

Zusammenfassung

Es werden Reptilfährten auf Sandsteinplatten der Museen Lauterbach, Eschwege und Fritzlar (Hessen, BRD) beschrieben. Die Lauterbacher Platte stammt aus der Hardeggen-Folge, Hessischer Chirotheriensandstein, und enthält *Rhynchosauroides*, *Synaptichnium primum* n. sp. und *Isochirotherium archaeum* n. sp. Die anderen Platten gehören in die Solling-Folge, Thüringischer Chirotheriensandstein, mit *Rhynchosauroides*, *Synaptichnium* sp. und *Brachychirotherium kuhni* n. sp. Besonders die Chirotherien aus der Hardeggen-Folge beweisen den frühen Beginn der Entwicklung spezieller Fußstrukturen der Archosaurier. *Isochirotherium archaeum* gründet sich auf eine bipede Fährte.

Summary

Reptile tracks from the Middle bunter of Hessen (Federal Republic of Germany)

Reptile tracks on the flagstones of the Lauterbach, Eschwege and Fritzlar Museums (Hessen, Federal Republic of Germany) are described. The Lauterbach flagstone comes from the Hardeggen sequence, Hessen chirotherien sandstone, and contains *rhynchosauroides*, *synaptichnium primum* n.sp. and *isochirotherium archaeum* n.sp. The other flagstones belong to the Solling sequence, Thuringian chirotherien sandstone, with *rhynchosauroides*, *synaptichnium* sp. and *brachychirotherium kuhni* n.sp. Especially the chirotheriens from the Hardeggen sequence show the early beginning of the development of special foot structures of the archosaurs. *Isochirotherium archaeum* is based on a biped track.

Резюме

Следы передвижения пресмыкающихся из среднего пёстрого песчаника Гессена (ФРГ)

Описываются следы передвижения пресмыкающихся на плитах музеев Лаутербаха, Эшвеге и Фритцлара (Гессен, ФРГ). Лаутербахская плита происходит из ряда Хардеггена, Гессенский пёстрый песчаник-хиротериен, и содержит *Rhynchosauroides*, *Synaptichnium primum* n. sp. *Isochirotherium archaeum* n. sp. Другие плиты относятся к ряду Золлинга, тюрингский пёстрый песчаникхиротериен, с *Rhynchosauroides*, *Synaptichnium* sp. *Brachychirotherium kuhni* n. sp. Особенно хиротериен из ряда Хардеггена указывает на раннее начало развития ножного строения архозавров. *Isochirotherium archaeum* основывается на двуножном следе.

Reptilfährten aus dem Mittleren Buntsandstein von Hessen (BRD)

*Mit 2 Abbildungen, 4 Photos und
1 Tabelle im Text*

Autoren:

Dr. GEORGES DEMATHIEU
Institut des Sciences de la Terre de
l'Université de Dijon
6, Boulevard Gabriel
21 000 Dijon, Frankreich

Dr. sc.nat. HARMUT HAUBOLD
Martin-Luther-Universität Halle—Wittenberg
Sektion Geographie — Geiseltalmuseum
4020 Halle (Saale)
Domstraße 5

Hall. Jb. f. Geowiss. Bd. 7
Seite 97...110
VEB H. Haack Gotha 1982



Photo 1
Fährtenplatte aus dem Hessischen Chirotheriensandstein der Hardeggen-Folge im Museum Lauterbach,
Höhe 1,20 m mit *Rhynchosauroides schochardti*, *Synaptichnium primum* und *Isochirotherium archaeum*
(Photo DEMATHIEU)

1.

Einleitung

Die beschriebenen Fährten befinden sich auf Platten in den Museen von Lauterbach, Fritzlar und Eschwege in Hessen (BRD). Sie wurden bisher noch nicht näher bearbeitet. Notizen über die Platte in Lauterbach gaben LAEMMLEN (1961), KUPFAHL (1961 und 1965) sowie auch HAUBOLD (1971) und DEMATHIEU und HAUBOLD (1972). Die Lauterbacher Platte (Photo 1 und 2), aufgestellt im Eingangsraum des Museums, stammt aus einem Steinbruch bei Frauombach nahe Schlitz. Fundhorizont ist nach KUPFAHL (1965) die Spessart-Wechselfolge, auch „Spessart-Fährten-sandstein“ genannt (nach KUPFAHL 1961 trifft diese Bezeichnung mangels Tonsteinlagen nicht zu). Das 12...15 m mächtige Fährtenhauptlager bildet den unteren Teil der 25...35 m mächtigen Spessart-Wechselfolge. Spessart-Sandstein und -Wechselfolge entsprechen im Raum Schlitz der Hardeggen-Folge. So repräsentieren die vorliegenden Fährten stratigraphisch sehr tiefe Funde im Buntsandstein, vor allem die bisher ältesten Chirotherien.

Im Museum Eschwege befindet sich eine Platte (Photo 4) von Harmuthshausen unweit Röhrda aus der Solling-Folge, und die zwei Platten im Museum Fritzlar (Photo 3) stammen gleichermaßen aus der Solling-Folge; doch ist die genaue Lokalität unbekannt.

In Hessen — die hier behandelten Vorkommen liegen in der Rhön bzw. in Nordhessen — werden Hardeggen- und Solling-Folge zum Mittleren Buntsandstein gerechnet (RICHTER-BERNBURG 1974). Der Fährtenhorizont in der Hardeggen-Folge wird auch Hessischer Chirotheriensandstein genannt; die Vorkommen in der Solling-Folge entsprechen dem Thüringischen Chirotheriensandstein.

