterfußes trägt ein + als Index. Der Abstand zwischen einem Vorder- und Hinterfuß eines Einzelfährtenpaares (Fährtenmaß I) ist fast immer kleiner als der zwischen einer Vorderfußfährte und einer Hinterfußfährte des räumlich vorangehenden, zeitlich jedoch folgenden Einzelfährtenpaares (Fährtenmaß II). Die Summe beider Maße gibt die einseitige ganze Schrittlänge  $a^1$ ), die für jedes Tier besonders charakteristisch

<sup>1)</sup> Bei Spurfragmenten wie dem vorliegenden läßt sich bei gleichmäßig alternierendem Gang die Hälfte der einseitigen ganzen Schrittlänge finden, indem man den Abstand einer entsprechenden Fährte der anderen Körperseite auf die Spurlinie der einen Seite projiziert (z. B. die Projektion des Abstandes des linken Hinterbeines vom rechten Hinterbein im vorliegenden Fall).

ist, da sie im Verhältnis zur Koppelung der Extremitäten, also zum Abstand der Gelenkpfannen von Brust- und Beckengürtel (Maß E) steht. Diese Koppelung ist bei verschiedenen Tiergruppen mehr oder weniger fest, so daß sich das Maß E bei verschiedenem Tempo verzerren kann. Bei dem relativ geringen gegenseitigen Drehmoment des Schulter- und Beckengürtels großer Stegocephalen und der hier zeitlich in Frage kommenden Reptilien und in Anbetracht der geringen Spanne der Geschwindigkeitsextreme dürfte bei diesen eine derartige Verzerrung nicht über 5 % des Abstandes betragen haben.

Um dieses Maß überhaupt aus der Fährte entnehmen und auf den Körperbau des Fährtenersüßers übertragen zu können, ist folgende Überlegung notwendig. Voraussetzung ist hierbei allerdings, daß die Bewegung nicht durch Schlängeln, wie es bei den lepospondylen Stegocephalen oder Sauraviden der Fall gewesen sein mag, erfolgte.

Nur an einer Fährte, bei deren Bildung das Verhältnis von Körperlänge, Schreitwinkel und Beinlänge des Erzeugers so gestaltet war, daß mit vier einzelnen Schritten (4-Schritt-Gang) der einmalige Abstand von Schulter- zu Beckengürtel zurückgelegt wurde, läßt sich die ganze einseitige Schrittlänge  $a$  gleich E setzen, wie im folgenden Schema (Fig. 1) gezeigt wird. Die Größe E ist aber wie in dem Schema dargestellt, in jedem anderen Fährtenbild in einem der Gangart angepaßten Verhältnis versteckt. Sie festzustellen ist erst möglich, wenn die Gangart festgestellt wurde. Gültigkeit hat diese Darstellung nur für echte Wechselgänge (normaler Tetrapoden-gang, Schieblaufen und  $\pm$  primitives Schreiten der Rhachitomen, Theromorphen und Cotylosaurier), nicht für Läufe mit Sprungmomenten.

LOTZE berechnet die Rumpflänge der Erzeuger von *Kor. sphaerodactylum* mit 35—40 cm aus einer Formel  $\frac{3}{2} \sqrt{L^2 - B^2} + A$ , wobei L die einfache Schrittlänge (Entfernung des rechten vom linken Fußtritt), B die Spurbreite und A das Fährtenmaß I nach PABST darstellen. Diese Formel kann aber nur gelten bei einem rein vierschrittigen Gang, wenn die Abstände aller Einzelfährten in der Projektion auf eine Linie gleich, also auch gleich A sind, das heißt, wenn  $\sqrt{L^2 - B^2} = 2A$  wird. Dann wird aber R (= E) einfach zu 4A (A = I) und die Formel erübrigt sich. In allen anderen Fällen wird der als konstant angegebene Faktor  $\frac{3}{2}$  zu einem anderen Wert. Aus diesem Grunde ist die von LOTZE errechnete Rumpflänge von

35—40 cm für Tiere mit bis 13 cm großen Füßen etwas kurz ausgefallen.

Wie ABEL (2) sehr richtig betont, ist es nicht angängig, allein aus der Schrittweite Schlüsse auf die relative Beweglichkeit zu ziehen. Spurbreite und Schrittwert eines Ganges sind immer zu berücksichtigen. Besonders bei Rekonstruktionen von Rumpflängen läßt sich nur aus dem Schrittwert einer Fährte der Faktor zu der Wurzel der oben debattierten Formel finden, wenn man nicht einfacher überhaupt SOERGEL'S Methode anwendet. SOERGEL'S Methode — Entfernung von der Mitte zwischen zwei Hinterfußstritten zur

*meist zunehmende Spurbreite  
abnehmende relative Beinlänge u. Geschwindigkeit*

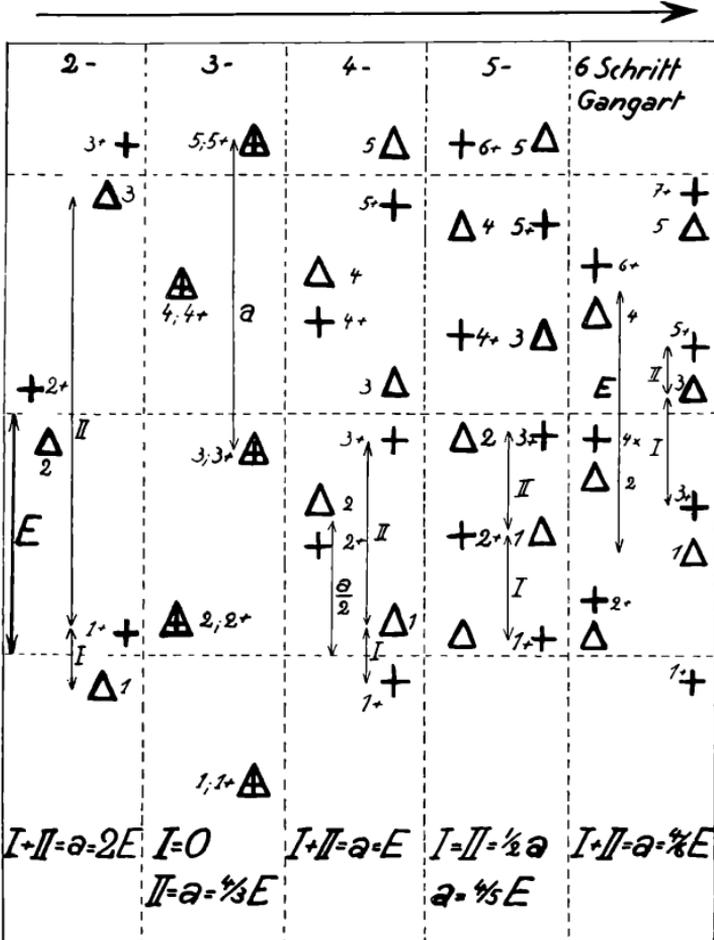


Fig. 1. Schematische Darstellung der Fährtenbilder reiner Wechselgänge ohne Sprungmoment und ihrer Beziehungen zu den Körpermaßen der Erzeuger.

Handspur des nächsten folgenden Einzelfährtenpaares = E — deckt sich in den Ergebnissen praktisch mit unserer. Die gemessenen Werte sind um ein geringes zu groß. SOERGEL gibt diesen Fehler selbst an. Er beträgt in unserem Falle etwa 3 cm. Die von uns angewandte Methode, die Schrittwerte der Gänge zu berücksichtigen, wurde empirisch gewonnen. Sie soll vor allem die Fährtenbilder als Charakteristik der Rumpf- und Extremitätengestaltung, des Tempos und der Beweglichkeit in ihren Übergängen zeigen, damit die im folgenden behandelten Fährten nach ihrem Gangtypus kurz bezeichnet und eingeengt werden können. Man kann sich von der Richtigkeit der einzelnen Gangbilder des beigegebenen Schemas graphisch an Hand verschieden proportionierter isometrischer Bewegungsbilder leicht überzeugen. Für die Aufteilung von Fährtengruppen ist der Schrittwert der Gänge bei genügendem Material, das möglichst die Extreme der Tempi erfaßt, ein sicheres diagnostisches Hilfsmittel. Der Fährtentypus *Korynichnium* NOPCSA + *Ichniotherium* POHLIG umfaßt im Gangbild eine Spanne vom 3-, 4- bis 6schrittigen Gang.

Das Verhältnis von Fährtenmaß I und II hängt ab von der Schrittlänge und Geschwindigkeit. Steigern sich diese, so wird II größer bis  $I = 0$  werden kann. In diesem Fall wird der Gang dreischrittig. Die Einzelfährten von Hand und Fuß decken sich. Gleichfalls wird bei gesteigerter Geschwindigkeit wie bekannt, die Spurbreite verringert. In den Verhältnissen der ganzen einseitigen Schrittlänge zur Spurbreite ( $a/s$ ) und von Fährtenmaß II zur ganzen einseitigen Schrittlänge ( $II/a$ ) liegen direkte Kriterien vor, Schreitweise und Geschwindigkeit eines Fährtenenerzeugers zu beurteilen. Beide Koeffizienten fallen mit relativer Beinlänge und Tempo. Unter Berücksichtigung beider lassen sich die in der Tabelle angeführten Fährten nach Schnelligkeit und Beinlänge ihrer Erzeuger in der Reihenfolge 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 7 ordnen. Das heißt aber, daß *Korynichnium celer* n. sp. die agilste Form war. Es folgen *Kor. hardakeri* NOPCSA und *Kor. sphaerodactylum* PABST. Wenn auch *Ichniotherium cottae* semiplantigrad gelaufen ist, so deutet sein Gangbild (fünfschrittig) doch in bezug auf *Korynichnium* auf ein weit plumperes Tier. Am trägsten bzw. kurzbeinigsten muß der Erzeuger der Kabarzer Fährte gelaufen sein. Da hier Fährtenmaß I größer ist als II, brauchte das Tier 6 Schritte um die Strecke seiner Rumpflänge zurückzulegen.

Tabelle 1: Gangmaße.

	1.	2.	3.	4.
	Vorliegende Platte <i>Kor. celer n. sp.</i> Oberrotl. Tambach	Fährte Nr. 1852 (PABST 32) <i>Kor. celer n. sp.</i> Tambach	Typ. Hl max. (HARDAKER 9) <i>Kor. hardakeri</i> , middle Permian, Hamstead, Marl- Quarry	Fährte Nr. 1395 (PABST 32) <i>Kor. sphaerod.</i> Tambach
In cm				
Fährtenmaß I	9	6	14	14
II	49	40	25	24
a	58	45	40	40
s	15	15	17	18
a/s	4,8	3	2,9	2,2
II/a	0,81	0,88	0,62	0,6
Schrittwert des Ganges für die Formen allgemein	3,8—3,4		4	4—5
	5.	6.	7.	8.
	Fährte Nr. 1351 (PABST 32) <i>Kor. sphaerod.</i> Tambach	Fährte Nr. 1840 (PABST 32) <i>Kor. sphaerod.</i> Tambach	Fährte Nr. 1380 (PABST 32) <i>Kor. sp.</i> , nicht <i>sphaerod.</i> Oberrotl. Kabarz.	Fährte Nr. 1836 (PABST 32) <i>Ichniotherium</i> <i>cottae</i> . Oberrotl. Friedrichroda
In cm				
Fährtenmaß I	14	13	17	15
II	24	20	14	27
a	36	34	30	46
s	18	18	?	25
a/s	2	1,9	?	1,8
II/a	0,69	0,59	0,46	0,58
Schrittwert des Ganges für die Formen allgemein	4—5		6	4,8—5,8

Zur Rekonstruktion des Abstandes der Extremitätenansätze am Rumpf (E) werden die Fährtenmaße zu den im Gangschema (Fig. 1) angegebenen Faktoren des entsprechenden Gangbildes in Beziehung gesetzt. Es ergeben sich dabei für *Kor. celer n. sp.* (vorliegende Fährte) 50 cm, *Kor. celer n. sp.* (Fährte Nr. 1852) etwa 39 cm, *Kor. sphaerodactylum* im Durchschnitt 45—50 cm, *Ichnioth. cottae* 55 cm und die Kabarzer Fährte *Kor. sp.* 40 cm. Dem entspricht auch, daß *Ichniotherium* die größten Einzelfußfährten des deutschen Rotliegen-

den geliefert hat. Alle Angaben gelten für wahrscheinlich adulte Individuen, da sie sich auf die in der Tabelle vergleichsweise zusammengestellten größten Fährten des deutschen Rotliegenden beziehen.

