

***Brachychirotherium* aus dem Coburger Sandstein  
(Mittlerer Keuper, Karn/Nor) in Nordbayern**

***Brachychirotherium of the Coburger Sandstein  
(Middle Keuper, Carnian/Norian) of Northern Bavaria***

Mit 10 Abbildungen, 1 Tabelle und 6 Tafeln

CAROLINE KARL & HARTMUT HAUBOLD

**Zusammenfassung:** BEURLEN (1950) stellte *Brachychirotherium* nach Funden von Tetrapodenfährten aus dem Coburger Sandstein auf und grenzte den Formenkreis aufgrund der besonderen Fuß- und Handform von den bis dahin bekannten Chirotherien ab. Das war der Erstdnachweis eines neuen Ichnogenus im Sandsteinkeuper der Oberen Trias. In der vorliegenden Arbeit wurden das Originalmaterial von BEURLEN sowie weitere Funde aus dem Coburger Sandstein und anderen Horizonten des Sandsteinkeupers untersucht. Es handelt sich um Belegmaterial von *Brachychirotherium* begleitet von tridactylen Formen („*Coelurosaurichnus*“) und lacertoiden Formen (*Rhynchosauroides*) auf insgesamt 138 Sandsteinplatten. Die Revision von *Brachychirotherium* ergab die emendierte Diagnose des Ichnogenus ausgehend vom Genotypus *B. hassfurtense* und der nahestehenden Ichnospezies *B. thuringiacum* sowie die Festlegung der jeweiligen Lectotypen. *B. hassfurtense* ist auf den Typushorizont, den Coburger Sandstein in Nordbayern beschränkt. *B. thuringiacum* kommt im Coburger Sandstein, im liegenden Blasensandstein in Südthüringen und im hangenden Unteren Burgsandstein in Nordbayern vor. Nach Messungen an 60 Fußausgüssen erweisen sich die Kreuzachse sowie die Proportionen der Zehengruppe I-IV als maßgebliche Artkriterien. Die erstmalige Anwendung der Landmark-Analyse auf Tetrapodenfährten ergibt für *Brachychirotherium* Hinweise auf eine erweiterte ichnospezifische Differenzierbarkeit. Das sind Ansätze für weiterführende Studien zur Ichnologie von Tetrapoden mit Hilfe der Landmark-Analyse. Die vorliegende Arbeit ist insofern auch ein möglicher Ansatz zur Analyse der Trias-Chirotherien unter neuen Vorzeichen. Von den bisher 12 unter *Brachychirotherium* aus der Trias bestimmten Arten sind für das Ichnogenus nur die vier aus der Oberen Trias morphologisch signifikant: *B. hassfurtense*, *B. thuringiacum*, *B. parvum* und *B. eyermani*. Das bestätigen weitere Nachweise, welche aus der Passaic Formation und der Chinle Group in Nordamerika unter *Brachychirotherium* sp. sowie aus der Molteno Formation in Südafrika unter anderen Namen beschrieben worden sind. Für eine Deutung der Erzeuger stehen nach wie vor Pseudosuchia in der engeren Wahl, allerdings ohne nähere Präferenzen.

**Abstract:** After discoveries of tetrapod tracks from the Coburger Sandstein, BEURLEN (1950) introduced *Brachychirotherium*, for which the track-forms appear separate from the hitherto known chirotherians by their particular morphology of pes and manus. This was the first record of a new ichnogenus from the Sandsteinkeuper of the Upper Triassic. The present study deals with the original specimens of BEURLEN, and additional material of the Coburger Sandstein and other horizons of the Middle Keuper. On the 138 track-bearing sandstone slabs, *Brachychirotherium* is associated with tridactyl tracks („*Coelurosaurichnus*“), and lacertoid tracks (*Rhynchosauroides*). The emended diagnosis of *Brachychirotherium* concerns principally the genotype, *B. hassfurtense*, and the near related ichnospecies *B. thuringiacum*, together with the establishment of the lectotypes for both. *B. hassfurtense* is restricted to the type horizon, the Coburger Sandstein, *B. thuringiacum* is recorded from the Coburger Sandstein, from the underlying Blasensandstein of Southern Thuringia, and from the lower Burgsandstein of Northern Bavaria. As a result of the measurements of 60 pes tracks, the cross-axis, and the proportion of the digit groups I-IV are the most significant criteria for the ichnospecies. The first application of the landmark analysis to discriminate tetrapod tracks points to additional possibilities for the differentiation of ichnospecies within *Brachychirotherium*. This is, moreover, a working hypothesis for possible progress in the taxonomy of the tetrapod ichnology with the methods of the landmark analysis. This paper could be an hypothesis for the analysis of the Triassic chirotherians along new lines. From the former twelve determined ichnospecies of *Brachychirotherium* from the Lower to Upper Triassic, only the four ichnospecies of Upper Triassic age are morphologically significant: *B. hassfurtense*, *B. thuringiacum*, *B. parvum* and *B. eyermani*. This significance is confirmed by records from the Passaic Formation and from the Chinle Group in North America published under *Brachychirotherium* sp., and by specimens described under different names from the Molteno Formation in South Africa. The interpretation of the trackmakers now concerns, as before, the Pseudosuchia, but without special preferences.

## 1 Einleitung

Fährten, bzw. Ausgüsse und Eindrücke der Hände und Füße von Reptilien, aus dem Keuper von Franken hat erstmals v. GÜMBEL 1887 in den Erläuterungen zur Geologischen Karte Blatt Bamberg (Nr. XIII) erwähnt. v. GÜMBEL spricht allgemein von Fußausgüssen einer Art von Chirotherien in den Hauptsandsteinbänken des Coburger Sandsteins. THÜRACH (1888/89) beschreibt handgroße, den Chirotherienfährten des Buntsandsteins ähnliche Fußausgüsse im Coburger Sandstein von Nordfranken und im benachbarten thüringischem Gebiet. Bis 22 mm große Fährten eines fünfklappigen Sauriers konnten auch in der Schicht c des Blasensandsteins von Sachsen bei Ansbach gefunden werden. Im Jahr 1894 fand v. GÜMBEL im Blasensandstein und erstmals im stratigraphisch älteren Benker-Sandstein von Bayern chirotherienartige Fußspuren. Bei der geologischen Aufnahme der Blätter Heldburg, Rieth (v. BEYSLAG 1895a, b) und Römheld (PRÖSCHOLDT 1895) gelangen weitere altersgleiche Funde von chirotherienartigen Fährten und dreizehigen Fährten in den stärkeren Sandsteinbänken, km4 ζ, Unterer Sandsteinkeuper, zwischen den Lehrberg-Schichten und dem Coburger Sandstein in Nordbayern und Südthüringen. WEIß (1934) berichtete über Vorkommen im Blasensandstein von Bayern. Aus der ständigen Zunahme von Funden im Keuper von Bayern sowie Baden Württemberg und Südthüringen resultierten zahlreiche Einzelabhandlungen.

Aus Bayern konnten Funde im Benker-Sandstein (HAARLÄNDER 1938, REHNELT 1950, 1952, 1959, 1960, 1983, WEISS 1976), im Ansbacher Sandstein (HELLER 1952), im Blasensandstein (HAARLÄNDER 1938, KUHN 1936, 1937, WEIß 1934, 1976), im Coburger Sandstein (BEURLIN 1950, v. FREYBERG 1965a, HELLER 1956, 1958, KUHN 1956, 1958c), im Unteren Burgsandstein (AUMANN 1957, 1960) und in den Sandsteinen des Rhät (KUHN 1955) beschrieben werden.

## 2 Fundschichten und Fundpunkte

Der überwiegende Teil des behandelten Materials, stammt aus der obertriassischen Schichtenfolge des Coburger Sandsteins der Haßberge von Nordbayern (Abb. 1).

Die Schichtenfolge des Keupers hat in Bayern eine maximale Mächtigkeit von über 500 m. Gegliedert wird der Keuper in den Unteren Keuper (Lettenkohlenkeuper, ku) mit einer Mächtigkeit von ca. 50 m, in den Mittleren Keuper mit einer

Aus Südthüringen stammen die Funde von RÜHLE v. LILIENSTERN (1938) im Blasensandstein.

In Baden-Württemberg handelt es sich um Nachweise im Kieselsandstein (OBERMEYER 1912) und im Unteren Stubensandstein (v. HUENE 1935, 1943, HADERER 1988, 1990, 1991, 1992, 1996).

Die vorliegende Arbeit basiert auf einer Diplomarbeit am Institut für Geowissenschaften und Geiseltalmuseum der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, mit der Aufgabenstellung, das von BEURLIN (1950) eingeführte Ichnogenus „*Brachychirotherium*“ nach Funden aus dem Coburger Sandstein von Nordbayern (Blatt Haßfurt, Blatt Ebern) neu zu bearbeiten und gegebenenfalls zu revidieren (KARL 1997b). Berücksichtigt wurden ferner Belege aus dem Niveau des Blasensandsteins des Mittleren Sandsteinkeupers (km4 ζ) von Südthüringen bei Rudelsdorf (Blatt Rodach), Gleicherwiesen (Blatt Römheld und Blatt Rieth, RÜHLE v. LILIENSTERN 1938) und aus den oberen Lagen des Unteren Burgsandsteins (Km6, Mittlerer Sandsteinkeuper, Karn-Nor) bei Löbelstein bei Coburg (Blatt Coburg, AUMANN 1957).

BEURLIN (1950) hatte nach Funden aus dem Coburger Sandstein *Brachychirotherium* mit der Ichnospezies *B. hassfurtense* in einer mehr vorläufigen, informativen Form eingeführt. Seitdem wurde das Material weder untersucht noch wurden damit Funde aus anderen Schichten des Keupers und der tieferen Trias unmittelbar verglichen, die seither unter *Brachychirotherium* beschrieben worden sind. Das Ziel der Arbeit ist es, das Ichnotaxon *B. hassfurtense* ausgehend von dem Typushorizont und dem Typusmaterial zu präzisieren, gegen *B. thuringiacum* und *B. coburgense* aus dem Keuper abzugrenzen und eine Basis für Vergleiche und Revisionen der *Brachychirotherien* aus der Trias zu schaffen.

Mächtigkeit von ca. 400 m (Gipskeuper, kmg, 150 m mächtig und Sandsteinkeuper, kms, 250 m mächtig), sowie in den Oberen Keuper (Rhät, ko) mit einer Mächtigkeit von ca. 30 m (Abb. 1).

Die verwendete Gliederung des Keupers folgt den traditionellen Prinzipien und stellt diesen die neue Formationsgliederung zur Seite (BEUTLER 1998), dazu auch Tabelle 1.

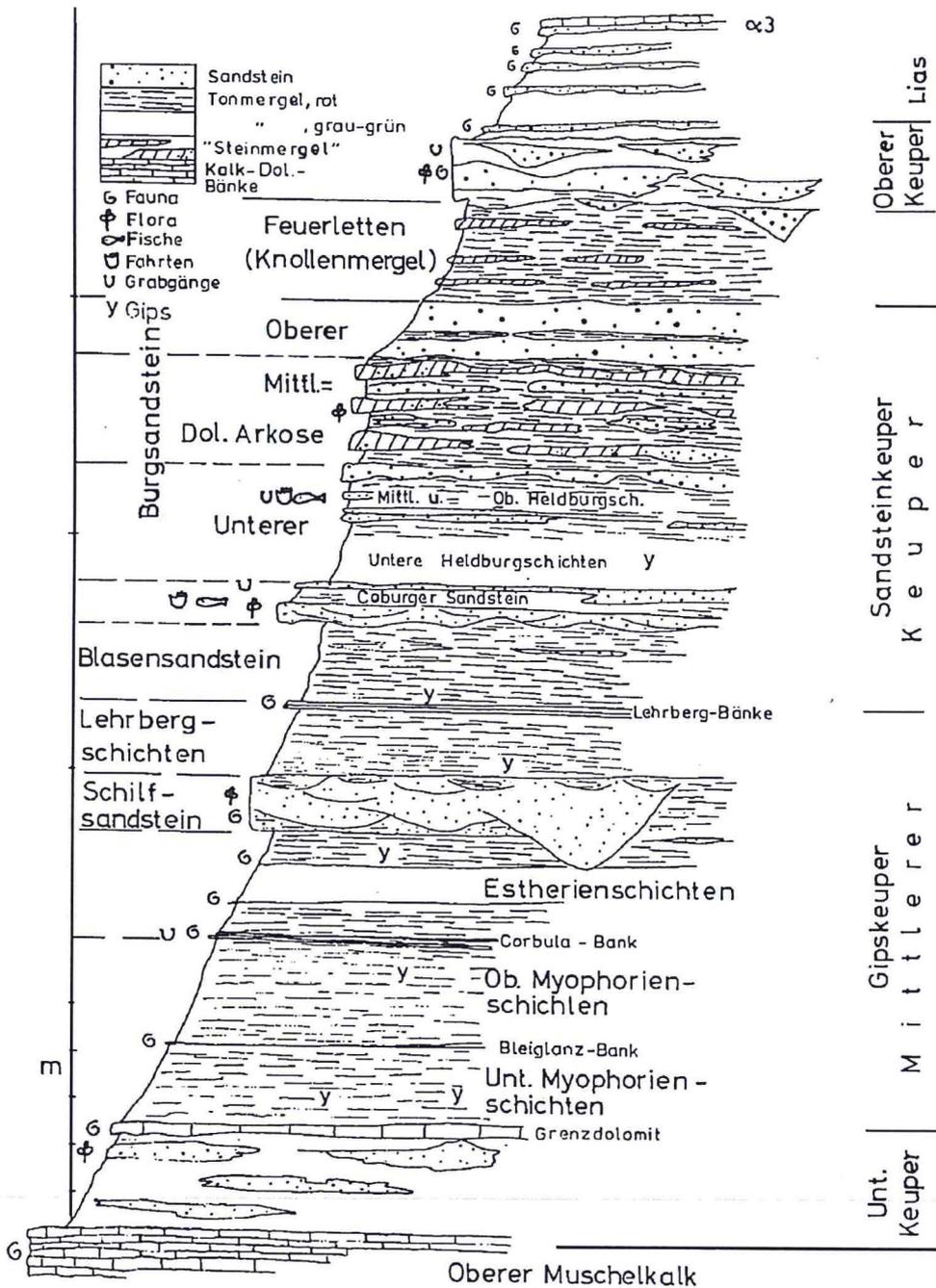


Abb. 1:  
Schematisches Profil der Schichtenfolge des Keupers in der Umgebung von Römhild (Südhüringen). Position der fährten-führenden Horizonte: Blasensandstein, Coburger Sandstein, Unterer Burgsandstein. Nach MENZEL & SCHRÖDER 1994.