2.

Beschreibung

Terminologie und Methodik folgen den Ausführungen bei DEMATHIEU (1970) sowie HAUBOLD (1967 und 1971 a, b).

2.1.

Lacertoidichnidae

(Rhynchosauroidae)

Rhynchosauroides MAIDWELL, 1911

Formen dieser Gattung sind am häufigsten, etwa 100 Eindrücke auf der Lauterbacher Platte, aber meist unvollständig überliefert. Ähnlich ist es auf der Platte in Fritzlar mit 20 Eindrücken.

2.1.1.

Rhynchosauroides schochardti

(RÜHLE v. LILIENSTERN, 1939)

Morphologie: Zu der Art wird eine fragmentarische Fährte der Lauterbacher Platte gestellt, bestehend aus zwei linken Fußindrücken (Stride 270 mm, d. h. soviel wie Doppelschritt) und weiteren einzelnen Hand- und Fußindrücken. Hinzu kommen etwa 20 Eindrücke der Fritzlarer Platte mit einer Fuß-Hand-Gruppe (Abbildung 2a). Die Mehrheit der Eindrücke ist nur bedingt zu bestimmen. Fußzeh V fehlt und Zeh I ist auf die Klaue reduziert. Die distalen Zehenden bilden eine gerade Linie und die Zehnlängen nehmen von I nach IV gleichmäßig zu. Alle Klauen bleiben kurz, sind entweder ausgestreckt oder nach innen gerichtet. Mitunter sind Zehenpolster zu erkennen. Zu den Dimensionen siehe Tabelle 1.

Beziehungen: Eine Zuordnung der Fährten zu *Rhynchosaurus* folgt der Form der Eindrücke der Füße und dem Fehlen von Lacertiliern in der Untertrias. Doch nach BAIRD (1957) können nur wenige Rhynchocephalen — einige Sphenodontiden — solche Fährten erzeugt haben. Wir meinen, die Fährten eher triassischen Protorosauriern oder Lacertiliern zuordnen zu müssen.

2.1.2.

Andere rhynchosauroide Fährten

Solche sind ebenfalls zahlreich und oft kleiner als die vorstehenden. Ob drei- oder vierzehig erhalten, unterscheiden sie sich durch eine geringere Zunahme der Zehnlängen von I nach IV. Der Mangel an Fährtenfolgen, Hand-Fuß-Gruppen und allgemein unvollständige Erhaltung erlauben keine nähere Ansprache.



Photo 2

Ausschnitt der Lauterbacher Platte (vgl. Photo 1), Höhe 80 cm mit *Synaptichnium primum* (kleinere Eindrücke, Fährte mit 3 Hand-Fuß-Gruppen) und *Isochirotherium archaeum* (zwei Fußindrücke in der unteren Bildhälfte) (Photo DEMATHIEU)