Da es sich bei den Urhebern der Fährte um Stegocephalen oder nicht zu hoch spezialisierte Reptilien gehandelt haben muß, läßt sich die überhaupt mögliche Schrittweite und Geschwindigkeit einengen. Die in unserer Fährte von *Kor. celer n. sp.* vorliegenden Maße dürften für den Fährtentyp *Korynichnium* bereits maximale Grenzwerte darstellen. Eine weitere Verkleinerung der Spurbreite bei vergrößerter Schrittweite würde zu große Beinlängen oder flüchtenden Gang fordern, wie beides bei den zeitlich in Frage stehenden Gruppen nicht als sehr wahrscheinlich angenommen werden kann.

Die Fährten der Vorderfüße sind gegen die der Hinterfüße um zirka 1,5 cm mehr nach der Körpermitte angesetzt, ihre Richtung gegen die des Hinterfußes um 4 Grad einwärts gedreht. Das besagt, daß das Tier seine Vorderpfoten etwas amphibienhaft unter den Leib unterschoben haben muß. Die Hinterbeine dürften wohl auf Grund von Korrelationen der Größenverhältnisse der Fußfährten höher gewesen sein als die Vorderbeine. Für den Gang folgert sich daraus, da ja kein ganz reines Schreiten, sondern noch mehr oder weniger Schieblauf anzunehmen ist, daß einer weniger kräftigen Wirkung eines Vorderbeines jeweils ein kräftiger Schub eines Hinterbeines folgte. Die Bewegung war rhythmisch ungleichmäßig.

Der Gang rezenter Amphibien und Reptilien als „Kriechtiere“ ist dadurch charakterisiert, daß die Gliedmaßen nach außen gekehrt und meist so niedrig sind, daß sie den Körper kaum tragen können. Der Rumpf ist vielmehr zwischen ihnen aufgehängt und mit der Ventralfläche dem Boden aufgelagert. Meist erfolgt die Bewegung nur durch Schlängeln. Die Beine werden mit gezogen und dienen nur zum Abstützen. Da von *Korynichnium*, außer der hier an *Kor. celer n. sp.* neu beschriebenen Schwanzschleppspur, keine Schleif- oder Ruhespuren des Körpers und des Schweifes beobachtet worden sind, liegt die Vermutung nahe, daß es sich um relativ hochbeinige Tiere mit anderem Bewegungsmodus und theromorphem oder cotylosauroidem Habitus gehandelt hat. Gestützt wird diese Annahme durch die geringe Spurbreite und die Unterschiedlichkeit der Fährtenmaße I und II, die im Vergleich mit Fährten von *Salamandra maculata* (Abb. bei PABST 32) und *Triton alpestris* (Abb. bei SCHMIDTGEN

36) auf größeres Tempo und größere Schreitweite, damit auch Höhe der Extremitäten schließen lassen.

Für *Korynichnium celer* selbst liegen leider nur unsere Schwimmfährte und die kleinere Fährte Nr. 1852 zum Vergleich vor. Das Verhältnis von Fußlänge zur ganzen einseitigen Schrittlänge beträgt bei dieser 5/1. Überträgt man dieses Verhältnis auf unsere Fährte, so müßte die entsprechende Strecke 65 cm betragen. Man hat sogar, da die Spurweite mit 15 cm an beiden Fährten gleich und natürlich für unsere größere relativ viel kleiner ist, einen etwas größeren Betrag — etwa 68 cm — unter normalen Laufbedingungen anzunehmen. In Wirklichkeit mißt die ganze einseitige Schrittweite aber nur 58 cm. Trotz möglichst eingehender Berücksichtigung vieler Umstände ergibt sich somit in dem mit 4 Schritten zurückgelegten Weg ein unmotiviertes Streckendefizit von 10 cm. Die folgende Deutung der zur Fährte gehörigen, in sich parallelen Kratzspuren erklärt die fehlende Strecke.

B. Das Schwimmen. Diese in sich fast parallelen Eindrücke sind Schwimmspuren und wurden bei der Ausführung von Schwimmbewegungen durch Streifen der Finger 1—4 der Vorderextremitäten am Grund hervorgerufen, während die Hinterextremitäten den normalen Gang ausübten. Daß es sich tatsächlich um Schwimmspuren handelt, braucht hier nicht weiter argumentiert zu werden, da eine Reihe Beobachtungen verschiedener Autoren (ABEL, KRAUS, RICHTER, SCHMIDTGEN) an fossilen und rezenten Objekten vorliegt, die sich mit unserem Befund durchaus decken. Es handelt sich in allen Fällen um mehr oder weniger gerade, kreisartige oder elliptische Bögen, die sich zuweilen kreuzen. Aus dem Oberrotliegenden von Nierstein am Rhein beschreibt SCHMIDTGEN (35, 36) 3—4 fast parallele 22—25 mm lange und 3—4 mm entfernte Eindrücke als Schwimmspuren. In einer Diskussionsbemerkung zu SOERGEL: „Apodiden aus dem Chirotherium-Sandstein“ (37), erwähnt derselbe noch einige Stücke Rotliegendes aus Beutengrund, Kreis Neurode, mit von GEINITZ als *Saurichnites* bezeichneten Fährten, auf denen sich Schwimmspuren befinden. Außer diesem sind aus dem Rotliegenden öfters Rutschfährten abgebildet worden, die mit Schwimmspuren nichts zu tun haben. Fraglich erscheint es bei der von MARSH abgebildeten Stegocephalenfährte *Dromopus agilis* MARSH aus dem kanadischen Oberkarbon, ob die als einfache Schleifspuren der Zehen gedeuteten, unserer Fährte sehr ähnlichen Bögen, nicht auch

Schwimmspuren sind. Die Verkleinerung des Radius von vorn nach hinten spricht dafür, da bei der Bewegung des Armes im proximalen Stadium die Körpermasse schon stark beschleunigt ist, der Arm also leichter und schneller angezogen werden kann. Gleichzeitig verlegt sich zunehmend schneller der Drehpunkt des Armes nach vorne und die Bögen müssen somit enger geführt werden.

Die vorliegende dürfte eine der größten und typischsten fossilen Schwimmspuren von Tetrapoden darstellen. Der Ablauf ihrer Entstehung läßt sich am einfachsten durch folgendes Bewegungsschema darstellen (Fig. 2), bei dem der Vorgang bis zur Erreichung der Ausgangsstellung in vier Bewegungsstadien zerlegt wurde. Die Schwimm-

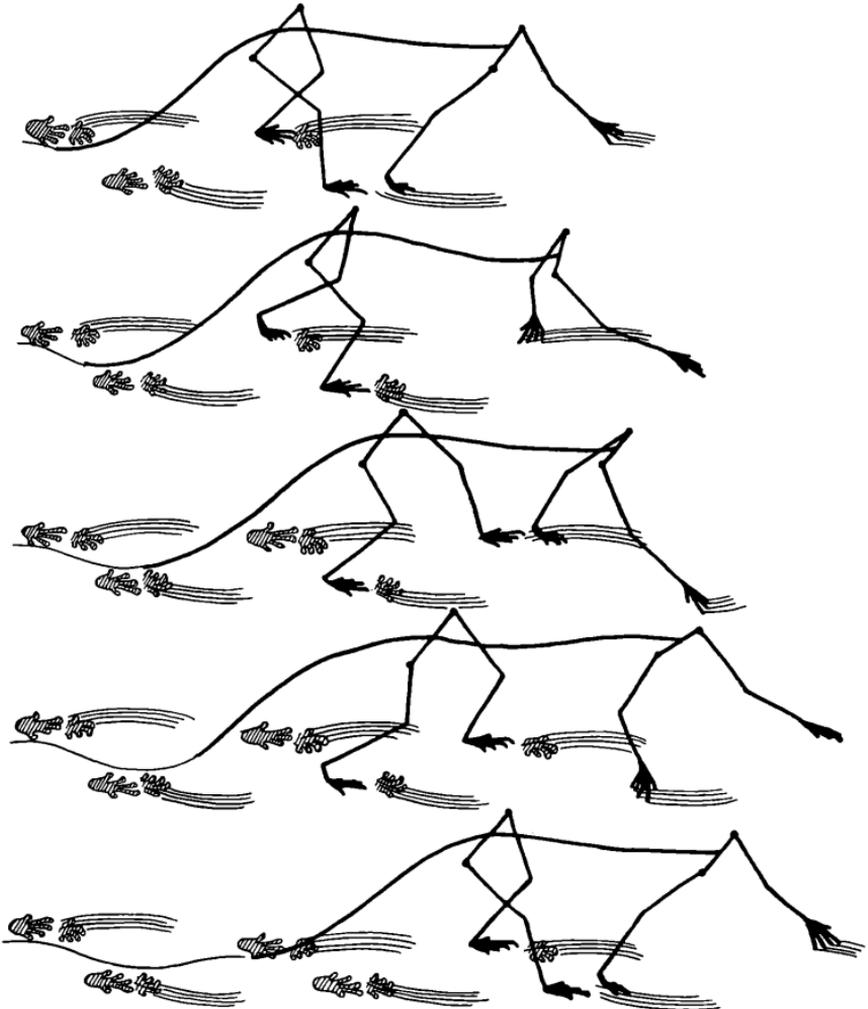


Fig. 2. Schematische Darstellung des Bewegungsablaufes während der Erzeugung der Fährte.

kratzer wurden von den Fingern 1—4 erzeugt. Der 5. Finger stand, wie aus dem außerdem erhaltenen Abdruck der Hand hervorgeht, zu weit ab, um bei leichter Innenkantung den Grund zu berühren.