Tab. 1: Gegenüberstellung der neuen und älteren stratigraphischen Bezeichnungen der Schichtglieder in der süddeutschen Randfazies des Keupers, in Anlehnung an BEUTLER (1998).

neue Bezeichnung	ältere Bezeichnung
Trossingen-Formation (kmT)	Feuerletten in Bayern, Knollenmergel in Baden-Württemberg
Löwenstein-Formation (kmLO)	Burgsandstein in Bayern bzw. Stubensandstein in Baden-Württemberg
Mainhardt-Formation (kmM)	unterer Teil der Heldburg-Stufe (THÜRACH) in Bayern bzw. Obere bunte Mergel in Baden-Württemberg
Hassberge-Formation (kmH)	Stufe von Blasensandstein und Coburger Sandstein nach THÜRACH in Bayern bzw. nach ALBERTI in Baden-Württemberg
Steigerwald-Formation (kmSW)	Lehrberg-Schichten in Bayern, Rote Wand und Lehrberg-Bänke in Baden-Württemberg (mit Ansbacher Sandstein)
Benk-Formation (kmB)	Benker-Sandstein in Bayern

## Fundbereich A - Coburger Sandstein

Nordbayern, Blatt Haßfurt: Steinbrüche östlich über Zeil-Schmachtenberg, westlich Hassfurt (Abb. 2), im Schichtniveau des Coburger Sandsteins (KmC, Unterer Sandsteinkeuper, Hassberge-Formation, Karn/Nor).

Bisher beschriebene Ichnotaxa:

*Brachychotherium hassfurtense* BEURLIN, 1950,  
*Rhynchocephalichnus franconicus* HELLER, 1956 und  
*Coelurosaurichnus kehli* BEURLIN, 1950.

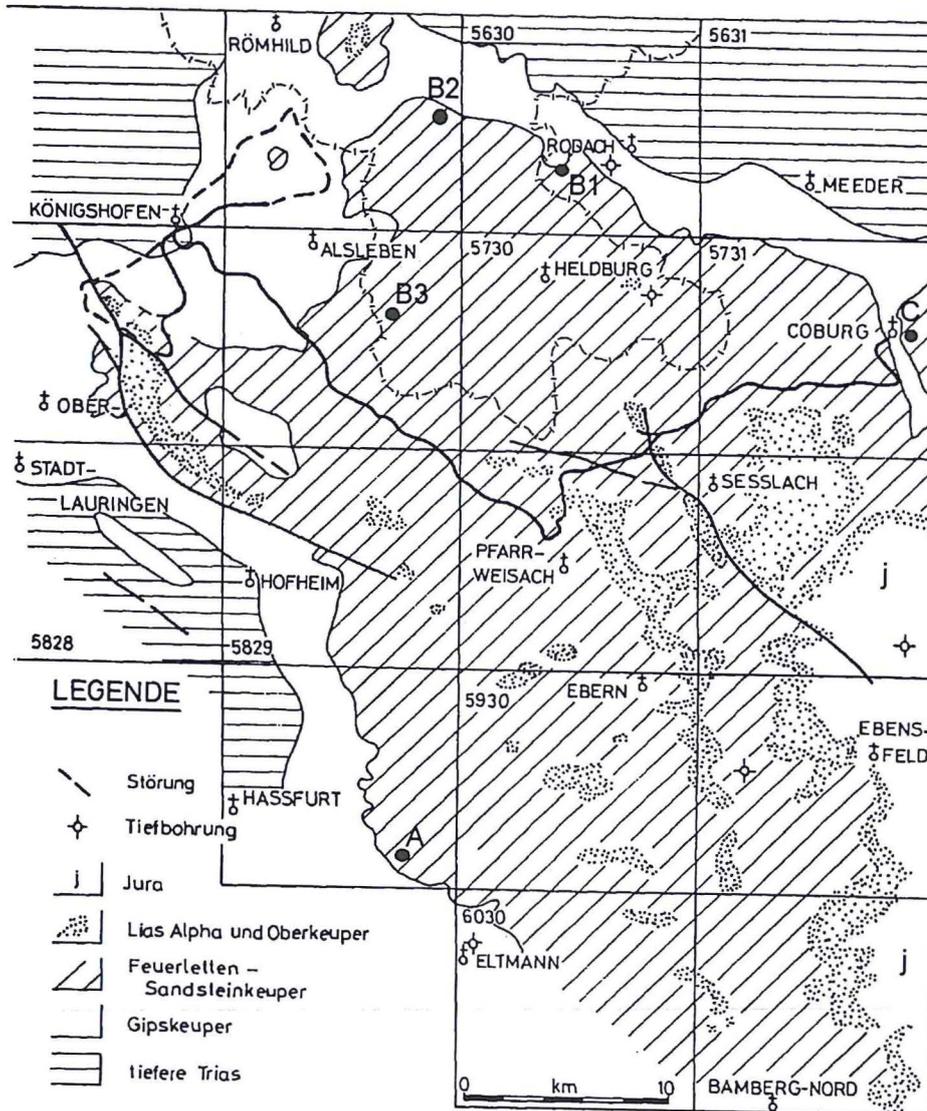


Abb. 2:

Die Fundpunkte des bearbeiteten Materials.

Fundbereich A: Coburger Sandstein, Zeil-Schmachtenberg (Nordbayern).

Fundbereich B: Blasensandstein  
 B1 - Rudelsdorf bei Rodach  
 B2 - Gereuth bei Gleicherwiesen  
 B3 - Rieth (Südthüringen).

Fundbereich C: Unterer Burgsandstein, Löbelstein bei Coburg (Nordbayern).

Nach KREGGE & SCHRÖDER 1981.

Der Coburger Sandstein wird zum Sandsteinkeuper gestellt und liegt nach MENZEL & SCHRÖDER (1994) im Karn, bzw. nach BEUTLER (1998) im Nor. In der zuletzt zitierten Übersicht ist angemerkt, daß die Korrelation des Keupers mit den chronostratigra-

phischen Stufen nicht exakt ist. Nach BEUTLER (1998) wird die Grenze Karn/Nor unterhalb der Lehrberg-Schichten angesetzt, wonach alle hier betrachteten Fährtenhorizonte im Nor liegen würden. Die Schichtenfolge des Coburger Sandsteins besteht aus

bis zu 8 m mächtigen Sandsteinbänken fluviatilen Ursprungs, in Wechsellagerung mit graugrünen und rötlichen Letten und Tonen. Nach THÜRACH (1888/89) beschränkt sich die typische Ausbildung auf das Gebiet nördlich des Mains, die südlichen Haßberge. Hier liegt der Sandstein meist in weißer Farbe, feinkörnig und oft als Rinnensandstein vor. In diesen Bereich gehören auch die Steinbrüche, aus denen das Belegmaterial überwiegend stammt: Zeil-Ziegelanger und Ebelsbach. Die Mächtigkeit des Sandsteins ist mit 3-8 m im Bereich des Maintales und südlich Coburg am größten. Nach Norden, in den nördlichen Haßbergen, werden die Sandsteinbänke immer geringmächtiger und der Anteil der zwischengeschalteten Letten und Tone nimmt mit der Annäherung an das Beckenzentrum, proportional zu (KARL 1997a).

Der überwiegende Teil des berücksichtigten Materials der Sammlung KEHL stammt aus dem Gebiet um Zeil-Ebelsbach. v. FREYBERG (1965b) stellte den Coburger Sandstein dieses Raumes als Beispiel einer epikontinentalen Schichtenfolge vor. In dieser Arbeit sind die Fährten-, Fisch- und Pflanzenfunde von KEHL in den Profilen der Steinbrüche aufgezeigt und in diesem Zusammenhang Korrelationsprobleme der Schichtenfolge geklärt worden. So besteht der Horizont des Coburger Sandsteins im Gebiet von Zeil-Ebelsbach aus einer 15 m - 18 m mächtigen Folge von Sandsteinbänken, roten und grünen Letten, Sandschiefern und verockernden dolomitischen Karbonatbänken. Diese Folge läßt sich in 12 Schichtgruppen aufteilen, in die fünf wechselnd mächtige Sandsteinhorizonte eingeschaltet sind, darunter die Bänke 1 Ri, 3 Ri, 9 Ri und 11 Ri als Rinnen mit erodiertem Untergrund. Diese Rinnensandsteine bilden die bis zu 8 m mächtigen Werksandsteine, die als „Bildhauer-Sandstein“, „Eltmanner-Sandstein“ oder auch als „Weißer Mainsandstein“ bezeichnet werden.

Nicht jeden der Funde von Herrn KEHL konnte v. FREYBERG (1965a) einem bestimmten Schichthorizont innerhalb des Coburger Sandsteins zuweisen, sondern lediglich die fährtenführenden Schichtniveaus in den Profilen der Steinbrüche aufzeigen. Die „fossilführende Schicht I“ von KEHL in der Heldburgstufe ist nur ein Einzelhinweis (v. FREYBERG 1965b: 14, Profil 3 A): „Hier gehen wir von Steinbruch 3 aus, welcher von allen Brüchen das vollständigste Profil aufweist und außerdem (zusammen mit dem dicht benachbarten Steinbruch 4) alle Fische und Pflanzen sowie fast alle Fährten der Sammlung KEHL geliefert hat.“ Danach ist als Fundort

für die Mehrzahl der Fundstücke mit gleicher bis ähnlicher lithologischer Ausbildung dieser Steinbruch anzunehmen. Eine genaue stratigraphische Zuweisung der Belegstücke mit stärker abweichender lithologischer Beschaffenheit, ist somit nicht möglich.

Von den bei v. FREYBERG (1965b) näher behandelten Profilen fanden sich fährtenführende Horizonte in drei Steinbrüchen. Es sind die Brüche Nr. 3 ZANTHIER (nach v. FREYBERG der Hauptfährtenbruch), Nr. 4 STARK östlich von Zeil und Nr. 9 südöstlich von Dörflis. Entdeckungen von neuem Material gelang in den Brüchen Nr. 10 GLEUSSNER bei Neubrunn und Nr. 16 westlich der Schönbachmühle. In diesem Bereich wurden von Herrn R. STAHL und den Verfn. zusammenhängende Fährtenfolgen beobachtet, deren Bergung und Dokumentation leider nicht realisiert werden konnte.

Die Belegstücke aus dem Coburger Sandstein von Zeil-Ziegelanger sind überwiegend Fußausgüsse, mitunter ist auch der Ausguß der Hand vorhanden. Nur in wenigen Fällen lagen die Positivplatten vor, d. h. die Eindrücke. Über 90% der Stücke sind auf einem feinkörnigen, graugrünen Sandstein überliefert, mit einem hohen Anteil von Muskovit und Biotit sowie siltigen und tonigen Zwischenlagen. Einige Stücke enthalten auf der Ausgußunterseite grünliche Tonlinsen von bis zu 1 cm Durchmesser. Meist ist das Gestein porös und löst sich in einzelne Blättchen auf. Das bewirkt mitunter, daß die Fuß- und Handausgüsse oft fragmentarisch und deformiert erhalten sind. So erweist sich die Begrenzung der Zehenausgüsse gegenüber dem umgebenden Gesteinsmaterial als unklar. Besonders an den Rändern der Fußausgüsse sind zentimeterdicke striemenartige Wülste zu erkennen, welche die ursprüngliche Form und Größe des Fußes und der Hand verfremden und so eine genaue Messung erschweren können.

Die Ursache dieser Bildungen liegt vermutlich im Aufsetzen des Fußes und der Hand in relativ feuchten bis schlammigen Untergrund, die Konsistenz des Substrats ließ nur eine undeutliche Erhaltung der Eindrücke und der späteren Ausfüllungen zu. Die striemenartigen Wülste an den Rändern und den mittleren Bereichen der Ausgüsse, lassen sich durch ein Zusammenschieben des tonigen Schlammes durch den Druck der Last des Tierfußes erklären. Die teilweise entlang einzelner Zehenausgüsse beobachteten Striemen entstanden vermutlich beim Eintreten und Herausziehen des Fußes aus dem wassergesättigten Sediment.

## Fundbereich B - Blasensandstein

Dieser Bereich liegt in Südthüringen auf den Geologischen Blättern Rodach, Römhild und Rieth, im Niveau des Blasensandsteins (Km 4ζ, Unterer Sandsteinkeuper, Hassberge-Formation, Karn/Nor). RÜHLE VON LILIENSTERN (1938) beschrieb unter

*Chirotherium thuringiacum* 8 Funde von Fuß- und/oder Handausgüssen von insgesamt drei Lokalitäten (Abb. 2):

- 1 km südsüdwestlich Rudelsdorf (Blatt Rodach),
- 1,5 km südöstlich von Gereuth in der Flur

Gleicherwiesen und

■ 1,5 km südwestlich von Rieth, sog. „Plattenbruch“. Alle drei Vorkommen zeigen eine ähnliche lithologische Ausbildung.

Die Überlieferung der Funde aus dem Blasensandstein gleicht lithologisch denen des

### Fundbereich C - Unterer Burgsandstein

Von Löbelstein bei Coburg (Blatt Coburg, Abb. 2), im Niveau der oberen Lagen des Unteren Burgsandsteins (Km6, Mittlerer Sandsteinkeuper, Löwenstein-Formation, Karn/Nor) beschrieb AUMANN (1957 und 1960) *Brachychirotherium coburgense*.

Die Funde wurden in den Jahren 1955 und 1959 in Löbelstein während Grabungsarbeiten an einem Hanggrundstück entdeckt, an der Unterfläche eines Sandsteinblockes als „...seltsam erhabene, handähnliche Bildung“. Die Stücke kamen in das Naturwissenschaftliche Museum Coburg. AUMANN (1960) stellt die Sandsteinbank in den Unteren Burgsandstein. Der Sandstein ist äußerlich von rotbrauner Farbe, sonst weiß bis grünlich und feinkörnig ausgebildet. Die Sandsteinbank ist lokal begrenzt und ca. 50 cm mächtig. Im Liegenden folgt eine mm- mächtige grünliche Lettenschicht, auf die

Coburger Sandsteins. Der graugrüne Sandstein ist feinkörnig mit einem höheren Tonanteil, welcher die Festigkeit des Gesteins herabsetzt. Die meisten Stücke sind fragmentarisch und zeigen nur einzelne Zehen. Näheres dazu in der Diskussion zu *Brachychirotherium thuringiacum*.

wiederum eine Sandsteinbank folgt. Nach LORETZ (1895) umfaßt die Stufe km6 die Schichtenfolge, die sich im Hangenden des Coburger Sandsteins (km5) und im Liegenden der Arkosedolomitstufe befindet. Die Stufe km6 besteht aus bunten Keuperletten mit weißen Sandsteinbänken, stärkeren Sandsteinbänken (km6  $\vartheta$ ) und Gipsmergeln.

Das wichtigste Exemplar des Vorkommens ist ein pentadactyler Fußausguß, erhalten in rötlichweißem Feinsandstein von leicht quarzitischer Bindung. Aufgrund dieser Bindung und dem Fehlen von Tonanteilen ist die Überlieferung sehr gut. An dem Ausguß konnten keine Striemungswülste und andere Strukturen, die auf eine Verfremdung der Form hindeuten, beobachtet werden. Allerdings geht der Zeh V ohne klar erkennbare Begrenzung in die Gesteinsoberfläche über.

## 3 Arbeitsmethodik und Material

### Fährtenterminologie

In der Beschreibung der fossilen Tetrapodenfährten wird an die Ausführungen bzw. die Terminologie von PEABODY (1948), HAUBOLD (1966, 1967, 1971a, b und 1984) und LEONARDI (1987) angeknüpft. Da nur Einzeleindrücke- und Ausgüsse vorliegen, sind die Termini zur Beschreibung von Fährten, d. h. Eindruckfolgen wie **Gangbreite**, **Fährte**, **Stride** (Doppelschritt bzw. einseitiger Schritt), **Pace** (einfacher Schritt), **Schrittwinkel**, **Übertreten** eines Handeindrucks durch den folgenden Fußendruck sowie die **Fuß-** oder **Handstellung** zur Mittellinie von nachgeordneter Bedeutung.