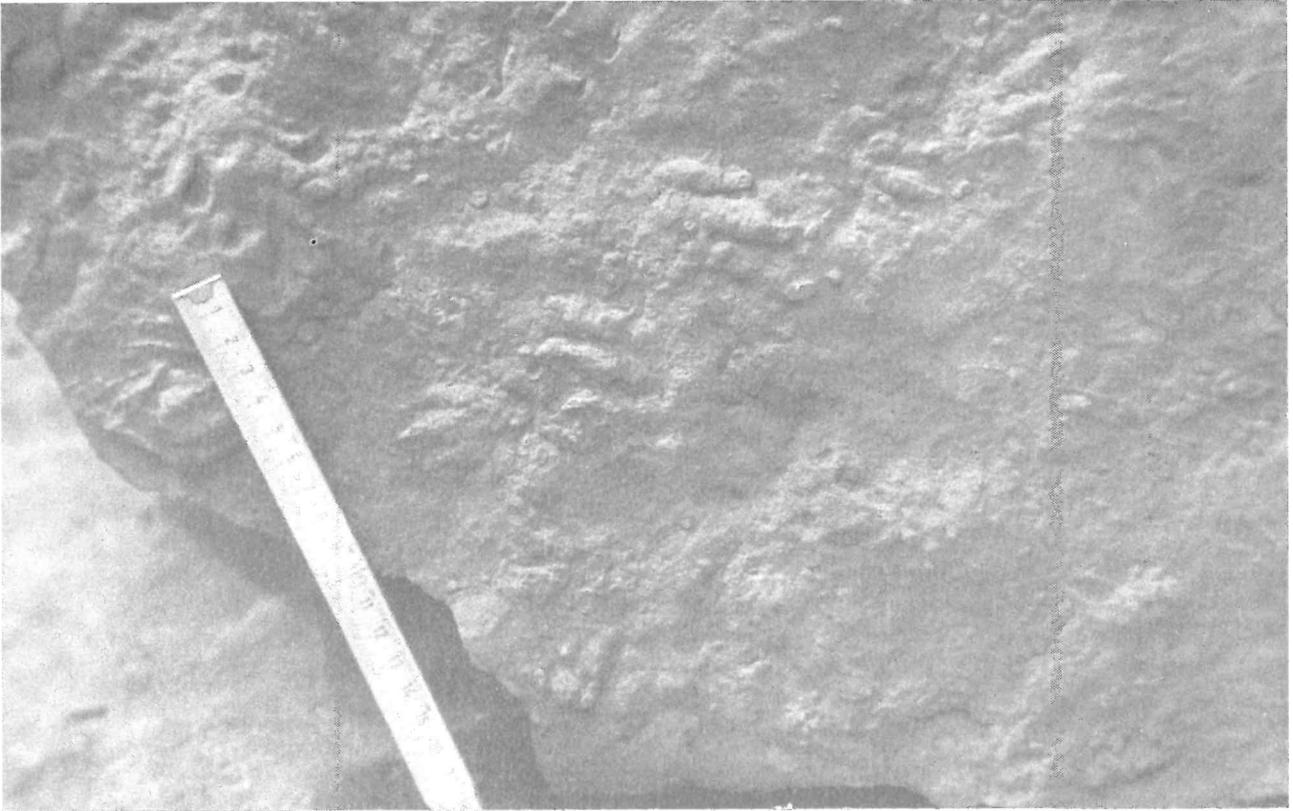


Photo 3
Fährtenplatten im Museum Fritzlar aus der Solling-Folge, oben mit *Synaptichnium* sp. unten *Rhynchosauroides*
(Photo DEMATHIEU)





2.2. *Chirotheriidae*

2.2.1. *Synaptichnium* NOPCSA, 1923 *Synaptichnium primum* n. sp.

Typus: Fünfte Hand-Fuß-Gruppe und gesamte Fährte auf der Lauterbacher Platte.

Horizont: Unt. Trias, Mittl. Buntsandstein, Hardegsen-Folge, Spessart-Fährstensandstein.

Lokalität: Steinbruch bei Fraurombach nahe Schlitz in Hessen (BRD).

Derivatio nominis: *Primum* – das erste *Synaptichnium*, stratigraphisch und aus der Sicht der Merkmale.

Diagnose: Quadruped, pentadactyl, Hand digitigrad, Fuß digitigrad bis semiplantigrad. Handzoh IV am längsten mit geringen Differenzen zu II und III, V nur selten sichtbar, die Klauen erscheinen relativ kräftig. Am Fuß Länge der Zehen von I...IV zunehmend, III ist kaum kürzer als IV, und



Photo 4
Fährtenplatte im Museum Eschwege aus der Solling-Folge, S. 102 Teilansicht, S. 103 Ausschnitt bei anderem Lichteinfall mit *Synaptichnium* sp., cf. *S. pseudosuchoides* (kleine Eindrücke) und *Brachychirotherium kuhni* (große Eindrücke)
(Photo DEMATHIEU)

beide sind leicht gekrümmt. Zeh V ist nur leicht eingedrückt, dabei kurz und gerade in Verlängerung seines Metatarsales, Klauen klein, Zehwinkel geschlossen. Digital-Metatarsalpolster sind nicht klar erkennbar, breit und gut entwickelt zeigen sich die distalen Phalangenpolster. Die Fläche der Hand entspricht $\frac{2}{3}$ der des Fußes. Zeh III neigt sich $10...15^\circ$ von der Mittellinie nach außen, der Schrittwinkel liegt bei 110° .

Morphologie: Die Eindrücke sind am tiefsten im Bereich der distalen Zehenpolster; hier haben speziell die Füße ihre Hauptauflage. Klauen erscheinen nicht an allen Eindrücken, sie sind klein und schlank, nur am ersten Zeh werden sie etwas kräftiger. Die Hände haben für Chirotherien eine recht eigentümliche Form. Zeh I ist sehr kurz, ebenso Zeh V, soweit eingedrückt. Die drei mittleren Zehen haben ähnliche Längen, nur IV wird wenig länger. Dabei sind die Klauen so groß wie am Fuß und vielleicht kräftiger. Alle Polster sind kurz, einige könnten zusammengewachsen sein. Typisch für *Synaptichnium* ist der Fuß, gegenüber anderen Arten wird er relativ groß. Zehenpolster

sind nicht erkennbar, und die Digital-Metatarsallinie ist nicht eingedrückt. Das Metatarsalpolster V hat mittlere Breite und Länge, weitere Angaben enthält Tabelle 1. Wegen der geringen Spreizung der Zehen I...IV erreicht der Winkel nur 20° (Abbildung 1a, Photo 2).

Bei dem Versuch der paläontologischen Deutung sind zu beachten die ungewöhnliche Hand von lacertoidem Charakter, relativ breite Fährten mit Relationen von Stride: Gangbreite um 2 und Stride: Fußlänge um 4,2 der große Hand-Fuß-Abstand von 160 mm und die Digitigradie der Hände und Füße. All das zeigt einen Archosaurier von ursprünglicher Prägung. Der Grad der Bewegung ist wenig entwickelt. Zur Rumpflänge waren die Gliedmaßen relativ kurz, und die Beweglichkeit der Fußgelenke hatte mittlere Mobilität. Die Distanz Schulter-Beckengürtel beträgt 660...700 mm, die Länge der Vorextremität 580...620 mm und die der Hinterextremität 600...650 mm. Nach den gegebenen Daten ist der Erzeuger bei primitiven Thecodontiern zu suchen, Proterosuchia oder Pseudosuchia. *Chasmatosau-*