Für die Annahme, daß ein starker Böschungswinkel des Grundes nur den dem tieferen Wasser näheren Vorderextremitäten das Schwimmen erlaubte, spricht die gleichmäßige Schichtung der Sandsteinplatte nicht. Vielmehr läßt sich der näherliegende Schluß ziehen, daß, wenn kein besonderer psychologischer Grund des Tieres für sein Verhalten vorlag, das Wasser gerade tief genug war, den kürzeren Armen das Schwimmen zu ermöglichen, während die längeren Beine unter Wasser den normalen Gang beibehielten. Daß das Kratzen der Arme am Grunde das Tier beim Schwimmen hinderte, zeigt ein gelindes Absetzen — ein Ausweichen — der rechten Schwimmspur am Anfang (Taf. XV). Immerhin muß die Wassertiefe genügend gewesen sein, um das Tier soweit eintauchen zu lassen, daß es ziemlich vollständig getragen wurde, da die Vorderbeine beim Vorstrecken des einen und Hintenliegen des anderen in bestimmten Bewegungsstadien (Fig. 2) sich gleichzeitig nicht am Boden stützten. Nimmt man eine im Folgenden näher erörterte Schätzung der wirklichen Beinlänge von zirka 32 cm an, so ließe sich die Risthöhe des Tieres auf 38—43 cm, damit die Tiefe des Wassers auf etwa 35—40 cm festlegen. Die schönen Versuche SCHMIDTGEN's an *Triton alpestris* (36) haben gezeigt, daß bei größerer Wassertiefe nur kurze, punktförmige und schließlich überhaupt keine Schwimmspuren mehr hinterlassen werden. Die Möglichkeit, daß das Tier die Schwimmspuren beim Gründeln erzeugt hat, scheidet jedenfalls aus, da der Fußbau auf einen ausgesprochenen Landbewohner deutet. Aus dem Fehlen von Trockenrissen und der sonstigen gänzlichen Unverletzttheit des in der Platte vorliegenden Bodenausschnittes zu folgern, kann es sich nicht um eine kürzere Überflutung, sondern nur um ein länger vorhandenes Gewässer gehandelt haben.

In der gegenüber den Laufleistungen gleich großer Individuen abzüglichen Strecke von 10 cm ist die Beeinflussung des normalen Ganges durch die Schwimmbewegung und die Bremsung des Wassers zu sehen. Die Möglichkeit des Schwimmens war — wenn auch beschränkt — gegeben. Dann sprechen aber der normale Gebrauch der Beine (auch die Arme werden nach jeder Schwimmbewegung noch zum Abstoß benutzt) und der geringe Schwimmeffekt dafür, daß der Erzeuger der Fährte kein ausgesprochener Wasser-

bewohner, wohl nicht einmal ein semiaquatisches Tier gewesen ist. Ausgesprochene Schwimmer, besonders Amphibien, lassen, selbst wenn der Leib den Grund berührt, die Extremitäten hängen und schwimmen mit Rumpf und Schwanz. Der nicht einmal versuchte Gebrauch der Beine zum Schwimmen zeigt die größere funktionelle Bedeutung der Beine beim Gang. Das Tier fühlte sich auf den Beinen im gewohnten Bewegungsmodus sicherer, während die weniger belasteten Arme ohne den Körper in seiner metastabilen Lage noch mehr zu exponieren zum Schwimmen gebraucht werden konnten. Das deutet auf relativ schnelle Landtiere, deren Beine kräftiger entwickelt sein mußten als die Arme. Die erhebliche Bremsung weist wie bereits die Gangmaße auf angestregtes Tempo hin, denn da der Widerstand des Wassers mit dem Quadrat der Geschwindigkeit zunimmt, wäre ein langsam im Wasser sich bewegender Körper im Verhältnis zur normalen Laufleistung nicht so stark gebremst worden.

Der Grund des Gewässers bestand aus noch recht klastischem und wenig fluviatil gerundetem Sand (0,65 mm max. Korngröße) mit tonigen Bestandteilen. In reinem und feinkörnigerem Sand hätte sich die Fährte unter Wasser nicht halten können. Da aber Fährten in Ton unter Wasser sehr gut stehen, ermöglichte die tonige Komponente die Erhaltung der Eindrücke. Ein gleichmäßig mit Ton durchsetzter Sand und die gute Erhaltung der Fährte sind aber andererseits nur in stehendem oder sehr ruhigem Wasser denkbar. Die Fährte wurde später durch Überdeckung mit feinem grünlichem Letten, dessen Reste noch auf der Platte zu sehen sind, geschützt. Die Annahme eines ziemlich festen und abgesetzten Bodens, damit sehr ruhigen Wassers, wird durch die scharfen Schwimmspuren gestützt, da die bei jeder Schwimmbewegung auftretenden Wasserwirbel einen lockeren Boden aufrühren und die Fährte verwischen mußten.

Die Schwere des Tieres spielte, da sie durch die Tragkraft des Wassers zum großen Teil aufgehoben war, für die Prägung der Fährte eine geringe Rolle. Im wesentlichen ist die Eindruckstiefe von der Beschleunigung der Körpermasse durch die willkürlich bewegten Extremitäten abhängig. Die Fährten sind bis 9 mm tief. Da nun nach der oben angestellten Überlegung der Boden einigermaßen fest war, muß man an heftige und schnelle Bewegungen denken, die ja mit dem übrigen Befund beschleunigter Gangart gut in Einklang zu bringen sind. Für eine möglichst schnelle Fortbewegung erscheint aber wiederum der praktische Schwimmeffekt gering.

Der Versuch liegt nahe, aus der Bewegungskurve der Schwimmspur die Armlänge abzuleiten. Er ist leider nicht durchführbar, da durch die Beschleunigung und die gleichzeitige Vorwärtsbewegung der Drehpunkte der Armsegmente die Kurve zu komplex ist. Lediglich aus der größten Streckung des Armes beim Ansatz zur Schwimmbewegung läßt sich an Hand der gegebenen Bewegungsbilder die maximale Reichweite auf  $38 \pm 3$  cm einschätzen.

Für das gesamte Fährtenbild hat die Schwimmbewegung insofern noch Bedeutung, als der Arm erst nach der mit Schwimmbewegung zurückgelegten guten Hälfte seines Aktionsbereiches zum Auftritt gelangt. Der Fährtenabstand von Hand und Fuß (Fährtenmaß I) muß dadurch verengert werden und das Schrittbild würde auf ein zu großes Tempo schließen lassen. Da der Körper jedoch als Ganzes zwischen Absetzen vom Schwimmen und Ansatz zum Tritt der Hand nach vorne bewegt wird — an unserer Fährte ist die Hand 6 cm vor dem proximalen Ende der Schwimmkratzer angesetzt —, muß diese Vorwärtsbewegung die obige Verzerrung, wenn auch nicht ganz, so doch ziemlich kompensieren.

Zwischen den Fuß- und Schwimmspuren liegt die Schlep Spur des Schwanzes. Eine weitere dieser parallellaufende schmale Rille befindet sich 7 cm rechts davon. Etwas weiter vorne in der Bewegungsrichtung der Gesamtfährte liegt 11 cm rechts neben dem linken Hinterfuß noch ein runder 7 mm breiter und 3 mm tiefer Eindruck. Die beiden letzten Spuren könnten vielleicht von einer Beute herrühren, die das Tier in der Schnauze trug, da der Boden sonst vollkommen unberührt ist. In der Absicht, diese zu sichern, ist eventuell der Grund für das schnelle Tempo des Tieres und der Anlaß, ins Wasser zu gehen, gegeben.

Die Schwanzspur selbst ist scharf, unverwaschen und nur durch eine später angelegte Kluft unterbrochen. Der Schwanz kann deshalb keine aktiven stärkeren Schwimmbewegungen ausgeführt haben. Dicht an der ersten Zehe des rechten Hinterfußes vorbei läuft sie mitten in den Ballen des linken Hinterfußes. Von der Mitte der Spur ab muß der Schwanz nach links stärker ausgeschwenkt sein, da die Spur mehr ausschwenkt und mit der flacheren Böschung nach links verbreitert ist. Dies Ausbiegen steht in sichtlichem Zusammenhang damit, daß der Ballen des linken Hinterfußes stärker eingedrückt wurde als der des rechten, daß weiter die ganze linke Fußfährte gegen die durch die Schwimmspuren konstruierte Hauptbewegungsrichtung

um 4 Grad mehr einwärts gerichtet ist als die des rechten Hinterfußes. Das Tier ist plötzlich seitwärts gesteuert, indem es sich mit dem linken Bein in der angestrebten Richtung abgestoßen hat. Aus der sichtlich auf diese Wendung reagierenden Spur des Schwanzes — Ausschlagen nach links — läßt sich wohl folgern, daß der Schweif nicht allzu lang war. Da er vom Wasser getragen, sein Gewicht somit angenähert 0 war, hätte er kaum so scharfe Spuren hinterlassen können, falls er nicht relativ kurz und in seinen Bewegungen an die Reaktionen des Rumpfes unmittelbar gekoppelt gewesen wäre.

An der von SCHMIDTGEN (36) gegebenen Abbildung einer rezenten Schwimmfährte von *Triton alpestris* sieht man die Schwanzspur stärker ausbiegen. Der Schwanz unseres Tieres muß dementsprechend relativ kürzer gewesen sein. Das erhellt auch daraus, daß *Salamandra* und *Triton* selbst in der Lauffährte eine kaudale Schleppspur ziehen, während von *Korynichnium sphaerodactylum* und *Kor. celer* an den Lauffährten keine derartigen Spuren zu sehen sind. Der Schwanz muß mindestens muskulöser, wahrscheinlich aber etwas kürzer als ein salamandroider, selbst unter Berücksichtigung der höheren Beine, gewesen sein, da er spurlos getragen werden konnte. Die Schwanzspur interferiert mit den Schwimmbögen fast um eine halbe Phase. Da nun die Bewegung des Rumpfes erfahrungsgemäß beim Schwimmen der Tetrapoden (Crawl) antithetisch zur Bewegung der Hand, also um eine halbe Phase verschoben, verläuft, befand sich hier die Spur des Schwanzes in gleicher Phase mit der Bewegung des Rumpfes. In der Schwimmspur von *Triton alpestris* (SCHMIDTGEN 36) liegt die Schwanzspur um eine halbe Phase gegen die des Rumpfes zurück. Das ist typisch für Formen mit langem Schwanz, der als Hauptantrieb beim Schwimmen dient und gegenüber dem Rumpf ziemlich ungebundene Bewegungen ausführt. Der Schwanz unseres Tieres war demnach relativ kürzer, gedrungenener und muskulöser als der von *Triton* oder *Salamandra*. Auf keinen Fall kann er lacertaartig gewesen sein.

Andererseits besagt der gegenüber *Kor. sphaerodactylum* stark verlängerte 4. Strahl, was nach ABEL und NOPCSA eine gewisse laceratoide Tendenz für längeren Schweif und agilere Bewegungen verrät, daß der Schwanz länger als der der Erzeuger von *Korynichnium sphaerodactylum* war. Die Existenz der Schwanzspur in der Schwimmfährte schließt ja ihrerseits auch zu geringe Länge aus, so daß schließlich eine mittlere Größe etwas unterhalb der eines

salamandroiden übrigbleibt. Er dürfte der reichlichen Rumpflänge vom Becken ab gerechnet entsprochen haben. Zu langschwänzige Formen, etwa *Lepospondyli* oder Sauraviden scheiden deshalb ebenso wie zu kurzschwänzige (*Diadectes*, *Paraiasaurus*, *Trematops*) als Erzeuger der Fährte aus.

### Die Extremitäten.

Die Fährte ist in Sand getreten. Die Trittbilder von Hand und Fuß können also kaum verrutscht (gestreckt) sein. An einer etwas tiefer oder in Ton getretenen Fährte des gleichen Tieres würden wahrscheinlich alle Teile, besonders die Zehen, massiger erscheinen. Beide Hinterfuß einzelfährten sind nur als Torso erhalten, doch ergänzen sie sich genügend.