Im Vordergrund stehen in Abhängigkeit von den Besonderheiten des Materials Begriffe wie **Eindruck** (Trittsiegel) von Fuß bzw. Hand, entstanden durch das Eindrücken in eine weichere Unterlage, überliefert als **Relief** - (konkaves) **Epi-relief** (Positivfläche, Vertiefung, Eindruck) oder häufiger als (konvexes) **Hyporelief** (Negativfläche, Ausfüllung, Ausguß). **Einzelfährte**, bezeichnet einzelne, zusammengehörige Hand- und Fußindrücke. Der zentrale **Meßpunkt** (Mittelpunkt) liegt am Ende des freibeweglichen Teiles des dritten Zehs: Mittelpunkt von Fuß und Hand, zur Ermittlung von Schrittmaß und Schrittwinkel. **Abstand**, **A**, der Meßpunkte von Hand und Fuß innerhalb der Einzelfährte. **Fuß**: Fußlänge (**pL**), parallel zum III. Strahl; Fußbreite (**pV**),

senkrecht zum III. Strahl; **Zehen I, II, III, IV und V**; **freie Länge**, Länge des freibeweglichen Teiles; **gesamte Länge** mit Metatarsalphalangenpolster und Länge der Klauen.

Für *Brachychirotherium* sind vor allem die Proportionen der Zehengruppe I-IV einschließlich der Metatarsalphalangenverbindung und deren proximale Begrenzung charakteristisch (Abb. 3). Die **Hand** charakterisieren Länge (**mL**) und Breite (**mV**), sonst wie beim Fuß. **Zehwinkel**, Winkel zwischen verschiedenen Zehachsen, Fuß  $\gamma\text{p}$ , Hand  $\gamma\text{m}$ . **Kreuzachse**, Winkel zwischen der Querverbindung der Metatarsalphalangenpolster I bis IV und der Achse des III. Strahles, Fuß  $\delta\text{p}$ . **Longitudinalachse**, in diesem Bereich der Hauptbelastung parallel zur Mittellinie befinden sich die längeren Zehen und diese zeigen teilweise deutlicher ausgeprägte Eindrücke von Polstern. **Rechts** und **links**, werden bei Bedarf vereinfachend so gebraucht, wie es die jeweilige Fläche zeigt, ob Positiv- oder Negativfläche. Die Zehen können eine **Klaue** (Kralle) zeigen. **Spur/ Marke** bezeichnet extramorphologische Erscheinungen, die während der Bewegung entstanden sind. Hierzu gehören Furchen, hervorgerufen durch Zehenspitzen oder Klauen sowie Merkmale des Rutschens und Gleitens in bzw. auf dem Substrat.

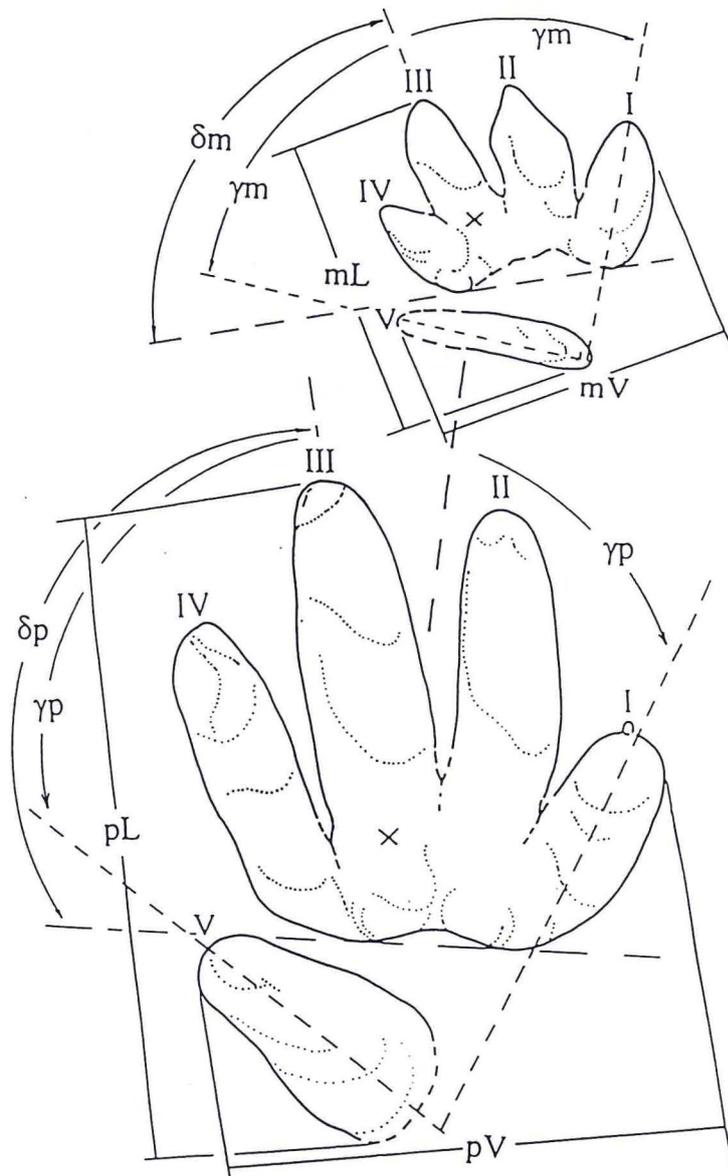


Abb. 3:  
Meßschema für Hand- und  
Fußausgüsse bzw. Eindrücke am  
Beispiel von *Brachychirotherium*  
*thuringiacum* (MB 1969.54.244,  
Lectotypus). Abkürzungen sind  
im Text erläutert.

### Materialaufnahme

Alle Meßwerte wurden unter Konzentration auf vollständige Ausgüsse ermittelt. Fragmentarisches Material, einzelne Zehenausgüsse oder Zehenfragmente, blieb unberücksichtigt. Bei wenig klar abgrenzbaren Ausgüssen (abgesprungene Ausgußbereiche, undertracks, verrutschter Ausguß ect.) sind die Werte mit einer Tilde und/oder mit einem Fragezeichen versehen.

Die Spurenflächen wurden unter seitlich einfallendem Licht fotografiert, das je nach Ausbildung und Lage der Ausgüsse und Eindrücke zu

deren bestmöglichen Wiedergabe ausgerichtet wurde. Eine Färbung oder Umrandung wurde wegen möglicher subjektiver Beeinflussung der Eindruckbilder nicht vorgenommen. Anfärbungen und Umrandungen von Eindrücken durch frühere Bearbeiter blieben unberücksichtigt. Die Informationen durch die Fotos sind mit Umrißzeichnungen ergänzt. Von wichtigen Belegstücken wurden Abgüsse aus Latex, Plastik oder Gips hergestellt.

### Numerierung, Inventarisierung

Wenn das Belegmaterial in einer Sammlung nicht inventarisiert war, wurde fortlaufend nummeriert unter dem Kennbuchstaben „F“ für Fährtenmaterial. Ein nachgestellter Buchstabe „a“ und „b“ bezeichnet die Positiv- und die Negativerhaltung. Wenn vorhanden und erkennbar ist eine frühere Numerierung mit aufgeführt. Die von Herrn KEHL vergebene

Stücknummer ist getrennt durch einen Doppelpunkt der „F-Numerierung“ nachgestellt. Unter den 138 gesichteten und aufgenommenen Fährtenplatten aus dem Keuper von Süddeutschland enthalten 62 Stücke *Brachychirotherium* und 76 Stücke andere Formen, die nicht Gegenstand dieser Abhandlung sind.

## Die Landmark-Analyse

Zur ergänzenden Darstellung von Ähnlichkeiten und Unterschieden der Fußausgüsse wird erstmals die Landmark-Methode hinzugezogen. Dabei wurden markante, jeweils vergleichbare Punkte ausgewählt. Die Verbindung dieser Fixpunkte durch Linien ergibt dann jeweils eine geometrische Form, ein Polygon, gleichsam eine Abstraktion des Fußausgusses. Damit lassen sich die Formen anschaulich aufzeigen und teilweise besser gegeneinander abgrenzen, als dies anhand einer tabellarischen Auflistung von Meßwerten oder deren statistischer Analyse der Fall ist.

Die Bezugspunkte der Fußausgüsse sind (vgl. Abb. 4 und 10)):

- a) Zehenspitze von Zeh I (ohne Klaue)
- b) Zehenspitze von Zeh II (ohne Klaue)
- c) Zehenspitze von Zeh III (ohne Klaue)
- d) Zehenspitze von Zeh IV (ohne Klaue)
- e) Mittelpunkt des Außenrandes von Zeh I
- f) Mittelpunkt des Außenrandes von Zeh IV

- g) unterer Zehenrand von Zeh III (in den meisten Fällen die maximale Länge der Zehengruppe I-IV)
  - h) Zehenspitze von Zeh V (ohne Klaue, wenn vorhanden, in Verbindung mit Punkt f, gestrichelte Linie)
  - i) unterer Zehenrand von Zeh V (wenn vorhanden, in Verbindung mit Punkt g), gestrichelte Linie).
- Die Verbindung von Punkt h und i (gestrichelte Linie) gibt die Achse von Zeh V an.

Für erste Vergleiche werden die jeweiligen Polygone übereinander projiziert, ausgehend von einer Grundlinie. Im Falle der untersuchten Brachychirotherien wird hierfür die Verbindung der Punkte g und f gewählt. Wie bei den Meßwerten erfolgt eine Konzentration auf die Zehengruppe I-IV. Als sinnvoll erweist es sich, möglichst nur vollständig überlieferte Exemplare einzubeziehen, so entfallen auch stark extramorphologisch geprägte Eindrücke und Ausgüsse.

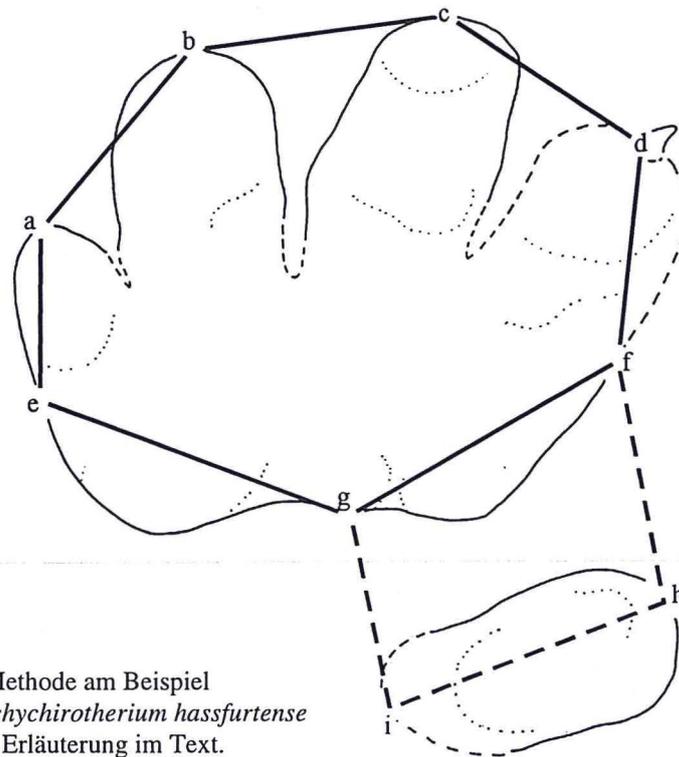


Abb. 4:  
Fixpunkte der Landmark-Methode am Beispiel des Fußausgusses von *Brachychirotherium hassfurtense* (UEN F22: 1, Lectotypus). Erläuterung im Text.

## Herkunft des Materials

Sammlungen, aus denen Material bearbeitet wurde, und die Abkürzungen, die im Text zur Kennzeichnung der Stücke verwendet wurden:

**UEN** - Universität Erlangen-Nürnberg, Institut für Paläontologie in Erlangen

**NKMB** - Naturkunde-Museum Bamberg

**NMC** - Natur-Museum Coburg

**MB** - Museum für Naturkunde an der Humboldt-Universität Berlin

**NHMS** - Naturhistorisches Museum, Schloß Bertholsburg, Schleusingen

## 4 Systematische Paläontologie

### Ichnogenus *BRACHYCHIROTHERIUM* BEURLEN, 1950

- 1950 *Brachychirotherium* n. g. - BEURLEN, S. 311  
 1957 Brachychirotherian group - BAIRD, S. 473  
 1967 Brachychirotherien-Gruppe - HAUBOLD, S. 34  
 e.p.1971a *Brachychirotherium* - HAUBOLD, S. 55  
 e.p.1971b Brachychirotherien-Gruppe - HAUBOLD, S. 477

**Genotypus:** *Brachychirotherium hassfurtense* BEURLEN, 1950 (S. 312, Abb. 2, Fig. 1). Als einheitliche Schreibweise wird die konsequent latinisierte Form *hassfurtense* vorgeschlagen. BEURLEN verwendete bei der Erstbeschreibung neben *ss* auch *ß*.

**Weitere Ichnospezies aus dem Keuper:** *B. thuringiacum* (RÜHLE v. LILIENSTERN, 1938) Originalabbildungen: Taf. II, Fig. 1 und 2 sowie Taf. III, Fig. I.

**Geologisches Alter:** Mittlerer Sandsteinkeuper, Karn/Nor (Obere Trias)

**Diagnose, emendiert:** Quadrupede Chirotherien mit plantigrader bis semidigitigrader Fuß- und Handstellung. Pentadactyler Fuß- und Handeindruck von rundlicher bis ovaler Form mit breiter Sohlenfläche, Fußzehengruppe I-IV fast so breit wie lang und unter einem Winkel von über 40° gespreizt, mäßig gespreizte Zehen relativ kurz und plump entwickelt mit kräftigen, rundlichen Polstern und schmalen Klauen, Zehen III und II am längsten, Zeh IV immer überliefert. Fußzeh V mit einem vom Metatarsalphalangenpolster nicht oder nur mäßig abgesetzten Phalangensegment, dieses ist meist schräg nach vorn gerichtet, niemals umgebogen. Im Vergleich zum Fuß ist der pentadactyle Handeindruck kleiner, Handzehengruppe I-IV meist breiter als lang, sonst wie Fuß. (Fährten noch nicht im Detail dokumentiert.)