		Hände (M) Füße (P) = Eindrücke											
		Zehenlängen					Eindrücke		Zehengruppe I-IV		Zehenwinkel		
		I	II	III	IV	V	Länge	Breite	Länge	Breite	II-IV	I-IV	I-V
<i>Rhynchosauroides schochardti</i>	P	–	26	30	35	–	50	26	–	45	30°	36°	50°
		–	10	14	18	–	20	20	–	20	20°	–	70°
	M	7	9	15	17	6	28	13	–	16	20°	24°	80°
<i>Synaptichnium primum</i> n. sp.	P1	44	53	79	80	–	–	–	90	75	10°	20°	–
	P2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	P3	43	52	80	80	–	168	–	95	85	10°	20°	–
	P4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	P5	46	50	79	78	90	160	85	100	85	10°	15°	35°
	M1	38	47	50	52	40?	70	80	60	65	18°	25°	30°
	M3	24	46	52	58	75?	–	–	65	75	20°	25°	–
M5	22	38	46	42	39?	–	–	60	70	10°	15°	–	
<i>Synaptichnium cf. S. pseudosuch.</i>	P1	18	21	24	26	30	56	32	28	26	19°	34°	50°
	P2	19	30	34	32	30	62	34	32	34	15°	24°	62°
	P3	20?	31	32	32	31	64	37	34	36	18°	27°	55°
	P'	19	22	27	32	22?	51	30	21	30	10°	18°	45°
	M'	11	15	17	16	13	27	22	19	18	10°	15°	60°
<i>Synaptichnium sp.</i>	P	32	43	47	45	–	87?	–	54	48	10°	14°	–
	M	18	26	33	–	–	–	34	37	34	23°	29°	–
<i>Brachychirotherium kuhni</i> n. sp.	P	42	52	52	44	–	95	74	62	67	28°	36°	60°
	M	23	34	34	36	34	65	69	34	45	18°	30°	75°
<i>Isochirotherium archaeum</i> n. sp.	P1	–	–	–	–	–	215	120	110	115	–	–	–
	P2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	P3	80	–	–	–	–	195	125	125	110	–	–	–
	IIP'1	80	90	100	80	–	200	125	115	120	22°	27°	–
	P'2	80	95	105	–	–	190	–	135	–	–	–	–
P'3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	

P1...P5 und M1...M5 = 1...5. Fuß- oder Handeindruck,
 Stride = Doppelschritt, Pace = einfacher Schritt,
 Kreuzachse = Winkel von Metatarsalpolster und Achse Zeh III

Tabelle 1
 Maße der beschriebenen Fährten in Millimeter und Grad

rus HAUGHTON (vgl. CHARIG und SUES 1976) hat Skelettreste, die in der Nachbarschaft der untersuchten Fährte liegen. Doch sind die Extremitätenknochen von *Chasmatosaurus* massiv, und sein Gang dürfte kriechend gewesen sein. Demgegenüber lief das Fährtentier halbaufgerichtet und deutlich effektiver als *Chasmatosaurus*. Vielleicht war es ein echter quadrupeder Pseudosuchier, ähnlich *Aetosaurus* FRAAS oder *Neo-aetosauroides* BONAPARTE (vgl. KREBS 1976), beide stammen allerdings aus der Obertrias, und ihre Hände kennt man nicht.

Synaptichnium sp., cf. *S. pseudosuchoides*
 NOPCSA, 1923

Typus: Eine isolierte deutliche Hand-Fuß-Gruppe etwa in der Platte, eine Fährte von 3 Fußindrücken und weitere Eindrücke der Platte im Museum Eschwege (Photo 4).

Horizont: Unt. Trias, Solling-Folge, Thüringischer Chirotheriensandstein.

Lokalität: Harmuthshausen bei Röhnda, Hessen (BRD).

Diagnose: Kleine, pentadactyle Eindrücke; relativ große Hände, plantigrad bis semiplantigrad, Handzoh III ist nur wenig länger als die anderen, I ist am kürzesten und V gerade und kurz, Klauen relativ kräftig und dreieckig im Umriß, Zehen I...IV liegen subparallel. Der gegenüber der Hand zweimal größere Fuß zeigt ebenfalls subparallele Zehen I...IV, III und IV haben ähnliche

Kreuzachse Fuß	Fährten				
	Zeh III zur Mittellinie	Schritt-winkel	Pace	Stride	Gang-breite
–	–	–	–	270	–
–	40°?	–	–	–	–
–	–	–	–	–	–
60°	–	105°	–	650	320
–	–	–	450	–	–
60°	18°	110°	430	700	360
–	–	–	460	–	–
70°	21°	115°	440	730	–
–	12°	–	–	–	–
75°	10°	–	–	–	–
70°	–	–	–	–	–
64°	18°	140°	176	312	124
60°	25°	–	167	–	–
70°	–	–	–	–	–
50°	–	–	–	–	–
80°	–	–	–	–	–
54°	–	–	–	–	–
60°	–	–	–	–	–
70°	–	–	–	–	–
60°	35°	95°	198	285	200
50°	40°	105°	205	315	–
78°	35°	–	–	–	–
–	20°	–	–	–	–
–	20°	90°	610	–	500
–	–	–	630	840	–
70°	21°	–	–	–	–
50°	21°	110°	490	–	410
–	–	–	585	870	–

Längen, Klauen sind lang und schmal, Zeh V ist breit und kurz. Die Fährte fällt schmal aus, Schritt-winkel 140°, Stride:Gangbreite = 2,5, Stride:Fußlänge etwa = 5, Hand-Fußabstand 43 mm und Zeh III neigt sich etwa 20° von der Mittellinie nach außen.