Hand und Fuß sind fünfstrahlig. An beiden beträgt mit großer Wahrscheinlichkeit die Phalangenzahl 2, 3, 4, 5, 3. Für den Fuß ist die Formel sicher. Sie ergibt sich aus dem bei nicht allzu spezialisierten osteologischen Bau damit übereinstimmenden Verhältnis der Zehenlängen (2, 3, 3,7, 4,7, 2,8) und aus einer nur bei ausgesuchtester Beleuchtung ersichtlichen Segmentierung der Zeheneindrücke. An den kantigen und scharfen tiefsten Gruben in den an sich runden Eindrücken der Zehenden ist klar erkenntlich, daß die Extremitäten mit breiten, nagelförmigen und schwach profilierten Klauen bewehrt waren, wie sie ähnlich, jedoch nicht so stark profiliert an *Korynichium sphaerodactylum* PABST (vgl. LOTZE 16) zu beobachten sind. Am Fuß ist die 4. Zehe die längste und die 5. steht etwa 1,5mal soweit von ihr ab als die 3. Man kann daraus mit ABEL (3) auf angedeuteten lacertoiden Fußbau schließen. Die Zehen des Fußes sind gerade, die der Hand scheinbar zum Körper einwärts gebogen (Fig. 3). Auffällig ist besonders an der Hand die starke Rückwärtsverlagerung des ersten Strahls.

Das Metatarsalpolster wird durch eine gut ausgeprägte Furche quergeteilt. Wie bei *Kor. sphaerodactylum* ist die Fußsohle stets ganz und mit scharfem Hinterrand plantigrad eingedrückt. Der Metatarsus des 1. Strahls ist in der Fährte stärker eingepreßt und griff dementsprechend unter die anderen Metatarsen. Ich glaube nicht, daß der scharfe Hinterrand der Sohle von den distalen Enden der Metatarsen stammt. Eher ist an eine besonders fersenartig entwickelte Tibialregion zu denken.

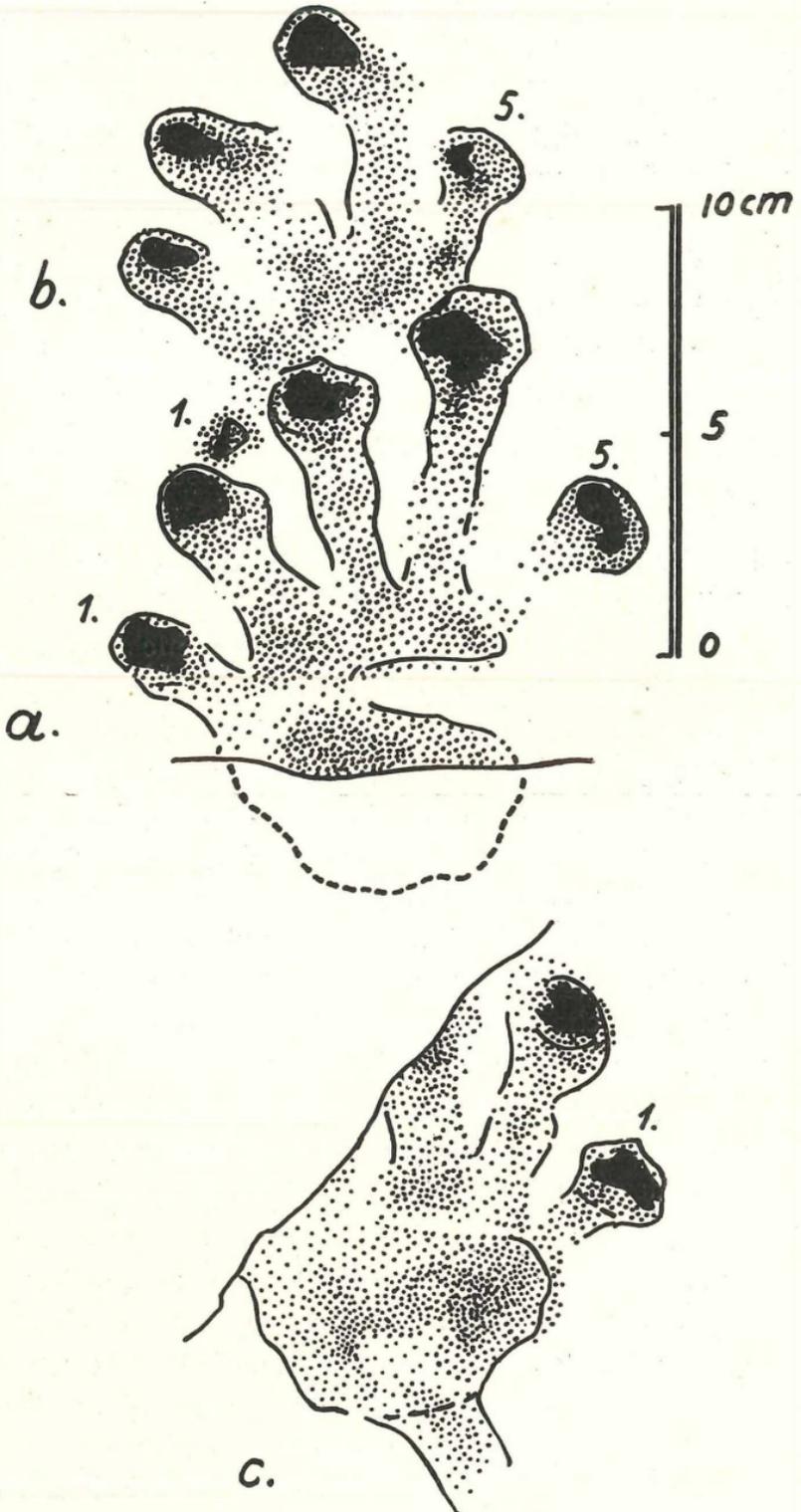


Fig. 3. a Rechte Hinterfußfährte, b Rechte Vorderfußfährte, c Linke Hinterfußfährte.

An der Hand sind die Finger relativ kürzer und erscheinen stark nach einwärts gekrümmt. Nur der 5. Strahl steht auch hier gerade ab. Noch deutlicher als an der Hand von *Kor. sphaerodactylum* war hier der Gang ausgesprochen semiplantigrad. Der 1. Strahl ist weit zurückgezogen und erscheint darum stark abgespreizt. Gegenüber dem Fuß ist die Hand bedeutend kleiner und mehr nach einwärts getreten. Die Länge der Finger beträgt vom 1. bis 5.: 2, 3,8, 5,5, 6, 4,4 cm. Die Spannweite mißt 9 cm. Da die Hand nur bis zu den distalen Enden der Metacarpalia getreten ist, läßt sich ihre Länge nicht genau festlegen. Sie dürfte nicht größer als 10 cm gewesen sein.

Es ist anzunehmen, daß die klumpigen und keulenförmigen Enden der Zeheneindrücke das wahre Bild der Zehen und Finger nicht ganz widerspiegeln. An dem reichen Material von *Kor. sphaerodactylum* läßt sich zeigen, wie mit verändertem Medium, verschiedenem Gang und zunehmender Eindruckstiefe die abstechenden klumpigen Zehenenden etwas weniger scharf hervortreten und die Zehen mehr walzenförmige Gestalt annehmen. Auch bei *Kor. celer* hat man daher mit Abwärtsbiegung der Zehen und stärkerem Auftreten mit den Zehenenden zu rechnen. Ein derartiger digitigrader Zug im Trittbild muß natürlich nur durch die Bewegung im Wasser bei vermindertem Rumpfgewicht, wo die Hauptarbeit der vorderen Fußpartie beim Abstoß zukommt, noch stärker unterstrichen worden sein.

### Mechanik der Extremitäten.

Während des Ganges hängen die Eindruckstiefen der Einzel-fährten überwiegend von dem Repuls ab, der durch die zum Teil willkürliche Beschleunigung und Abbremsung der Körpermasse auftritt. Daher läßt sich nicht unmittelbar und nur mit Vorbehalt aus dem Trittbild die genaue Schwerpunktslage des Tieres bestimmen. Das gilt besonders für unseren Fall, da hier das Gewicht des Körpers im Wasser zum großen Teil aufgehoben gewesen sein muß. Immerhin läßt sich für unsere Fährte sagen, daß die im wesentlichen auf den Antriebsschub der Körpermasse zurückzuführende Eindruckstiefe der Hand- und Fußfährte sich nicht wesentlich unterscheiden. Die Eindrücke der Hinterextremitäten sind um ein geringes tiefer. Der Schwerpunkt wird nur wenig aus der Rumpfmittle nach hinten verlagert gewesen sein. Wahrscheinlich ragten Schwanzwurzel und Beckenpartie noch etwas aus dem Wasser und belasteten mit ihrem

unverminderten Gewicht die Beine. Für eine geringe Verlagerung des Schwerpunktes nach hinten spricht auch die Tatsache, daß beim Schwimmen das Schwanzende tief genug lag um zu schleppen, während es beim Gang den Boden nicht berührte. Der an sich schon spezifisch leichtere vordere Rumpf schwamm ganz und brachte den Körper mit stärker entwickelter Becken- und Schwanzwurzelfartie in nach hinten etwas abfallende Lage.

Bei der geringen Spurbreite von 15 cm standen die Füße direkt unter dem Rumpf. Die Fährte des Hinterfußes ist nur um den geringen Betrag von 4 Grad aus der Bewegungsrichtung nach der

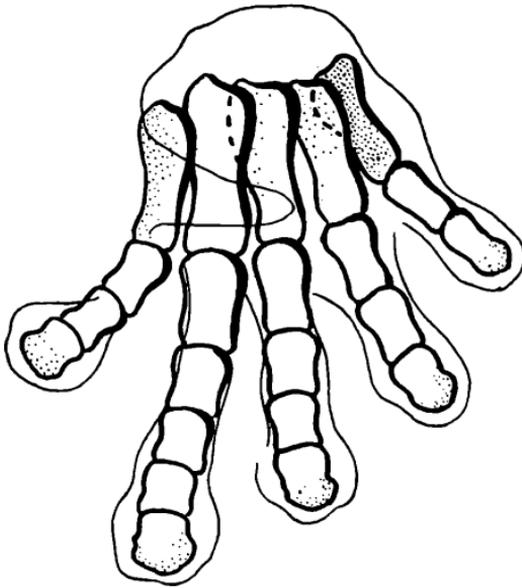


Fig. 4. Rekonstruktion der Phalangen und des Metatarsus.

Körpermitte gedreht. Ein metaxonischer Transversaldruck konnte dementsprechend nicht auftreten. Alle auftretenden Drucke im Fährtenbild müssen sich aus dem Kräfteverlauf vom Tarsus zum Unterschenkel, aus Biege- und Drehmomenten und etwaigem vorbeugenden Kanten der Sohle gegen Rutschen ergeben. In der Tibialregion erkennt man deutlich einen scharfen Eindruck. Ein weiterer ausgeprägter Druckpunkt liegt in der proximalen Partie des ersten Metatarsus. Dementsprechend muß der Druck vom Unterschenkel zuerst vom Tarsus auf den ersten Metatarsus weitergeleitet worden sein. Dieser mußte, wie sich folgerichtig daraus schließen läßt, am weitesten proximal vorragen und den ersten Kontakt zum Tarsus

haben. Er mußte gegenüber den übrigen Metatarsen eine gewisse Druckvorspannung gehabt haben. In der Eindruckstiefe der Ferse und des 1. Metatarsus drückt sich im wesentlichen die Abbremsung der beschleunigten Körpermasse beim Ansatz des Trites aus. Nach SOERGEL's Methode und den von ihm angeführten Gründen läßt sich dann das Verhältnis der übrigen Metatarsen, unter Berücksichtigung der Eindruckswerte ihrer distalen Enden, wie in Fig. 4 dargestellt annehmen.