Die Diagnosen früherer Bearbeiter liegen dieser Form zugrunde. Die Fassungen lauten im Original wie folgt:

BEURLEN (1950, S. 316):- „*Brachychirotherium* umfaßt *Chirotherium*-Fährten von semidigitigradem Charakter mit kurzen, plumpen, sich stark spreizenden Zehen, schräg nach vorn gerichteter 5. Zehe und verkürzter Metatarsalregion, wohl infolge Steilstellung der Metatarsalia.“

BAIRD (1957, S. 473, nach HAUBOLD 1967): „Spezialisierte Obertrias-Chirotherien, denen ein vom Metatarsalphalangenpolster getrenntes, daumenartiges fünftes Phalangensegment fehlt.“

HAUBOLD (1967, S. 34): „Neue Definition aufgrund des Vorkommens der Gruppe im Buntsandstein: Trias-Chirotherien mit dicken, rundlichen Polstern und schmalen Klauen, breiter Sohlenfläche, Fußzeh V großes Metatarsalphalangenpolster mit nicht oder kaum abgesetztem Phalangensegment.“

Weitere Ichnospezies sind benannt oder zu *Brachychirotherium* gestellt worden aus folgenden

Abschnitten der Trias:

- Buntsandstein (Skyth-Anis), Deutschland: *B. harrasense* (HAUBOLD, 1967); *B. praeparvum* (HAUBOLD, 1967); *B. hessei* (SOERGEL, 1925); *B. paeneparvum* DEMATHIEU & LEITZ, 1982;
- Mittlere Trias (Anis-Ladin), Frankreich: *B. gallicum* (WILLRUTH, 1917, nach DEMATHIEU, 1984), *B. circaparvum* DEMATHIEU, 1971; *B. tintanti* DEMATHIEU, 1971; *B. lorteti* (HAUBOLD, 1970a), *B. pachydactylum* DEMATHIEU & GAND, 1973;
- Obere Trias (Karn-Nor), Nordamerika: *B. parvum* (C. H. HITCHCOCK, 1889); *B. eyermani* (BAIRD, 1957).

BAIRD (1957) und HAUBOLD (1967, 1971a) haben die Diagnose von BEURLEN präzisiert, wobei HAUBOLD (1967) den Nachweis der Gruppe auf den Buntsandstein erweitert hat. Nach den nunmehr vorliegenden Erkenntnissen der Verf. ist aber die Zugehörigkeit der Arten aus dem Buntsandstein und aus der Mittleren Trias zur Gruppe der Brachychirotherien bzw. zu dem primär nach Funden aus dem Keuper eingeführten Ichnogenus *Brachychirotherium* zu überprüfen. Neben dem stratigraphisch verschiedenen Alter, legen dies die Größenverhältnisse, Winkelbeziehungen der Zehen, die Kreuzachsen der Hand- und Fußindrücke, die Ausbildung der Klauen und des V. Fußzehs nahe.

Die Verbreitung von *Brachychirotherium* im eigentlichen Sinne liegt in der Oberen Trias. So haben bereits OLSEN (1983), OLSEN & BAIRD (1986) und auch HAUBOLD (1984, 1986) eine *Brachychirotherium*-„*Anchisauripus*“ bzw. - *Atreipus* - Zone für den Abschnitt Karn-Nor diskutiert. Nachweise des Ichnogenus bis in die höchste Trias geben SILVESTRI & SZAJNA (1993) und SZAJNA & SILVESTRI (1996) in der Passaic Formation im Newark Basin von Pennsylvania. Im Westen der USA kennt man zahlreiche Belege aus Formationen der Chinle Group in New Mexico, Utah und Colorado (HUNT et al. 1993, LOCKLEY et al. 1992, LOCKLEY & HUNT 1993, 1994). Daraus folgern LOCKLEY & HUNT (1993: S. 282; 1994: S. 99) eine auf das obere Nor bis Rhät begrenzte Verbreitung. Für die dritte Sequenz der Chinle Group schlagen die o.g. Autoren eine Zone von *Brachychirotherium* und kleinen Grallatoriden vor. Diese soll einen jüngeren und zeitlich enger gefaßten Abschnitt der weiter gefaßten *Brachychirotherium*-*Atreipus* Zone (OLSEN 1983, HAUBOLD 1984, 1986)

bezeichnen. Nach allen bekannten Daten ist *Brachychirotherium* aber im Karn und Nor belegt, wobei die bislang benannten Arten nur aus dem Keuper Süddeutschlands und aus der Brunswick Formation von New Jersey stammen. Eine zeitlich engere Verbreitung ist demnach wohl nur in dem regionalen Rahmen der Chinle Group gegeben. Im Keuper setzt *Brachychirotherium* mit bisher noch unbeschriebenen Formen im Benker-Sandstein ein, das ist das Niveau des Unteren Gipskeupers und liegt im Bereich der Grenze Ladin/Karn. Nahestehende oder sogar generisch identische Formen liegen auch aus den unteren Stormberg-Schichten von Lesotho in Südafrika vor. Nach ersten, vorläufigen Vergleichen der Verf. anhand des Belegmaterials gilt das für einige der von ELLENBERGER (1972) aus der Molteno Formation (Zonen A/2 und A/3 der Unteren Stormberg-Schichten) unter *Pseudotetrasauropus*, *Paratetrasauropus*, *Sauropodopus* und *Deuterosauropodus* beschriebenen Arten. Neben Proportionen der Fußabdrücke, die denen im Keuper gleichen, handelt es sich dabei auch um teilweise sehr viel größere Formen. Insgesamt deutet sich für *Brachychirotherium* somit eine pangaeaweite Verbreitung in der Oberen Trias an.

Der Ausgangspunkt für das Verständnis von *Brachychirotherium* soll nachstehend behandelt

werden. Es sind dies die ersten Funde im Coburger Sandstein der Gegend um Haßfurt durch den Malermeister KEHL, nach denen BEURLLEN (1950) das Ichnogenus aufstellte und den Formenkreis nach der besonderen Fuß- und Handform von den bis dahin bekannten Chirotherien abgrenzen konnte. Als Genotypus hat BEURLLEN das großwüchsige *Brachychirotherium hassfurtense* (BEURLLEN 1950: 312 ff., Abb. 2) bestimmt. BEURLLEN legte aber nicht fest, welches der 6 abgebildeten Exemplare den Typus repräsentieren sollte. Vermutlich meinte er mit „...großwüchsigem *Brachychirotherium hassfurtense*..“ die Nr. 1 der Abbildung 2 auf Seite 312. Aufgrund dessen wird hier das Belegstück Nr. 1 als Lectotypus von *B. hassfurtense* festgelegt und damit diese Ichnospezies als Genotypus präzisiert. Ferner wurde das von RÜHLE VON LILIENSTERN (1938) aus dem Mittlerem Keuper von Südthüringen beschriebene *Chirotherium thuringiacum* aufgrund ähnlicher Formenverhältnisse von BEURLLEN (1950: 316) zu *Brachychirotherium* gestellt: *Brachychirotherium thuringiacum* (RÜHLE VON LILIENSTERN). Alle anderen bei BEURLLEN unter *hassfurtense* abgebildeten Stücke gehören nach dem Vergleich der Formen zu dem von RÜHLE V. LILIENSTERN (1938) eingeführten *thuringiacum*. Dazu auch in den Ausführungen weiter unten.

## Genotypus *Brachychirotherium hassfurtense* BEURLLEN, 1950

### Abb. 5, Tafel 1

*v	1950	<i>Brachychirotherium hassfurtense</i> n.g.n.sp. - BEURLLEN, S. 312, Abb. 2, Nr. 1 (UEN F22:1)
v non	1950	<i>Brachychirotherium hassfurtense</i> n.g.n.sp. - BEURLLEN, S. 312, Abb. 2, Nr. 9, Seite 313, Abb. 2, Nr. 2; 38 (UEN F1:38)
non	1950	<i>Brachychirotherium hassfurtense</i> n. g. n. sp. - BEURLLEN, S. 313, Abb. 2, Nr. 6; 67
v	1958b	<i>Brachychirotherium hassfurtense</i> . - KUHN, S. 42, Taf. 7, Abb. 5b
non	1958b	<i>Brachychirotherium hassfurtense</i> - KUHN, S. 42, Taf. 7, Abb. 5a

**Lectotypus:** UEN F22:1 (Abb. 5 a), Universität Erlangen-Nürnberg, Institut für Paläontologie; (Originalabbildungen: BEURLLEN 1950, S. 312, Abb. 2, Nr. 1). Plastikabguß des Originals im Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg.

**Geologisches Alter:** Karn/Nor (Obere Trias), Hassberge-Formation (kmH) = Stufe des Coburger Sandsteins.

**Verbreitung:** Haßfurt (Main) und Zeil-Ebelsbach (Nordbayern).

**Typuslokalität:** Bruch J. v. ZANTHIER, Flur Schmachtenberg bei Zeil-Ziegelanger.

**Paratypen:** UEN F9 (Abb. 5 c); UEN F24 (Abb. 5 b).

**Diagnose:** Fußausguß pentadactyl, rundlich bis oval mit breiter Sohlenfläche, 24,1 cm lang und 25,6 cm breit (Lectotypus), Fußzehengruppe I-IV breiter als lang, 14,4 cm (UEN F9) bis 20,5 cm (Lectotypus) lang und 16,9 cm (UEN F9) bis 23,9 cm (UEN F24) breit, unter einem Winkel von ca. 50° gespreizt, relativ kurze und plumpe Zehen I-III mit kräftigen, rundlichen Polstern und schmalen Klauen an II. und Zeh IV,

stärker abgespreizte kräftigere Zeh IV, Zehen III und II am längste. Kreuzachse relativ schief mit ~70°. Handausguß und Fahrte unbekannt.

**Beschreibung:** Es lagen 3 Belegstücke vor: Fußausgüsse UEN F9, UEN F22 und UEN F24. Die Diagnose basiert auf deren Proportionen. Die nach BEURLLEN (1950) maßgeblichen Parameter wie - Spreizbreite der Zehen I-IV, - Axiallänge, von der Spitze Zeh III bis Basis Zeh V, - das Verhältnis Länge zu Breite der Eindrücke, - Länge der Zehen I-V sowie - der Spreizwinkel von Zeh V zu Zeh IV, werden hier nur teilweise übernommen. Bereits HAUBOLD (1971b) wies darauf hin, daß sowohl der Spitzenabstand der Zehen I-IV als auch die Axiallänge abhängig von den Tonmächtigkeiten der Fahrtenflächen variieren können. Deswegen wird dem Vergleich von Länge und Breite der Fußzehengruppe I-IV eine höhere Bedeutung beigemessen. Folgende Messungen wurden vorgenommen, wobei die wichtigsten Parameter bzw. Merkmale fett erscheinen:

- Fußlänge (pL, parallel zum Zeh III),
- Fußbreite (pV, parallel zum Zeh III), Distanz Zeh

- I-V, I-IV, II-V und II-IV,
- Längen- Breitenverhältnis pL:pV
- Länge der Fußzehengruppe I-IV (ZG pL I-IV, parallel zu Zeh III)
- Breite der Fußzehengruppe I-IV (ZG pV I-IV, parallel zu Zeh III)
- Längen-Breitenverhältnis ZG pL: ZG pV
- Länge der Zehen I-V des Fußes, Zehen II, III und IV,
- Zehenwinkel des Fußes ( $\gamma_p$ ) für Zehen I-IV, I-V, III-V und IV-V)
- Kreuzachse des Fußes ( $\delta_p$ )

Die Zehen I-IV von *B. hassfurtense* sind schräg nach vorn gerichtet und untereinander mäßig gespreizt. Sie wirken relativ plump und sind von kurzer und gedrungener Form. Besonders Zeh IV ist kräftig entwickelt und in einem größeren Winkel vom Zeh III

abgespreizt. Der undifferenzierte Zeh V liegt seitlich angeordnet und weist schräg nach vorn, ohne Umbiegung im distalen Teil. Eine Verbindung von Zeh V mit den vier vorderen Zehen ist nicht zu beobachten. Die proximale Grenze des Metatarsalphalangenpolsters ist als annähernd gerade Linie ausgebildet und läßt die Zehengruppe I-IV eine geschlossene Einheit zum isoliert liegenden Zeh V bilden. Zehenpolster sind außer bei Zeh IV von UEN F9 nicht erkennbar, sonst gibt es nur vereinzelt Andeutungen von Ausgüssen der Zehenpolster. Ausgüsse der Klauen sind am Zeh IV von UEN F22 und am Zeh II von UEN F24 mit einer Länge von 1,0 cm vorhanden. Insgesamt werden die Ergebnisse der Messungen in der vergleichenden Diskussion nach der Beschreibung von *B. thuringiacum* ausgewertet.

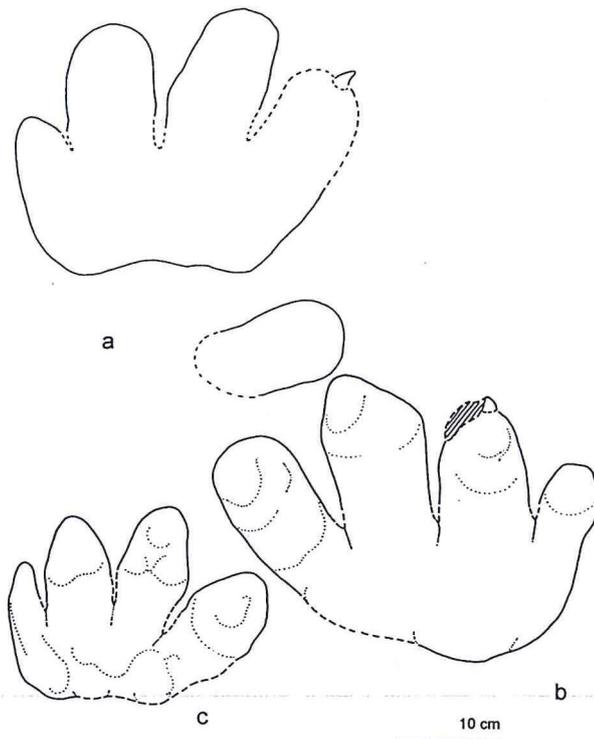


Abb. 5:  
*Brachyhirotherium hassfurtense*  
 (BEURLEN).  
 a - UEN F22:1 (Lectotypus)  
 b - UEN F24  
 c - UEN F9.  
 Alle aus dem Coburger  
 Sandstein, Hassberge-Formation,  
 Nordbayern.

### *Brachyhirotherium thuringiacum* (RÜHLE v. LILIENSTERN, 1938)

#### Abb. 6-9, Tafel 2-6

*v	1938	<i>Chirotherium thuringiacum</i> . - RÜHLE v. LILIENSTERN, Taf. II, Fig. 1, 2 und Taf. III, Fig. 1 (MB 1969.54.244)
?	1938	<i>Chirotherium thuringiacum</i> . - RÜHLE v. LILIENSTERN, Taf. II, Fig. 3, 4 und Tafel III, Fig. 2-5.
v e.p.	1950	<i>Brachyhirotherium hassfurtense</i> . - BEURLEN, S. 313, Abb. 2, Nr. 2 (UEN F60:2), Nr. 38 (UEN F1:38 und UEN F13:38a).
e.p.	1950	<i>Brachyhirotherium hassfurtense</i> . - BEURLEN, S. 312, Abb. 2, Nr. 9, S. 313, Abb. 2, Nr. 6, 7.
non	1950	<i>Brachyhirotherium hassfurtense</i> . - BEURLEN, S. 312, Abb. 2, Nr. 1 (UEN F22:1).
*	1957	<i>Brachyhirotherium coburgense</i> . - AUMANN, S. 183, Fig. 38, 40
v	1958	<i>Brachyhirotherium hassfurtense</i> . - HELLER, S. 148, Abb. 1 (UEN F79).
	1958	<i>Brachyhirotherium hassfurtense</i> . - KUHN, S. 42, Taf. 7, Abb. 5a.