Eindruckspolster am Fuß deuten für die Zehen I...IV auf die Phalangenformel 2345, die vier Digital-Metatarsalpolster bilden eine etwa konkave Linie. Zeh V und sein Metatarsaleindruck sind variabel und wechseln die Position (Abbildung 2b, Photo 4, Tabelle 1).

Von *Synaptichnium pseudosuchoides* (vgl. auch HAUBOLD 1971 a, b) aus dem untertriassischen „Keuper Sandstone“ von South Staffordshire (England) ist außer der relativ problematischen Schemazeichnung des Typus nur ein Photo bei WOODWARD (1902) bekannt. Damit können die

Formen auf der Eschweyer Platte recht gut verglichen werden und ergänzen ihrerseits die Kenntnis des bisher unsicheren Generotypus.

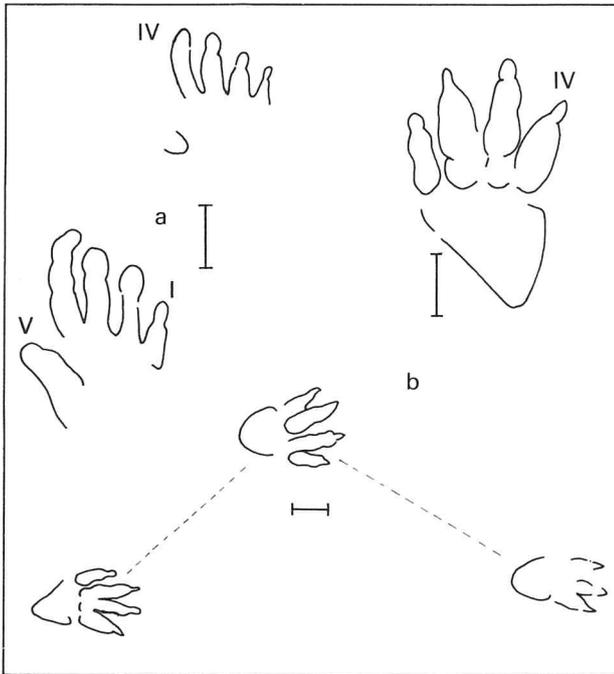
Wichtig für die Deutung ist der Schulter-Becken-gürtelabstand von 270...290 mm und die Extremitätenlängen, vorn 200...240 mm und hinten 270...310 mm. Die beschriebenen Charakteristika zeigen gegenüber *Synaptichnium primum* im Sinne der Gliedmaße evolution der Archosaurier ein fortgeschrittenes Reptil. Besonders die gleichen Längen der Zehen III und IV und die semiplantigrade Fußhaltung deuten auf ein crurotarsales Fußgelenk. Es ist an eine Beziehung zu *Euparkeria* zu denken, soweit es die Füße betrifft (der Fußrekonstruktion von *Euparkeria* bei EWER 1965 fehlt aber wohl eine Phalange am IV. Zeh). Die Vordergliedmaßen waren entwickelter als bei *Euparkeria*. Dank der Balanceverteilung der Körpermasse um das Becken könnte das Tier aufgerichtete Haltung gehabt haben, wie die Fährte zeigt.

Synaptichnium sp.

Eine der beiden Platten im Museum Fritzlar (Abbildung 2c, Photo 3) enthält *Synaptichnium*-Eindrücke; sie können aber nicht weiter definiert werden. Wegen der geringen Größe der Platte ist keine Fährte verfolgbar.

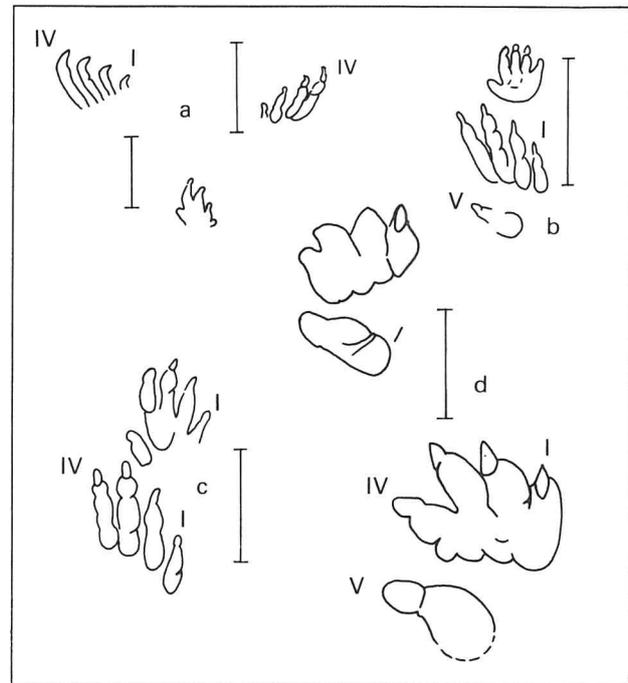
Morphologie: Die Hand ist semiplantigrad, länger als breit, Zeh III wird nur wenig länger als die benachbarten Zehen, Klauen erkennt man an den drei medianen Zehen gut, Zehenpolster scheinen verschmolzen zu sein. Der V. Zeh ist kurz und keine Klaue zu sehen. Der Fuß Eindruck ist für diese Gattung sehr eigenartig. Es scheint, daß Zeh V nicht eingedrückt wurde, also nur die ersten vier Zehen dem Boden auflagen. Sie sind breit und tragen große Klauen, wie man sie von *Chirotherium* kennt. Zeh III ist der längste, ein Sonderfall innerhalb der Gattung *Synaptichnium*. Die gut überlieferten Eindrücke zeigen Phalangenpolster und Zeh IV hat danach 4 Polster.