In der Furche des Metatarsalpolsters, also im Gebiet des eigentlichen Metatarsus liegt ein ausgesprochenes Druckminimum. Davor setzt am distalen Ende der Metatarsen und am Phalangenbeginn stärkerer Druck ein, der sich abnehmend auf die Strahlen in folgender Reihe verteilt: 3, 2, 4, 5, 1. Das besagt, daß der Metatarsus des ersten Strahls relativ flach lag und proximal belastet war, während die übrigen schräg standen und erst distal zum Eindruck kamen. In den Zehen liegen die Druckmaxima im 3. und 4. Strahl; abnehmend folgen 2. und 1., zuletzt 5. Strahl. Auffallend sind die mittleren Phalangen aller Zehen sehr schwach eingepreßt, am 5. Strahl fast überhaupt nicht. Die Zehen waren abwärts gekrümmt. Die Zehenenden sind wenige Millimeter tiefer als die Tibialregion. Sie sind die tiefsten Trittstellen der ganzen Fährte. Man muß hieraus auf große Gelenkigkeit der Nagelphalangen schließen. Da, wie SOERGEL hervorhebt, der Druck im Trittbild mit steigender Geschwindigkeit nach distal wandert, liegen hierin auch Anzeichen für ein relativ schnelles Tempo vor.

Die Eindrücke der Zehenenden sind nach der Körpermitte zu steilwandig begrenzt, nach außen aber abgeböcht. Kurz vor dem Absetzen muß das Tier die Zehenenden stark nach innen gedrückt haben, um sie dann im Bogen nach außen vorn wegzuziehen. Diese Beobachtung ist wichtig für die Rekonstruktion der Beinhaltung. Beim Absetzen stand das Bein in größter Streckung nach hinten. Vollständige Streckung hätte nur einen Absatzdruck in der Laufrichtung ermöglicht. Die Druckrichtung der Zehen beim Absatz nach innen verlangte aber ein Schwenken der Fußwurzel nach rechts außen, das nur möglich war, wenn das Bein noch geknickt war. Eine erhebliche Knickhaltung erhellt ja auch aus dem plantigraden Austreten der Sohle.

Der hintere Teil der Fußsohle zeigt deutlich die Überbelastung der inneren Partie. Beim Ansetzen und ersten Strecken des Beines

können deshalb Unter- und Oberschenkel kaum seitlich nach außen geneigt gestanden haben. Da der Fuß nur unerheblich (4 Grad) einwärts gerichtet war, hätte das dann auftretende Kippmoment stärkere Externldrücke erzeugen müssen. Erst in den Phalangen zeigt sich eine geringe Verlagerung des Druckes nach außen. Das heißt aber, daß hier der Unterschenkel schräger nach außen gestanden haben muß. Die Phalangeneindrücke sind ja unterschiedlich zum Tritt des Tarsus und Metatarsus im wesentlichen als Wirkung des Schubs in der Abstoßphase des Beines aufzufassen. Die Verlängerung und stärkere Prägung des 3. und 4. Strahls weisen auf ihre funktionelle Wichtigkeit für Schubarbeit hin, die hier nicht mehr allein mit der Beinmuskulatur, sondern schon erheblich mit dem Fuß ausgeführt wurde. In Anbetracht der ausgebildeten Ferse ist das sicher kein Merkmal, das für Amphibien spricht, für die einige Forscher die Erzeuger von *Korynichnium* (*Acibates* nach NOPCSA part., *Ichn. sphaerod.* PABST) halten. Viele eher weist diese Gangart von *Kor. celer* n. sp. schon auf das echte Schreiten der Säuger hin.

Das bereits dargestellte proximale Hervorragen des Metatarsus des 1. Strahls macht es neben der geringen Druckbeanspruchung der äußeren Metatarsalia wahrscheinlich, daß die Tarsusquerachse von innen oben nach außen vorn gelaufen sein muß. Die Differenzierung der Druckpunkte im Fußtrittbild, das scharfe Austreten der Endphalangen bei etwas gewölbter Fußhaltung legen es weiterhin nahe, auf einen gut ossifizierten Tarsus zu schließen. Fuß und Unterschenkel werden sich dementsprechend in einer angenäherten Scharnierebene bewegt haben. Dann ist aber bei der geringen Einwärtsstellung des Fußes um 4 Grad auch die Außenschrägstellung der Beinsegmente mit nicht mehr als 10 Grad anzusetzen. Dieser Annahme entspricht gut die wahrscheinlich gemachte Lage der Tarsusquerachse.

Für die Hand läßt sich im Vergleich mit *Kor. sphaerodactylum* sagen, daß ihre funktionelle Belastung gegenüber dem Fuß geringer, damit wahrscheinlich der Schwerpunkt des Tieres etwas weiter nach hinten verlagert war. Das entspricht, wie bereits auseinandergesetzt, einem längeren Schweif und einer kräftigeren Beckenpartie. Die Hauptdruckstellen der Handfährte liegen in den Fingerenden und den proximalen Phalangen bzw. distalen Enden der Metacarpalia. Es zeigt sich deutlicher Überdruck an der Außenseite, da sich die Drucktiefen abnehmend in der Reihe 4, 3, 2, 5, 1 auf die

einzelnen Strahlen verteilen. Sieht man zunächst von der auffälligen Krümmung der Fingereindrücke (Fig. 3) ab, so stehen die proximalen Phalangen um 8—10 Grad mehr als der Fuß gegen die Laufrichtung nach der Körpermitte gesetzt. Die Außenseite, besonders der 5. Strahl, ist stärker eingedrückt als am Fuß, und der 1. Strahl spielt hier die kaum belastete Rolle der 5. Zehe am Fuß. Dementsprechend muß in der Hand ein stärkeres Kipp- und Belastungsmoment nach außen aufgetreten sein. Die Armsegmente standen schräger nach außen geknickt als der Fuß.

Wie am Fuß ist die Zone der mittleren Phalangen fast druckfrei (abwärts gekrümmte Finger oder stärker entwickelte Endphalangenpolster). Auffällig sind die vordersten Phalangeneindrücke der mittleren Strahlen bis 30 Grad stärker einwärts gerichtet. Bei dem geraden Bau der Zehen ist eine so primitive Krümmung der Finger ganz unwahrscheinlich. Die Abknickung spricht dafür, daß die Hand nach dem Ansatz mit dem Carpus nach außen um einen Drehpunkt, der zwischen den Enden des 1. und 2. Fingers lag, geschwenkt wurde, um sich dann erst richtig abzustößeln. Der 1. und

Finger zeigen diese Knickung oder einen zweiten Eindruck nicht. Sie berührten nur beim ersten Ansatz der Hand, nicht mehr nach der Schwenkung, den Boden. Das heißt aber, daß beim Abstoßen der Arm ziemlich gestreckt gewesen sein muß, da die beiden äußersten Finger den Boden nicht mehr berühren konnten, während beim Ansatz der Fährte der Arm noch etwas geknickt gehalten sein mußte.

Dies Drehen der Hand, um mit den längsten Fingern einen möglichst großen Streckungsbereich und Abstoßeffect zu erzielen, ist bei schreitenden Tetrapoden nur beim Schwimmen möglich, um eine seitliche aktive Schwimmbewegung des Rumpfes zu unterstützen (vgl. Kapitel über Schwimmen). In der Lauffährte von *Kor. celer n. sp.* (Fährte Nr. 1852, PABST 32) tritt es kaum auf, was auf bereits ziemlich schreitenden Gang des Erzeugers hinweist. An den Lauffährten von *Kor. sphaerodactylum* ist es, wenn auch nicht so ausgesprochen wie an unserer Schwimmfährte, vorhanden. Für die Erzeuger dieser Fährten muß man deshalb noch primitiveres Schiebelaufen annehmen.

Ein Stadium möglicher Streckung des Armes liegt, was ja bei der angestrebten möglichen Schnelligkeit wahrscheinlich ist, beim distalen Ansatz der Schwimmspur. Dafür spricht das Spreizen der Finger (Divergieren der Rillen). Die Finger wurden, wie es bei den

meisten Tieren der Fall ist, beim größten Strecken der Extremitäten entweder synergisch oder reflektorisch gespreizt. Nach hinten werden die vom 1. bis 4. Finger stammenden Rillen enger und tiefer. Erst nach der reichlichen Hälfte des Aktionsbereiches des Armes, etwas hinter dem Schultergelenk, kam die Hand zum Ansatz des Trittes. Hier muß der Arm gegen die größte Streckung nach vorn aus räumlichen Gründen bereits wieder stärker eingeknickt gewesen sein. Der semiplantigrade Tritt der Hand ist demnach normal und funktionelle Vernachlässigung. Er ist nicht durch zu große Streckhaltung des Armes bedingt.

Aus den Proportionen zwischen Fuß und Hand darf man folgern, daß der Arm in der Summe seiner Segmente kürzer war als das Bein. Er erreichte während einer vollen Aktion zweimal, beim Ansatz zur Schwimmfährte und beim Abstoß, größte Streckung, und muß somit als weniger eingeknickt angenommen werden als das Bein, das keinmal größte Streckung erreichte. Aus dem größeren Außen- druck im Handtritt und seiner stärkeren Einwärtsstellung ergibt sich, daß das Armgelenk weiter nach außen gerichtet war als das Knie.

Die Unterschiede zu *Korynichnium sphaerodactylum* PABST, *Kor. hardakeri* NOPCSA und *Ichniotherium cottae* POHL.

Tabelle 2: Einzelfährtenmaße.

(Die Nummern beziehen sich auf die Fährten der Tabelle 1.)