- non 1958 *Brachychirotherium hassfurtense*. - KUHN, S. 42, Taf. 7, Abb. 5b.  
 1959 *Brachychirotherium thuringiacum*. - SCHMIDT, S. 106, Abb. 41c (MB 1969.54.244).  
 v 1960 *Brachychirotherium coburgense*. - AUMANN, S. 60, Abb. 3, Taf. 2, Fig. 3 (NMC o. Nr.).  
 ? 1960 *Brachychirotherium coburgense*. - AUMANN, S. 60, Abb. 1, 2, 4, Taf. 2, Fig. 1, 2, 4.  
 1963 *Brachychirotherium coburgense*. - KUHN, S. 160, Taf. 9, Fig. 20 (NMC o. Nr.).  
 v 1965a *Brachychirotherium hassfurtense*. - v. FREYBERG, S. 152, Abb. 1 (UEN F81), S.153, Abb. 2 (MNKB F87:62), S. 156, Abb. 4 (UEN F79).  
 e. p. 1971a *Brachychirotherium thuringiacum*. - HAUBOLD, S. 57, Abb. 35, 5 (MB 1969.54.244), 6 (MNKB F87:62).  
 non 1971a *Brachychirotherium thuringiacum*. - HAUBOLD, S. 57, Abb. 35, 7.  
 e.p. 1971b *Chirotherium thuringiacum*. - HAUBOLD, S. 483, Abb. 24 e (MB 1969.54.244), f (MNKB F87:62).  
 non 1971b *Chirotherium thuringiacum*. - HAUBOLD, S. 483, Abb. 24 g.

**Lectotypus:** MB 1969.54.244 (Abb. 6 a, Taf. 2) (Original zu RÜHLE v. LILIENSTERN 1938, Taf. II, Fig 2), Museum für Naturkunde an der Humboldt-Universität Berlin; Gipsabguß des Originals im Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg.

**Typuslokalität:** 1,5 km südwestlich von Rieth, sog. „Plattenbruch“ (Blatt Rieth)

**Weiteres Material aus dem Blasensandstein,** das RÜHLE v. LILIENSTERN (1938, Taf. II, Fig. 3 und 4, Taf. III Fig. 3 bis 6, MB 1969.54.232-235, 241 und 243) aufführt, stammt von unterschiedlichen Lokalitäten, ist unbestimmbar und bietet lediglich Hinweise auf mögliche Vorkommen von *B. thuringiacum*.

Anmerkung: Die Originalstücke wurden in der 60er Jahren aus dem Paläontologischen Heimatmuseum in Schloß Bedheim in das Museum für Naturkunde an der Humboldt-Universität Berlin überführt.

**Material aus dem Coburger Sandstein,** Bruch ZANTHIER, bei Zeil-Ziegelanger, Bruch GLEUSSNER bei Neubrunn:

UEN F1:38b (Abb. 8 a) und UEN F13:38a, UEN F2 (Plastikabguß jeweils im Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum der Martin-Luther-Universität Halle), UEN F3 (Abb. 8 b), UEN F4:50, UEN F5, UEN F6:49, UEN F7:51, UEN F8:34, UEN F10, UEN F12:44, UEN F14:8, UEN F15:55, UEN F19:5 (Abb. 9 a), UEN F20:??20 (Abb. 8 c), UEN F21 (Abb. 9 b, UEN F23, UEN F25, UEN F59 (Abb. 9 d), UEN F60:2, UEN F61:40, UEN F62:43, UEN F63, UEN F64:28, UEN F65 (Abb. 8 c), UEN F79, UEN F80, UEN F81, UEN F82, MNKB F87:62 (Abb. 7 a), MNKB o. Nr. (Abb. 8 d), NMC 17912a (Abb. 7 b) und 17912b, NMC 8758, NMC L. 124, NHMS VT 99, NHMS VT 100.

**Material aus dem Unteren Burgsandstein,** bei Coburg:

NMC, o. Nr. (Abb. 6b) „*Brachychirotherium coburgense*“ AUMANN (1957, 1960)

Das Belegmaterial zu *Brachychirotherium thuringiacum* läßt sich nach seiner Erhaltung in drei Kategorien untergliedern:

**Kategorie 1** (Typus und gut überlieferte Belegstücke,

die die Grundlage der spezifischen Fixierung bilden): MB 1969.54.244, NMC o. Nr., UEN F1:38b, UEN F3, UEN F13:38a, UEN F14:18, UEN F65, MNKB F87:62, MNKB o. Nr., NMC 17912a und NMC 17912b, NHMS VT 100.

**Kategorie 2** (weniger gut überliefert): UEN F2, UEN F4:50, UEN F5, UEN F6:49, UEN F7:51, UEN F8:34, UEN F10, UEN F11, UEN F12:44, UEN F23, UEN F25, UEN F27, UEN F60:2, UEN F61:40, UEN F62:43, UEN F63, UEN F64:28, UEN F79, UEN F82, NMC 8758, NMC L 124, NHMS VT 99, MB o. Nr.

**Kategorie 3** (problematisches Material, das nur mit Vorbehalt bestimmt wird): MB 1969.54.232, MB 1969.54.233, MB 1969.54. 234, MB 1969.54.235, MB 1969.54.239, MB 1969.54.240, MB 1969.54.241, MB 1969.54.243, UEN F15:55, UEN F16, UEN F17, UEN F18, UEN F19:5, UEN F20:??20, UEN F21, UEN F26, UEN F28, UEN F29, UEN F30, UEN F59, UEN F80, UEN F81, UEN F83.

**Diagnose:** Fußausguß bzw. -eindruck pentadactyl, rundlich bis oval mit breiter Sohlenfläche, zwischen 15,5 cm bis ??22,0 cm lang und 13,5 cm bis ??20,2 cm breit, Fußzehengruppe I-IV fast so breit wie lang und unter einem Winkel von über 40° gespreizt, mäßig gespreizte Zehen relativ kurz und plump mit kräftigen, rundlichen Polstern und schmalen Klauen, Zehen III und II am längsten. Kreuzachse etwa rechtwinklig ausgerichtet. Handausguß bzw. -eindruck, pentadactyl, kleiner als Fuß, zwischen 5,8 cm bis 9,7 cm lang und 7,3 cm bis 11,0 cm breit, Handzehengruppe I-IV meist breiter als lang, Zehen mehr gespreizt, sonst wie Fuß. Fährte unbekannt.

**Beschreibung:** Die nach vorn gerichteten Zehen der Fußausgüsse von *B. thuringiacum* wirken relativ plump und kurz und sind von gedrungener Gestalt. Allein das Typusstück MB 1969.54.244 weist durch die gute Überlieferung des Fußeingdruckes etwas schlankere und dadurch länger erscheinende Zehen auf. Die Zehen I-IV bilden eine geschlossene Einheit, wobei ihre proximale Begrenzung etwa geradlinig ist. Der Zeh V ist im Gegensatz zu der Zehengruppe I-IV mehr nach der Seite als nach vorn gerichtet und bildet mit Zeh I einen Winkel von 80°-95°, mit Zeh III einen Winkel von 40°-55° und mit Zeh IV einen Winkel von ~30°-45°. Eine Verbindung von Zeh V mit den

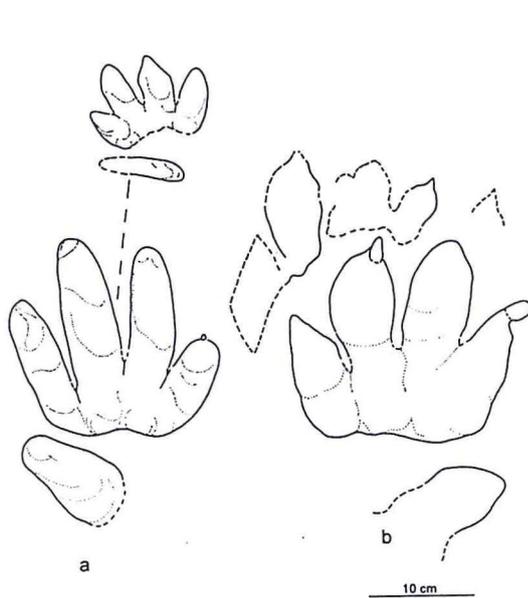


Abb. 6:  
*Brachychirotherium thuringiacum* (RÜHLE v. LILIENSTERN).  
a - MB 1969.54.244 (Lectotypus), aus dem Blasen-sandstein, Hassberge-Formation, Südthüringen.  
b - NMC ohne Nr. (Original zu „*B. coburgense*“), aus dem Unteren Burgsandstein, Löwenstein-Formation, Nordbayern.

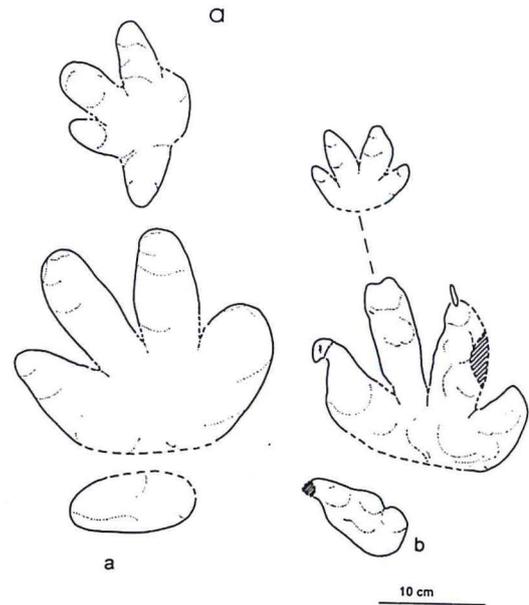


Abb. 7:  
*Brachychirotherium thuringiacum* (RÜHLE v. LILIENSTERN).  
a - NKMB F87:62.  
b - NMC 17912a, aus dem Coburger Sandstein, Hassberge-Formation, Nordbayern.

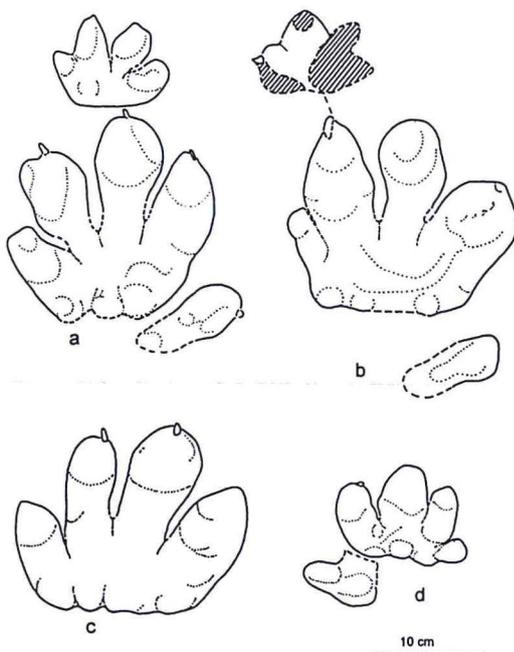


Abb. 8:  
*Brachychirotherium thuringiacum* (RÜHLE v. LILIENSTERN).  
a - UEN F1:38b.  
b - UEN F3.  
c - UEN F65.  
d - ??NKMB o. Nr; aus dem Coburger Sandstein, Hassberge-Formation, Nordbayern.

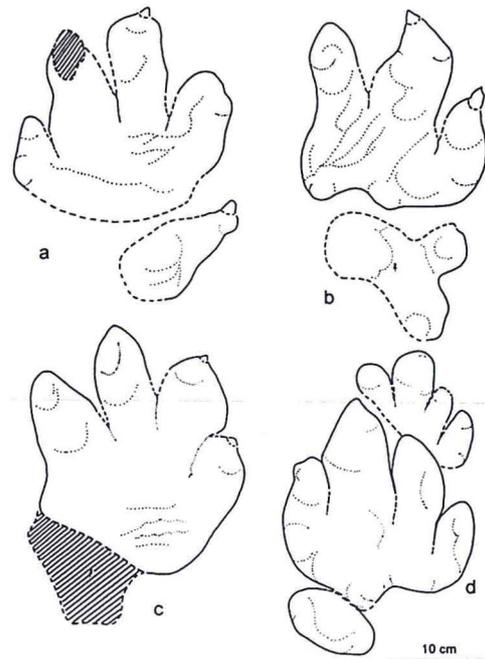


Abb. 9:  
*Brachychirotherium thuringiacum* (RÜHLE v. LILIENSTERN).  
a - UEN F19:5.  
b - UEN F21.  
c - UEN F20:20.  
d - UEN F59, aus dem Coburger Sandstein, Hassberge-Formation, Nordbayern.

vier vorderen Zehen ist an klar überlieferten Ausgüssen von Füßen nicht nachgewiesen. An einem Belegstück (UEN F2) täuschen besondere Erhaltungs-umstände eine Verbindung von Zeh V mit dem Metatarsalphalangenpolster der vier vorderen Zehen vor.

Von der erheblich kleineren und leicht einwärts gedrehten Hand liegen nur wenige Ausgüsse vor, wobei auch hier die Zehen II-IV am tiefsten eingedrückt wurden, Zeh I und V sind oft undeutlich zu erkennen oder fehlen. Die Zehen der Handausgüsse sind etwas stärker gespreizt als die der Fußausgüsse. Die Ausgüsse der Hand sind flacher als die des Fußes. An Belegstücken mit deutlichen Zehenausgüsse des Fußes ( MB 1969.54.244, NMC o. Nr., UEN F1:38b, UEN F13:38a; UEN F65, vgl. Abb. 6-8) zeigen sich Einschnitte unterschiedlicher Länge an der proximalen Unterkante der Metatarsalregion, die sich zwischen den Zehen II und III weiter fortsetzen (MB 1969.54.244 und NMC o. Nr., Abb. 6).

Innerhalb der Eindrücke ließen sich einzelne Phalangenpolster an den Zehen I-V der Fuß- und Handausgüsse etwa aller Belegstücke beobachten, eine genaue Gliederung der Zehen in einzelne Phalangenpolster ist jedoch nicht möglich. Nur an dem Belegstück NMC 17912a kann an Zeh V des Fußes eine Untergliederung nach zwei Phalangenpolstern in einen unteren und mittleren Zehenabschnitt als gesichert gelten.

Ausgüsse und Eindrücke von schmalen Klauen sind an den Zehen I-V des Fußes und an den Zehen I-IV der Hand zu beobachten. Ein möglicher Abdruck der Hautstruktur ist an der rechten Seite des Zeh IV von UEN F1:38b (Abb. 8a) und UEN F13:38a erkennbar. Eine klare Fährtenfolge ist nicht bekannt. Nach v. FREYBERG (1965a: 152, Abb.1) sind auf einer Sandsteinplatte der Keupersammlung KEHL (UEN F81) angeblich Fährtenfolgen überliefert, die breite kurze Schritte anzeigen. Das war aufgrund ungünstiger Erhaltung nicht sicher wiederzuerkennen.

Die bereits bei der Beschreibung unter *B. hassfurtense* angegebenen Meßpunkte werden beibehalten und hier auch auf die Handausgüsse angewendet. Es lagen 34 Fuß- und 11 Handausgüsse von *B. thuringiacum* vor, an denen Messungen

vorgenommen werden konnten. Die Bestimmung der einzelnen Parameter war erhaltungsbedingt nicht immer möglich. Durch das umfangreiche Material ließen sich aber alle diagnostischen Werte repräsentativ ermitteln.