Paläontologische Zuordnung: die oben beschriebenen Merkmale zeigen Handeindrücke typisch für *Synaptichnium*, während der Fuß enge Beziehungen zu *Chirotherium* hat. Es könnte sich um eine vermittelnde Form handeln; doch ist die Fußachse mit 54°, 60° bzw. 70° relativ schief, und so paßt der Fuß etwa zu dem Pseudosuchier *Ticinosuchus ferox* gemäß der Rekonstruktion von



a. *Synaptichnium primum* n. sp.,
 b. *Isochirotherium archaeum* n. sp. Fußeindruck
 und Fährte,
 Maßstab 5 cm

Abbildung 1
 Reptilfährten aus der Hardeggen-Folge,
 Hessischer Chirotheriensandstein (Lauterbacher Platte)



a. *Rhynchosauroides schochardti* RÜHLE v. LILIENSTERN
 b. *Synaptichnium* sp., cf. *S. pseudosuchoides* NOP.,
 c. *Synaptichnium* sp.,
 d. *Brachychirotherium kuhni* n. sp.,
 Maßstab 5 cm

Abbildung 2
 Reptilfährten aus der Solling-Folge in Hessen
 (Platten in Fritzlar und Eschwege)

KREBS (1965 oder 1976), nicht aber die Hand. Weitere Vergleiche können beim derzeitigen Kenntnisstand der Rekonstruktion von Hand- und Fußskeletten der Pseudosuchier nicht vorgenommen werden.

2.2.2.

Brachychirotherium BEURLEN, 1950
Brachychirotherium kuhni n. sp.

Typus: Fährte auf der Platte im Museum Eschwege, erste Hand-Fuß-Gruppe am deutlichsten.

Horizont: Unt. Trias, Solling-Folge, Thüringischer Chirotheriensandstein.

Lokalität: Harmuthshausen in Hessen (BRD).

Diagnose: Quadrupede Fährte, mit semiplantigraden bis plantigraden Händen und Füßen. Beide sind breit und haben kurze, dicke Zehen mit kräftigen, breiten Klauen. Der Winkel der Kreuzachse des Fußes ist mit 55° sehr schief. Die Fährte ist breit, das Verhältnis Stride:Gangbreite = 1,5, Stride:Fußlänge = 3, und der Schrittwinkel beträgt

100° . Die Hand erreicht $\frac{2}{3}$ der Fußfläche und hat ähnliches Aussehen wie der Fuß.

Derivatio nominis: Zu Ehren des Paläoherpetologen Prof. Dr. OSKAR KUHN, München, einem aktiven Förderer des Studiums fossiler Reptilfährten.

Morphologie (Abbildung 2d, Photo 4): Beim Fußeindruck sind die vier ersten Zehen und die Sohle durch das kräftige Relief der Digital-Metatarsalpolster getrennt. Die recht flache Relieffläche der Sohle ist geneigt und dabei unter dem V. Metatarsale am höchsten; unter dem I. Metatarsale wird die Grenze unscharf. Zeh I liegt parallel zur Mittellinie und bildet zum IV. Zeh den recht großen Winkel von 60° . Das zeigt, daß die Zehen II..IV mit den Metatarsalia einen stumpfen Winkel bilden, der nach außen geöffnet ist. Dieser Charakter ist unter rekonstruierten Skeletten unbekannt, aber auch nach Fährten von *Brachychirotherium* relativ selten. Zeh V erscheint sehr dick, kurz und gerade, eine Klaue ist unsicher. Die Phalangenpolster werden nicht deutlich, teilweise

ist Zusammenwachsen zu beobachten. So hat der IV. Zeh zwei, der III. drei, der I. zwei Polster, und unklar ist die Situation am II. Zeh. Alle Digital-Metatarsalpolster sind separat abgeformt. Die Zehenlängen ordnen sich nach zunehmender Länge von I, IV, II nach III, das ist typisch für *Brachychirotherium*. Handeindrücke sind zumeist weniger gut erhalten. Ihre Reliefs werden im digital-metatarsalen Teil höher als an den distalen Enden. Auch der V. Zeh hat ein höheres Relief. Klauen der vier ersten Zehen sind kaum sichtbar; sie dürften klein und dem distalen Polster eng angeschlossen sein. Jeder Finger hat wohl zwei Phalangenpolster (zu weiteren Proportionen siehe Tabelle 1).

Diese chirotheriiden Fährten deuten auf ein sich schwerfällig bewegendes Tier hin mit einem Schulter-Beckenabstand von 300...330 mm; die Vordergliedmaßen waren 220...240 mm und die Hintergliedmaßen 270...300 mm lang. Aus der Größe der Handeindrücke leitet sich ein relativ schwerer Vorderkörper ab, bei insgesamt halbaufgerichteter Haltung der Gliedmaßen. Eine Spezialisierung belegen die Zehenlängen, III am längsten, II länger als IV, dazu kommt der Winkel zwischen Zehen und Metatarsalia. Es war ein quadrupedes Tier mit geringfügiger Heteropodie. Der Erzeuger ist eher unter Pseudosuchiern als unter Proterosuchiern zu suchen. Äquivalente Füße von Reptilien sind allerdings wenig bekannt. Es wäre an Pseudosuchier wie *Tyothorax* zu denken, eine Gattung, die man aus der Oberen Trias kennt.