In cm Maße der Hinterfuß einzelfährte	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
Länge	13,5	9	12,5	12,5	11	10,5	12	14
Spannweite	12	9	13	12,5	11	11,5	12	16
1. Zehe	3	2,5	1,6	2,5	3	3	3	3,5
2.	4,5	3	3,2	4	3,5	4	4	4
3.	5,5	4	4,6	4,5	4	4,5	5	5
4.	7	5	5	5,5	5	6	7	6
5.	4,2	2,5	4	3,5	3,5	4,5	5	4

Der Fuß unterscheidet sich von *Kor. sphaerod.* und *Kor. hardakeri* durch die größere Streckung des 3. und 4. Strahls und dadurch, daß die Länge größer als die Spannweite ist. Bei *Kor. celer n. sp.* ist die 4. Zehe etwas länger als die Hälfte der gesamten Sohlen-

länge, bei *Kor. sphaerod.* und *hardakeri* kürzer. Die Phalangenformel beträgt bei allen *Korynichnia* 2, 3, 4, 5, 3, wobei nach LOTZE nur für *Kor. sphaerod.* für den 5. Strahl die Zahl unsicher ist und eventuell auch vier betragen haben kann. Von *Ichniotherium* ist die Phalangenformel unbekannt. Verbindet man die Zehenenden, so fällt bei *Kor. celer* und *hardakeri* die einhüllende Linie viel steiler zur ersten Zehe ab als bei *Kor. sphaerodactylum*. Eindrücke nagelförmiger Breitkrallen, die LOTZE für *Kor. sphaerod.* nachgewiesen hat, sind viel ausgesprochener vorhanden. Für *Kor. hardakeri* läßt sich darüber wenig sagen, da nur die schematische Zeichnung HARDAKER'S (9) zugänglich ist. Die Eindrücke der Zehen sind schlanker als die stärker walzenförmigen von *Kor. sphaerod.*, dementsprechend die Enden klumpiger. Wahrscheinlich waren die Zehen nach unten stärker gekrümmt. Unter veränderten Laufbedingungen spreizt *Kor. sphaerod.* die Zehen gleichmäßiger als *Kor. celer*, ohne daß bei beiden eine ausgesprochene Sonderabduktion des 1. und 5. Strahls eintritt. NOPCSA identifiziert ja *Korynichnium sphaerodactylum* und *Ichniotherium* mit *Acibates* und hebt hervor, daß gerade an diesen Formen eine ausgesprochene Abduktion des 1. und 5. Strahls vorläge, die für stegocephaloide Fährten typisch sei. Aus diesem Grunde sucht er die Erzeuger obiger Fährten unter den Rhachitomen. Für *Kor. sphaerodactylum* und *Ichniotherium* muß dieses Argument zur Begründung ihres stegocephaloiden Charakters demnach fallen gelassen werden, da wie bereits gesagt, mit 1. und 5. gleichmäßig alle Zehen gespreizt wurden. Besonders an der von PABST (32) abgebildeten Fährte Nr. 1817 (Orig. Berlin, Landwirtschaftl. Hochschule) ist diese gleichmäßige und primitivere Spreizung etwas im Gegensatz zu *Kor. celer* zu sehen. Ebenfalls an der Fährte Nr. 1814 (PABST 32) sind die Abstände 5., 4., 3., 2. Strahl fast gleich groß.

Besonders an der Hand ist der 1. Finger, weniger merklich auch der 5., nach hinten gerückt. Der Abstand des 4. vom 5. Strahl an Hand und Fuß ist etwa 1,6mal so groß als der Abstand der übrigen, dabei relativ größer als der entsprechende von *Kor. sphaerodactylum*. Die Zehen von *Kor. sphaerod.* sind im Verhältnis zum ganzen Fuß viel kürzer. Sie laufen, wenn auch die mittleren Strahlen etwas enger zusammen stehen, doch viel dichter und paralleler nebeneinander. Der Größenunterschied von Hand und Fuß ist bei *Kor. celer* am stärksten und wird über *Kor. sphaerod.* und *Ichniotherium* abnehmend kleiner, damit primitiver.

*Korynichnium hardakeri* aus dem englischen Perm steht unserer Form habituell am nächsten, nur sind die Zehen bedeutend kürzer. Die 4. Zehe mißt beträchtlich weniger als die halbe Fußlänge. Die Stellung der Zehen gleicht der von *Kor. celer* sehr, nur steht die 1. zur 2. und die 2. zur 3. in größerem Abstand als die übrigen und die entsprechenden Zehen von *Kor. celer*. Die englische Form zeigt weiter beträchtlich größere Spannweite als Länge der Sohle und einen viel breiteren und massigeren Ballen, der nach hinten breit abgestumpft ist, während er bei *Kor. celer* in flachem Winkel zugespitzt verläuft. Selbst wenn die Fährte von *Kor. celer* kräftiger oder in Ton getreten worden wäre, würden noch erhebliche Unterschiede zwischen beiden Formen vorliegen.

Die an HARDAKER's Abbildung (9, Fig. 11) ersichtlichen scheinbaren Schwimmhäute zwischen den Zehenwinkeln dürften wohl nichts anderes sein als Abdrücke von an der Sohle haften gebliebenen Schlammklumpen. ABEL (3) beschreibt die gleiche Erscheinung an der Grödenener Fährte von *Herpetichnium acrodactylum* PABST.

Da sich aus der Ganganalyse und der größeren Spurbreite Folgerungen auf ein weniger bewegliches und hochbeiniges Tier ergeben haben, halte ich die Erzeuger von *Kor. hardakeri* und *Kor. celer* für selbständige Formen. Die Spurbreite der Hinterbeine weicht mit 15 cm von der der übrigen *Korynichnia* (17—22 cm, 18 cm im Durchschnitt) ebenfalls erheblich ab. Da für *Kor. sphaerodactylum* über 60 Fährtenplatten berücksichtigt wurden (PABST, LOTZE, Material d. Geol. Inst. Halle), also wahrscheinlich alle möglichen Tempi vorliegen, kann man nicht annehmen, daß die vorliegende geringe Spurbreite nur durch gestreckteren Gang der gleichen Tiere bedingt wurde.

Die generische Stellung der Fährtenenerzeuger und ihre Beziehungen zur Fauna des Oberrotliegenden.

Die sich aus der Analyse ergebende Gestalt sei noch einmal umrissen. Der Abstand der Extremitätenansätze von Schulter- und Beckengürtel betrug 50 cm. Für den eigentlichen Rumpf kann man somit 60—65 cm Länge annehmen. Der Schwanz hatte vom Becken ab reichliche Rumpflänge und dürfte 65 cm gemessen haben. Für die Länge des ganzen Tieres ergeben sich daraus 145—150 cm, da der Hals bei den im folgenden eingeengten Formen kurz war. Für den Arm ließ sich aus der Analyse der Schwimmfährte eine maximale

Reichweite von  $38 \pm 3$  cm (einschl. Hand!) ableiten. Um die wirk-  
 same Extremitätenlänge beim Gang zu ermitteln, wurde, wie es  
 SOERGEL für die *Chirotheria* getan hat, ein Dreieck mit der Ent-  
 fernung der Ballenmitten vom Hüft- bzw. Schultergelenk als Seiten,  
 der einfachen Schrittlänge als Basis und dem Schreitwinkel als  
 Spitzenwinkel zugrunde gelegt. Im normalen Tetrapodengang be-  
 tragen, abgesehen von schleichenden Tieren, die Schreitwinkel der  
 Beine 30—50 Grad. Der Schreitwinkel der Arme muß größer ge-  
 wesen sein, da die Arme bei einer Aktion zweimal ziemlich gestreckt  
 und die Phalangenenden relativ stärker eingetreten worden sind. Ent-  
 sprechend dem Verhältnis der Einzelfährtengröße müssen die Beine  
 länger gewesen sein als die Arme. Die Beine müssen nun erheblich  
 eingeknickt gewesen sein und der Schreitwinkel der Arme kann auch  
 nicht zu groß gewesen sein, da sonst in der Mitte des Schrittes der  
 Rumpf zu stark nach vorne geneigt gewesen wäre. Daß das nicht der  
 Fall war, ergibt sich aus der geringeren funktionellen Belastung der  
 Hände. Dementsprechend wurde unter Berücksichtigung der maxi-  
 malen Reichweite des Armes ein provisorischer Schreitwinkel von  
 45 Grad für das Bein und 75 Grad für den Arm angenommen.  
 Daraus ergibt sich eine wirksame Länge der noch stark einge-  
 knickten Beine von 32, der Arme von zirka 29 cm. Bei der Schwimm-  
 bewegung war der tatsächliche Aktionswinkel des Armes erheblich  
 größer. Deshalb wurde für die angenäherte Ermittlung der Armlänge  
 das sich bei einem Schreitwinkel von  $75^\circ$  ergebende Maß des Er-  
 zeugers der Fährte Nr. 1852 (PABST 32), im Verhältnis der Hand-  
 größen umgerechnet, mit berücksichtigt. In den Grenzen wahr-  
 scheinlicher Schreitwinkel (Fig. 2) kann der Fehler nicht mehr  
 als  $\pm 3$  cm betragen. Humerus und Femur waren kaum seitlich  
 schräg gestellt.

Die lacertoide Verlängerung des 4. Strahls ist nur ein Ausdruck  
 relativer Beweglichkeit und Langschwänzigkeit im Sinne NOPCSA's  
 dynamischer Auffassung der Extremitätengestaltung. Man kann des-  
 wegen die vorliegende Fährte nicht lacertoid nennen. Der Erzeuger  
 war hochbeinig. Sein Gang ist nicht mit dem von *Lacerta* zu ver-  
 gleichen. An ausgesprochenen lacertoiden Fährten sind die Füße  
 auswärts gesetzt. An unserer Fährte deutet die Einwärtsstellung be-  
 sonders der Hand noch auf primitiv schiebenden Gang hin, während  
 der Fuß als funktionell wichtigerer Teil bereits fast die völlige  
 Geradeausstellung der schreitenden Tetrapoden aufweist. Es ist

jedoch nicht zu vergessen, daß uns eine Schwimmfährte vorliegt. Die Lauffährte von *Kor. celer* (PABST 32, Fährte Nr. 1852) zeigt viel geringere Einwärtsstellung der Hand. Das Laufbild von *Kor. sphaerodactylum* ist dementsprechend bei größerer Einwärtsstellung von Fuß und Hand primitiver als das von *Kor. celer*. Das im Trittbild bei beiden kaum vorhandene transversale Schubmoment beweist hochliegenden Schwerpunkt, da mit tiefer liegendem Schwerpunkt und nicht getragenen, sondern zwischen den Beinen aufgehängtem Rumpf starker seitlicher Schub auftritt.

Die Risthöhe betrug 38—43 cm. Die Beckenweite kann bei der geringen Auswärtsstellung des Knies und dem geringen Unterschieden der Füße unter den Leib nicht schmaler gewesen sein als die Spurbreite, wahrscheinlich aber auch nicht viel breiter, da die Sohle sonst stärkere Externindrücke aufweisen müßte. Man kann sie bei der Spurbreite von 15 cm auf 15—17 cm einengen. Die Spurbreite der Arme ist um 3,5 cm kleiner. Da die Arme jedoch stark unterschoben waren, und der Unterarm schräger nach innen stand, halte ich den Abstand der Schultergelenke für nicht sehr viel, vielleicht 1—2 cm kleiner als die Beckenweite. Bei der Beweglichkeit, die sich in der Schwimmfährte ausdrückt, kann man den Erzeuger der Fährte nicht unter Formen mit stark verknöchertem Schultergürtel, etwa *Trematops*, *Lapidosaurus* oder *Seymouria* suchen.

Über die Haut läßt sich nicht viel sagen. ABEL (2) bildet eine Fährte von *Kor. sphaerodactylum* (nicht *Ichniotherium*; Orig. Reichsmuseum Leiden) ab, die Hautfaltung quer zu den Zehen zeigt. Eine starke Verhornung der Epidermis scheint demnach nicht vorhanden gewesen zu sein.