Beispielsweise konnten die Proportionen der Fußzehengruppe I-IV an 27 Belegstücken ermittelt werden, wobei alle in einem relativ engen Größenbereich mit jeweils 25 cm bis 17 cm für die Breite und Länge liegen.

An den Ausgüssen der Hand konnten an 10 Stücken Messungen vorgenommen werden. Bei der Breite der Zehengruppe I-IV liegen in 6 Fällen Werte über 8,0 cm vor. Der Maximalwert ist 9,4 cm (UEN F5). Nur in 3 Fällen liegen die Werte zwischen 6,0 cm und 8,0 cm. Werte unter 6,0 cm treten nicht auf. Im Gegensatz zum Fußausguß ist die Breite des Handausgusses größer als seine Länge.

Die Zehen III, II und IV dominieren an den Fußausgüssen, während die Zehen I und V kürzer, untergeordnet und oftmals nicht oder nur undeutlich überliefert sind. Die freien Zehnlängen sowie die Gesamtzehnlängen unterliegen je nach Art und Weise der Erhaltung bestimmten Schwankungen. „Kurzzehenfährten“ (BEURLEN 1950) sind wegen eingeschränkter Erhaltung und seitlichen Verrutschens der einzelnen Zehenausgüsse mehrfach zu beobachten. Der III. Zeh ist bis auf wenige Ausnahmen (UEN F3 - Abb. 8b, UEN F62:43 und UEN F82), die auf undeutliche Erhaltung zurückzuführen sind, der längste Zeh und kann zwischen 12,6 cm (UEN F64:28) und ~19,0 cm (UEN F23, MB o. Nr.) lang werden. Die Handausgüsse gleichen in der Dominanz in der Reihenfolge der Länge und den Zehenwinkeln den Füßen. In den meisten überlieferten Fällen ist Zeh III nur wenig länger als Zeh II.

Zur Kreuzachse des Fußes sind wegen undeutlicher Erhaltung der proximalen Grenze der Metatarsalphalangenpolster I-IV meist nur angenäherte Angaben möglich. Sie liegen alle im Bereich von etwa 80° bis 95°. Bei den Ausgüssen der Kreuzachse der Hand waren Messungen in neun Fällen möglich und ergaben Winkel von etwa 70° bis 80°.

Weitere Angaben zu anderen Proportionen finden sich in der nachstehenden Diskussion.

## 5 Vergleichende Diskussion zu *B. hassfurtense* und *B. thuringiacum*

Nach Untersuchung von 60 Fuß- und 18 Handausgüssen von *Brachyhirotherium* aus dem Mittleren Sandsteinkeuper können die zwei Ichnospezies *B. hassfurtense* und *B. thuringiacum* unterschieden werden.

Die Fußausgüsse von *B. hassfurtense* sind durch folgende Merkmale charakterisiert:

- pentadactyl, maximal 24,1 cm lang und 25,6 cm breit (UEN F22, Abb. 5 a), nach dem Verhältnis Länge: Breite von 1:0,9 breiter als lang
- Zehengruppe I-IV ~14,4 cm-20,5 cm und 16,9 cm-

23,9 cm breit, nach der Relation Länge: Breite mit 1:0,9 ebenfalls etwas breiter als lang

- Zehenwinkel I-IV ~50°, I-V 90°, III-IV 20°, III-V ~50° und IV-V 36°
- relativ schiefe Kreuzachse von ~70°.

Die Zehen werden in der Abfolge III-II-IV-V-I kürzer, sie erscheinen proportional zu ihrer Länge sind kräftig entwickelt und wirken relativ plump. Die Zehen I-IV sind besonders tief eingedrückt und zeigen Ausgüsse der Phalangenpolster. Das breite Metatarsalphalangenpolster hat eine gerade proximale Begrenzung und ist

unter einem Winkel von  $\sim 70^\circ$  (Kreuzachse) zur Achse von Zeh III angeordnet, das bewirkt eine relativ schräge Orientierung der Zehengruppe I-IV. Die Zehen divergieren unter verschiedenen Winkeln, wobei Zeh IV deutlich unter einem größerem Winkel innerhalb der Zehengruppe I-IV abgespreizt ist. Isoliert von der Zehengruppe I-IV liegt der Zeh V, dieser weist schräg nach vorn ohne Umbiegung im distalen Bereich. Ausgüsse der Klauen sind nur am Zeh IV (Lectotypus UEN F22, Abb. 5a) und an Zeh II (UEN F24, Abb. 5b) sicher nachzuweisen. Ausgüsse der Hände sind an den Stücken der Typuserie nicht bekannt.

*B. thuringiacum*, gründet sich primär auf den pentadactylen Fuß- und Handausguß einer Einzelfährte (MB 1969.54.244, Abb. 6a), welche RÜHLE v. LILIENSTERN (1938) mit anderen Fundstücken aus dem Blasensandstein unter „*Chirotherium thuringiacum*“ beschrieb. Bereits BEURLEN erkannte, daß *Chirotherium thuringiacum* „in den allgemeinen Formverhältnissen einigermaßen mit den Haßfurter Fährten“ übereinstimmt und nannte es „*B. thuringiacum*“ (BEURLEN 1950: 314, 316).

Der aus den Schichten des Unteren Burgsandsteins beschriebene pentadactyle Fußausguß von „*Brachychirotherium coburgense*“ (Abb. 6b), ist nach AUMANN (1960) größer und schlanker als die Fußausgüsse von „*B. hassfurtense*“ aus dem Coburger Sandstein und hat schlankere Zehen mit kräftigeren Klauen. Nach eigenen Untersuchungen treffen diese Aussagen nicht zu. Vielmehr zeigen alle Meßwerte eine Übereinstimmung mit denen der Fußausgüsse von *B. thuringiacum*. Die weiteren Fundstücke, die AUMANN (1960: 60, Abb. 1, 2, 4 und Taf. 2, Fig. 1, 2, 4) abgebildet und beschrieben hat, lagen zwar nicht vor, gehören aber wohl zu *B. thuringiacum*.

HAUBOLD (1971b: 481) faßte die Mehrzahl der Keuper-Chirotherien zu „*Chirotherium thuringiacum*“ zusammen mit den Synonymen „*B. hassfurtense*“ und „*B. coburgense*“. Allerdings war ihm ein Studium des Keuper-Materials in den Sammlungen Bayerns nicht möglich.

Im Ergebnis der vergleichenden Untersuchungen werden „*Chirotherium thuringiacum*“ (RÜHLE v. LILIENSTERN 1938), „*Brachychirotherium coburgense*“ (AUMANN 1957) und das meiste Fundmaterial, das BEURLEN (1950) unter „*Brachychirotherium hassfurtense*“ beschrieb, nach dem Prioritätsprinzip zu *B. thuringiacum* gestellt. Die Art zeichnet sich durch folgende Merkmale der Fuß- und Handausgüsse aus:

- pentadactyle Fußausgüsse, maximal etwa 22,0 cm lang (NMC o. Nr., Abb. 6b, Original zu „*Brachychirotherium coburgense*“ AUMANN, 1957) und etwa 20,2 cm breit (UEN F2), mit einem Mittelwert von Länge und Breite von 18,0 cm bis 19,0 cm und mithin so lang wie breit
- Fußzehengruppe I-IV 14,0 cm bis 17,0 cm lang und ebenso breit, Verhältnis Länge: Breite von 1:1

- Zehenwinkel I-IV  $\sim 40^\circ$ - $55^\circ$ , I-V  $80^\circ$ - $95^\circ$ , III-IV  $\sim 10^\circ$ - $25^\circ$ , III-V  $40^\circ$ - $55^\circ$  und IV-V  $\sim 30^\circ$ - $45^\circ$
- relativ rechtwinklig ausgerichtete Kreuzachse von  $\sim 80^\circ$ - $95^\circ$ .
- kleinere pentadactyle Handausgüsse, maximal 9,7 cm (MNKB o. Nr.) und 11,0 cm (NMC F87: 62) breit mit einem Längen-Breiten-Verhältnis von 1:0,8 bis 1:1
- Handzehengruppe I-IV 6,0 cm-8,0 cm lang und  $\sim 8,0$  cm-9,0 cm breit, Verhältnis Länge: Breite von 1:0,9 bis 1:1
- Zehenwinkel I-IV  $70^\circ$ - $75^\circ$ , I-V  $\sim 90^\circ$ , III-IV  $20^\circ$ - $30^\circ$  und IV-V  $\sim 30^\circ$ - $50^\circ$
- relativ schiefe Kreuzachse von  $\sim 70^\circ$ - $\sim 80^\circ$ .

Die Mehrzahl der Fuß- und Handausgüsse zeigt, daß die Länge der Zehen in der Reihenfolge III-II-IV-V-I abnimmt. Die Zehen wirken in der Mehrheit relativ kurz und plump. Der Typus MB 1996.54.244 (Abb. 6a) weist erhaltungsbedingt etwas schlankere und länger wirkende Zehen auf. Wie bei *B. hassfurtense* sind die Zehen I-IV besonders tief eingedrückt und das breite Metatarsalphalangenpolster hat eine gerade proximale Begrenzung. Diese liegt etwa rechtwinklig zur Achse von Zeh III (Kreuzachse). Die Zehen I-IV weisen mäßig gespreizt nach vorn, wobei der Zeh V isoliert von der Zehengruppe I-IV und ohne distale Umbiegung schräg nach vorn gerichtet ist.

Die Handausgüsse gleichen den Fußausgüssen, sie sind aber in der Zehengruppe I-IV meist breiter als lang und die Zehen divergieren unter größeren Winkeln. Ausgüsse der Phalangenpolstern und Klauen treten an allen Zehen auf.

*B. hassfurtense* unterscheidet sich von *B. thuringiacum* durch einen allgemein längeren und breiteren Fußausguß. Die Zehengruppe I-IV kann bei *B. hassfurtense* maximal 20,5 cm in der Länge und  $\sim 24,0$  cm in der Breite, bei *B. thuringiacum* dagegen maximal jeweils nur 17,0 cm erreichen. Die Gruppe der Fußzehen I-IV ist bei *B. thuringiacum* meist so lang wie breit, bei *B. hassfurtense* dagegen immer breiter als lang.

Die Zehen I-V, besonders Zeh IV und das Metatarsalphalangenpolster, sind bei *B. hassfurtense* kräftiger entwickelt als bei *B. thuringiacum* und auch tiefer eingedrückt worden. Als wichtigster Unterschied wird die Lage der Kreuzachse des Fußes zur Achse von Zeh III angesehen. Bei *B. hassfurtense* ist sie relativ schief mit  $\sim 70^\circ$  angelegt. Bei *B. thuringiacum* schließt die Kreuzachse mit der Achse von Zeh III einen Winkel von  $\sim 80^\circ$ - $95^\circ$  ein, ist also nahezu rechtwinklig. Diese Abweichung reflektiert vermutlich einen unterschiedlichen Bauplan des Fußes. Die Kreuzachse gilt bei Chirotherien neben den Zehenproportionen als das wichtigste anatomisch kontrollierte Merkmal (PEABODY 1948, HAUBOLD 1971b).

Die Zehenwinkel sind bei beiden Ichnospezies annähernd gleich ausgebildet. Das trifft auch für den Zehenwinkel III-IV zu, der bei *B. hassfurtense* zwar

größer ist, bei einigen Erhaltungsformen von *B. thuringiacum* jedoch die gleichen Werte erreicht.

Die Handausgüsse von *B. thuringiacum* zeigen im Vergleich zu den Fußausgüssen oftmals eine geringere Eindringtiefe. *B. hassfurtense* ist wegen fehlender Handausgüsse in dieser Hinsicht nicht vergleichbar. Ein weiteres Defizit besteht bei der Kenntnis von Fährtenfolgen für beide Ichnospezies. Obwohl man von *B. hassfurtense* die Handausgüsse und Fährten und zu *B. thuringiacum* die Fährten nicht näher kennt,

kann man beide Ichnospezies nach Meßwerten an insgesamt 60 Fußausgüssen hinreichend begründen. Als charakteristisch erweisen sich jeweils die Kreuzachse und die Proportionen der Zehengruppe I-IV. Nach diesen Merkmalen ist auch ein Unterschied zu den anderen Chirotherien gegeben. Insgesamt bestätigt das die bereits von BEURLIN (1950) und RÜHLE v. LILIENSTERN (1938) postulierte Abgrenzung der Brachychirotherien des Keupers von den anderen Chirotherien.

## 6 Vergleich nach der Landmark-Analyse

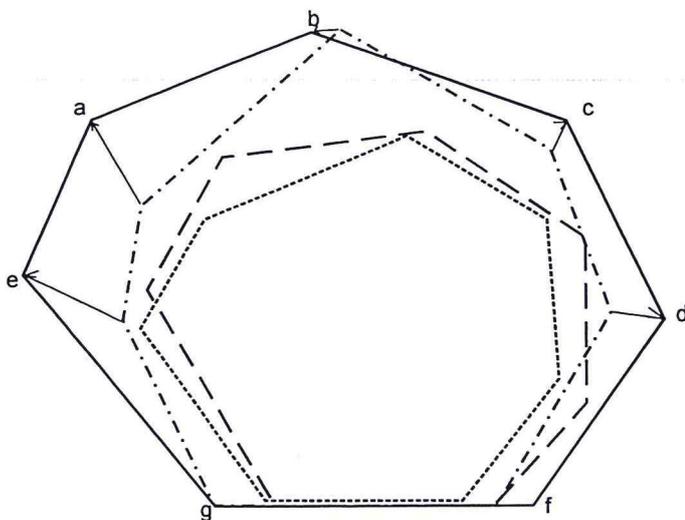
Die Differenzierung von Tetrapodenfährten bzw. Hand- und Fußabdrücken, ist wie alle morphologisch beschreibenden Methoden an Ichnofossilien problematisch, da die anatomischen Hintergründe der aufgezeigten Unterschiede im Detail offen bleiben. Deshalb wird hier die Landmark-Analyse hinzugezogen, in Anlehnung an Studien von CHAPMAN & BRETT-SURMAN (1990) an Schädeln von hadrosauriden Ornithopoden. In Ergänzung zu den traditionellen Studien folgen aus der Landmark-Analyse an *B. hassfurtense* und *B. thuringiacum* gewisse Unterschiede zu den zuvor begründeten Kriterien und der daraus abgeleiteten Abgrenzung der Arten.

Als Ansatz wurden neun Fixpunkte (S. 40 und Abb. 4) an den Fußausgüssen festgelegt, von denen die Positionen a bis g die Fußzehengruppe I-IV betreffen. Die Auswahl erscheint charakteristisch für die Fußmorphologie und sichert eine möglichst geringe Beeinflussung durch überlieferungsbedingte Variationen. Durch die Verbindung der gewählten Punkte ergeben sich Polygone (Abb. 10).

Der Vergleich der Polygone der Lectotypen von *B. hassfurtense* (UEN F22, Coburger Sandstein, Abb.