2.2.3.

Isochirotherium HAUBOLD, 1971

Isochirotherium archaeum n. sp.

Typusmaterial: Zwei Fährten großer Chirotherien auf der Platte im Museum Lauterbach, erster Fuß der zweiten Fährte am deutlichsten.

Horizont: Unt. Trias, Mittl. Puntsandstein, Hardegsen-Folge, Spessart-Fährten sandstein.

Lokalität: Fraurombach bei Schlitz in Hessen.

Diagnose: Relativ große, bipede Fährten tetradactyler Füße. Der plantigrade Fuß hat eine deutlich dreieckig geformte Sohle, die hinter dem IV. Zeh in einer Spitze endet. Zeh III ist am längsten, gefolgt von II; IV und I sind etwa gleich lang. Die dicken Zehen haben kräftige Klauen, beson-

ders Zeh I. Zeh IV und der Außenrand der Sohle bilden einen stumpfen Winkel miteinander. Die Zehenwinkel divergieren nur wenig, und die relativ breite Fährte erreicht mittlere Schrittwinkel von nur 100°.

Derivatio nominis: Nach dem sehr frühen Auftreten dieser bipeden Chirotherienfährte.

Die Fährten (Photo 1 und 2) stammen von zwei Reptilien, welche der gleichen Richtung folgten. Man könnte in den Eindrücken nur eine Fährte sehen (die Hände wären die eine und die Füße die andere Fährte). Doch die Mittellinien widersprechen dem, ferner der jeweilige Charakter der Fährten (Gangbreite, Schrittwinkel) und schließlich die Übereinstimmung der vermeintlichen Hände und Füße in Form und Größe kommt bei Reptilien nicht in Betracht. Die Plantigradie und die Klauen schließen auch Amphibien aus. Anzeichen auf Handeindrücke gibt es nur in einem Fall in 200 mm Abstand von einem Fuß.

Mit einer Ausnahme sind die Füße nicht gut erhalten, da sich viele Eindrücke auf der Platte überlagern; dennoch können diagnostische Merkmale erkannt werden: Die Phalangenpolster sind leicht abgedrückt – Zeh I zeigt zwei und II drei Polster. Zeh I hat Klauen mit rundlichem Umriß, die anderen erscheinen dreieckig und spitz. Auffällig groß ist der Winkel zwischen III. und IV. Zeh. Auffällig groß ist der Winkel zwischen III. und IV. Zeh. Ähnlichkeiten, mit Ausnahme von Zeh V, bestehen zu den Arten *I. herculis* und *I. soergeli* aus der Solling-Folge (vgl. HAUBOLD 1967, 1971 a, b) sowie zu *I. felenci* aus der Mitteltrias von Ostrand des französischen Zentralmassivs (vgl. COUREL und DEMATHIEU 1976). Allerdings liegt bei keiner dieser Arten Bipedie vor. Zeh V von *I. archaeum* ist wahrscheinlich reduziert oder zumindest nicht in Funktion, und das ist ein wichtiges Merkmal bei der Autopodenentwicklung der Archosaurier. Es muß hervorgehoben werden, daß ein solches Charakteristikum so früh, d. h. im Mittleren Buntsandstein, auftritt.

Bedeutsam für die paläontologische Deutung sind die Bipedie, die relativ hohe Gangbreite, der reduzierte V. Zeh, die Relationen Stride:Gangbreite = 1,9 und Stride:Fußlänge = 4,3, welche sehr niedrig für Chirotherien liegen. Angenommen wird ein entwickelter Archosaurier mit leichtem Vorderkörper. Dagegen war der hintere Abschnitt schwer und breit. Soweit bestimmbar beläuft sich

der Schulter-Beckenabstand auf 650...700 mm und die Länge der Hinterextremitäten auf 680...750 mm. Es dürfte sicher ein Thecodontier vorliegen, aber mit Tendenzen in Richtung Dinosaurier (oder Krokodile?).

3.

Schlußfolgerungen

Die beschriebenen Kleinfauen stammen von verschiedenen Lokalitäten und zwei Niveaus des Mittleren Buntsandsteins, dem Spessart-Fährten-sandstein (= Hessischer Chirotheriensandstein) der Hardeggen-Folge und dem Thüringischen Chirotheriensandstein der Solling-Folge.

Es liegen drei *Synaptichnium*-Arten vor. *S. primum* n. sp. aus der Hardeggen-Folge hat für Archosaurier sehr archaische Merkmale – Größenheteropodie und eidechsenähnliche Struktur der Autopoden, nur Zeh V ist chirotheroid. Das entspricht der ersten Entwicklungsstufe des Bewegungsapparates von Archosauriern. *S. cf. pseudosuchoides* dagegen ist ein klassischer Vertreter der Gattung, und *Synaptichnium* sp., wie das vorige aus der Solling-Folge, hat einen bereits weiter entwickelten Fuß. Zeh ist länger als IV und die Klauen kräftig. Später sind solche Formen unbekannt, d. h. *Synaptichnium* in der Mittel- und Obertrias zeigen nur klassische Proportionen. Möglicherweise wären in den vorliegenden Formen bereits höher entwickelte Reptilien zu sehen. Wenn also *S. primum* proterosuchid bis pseudosuchid und *S. cf. pseudosuchoides* pseudosuchid wäre, dann könnte *Synaptichnium* sp. (Platte Fritzl) sicher pseudosuchid oder ein prädinosauroider Thecodontier sein.