Zunächst ist zu entscheiden, ob es sich um ein Amphibium oder Reptil gehandelt hat. Unter den Stegocephalen kämen nach dem geschilderten Bau nur hochbeinige rhachitome in Frage, deren Reste ja, wenn auch selten, im mitteleuropäischen Rotliegenden vorkommen (*Sclerocephalus*, *Chelydosaurus*, *Zygosaurus*, *Actinodon*). Die Fünffingrigkeit der Hand spricht zwar nicht für, aber auch nicht beweisend gegen Stegocephalen, da es eine Reihe fünffingriger Arten gibt (*Eryops*, *Scincosaurus*, *Melanerpeton*, *Seeleya*, *Amphibamus* und andere). Vor allem ist der Besitz nagelförmiger Breitkrallen gegen Stegocephalen anzuführen. Unter den Amphibien besitzen heute nur der japanische Krallensalamander (*Onychodactylus japonicus*) und die tropischen Hornfrösche Afrikas (*Xenopus* und *Hyme-*

*nochirus*) Hornkrallen. Unter den bekannten fossilen Stegocephalen spricht nichts für den Besitz von Krallen. Weitere Argumente, die Stegocephalen ausschließen, sind die gute Ossifikation und Articulation des Tarsus und der Extremitäten, der relativ schnelle Gang, die geringe Schrägstellung des Femurs und der verlängerte 4. Strahl. Stegocephaloide Fährten, wie *Acibates* JARD. (sens. str.), *Asperipes* MTH., *Barillopus* MTH., *Cursipes* MTH., *Megapezia* MTH. und *Hylopus* DWS., zeigen neben ausgesprochener Abduktion des 1. und 5. Strahls nie derartig straff differenzierte Druckmomente im Trittbild, wie sie hier vorliegen.

Unter den Reptilien lassen sich die mutmaßlichen Erzeuger durch den Phalangenbau von Anaspidentypus einengen. Demnach scheiden die *Theriodontia*, *Chainosauria*, *Dinocephalia*, *Eunotosauria* und *Testudinata* aus. Unter den *Parapsida* lassen sich die zeitlich eventuell in Frage kommenden *Areoscelidae* wegen ihres rhynchocephalen- oder lacertilierartigen Baues auch ausscheiden. An semiaquatile Formen wie *Limnoscelis* kann man nicht denken. Die Sauraviden kommen wegen ihres niedrigen Körperbaues und zu langen Schweifes ebenso wenig in Betracht wie allzu träge Formen oder Typen mit stark nach außen gerichtetem Humerus und Femur wie die *Seymouriamorpha* oder *Lapidosauridae*. So bleiben zeitlich nur die eigentlichen *Cotylosauria* übrig, unter denen die kurzschwänzigen Pareiasauriden mit ihren massigen Extremitäten nicht in Frage kommen können. Die Erzeuger sind somit mit großer Wahrscheinlichkeit unter den *Diadectidae* oder *Procolophonidae* zu suchen.

In *Korynichnium hardakeri* NOPCSA sieht NOPCSA ebenfalls eine cotylosauroidische Fährte und glaubt sie vom Diadectiden-Typ (*Disparaetus*, *Sclerosaurus*). LOTZE vermutet die Urheber des ganzen Fährtengenus *Korynichnium* unter den Diadectiden. Aber sowohl *Korynichnium hardakeri* als besonders *Kor. celer* haben mit *Diadectes* nichts anderes gemein als die nagelförmigen Breitklauen. Die Zehen von *Diadectes* sind viel plumper und, ganz abzusehen von der flachen Außenstellung des Femurs, ist der Tarsus zu locker. Die Artikulation der Extremitäten ist recht primitiv. An unserer Fährte spricht die aus der Schwimmfährte (Fig. 2) erhellende große Reichweite des Armes nach vorne für relativ hochentwickelte und nicht *Diadectes*-ähnliche Artikulation des Humerus. Viel näher scheint mir der Erzeuger von *Korynichnium celer* den Procolophoniden zu stehen. SEELEY (38) hat von Middelburg (Karoo) Fährten beschrie-

ben, die mit großer Wahrscheinlichkeit von *Procolophon* stammen und unserem Typ am nächsten stehen, obwohl die Phalangen schlanker und der 5. Strahl länger sind.

*Procolophon* ist ausschließlich auf die Trias beschränkt, und das Geschlecht der Procolophoniden erlebte seine Blüte in der mitteleuropäischen Trias. Man muß jedoch mit ABEL den morphologischen vor den zeitlichen Argumenten den Vorrang geben. Die Phalangenformel unseres Tieres entspricht der von *Procolophon* und *Propappus*, auch ist bei *Procolophon* ebenfalls der 4. Strahl verlängert. Ich stelle somit den Erzeuger von *Korynichnium celer n. sp.* wegen seiner relativen Schnellfüßigkeit unter den großen Fährtentieren des deutschen Rotliegenden in die Nähe der Wurzel der leichtfüßigsten und agilsten Cotylosaurier, der Procolophoniden. Die Ansicht, daß sich *Procolophon* aus *Diadectes*-artigen, leichtgebauten Cotylosauriern entwickelt hat, findet nach NOPCSA im gleichen Zahnbau eine Stütze.

Die Procolophoniden waren Bewohner arider Gebiete, die sich ihrem Gebiß nach zu schließen, scincidenartig von Insekten ernährten. Ähnliche Ernährung (eventuell auch Aasfresser) muß man von den Erzeugern von *Korynichnium celer*, die wahrscheinlich die peripheren Teile arider oberrotliegender Wüsten besiedelten, annehmen. Raubtiere waren sie jedenfalls ihren *Diadectes*-artigen Krallen entsprechend kaum. Ebenso wenig sind in ihnen Pflanzenfresser zu vermuten, da sie als die schnellsten und hochbeinigsten unter den größeren Formen der oberrotliegenden Fährtenfauna in fast vegetationslosem Gebiet lebten. Die funktionell beginnende Vernachlässigung der Hand, der gewölbte Fußbau (Hauptdruck auf die Tibialregion und vorderen Phalangen) deuten auf ein terrestres, jedenfalls kein aquatiles oder semiaquatiles Tier hin. Bei aquatiler Lebensweise vergrößert sich, wenn die Extremitäten nicht überhaupt beim Schwimmen ausgeschaltet werden, die Hand als Hauptantriebsorgan (*Lystrosaurus*). In der Abspreizung des fünften Strahles sehe ich das Mittel, um beim Lauf auf unebenem, vielleicht steinigem Boden größeren Halt zu gewinnen. Unter Reduktionsmerkmalen scheint der 5. Strahl jedenfalls nicht zu stehen, da er gegen die primitivere Form *Kor. sphaerodactylum* funktionell besser ausgebildet und verstärkt ist. Der Gang war sicher nicht schlängelnd kriechtierartig. Die differenzierte Verteilung der Druckmomente im Trittbild des Fußes fordert hochentwickeltes Schieblaufen im Sinne ABEL's (2), wahrscheinlich bei gesteigertem Tempo echtes Schreiten.

Von gewisser Bedeutung erscheint die Reihe: *Ichniotherium*—*Kor. sphaerodactylum*—*Kor. celer*, die von reinem *Diadectestyp* zu Fährten mit *Procolophoniden*-Charakteren überleitet. ROMER und BYRNE (33) halten gewisse *stegocephaloide* Fährten *NOPCSA*'s für von *Diadectes* stammende. Dabei ist wohl an die plumperen von *Korynichnium* (*Acibates* *NOPCSA*) und *Ichniotherium* gedacht worden. *NOPCSA* macht selbst bei der Stellung von *Ichniotherium* zu *stegocephaloiden* Fährten auf die Schwierigkeiten aufmerksam, die sich bei der Unterscheidung des Fußbaues von *Diadectes* und *Trematops* ergeben. Ich halte *Ichniotherium* für sehr *Diadectes* verwandt. Da unter *Diadectiden* grabende Formen wahrscheinlich sind, wird die Annahme, daß *Ichniotherium cottae* in enger Beziehung zu *Diadectes* steht, durch den unguigraden Gang, wie ihn ehemals grabende Tiere aufweisen, gestützt. LOTZE macht in diesem Sinne auf die Ähnlichkeit des Ganges des Gürteltieres *Tolypeutes* aufmerksam. Innerhalb dieser Gruppe von *Cotylosaurierfährten* (*Ichniotherium* — die *Kabarzer Fährte* Nr. 1380 — *Kor. sphaerod.* — *Kor. sphaerod. minor* — *Kor. celer* — *Kor. hardakeri*) sind die Differenzierungen allerdings so groß, daß man nur an seit längerer Zeit selbständige Formen denken kann, deren gemeinsame Wurzel in irgendeinem primitiven *Diadectiden* zu suchen ist. Das primitivere *Ichniotherium* ist ja auch stratigraphisch älter. Trotz der plastischen Umgestaltung der Extremitäten von *Kor. celer* zu einem für die übrigen Formen recht flinken *Procolophoniden*-Typ zeigen die massiven Phalangen, die allerdings schon etwas profilierten Breitkrallen und die klumpigen Zehenenenden noch immer gewisse *Diadectiden*-Merkmale.

Eine ganz charakteristische Eigenart aller dieser Fährten sind die klumpigen oder keulenförmigen Phalangenenden. Wenn auch dieser Zug in den Fährten durch große Beweglichkeit und starkes Eindringen der Nagelphalangen unterstrichen sein wird, kann man doch nicht umhin, einen in dieser Hinsicht spezialisierten Fußbau anzunehmen. Hierin Haftorgane bei der wahrscheinlich gemachten Biologie zu sehen, halte ich für abwegig. Vielmehr sei hier auf eine interessante Parallele unter den Nagern hingewiesen.

Die amerikanische Form *Dicrostonyx* hat sehr ausgeprägte Grabkrallen. Nach MILLER (21) nehmen die Krallen und die Ballen der Krallenphalangen während des Winters, wenn die Grabfunktion und der damit verbundene Gebrauch der Krallen ruht, ganz auffallend im Ausmaß zu. Sie werden klumpig und erleiden weitgehendste Umgestaltung. Da, wie bereits erwähnt, unter den *Diadec-*

*tidae*, von denen die Erzeuger unserer Fährten alle irgendwie abstammen, grabende Formen vorkamen, erscheint eine interessante Analogie naheliegend. Ich halte es sogar für sehr wahrscheinlich, daß in den Anfängen der Reihe *Ichniotherium-Korynichnium* durch Nichtgebrauch der Grabkrallen eine Hypertrophie der Krallenphalangen und der Krallenphalangenpolster eingetreten ist, die mit der Zeit Erbgut bei den Erzeugern unserer Fährten geworden ist.

An fossilen Resten von *Cotylosauria* (im weiteren Sinne) sind im deutschen Rotliegenden eine ganze Reihe gefunden worden (*Phanerosaurus*, *Stephanospondylus*, *Datheosaurus*, *Kadaliosaurus*). Die Fährte ließ sich zu keinem in Beziehung bringen. Am ehesten könnte man noch an *Phanerosaurus* denken. Aber trotzdem entpuppen sich die Erzeuger der reichen oberrotliegenden Fährtenfauna immer mehr als Reptilien. ABEL (3) erkannte die Reptilnatur einer theromorphoiden Fährte *Herpetichnium acrodactylum* PABST, deren Erzeuger in die Ahnengruppe der Testudinaten gehören. NOPCSA stellte einige Fährten mit Wahrscheinlichkeit zu *Datheosaurus*, *Kadaliosaurus* und *Rhynchocephalen*<sup>2)</sup>. Damit gewinnt jedoch die Fauna mehr terrestren, höchstens aquaphilen Charakter. Es erscheint ja auch durchaus verständlich, daß in den ariden Gebieten des Rotliegenden relativ flinkfüßige Trockenlandreptilien gelebt haben, wie wir sie aus der Karroo, aus Nordamerika und der europäischen Trias kennen. Die Wahrscheinlichkeit entschwindet damit, daß die Wasserstellen — vielleicht periodische Trockenflüsse, Wüstenseen oder engbegrenzte Grundwasseraustritte — Lebensbereich waren. Warum sollte sich sonst an wenigen Stellen eine derartige Häufung von Fährten vieler Individuen verschiedenster Typen finden? Es ist sicher anzunehmen, daß es Tränkstellen waren. In dem ariden Festlandschutt waren natürlich die Möglichkeiten zur Fossilisation äußerst gering. Die Kadaver verwesten und wurden von Wind und Sand aufgearbeitet. Wenn überhaupt Stegocephalen in den fast vegetationslosen Wüstenstrichen des Oberrotliegenden gelebt haben, könnte man nur *Trematops*-ähnliche Rhachitome in Erwägung ziehen.