10.1) und *B. thuringiacum* (MB 1969.54.244, Blasensandstein, Abb. 10.3) zeigt einen Versatz im Uhrzeigersinn der Punkte a-d, die den distalen Enden der Zehen I-IV entsprechen. Dieser Versatz reflektiert die unterschiedliche Zehenanordnung und die verschiedenen Zehnwinkel. Die Polygone bestätigen die Abgrenzung der zwei Ichnospezies. Das Polygon zu dem Exemplar NMC o. Nr. (Abb. 10.2 - Typus „*B. coburgense*“) aus dem Unteren Burgsandstein kongruiert etwa mit dem des Lectotypus von *B. thuringiacum*.

Das Polygon von UEN F1: 38b (Abb. 10.4) aus dem Coburger Sandstein weist dagegen eine Konfiguration auf, die teilweise dem Lectotypus von *B. hassfurtense* (Punkte b-d), und teilweise *B. thuringiacum* (Punkt e), nahekommt. Eine ähnliche Gestalt zeigen die Polygone weiterer Fußausgüsse aus dem Coburger Sandstein (UEN F 65 und 87, NMC 17912). Sie sind vorstehend zu *B. thuringiacum* gestellt worden, eine Bestimmung, die nach den Landmarkdaten nicht ganz zu bestätigen ist. Die Abweichungen in der Lage der Punkte a und e von UEN F1 (Abb. 10.4) gegenüber UEN F22 sowie die etwas geringeren Abweichungen in den Positionen b, c



- 1 ——— *B. hassfurtense*, Lectotypus, Coburger Sandstein  
 2 - - - - *B. thuringiacum*, („*B. coburgense*“), Unt. Burgsandst.  
 3 - - - - *B. thuringiacum*, Lectotypus, Blasensandstein  
 4 - - - - *B. thuringiacum*, Coburger Sandstein

Abb. 10:  
 Vergleich der Fußausgüsse von *Brachychirotherium* dargestellt als Polygone nach dem Prinzip der Landmark-Analyse.

- 1: UEN F22.  
 2: UEN F1.  
 3: MB 1969.54.244.  
 4: NMC o. Nr.

Die Pfeile weisen auf die Relation der Fixpunkte zwischen *B. hassfurtense* und *B. thuringiacum* aus dem Coburger Sandstein hin. Dies läßt die Problematik der Abgrenzung der Ichnospezies in diesem Horizont erkennbar werden.

und d erlauben eine alternative Deutung. Aus dem Vergleich der Polygone könnte man ableiten, daß der Fußausguß UEN F22 von einem adulten Tier und der Fußausguß UEN F1 von einem subadulten Tier stamme. Mit zunehmender Größe wäre dann eine allometrische Verbreiterung der Fußzehengruppe verknüpft gewesen. Demzufolge können UEN F22 und UEN F1 (Abb. 10.1 und 4) abweichend von den vorhergehenden Aussagen auch zu *B. hassfurtense* gestellt werden. Diese Anhaltspunkte gilt es aber zunächst an den Funden aus dem Coburger Sandstein weiter zu verfolgen sowie ein größeres Spektrum an

Material aus dem Keuper der Landmark-Analyse zu unterziehen. Zugleich ist die im ersten Ansatz vielversprechende Methode unter Berücksichtigung anderer Chirotherien aus der Trias weiterzuentwickeln. Erst danach erscheinen ichnotaxonomische Schlußfolgerungen sinnvoll. Für *Brachychirotherium* sind jedenfalls auch anhand der Polygone der Lectotypen zwei Arten im Sandsteinkeuper zu bestätigen. Damit ist aber offenbar noch nicht das gesamte Spektrum der vorliegenden Funde ichnotaxonomisch hinreichend reflektiert.

## 7 Zur Deutung von *Brachychirotherium*

BEURLEN (1950) stellte bereits Betrachtungen darüber an, die Morphologie der Eindrücke von *Brachychirotherium* osteologisch zu interpretieren und diesbezüglich Unterschiede zu anderen Chirotherien aufzuzeigen. Er gelangte zu der Auffassung, daß bei *Brachychirotherium* eine Verkürzung der Zehen vorliegt, die im Rahmen einer Tendenz zu gering ausgeprägter Digitigradie erfolgte. Dabei lag die Hauptbelastung zunehmend auf den Zehen I-IV, die stärker eingedrückt wurden. Zeh V war vergleichsweise weniger belastet und zeigt eine Ausrichtung nach schräg vorn. Diese Überlegungen gingen allerdings von SOERGELS (1925) Vorstellungen eines arboricolen Ahnen der Chirotherien mit opponierbarem V. Zeh aus.

Die Deutung der Chirotherien, *Brachychirotherium* eingeschlossen, als Archosaurier und Pseudosuchier (z. B. HAUBOLD 1971a) wird im allgemeinen Sinn hier zugrunde gelegt. Mit anderen Worten bedeutet das, die Erzeuger waren Pseudosuchia. Diese sind definiert als ein auf den Stamm bezogenes Taxon, es meint die Formen an der Wurzel der Archosauria (BROCHU 1997) und in deren divergierendem Spektrum sind die Chirotherien zu diskutieren. Ihrerseits lassen sie das zeitlich Auftreten einiger

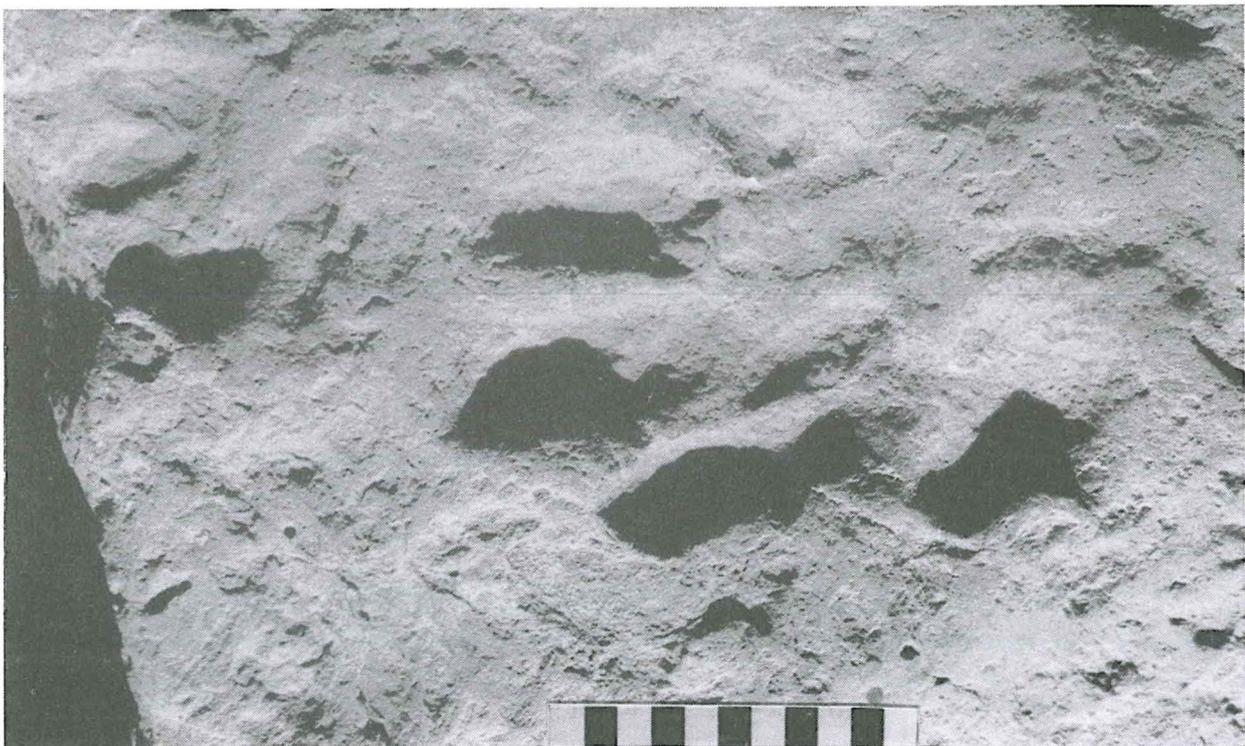
Trends in der Evolution des Fußapparates der Archosaurier erkennbar werden (PARRISH 1989). Eine nähere Interpretation und der Bezug auf eine spezielle aus der Trias osteologisch bekannte Gruppe wie Suchia, Aetosauria und Raurisuchia oder einzelne Familien wie Prestosuchidae, Raurisuchidae und Stagonolepididae (Taxa nach PARRISH 1993) gehen über die vorliegende Abhandlung hinaus. Eine solche Deutung kann sich nicht nur auf *Brachychirotherium* aus dem Coburger Sandstein und begleitende Horizonte beziehen, sondern hat die Chirotherien in einem breiteren Rahmen zu berücksichtigen. Erst bei einem solchen Ansatz können die strukturellen und funktionellen Besonderheiten der untersuchten Keuperfährten in angemessener Weise verstanden werden. In die Überlegungen zur Deutung auch Saurischier und unter diesen frühe Sauropodomorphe einzubeziehen, ist nicht grundsätzlich abzulehnen. ELLENBERGER (1972) hat dies für einige Fährten aus der Molteno-Formation in Südafrika erwogen, die nach Erkenntnissen der Verf. *Brachychirotherium* zumindest nahe stehen. Die Präferenz als Erzeuger haben jedoch nach wie vor Pseudosuchier im weiteren Sinne. Dafür spricht nicht zuletzt die Beschränkung von *Brachychirotherium* auf die Obere Trias.

**Tafel 1**



*Brachychirotherium hassfurtense* BEURLIN, 1950: Lectotypus, UEN F22: 1, vgl. Abb. 5a, Coburger Sandstein.  
Oben: Licht von rechts. Unten: Licht von links. Maßstab in cm.

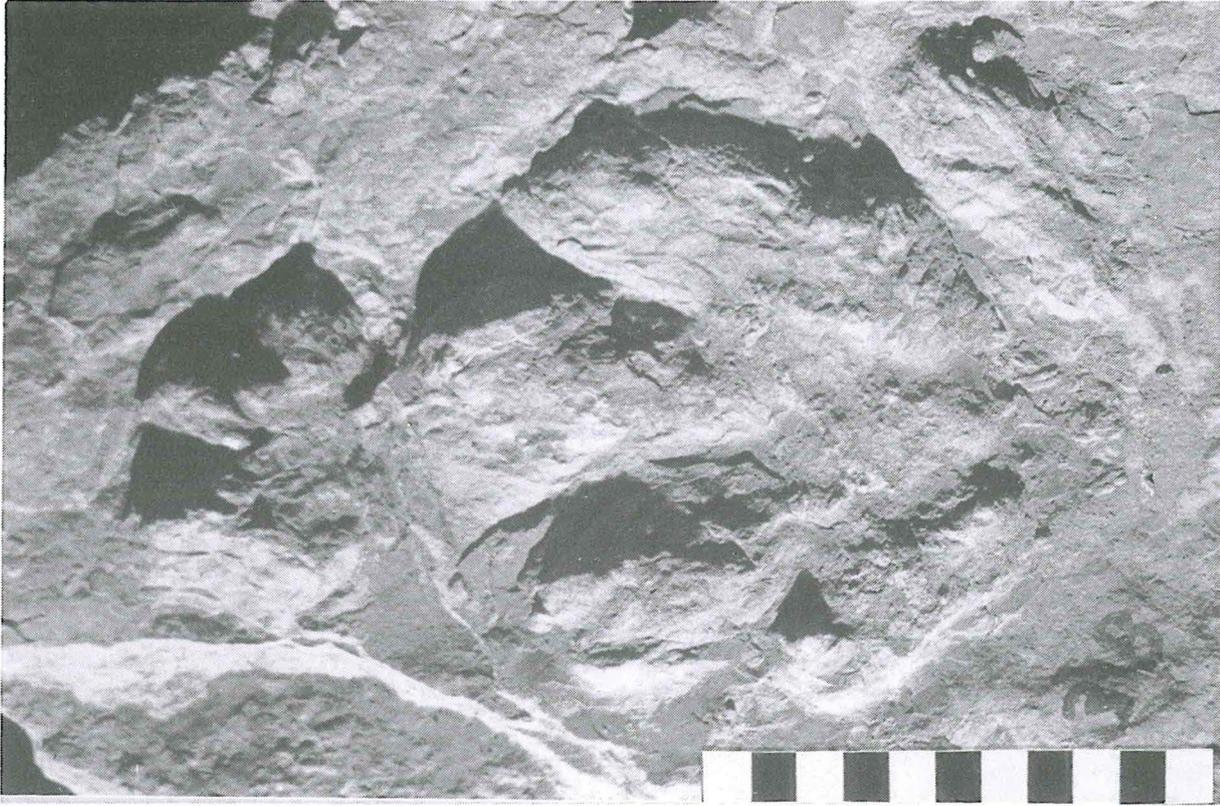
Tafel 2



*Brachychirotherium thuringiacum* (RÜHLE v. LILIENSTERN, 1938): Lectotypus, MB 1969.54.244, vgl. Abb. 6a, Blasensandstein.

Oben: Licht von rechts. Unten: Licht von links. Maßstab in cm.

## Tafel 3

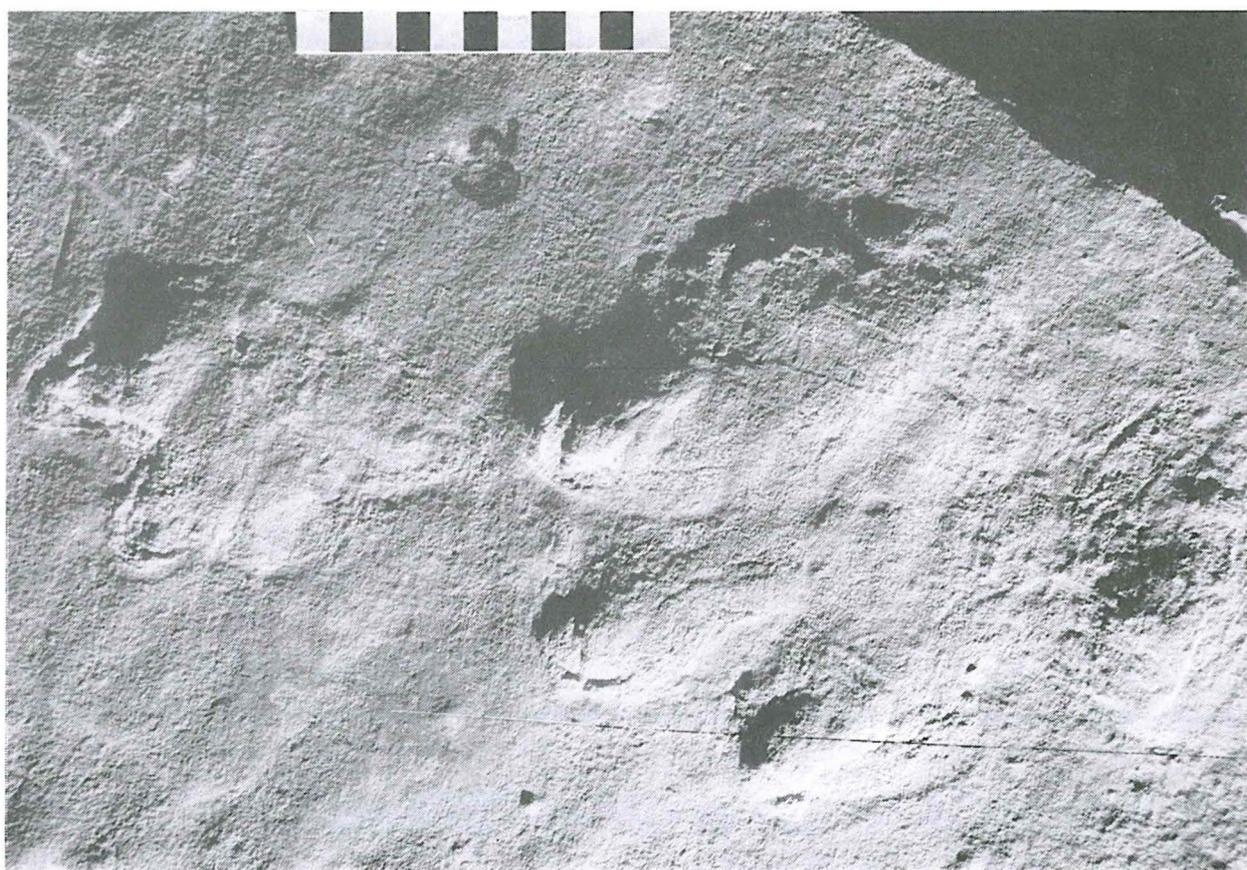


*Brachychirotherium thuringiacum* (RÜHLE v. LILIENSTERN, 1938).