Brachychirotherium kuhni n. sp. (Solling-Folge) zeigt nach Eindrücken und Fährte die primitivsten Züge innerhalb der Gattung. Man kann folgern, daß Reptilien mit der Fußform der Brachychirotherien nicht auf *Synaptichnium* zurückgeführt werden können. Wahrscheinlich handelt es sich um verschiedene Stämme von Proterosuchia oder Eosuchia.

Isochirotherium archaeum n. sp. aus der Hardeggen-Folge ist gleichfalls eine sehr primitive Art der Gattung, verfügt dabei aber über so wichtige

Spezialisierungen wie reduzierten V. Zeh und bipeden Gang.

Für die Stratigraphie ergibt sich im Anschluß an die Ergebnisse von DEMATHIEU und HAUBOLD (1972) ergänzend der Nachweis von *Isochirotherium* schon in der Hardeggen-Folge. Das Erscheinen der anderen Taxa, insbesondere *Chirotherium* ab Solling-Folge, trifft unverändert zu.

Bemerkenswert sind die Faunen insofern, als sich erneut zeigt, daß sich bereits im Mittleren Buntsandstein viele Grundmerkmale der Fußentwicklung der Archosaurier herausgebildet hatten. Hauptbedeutung dessen ist, daß die Radiation der entwickelten Archosaurier-Fußstrukturen früh in der Trias erfolgten – vielleicht in der Untertrias, zu Beginn der Mitteltrias oder gar schon im Oberperm, wo nach CONTI u. a. (1977, 1980) die bisher ersten Archosaurier-Fährten vorkommen.

Literatur

BAIRD, D.:

Triassic reptile footprint faunules from Milford New Jersey. – In: Bull. Mus. compar. Zool. – Cambridge, Massachusetts. – 117 (1957), S. 449...520.

CHARIG, A. J., und H.-D. SUES:

Suborder Proterosuchia BROOM 1906. – In: Handbuch der Paläoherpetologie. – Stuttgart. – 13 (1976), S. 11...39.

CONTI, M. A. u. a.:

Tetrapod footprints of the „Val Gardena Sandstone“ (North Italy). – In: Palaeontogr. Italica, n. ser. – Pisa. – 40 (1977), S. 1...91.

–: A review of a group of permian tetrapod footprints from Northern Italy. – In: Mem. Sci. Geol. – Padova. – 34 (1980), S. 143...152.

COUREL, L., und G. DEMATHIEU:

Une ichnofaune reptilienne remarquable dans les Grés Triasiques de Largentière (Ardèche, France). – In: Palaeontogr. – Stuttgart. – A 151 (1976), S. 194...216.

DEMATHIEU, G.:

Les empreintes de pas de Vertébrés du Trias de la bordure Nord-Est du Massif Central. – In: Cahiers de Paléontol. – Paris: Centre National de la Recherche Sci. – (1970), S. 1...211.

DEMATHIEU, G., und H. HAUBOLD:

Stratigraphische Aussagen von Tetrapodenfährten aus der terrestrischen Trias Europas. – In: Geologie. – Berlin. – 21 (1972), S. 806...840.

EWER, R. F.:

The anatomy of the thecodont reptile *Euparkeria capensis* BROOM. — In: Phil. Trans. Roy. Soc. — London. — B 248 (1965), S. 379...435.

HAUBOLD, H.:

Eine Pseudosuchier-Fährtenfauna aus dem Buntsandstein Südthüringens. — In: Hall. Jb. Mitteldt. Erdgesch. — Leipzig. — 8 (1967), S. 12...48.

—: Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium. — In: Handbuch der Paläoherpetologie. — Stuttgart. — 18 (1971 a), S. 1...124.

—: Die Tetrapodenfährten des Buntsandsteins in der DDR und WD und ihre Äquivalente in der gesamten Trias. — In: Paläontol. Abh. — Berlin. — A 4 (1971 b), 3, S. 395...548.

KREBS, B.:

Ticinosuchus ferox n. g. n. sp. — Schweiz. Paläont. Abh. — Basel. — 81 (1965), S. 1...141.

—: Pseudosuchia. — In: Handbuch der Paläoherpetologie. — Stuttgart. — 13 (1976), S. 40...98.

KUPFAHL, H. G.:

Der Buntsandstein auf Blatt Schlitz in Hessen mit besonderer Berücksichtigung des Fährten sandsteins. — In: Notitbl. hess. Landesamt Bodenforsch. — Wiesbaden. — 89 (1961), S. 266...275.

—: Blatt Schlitz. — In: Erl. geol. Karte Hessen. — Wiesbaden. — 5323 (1965), S. 1...258.

LAEMMLEN, M.:

Die Aufteilung der Hersfelder Gruppe des Mittleren Buntsandsteins.

— In: Zeitschr. dt. geol. Ges. — Hannover. — 112 (1961), S. 491...512.

RICHTER-BERNBURG, G.:

Stratigraphische Synopsis des deutschen Buntsandsteins. — In: Geol. Jb. — Hannover. — A 25 (1974), S. 127...132.

WOODWARD, A. S.:

Notes on footprints from the Keuper of Staffordshire. — In: Geol. Magazine, n. ser., dec. 4. — London. — 9 (1902), S. 215...217.