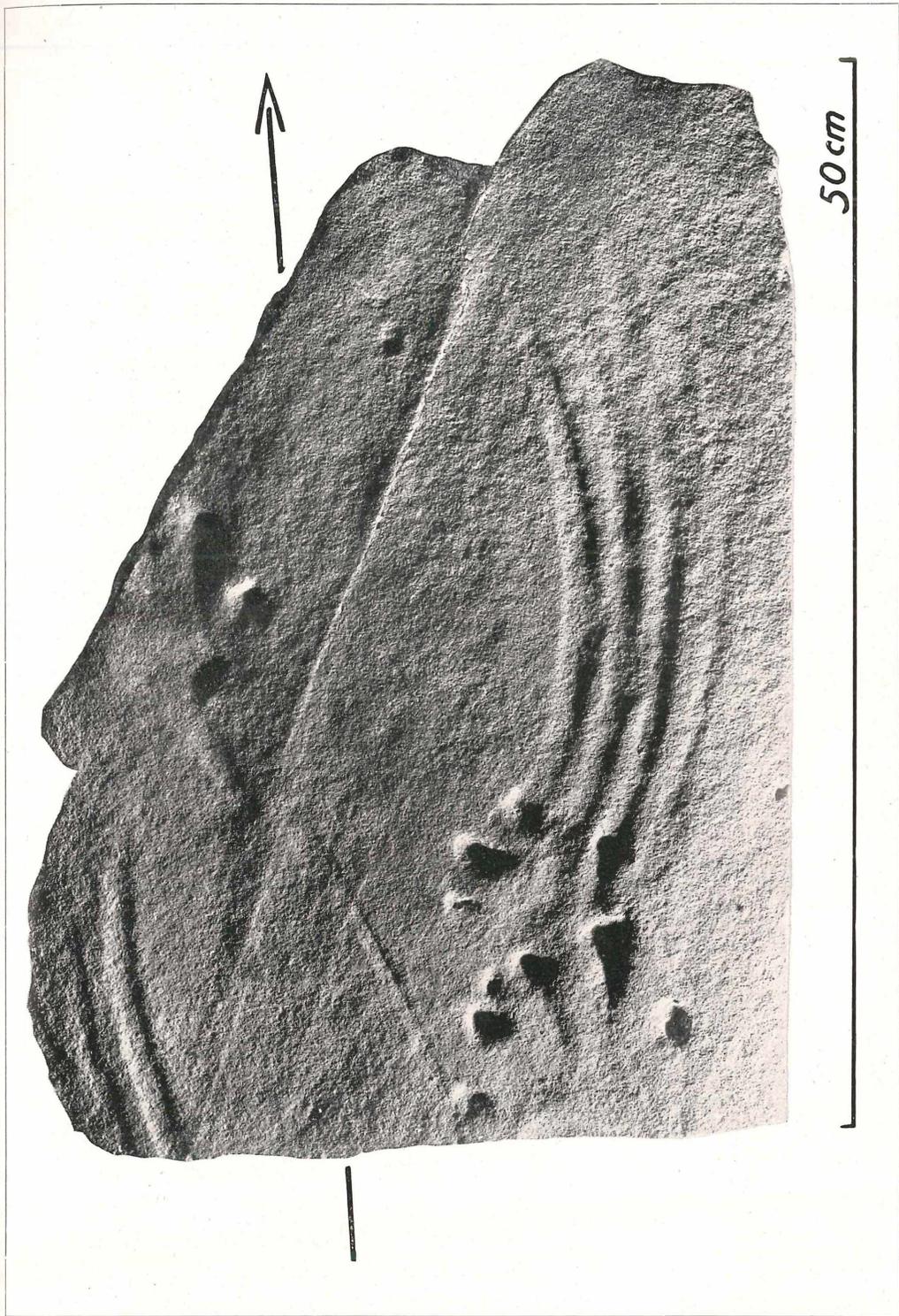
<sup>2)</sup> In einigen der von PABST abgebildeten Formen sieht NOPCSA Fährten von *Chirotheria*. Ich kann ihm hierin nicht folgen und glaube nicht, daß unter den bekannten Rotliegenden Fährten überhaupt *Chirotherium*-artige vorkommen.

Für gewisse salamandroide Fährtentypen (GEINITZ) aus feuchterer Facies Sachsens kommen nur lepospondyle und phyllospondyle Stegocephalen in Betracht. Diese und *Archegosaurus* scheinen überwiegend an die der Fossilisation günstigere kalkige, tonige und produktive Ausbildung des Rotliegenden gebunden gewesen zu sein, wie aus dem zahlenmäßigen Vorherrschen ihrer Reste hervorgeht. Ähnliche Trennungen der Lebensräume bestanden ja auch im mittleren Buntsandstein zwischen Stegocephalen (*Trematosaurus*, *Capitosaurus*) und Reptilien (*Chirotheria*), bei den Karroosauriern (WATSON) zwischen Stegocephalen und aquatilen Lystrosaurusarten (fluviatiler Sand) gegenüber den Reptilien (Tonstein). Auch im Karbon Nordamerikas (MOODIE) haben wir bei feuchtem, warmem Klima entsprechend eine reiche Stegocephalenfauna, die in den arid gebildeten Red-Beds von terrestren Reptilien, wie *Diadectes*, *Dime-trodon* und *Edaphosaurus*, abgelöst wurde.

#### Literatur.

1. ABEL, O., Die Stämme der Wirbeltiere. — De Gruyter, Berlin und Leipzig 1919.
2. — Amerikafahrt. — Jena 1926.
3. — Eine Reptilienfährte aus dem Oberen Perm (Grödener Schichten) der Gegend von Bozen in Südtirol. — *Paläobiologica* 2, 1929.
4. — Über Schwimmfährten von Fischen und Schildkröten aus dem lithographischen Schiefer Bayerns. — *Paläobiologica* 3, 1930.
5. BRADFORD, W., & CLEAVES, A. B., Amphibian footprints from the Pennsylvanian of the Narragausett Basin. — *Bull. Geol. Soc. of Amer.* 41, 1930, 321—327.
6. GEINITZ, H. B., *Dyas I.* — Leipzig 1861.
7. — Beiträge zur Kenntnis der organischen Überreste in der *Dyas* usw. — *N. Jahrb. f. Min.*, 1863.
8. GILMORE, CH. W., Fossil footprints from the Grand Canyon. — *Smith. Miscell. Collect.* 77, 1926.
9. HARDAKER, W. H., On the Discovery of a Fossil-bearing horizon in the Permian Rocks of Hamstead Quarries. — *Quat. Journ. Geol. Soc.* 68, 1912.
10. LE HELLO, De l'action des organes locomoteurs agissant pour produire les Mouvements des animaux. — *Journ. de l'anatom. et de physiol.* 33, 1897.
11. HICKLING, G., British Permian Footprints. — *Proc. Manch. Lit. and Phil. Soc.* 4, 1909.
12. — On Footprints from the Permian of Mansfield (Nottinghamshire). — *Quat. Journ. Geol. Soc. Lond.* 62, S. 125—131.
13. v. HUENE, FR., Die fossilen Fährten im Rhät von Ischigualasto in Nord-west-Argentinien. — *Paläobiologica* 4, 1931.

14. KING, A. T., Description of Fossil Footmarks found in the Carboniferous Series in Westmoreland County, Pennsylvania. — Amer. Journ. Sci. 18, 1845.
15. KRAUS, E., Über Schwimmspuren im Sediment. — Studien zur Ostbaltischen Geologie. Korrespondenzblatt des Naturforscher-Vereins zu Riga 60, 1930.
16. LOTZE, F., Die Tambacher *Sphaerodactylum*-Fährten. — Paläont. Z. 9, 1928.
17. MARSH, O. C., Footprints of Vertebrates in the Coal Measures of Kansas. — Amer. Journ. Sci. 48 (3), 1894.
18. MARTIN, H. T., Indikations of a gigantic Amphibian in the Coal Measures of Kansas. — Science Bull. Kansas Univ. 13, 1922.
19. MATTHEW, Attempt to classify palaeozoic batrachian footprints. — Proc. and Trans. Roy. Soc. Canada, Ottawa 1903.
20. — New Species and a new Genus of Batrachian footprints of the Carboniferous. — Transact. Roy. Soc. Canada, Ottawa 1905.
21. MILLER, G. G., & GIDLEY, J. M., Synopsis of the supergeneric groups of Rodents. — Journ. Washington Acad. Sci. 8, 1918.
22. MOODIE, R. L., The coal measures Amphibia of North-America. — Public. Carneg.-Inst. Washington Nr. 238, 1916.
23. — Vertebrate footprints from the Redbeds of Texas II. — Journ. of Geol. 38, 1930.
24. NOPCSA, F., BARON, Die Familien der Reptilien. — Fortschritte der Geologie und Paläont. 2, 1923.
25. POHLIG, H., Altpermische Saurierfährten. — Nova Acta 89, 1892.
26. bis 31. PABST, W., Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten in dem Rotliegenden „Deutschlands“ I—V. — Z. D. Geol. Ges. 52, 57, 60, 1900, 1905, 1908.
32. — Die Tierfährten in dem Rotliegenden Deutschlands. — Nova Acta 89 (2), 1908.
33. ROMER, A. S., & BYRNE, F., The Pes of *Diadectes*: Notes on the primitive Tetrapod Limb. — Paläobiologica 4, 1931.
34. SCHMIDT, H., Fährten der ältesten Saurier. Natur und Museum 57, 1927.
35. SCHMIDTGEN, O., Tierfährten im oberen Rotliegenden bei Mainz. — Paläont. Z. 9, 1927.
36. — Eine neue Fährtenplatte aus dem Rotliegenden von Nierstein am Rhein. — Paläobiologica 1, 1928.
37. — Diskussion zu W. SOERGEL: Apodiden aus dem *Chirotherium*-Sandstein. — Paläont. Z. 10, 1928.
38. SEELEY, Footprints of small reptils from the Karroo rocks. — Ann. Mag. Nat. Hist., London 1904.
39. SMITH, V., On further Discoveries of the Footprints of Vertebrate Animals in the Lower New Red Sandstone of Penrith. — Quart. Journ. Geol. Soc. 11, 1884.
40. SOERGEL, W., Die Fährten der Chirotheria. — Jena 1925.
41. WATSON, D. M. S., The Beauford Beds of the Karroo System of South Africa. — Geological Magaz. 10 (5), 1913.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1933

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Korn Hermann

Artikel/Article: [Eine für die Kenntnis der Cotylosaurier des deutschen Perms bedeutsame Schwimmfährte von Tambach. 169-200](#)