Oben: UEN F38b:1 (vgl. Abb. 8a), Coburger Sandstein. Licht von rechts. Eventuell handelt es sich um ein subadultes Exemplar von *B. hassfurtense* (vgl. Landmark-Analyse).

Unten: NMC o. Nr., Natur-Museum Coburg („*B. coburgense*“, vgl. Abb. 6b), Unterer Burgsandstein. Licht von rechts. Maßstab in cm.

Tafel 4



*Brachychirotherium thuringiacum* (RÜHLE v. LILIENSTERN, 1938), NKMB F87: 62.  
Oben: Licht von rechts. Unten: Licht von links. Maßstab in cm.

Tafel 5



*Brachychirotherium thuringiacum* (RÜHLE v. LILIENSTERN, 1938).

Oben: NMC 17912b. Unten: NMC 17912a. Coburger Sandstein. Licht jeweils von rechts. Maßstab in cm.

**Tafel 6**



*Brachychirotherium thuringiacum* (RÜHLE v. LILIENSTERN, 1938).

Oben: NHMS VT 100, Coburger Sandstein (es handelt sich um Eindrücke einer Fährtre, zu der auch die Stücke NMC 17912, Taf. 5, gehören). Licht von rechts.

Unten: MB o. Nr., Blasensandstein. Licht von links. Maßstab in cm.

**Dank**

Herrn R. STAHL, Werneck, wird für die Führung zu Fährtenvorkommen und die Überlassung von Material gedankt. Herr Prof. Dr. B. SCHRÖDER, Bochum, führte die Erstautorin bei der Diplomkartierung in die Fragen des Coburger Sandsteins ein. Hilfreich waren Diskussionen mit Herrn Dr. M. SCHUDACK und Herrn Dr. G. BEUTLER über einige nomenklatorische Fragen und zur Keuperstratigraphie. Besonderer Dank gilt den für die genannten Sammlungen zuständigen Herren Prof. Dr. TH. GROß, Erlangen, Dr. M. MÄUSER,

Bamberg, Dr. M. MÖNNING und R. METZDORF, Coburg, Dr. R. WERNEBURG, Schleusingen, Dr. J. M. RABOLD und H. ZAPF, Bayreuth, Prof. Dr. F. FÜRSICH, Würzburg, Dr. W. HEINRICH, Berlin und H. KLEIN, Haimburg-Berg. Sie hatten für die mitunter komplizierte Bereitstellung des Materials großes Interesse und Verständnis. Für die Anfertigung einiger Abgüsse wird Herrn C. KOEHN, Halle, und Frau SCHEINER, Halle, für die Entwicklung der Fotos gedankt.

**Literatur**

- AUMANN, G. (1957): Eine neue Saurierfährte aus dem Mittleren Keuper von Coburg.- Jb. Coburger Landesstiftung, **2**: 183-197; Coburg.
- AUMANN, G. (1960): *Brachychirotherium coburgense* n. sp.- eine neue Saurierfährte aus dem Mittleren Keuper von Löbelstein bei Coburg.- Geol. Bl. NO-Bayern, **10**: 58-65; Erlangen.
- BEURLEN, K. (1950): Neue Fährtenfunde aus der fränkischen Trias.- N. Jb. Geol. Paläont., Mh. **1950**: 308-320; Stuttgart.
- BEUTLER, G. (1998): Keuper.- Hallesches Jahrb. Geowiss. B, Beih. **6**: 45-58; Halle.
- BEYSCHLAG, F. (1895): Erläuterungen zur geologischen Spezialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten, Blatt Rieth, Nr. 44.- Berlin (S. Schropp'sche Hof-Landkartensammlung, J. H. Neumann).
- BEYSCHLAG, F. (1895): Erläuterungen zur geologischen Spezialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten, Blatt Heldburg, Nr. 45.- Berlin (S. Schropp'sche Hof-Landkartensammlung, J. H. Neumann).
- BROCHU, C. A. (1997): Synonymy, redundancy, and the name of the crocodile stem-group.- J. Vetrebr. Paleont., **17**: 448-449; Lawrence.
- CHAPMAN, R. E. & BRETT-SURMAN, M. K. (1990): Morphometric observations on hadrosaurid ornithopods.- In: CARPENTER, K. & CURRIE, P. J. [eds.]: Dinosaur Systematics Approaches and Perspectives.- 163-177; New York (Cambridge University Press).
- DEMATHIEU, G. (1971): Cinq nouvelles espèces d'empereintes de reptiles du Trias de la bordure nord-est du Massif Central.- C. R. Acad. Sci., **272**: 812-814; Paris.
- DEMATHIEU, G. (1984): Une ichnofaune du Trias Moyen du bassin de Lodève (Hérault, France).- Ann. Paléont. (Vert.-Invert.), **70**: 247-273; Paris.
- DEMATHIEU, G. & GAND, G. (1973): Deux espèces ichnologiques nouvelles des grès à empreintes du Trias du Plateau d'Antully.- Bull. Soc. Nat. Hist. d'Autun, **67**: 11-27; Autun.
- DEMATHIEU, G. & LEITZ, (1984): Wirbeltier-Fährten aus dem Röt von Kronach (Trias, Nordost-Bayern).- Mitt. Bayer. Staatssgl. Paläont. hist. Geol., **22**: 63-89; München.
- ELLENBERGER, P. (1972): Contribution á la classification des pistes de vertébrés du Trias: Les types du Stromberg d'Afrique du Sud (I).- Palaeovertebrata, Mem. Extraord., **1972**: 104 S., Montpellier.
- FREYBERG, B. v. (1965a): Die Keupersammlung KEHL. - Geol. Bl. NO-Bayern, **15**: 151-166; Erlangen.
- FREYBERG, B. v. (1965b): Der Coburger Bausandstein (Mittlerer Keuper) von Zeil-Ebelsbach als Beispiel einer epikontinentalen Schichtenfolge.- Erlanger Geol. Abh., **58**: 60 S.; Erlangen
- GÜMBEL, C. W., v. (1887): Kurze Erläuterungen zu dem Blatte Bamberg (No. XIII) der geognostischen Karte des Königreichs Bayern.- Cassel (Verlag von Theodor Fischer).
- GÜMBEL, K. W., v. (1894): Geologie von Bayern.- 2. Bd., 1184 S., 1 geol. Karte; Cassel (Verlag von Theodor Fischer).
- HAARLÄNDER, W. (1938): Bericht über einige Funde aus dem mittelfränkischen Keuper.- Jahresbeitr. Mitt. Oberrhein. Ver., N. F. **27**: 1-8; Stuttgart.
- HADERER, F.-O. (1988): Ein dinosauroider Fährtenrest aus dem Unteren Stubensandstein (Obere Trias, Nor, km4) des Stromberges (Württemberg).- Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **138**: 12 S.; Stuttgart.
- HADERER, F.-O. (1990): Ein tridactyles Trittsiegel aus dem Unteren Stubensandstein (Obere Trias, Nor) des Rühlenbachtals (Württemberg).- Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **160**: 14 S.; Stuttgart.
- HADERER, F.-O. (1991): Erstnachweis eines chirotheriiden Fährtenrestes aus dem Unteren Stubensandstein (Obere Trias, Nor) des Stromberges (Nordwürttemberg).- Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **174**: 12 S.; Stuttgart.
- HADERER, F.-O. (1992): Ein weiterer grallatorider Fährtenrest aus dem Stubensandstein des Stromberges (Nordwürttemberg).- Jb. Ges. Naturkde. Württemberg, **147**: 5-10; Stuttgart..
- HADERER, F.-O. (1996): Archosaurier-Trittsiegel aus dem Stubensandstein (Oberer Trias, Nor) von Württemberg (Süddeutschland).- Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **152**: 41-45; Stuttgart..
- HAUBOLD, H. (1966): Therapsiden- und Rhynchocephalen-Fährten aus dem Buntsandstein

- Südthüringens.- Hercynia, NF 3 (2): 147-183; Leipzig.
- HAUBOLD, H. (1967): Eine Pseudosuchia-Fährtenfauna aus dem Buntsandstein Südthüringens.- Hallesches Jb. mitteldt. Erdgesch., 8: 12-48; Leipzig.
- HAUBOLD, H. (1971a): Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum Fossilium.- Handbuch der Paläoherpetologie, 18, 124 S.; Stuttgart (Gustav Fischer Verlag).
- HAUBOLD, H. (1971b): Die Tetrapodenfährten des Buntsandsteins in der Deutschen Demokratischen Republik und in Westdeutschland und ihre Äquivalente in der gesamten Trias.- Paläont. Abh., A, IV (3): 395-548; Berlin.
- HAUBOLD, H. (1984): Saurierfährten.- Neue Brehm-Bücherei, 479, 231 S.; Lutherstadt Wittenberg (Ziemsen Verlag).
- HAUBOLD, H. (1986): Archosaur footprints at the terrestrial Triassic-Jurassic transition.- In: PADIAN, K. [ed.]: The Beginning of the Age of Dinosaurs.- 189-201, Cambridge (Cambridge University Press).
- HELLER, F. (1952): Reptilienfährten-Funde aus dem Ansbacher Sandstein des Mittleren Keupers von Franken.- Geol. Bl. NO-Bayern, 2: 129-141; Erlangen.
- HELLER, F. (1956): Rhynchocephalenfährten aus dem Mittleren Keuper bei Haßfurt am Main.- Geol. Bl. NO-Bayern, 6: 50-55; Erlangen.
- HELLER, F. (1958): Neue Fährtenfunde aus dem Mittleren Keuper bei Haßfurt am Main.- Geol. Bl. NO-Bayern, 8: 146-152; Erlangen.
- HUENE, F. v. (1935): Neue Fährten aus der Trias.- Zentralbl. Min. ect., Abt. B, 7: 290-294; Tübingen.
- HUENE, F. v. (1943): Eine Fährtenplatte aus dem Stubensandstein des mittleren Keuper der Tübinger Gegend.- Zentralbl. Min. ect., Abt. B, 5: 138-141; Tübingen.
- HUNT, A. P., LOCKLEY, M. G. & LUCAS, S. G. (1993): Vertebrate and invertebrate tracks and trackways from Upper Triassic strata of the Tucumcari Basin, east-central New Mexico, USA.- In: LUCAS, S. G. & MORALES, M. [eds.]: The Nonmarine Triassic.- New Mexico Mus.Natural Hist. & Sci. Bull., 3: 199-201; Albuquerque.
- KARL, C. (1997a): Geologische Umfeldkartierung (1: 10.000) von Auswahl-Profilen des Coburger Sandsteins in den Haßbergen (N-Bayern).- Unveröff. Diplomkartierung, 61 S., 11 Karten; Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg; Halle (Saale).
- KARL, C. (1997b): *Brachychirotherium* aus dem Coburger Sandstein (Mittlerer Keuper, Nordbayern).- Unveröff. Dipl.-Arb., 87 S.; Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg; Halle (Saale).
- KREGE, B. A. & SCHRÖDER, B. (1981): Keuper-Exkursion westlich Coburg in den Haßbergen (Exkursion B1 und B2 am 23. und 24. April 1981).- Jber. Mitt. Oberrhein. Geol. Ver., N. F. 63: 7-13; Stuttgart.
- KUHN, O. (1936): Weitere Parasuchier und Labyrinthodonten aus dem Blasensandstein des Mittleren Keupers von Ebrach.- Palaeontograph. (A), 83: 61-94; Stuttgart.
- KUHN, O. (1937): Lebensbild des Wirbeltiervorkommens im Keuper von Ebrach. Eine Plateosauriden-Fährte aus dem Keuper.- Paläont. Z., 19: 315-321; Berlin.
- KUHN, O. (1955): Eine Fährte von *Coelurosaurichnus* aus dem obersten Rätolias von Sassendorf (Oberfranken).- N. Jb. Geol. Pal., 1955 Mh.: 411-412; Stuttgart.
- KUHN, O. (1956): Eine neue lacertoide Fährte aus dem Sandsteinkeuper Frankens.- N. Jb. Geol. Pal., 1956 Mh.: 529-531; Stuttgart.
- KUHN, O. (1958a): Zwei neue Arten von *Coelurosaurichnus* aus dem Keuper Frankens.- N. Jb. Geol. Pal., 1958 Mh.: 437-440; Stuttgart.
- KUHN, O. (1958b): Die Fährten der vorzeitlichen Amphibien und Reptilien.- 64 S.; Bamberg (Verl. Meisenbach).
- KUHN, O. (1963): Ichnia Tetrapodorum.- Fossilium. Catalogus. I, 101, 176 S.; s-Gravenhage (Junk).
- KUHN, O. (1968): Frankens Bedeutung für die Saurierforschung.- Ber. Naturf. Ges., 42: 13-26; Bamberg.
- LEONARDI, G. [ed.] (1987): Glossary and manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology.- Departamento Nacional da Producao Mineral, 117 S.; Brasilia.
- LOCKLEY, M. G., CONRAD, K., PAQUETTE, M. & HAMBLIN, A. (1992): Late Triassic vertebrate tracks in the Dinosaur National Monument area.- Utah Geological Survey Misc. Publ., 92-3: 383-392; Ogden.
- LOCKLEY, M. G. & HUNT, A. P. (1993): A new Late Triassic tracksite from the Sloan Canyon Formation, type section, Cimarron Valley, New Mexico.- In: LUCAS, S. G. & MORALES, M. [eds.]: The Nonmarine Triassic.- New Mexico Mus.Natural Hist. & Sci. Bull., 3: 279-283; Albuquerque.
- LOCKLEY, M. G. & HUNT, A. P. (1994): A review of Mesozoic vertebrate ichnofaunas of the Western Interior United States: evidence and implications of a superior track record.- In: CAPUTO, M. V., PETERSON, J. A. & FRANCZYK, K. J. [eds.]: Mesozoic System of the Rocky Mountain Region - USA.- 95-108; Denver.
- LORETZ, H. (1895): Erläuterungen zur geologischen Spezialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten, Blatt Coburg, Nr. 46.- Berlin (S. Schropp'sche Hof-Landkartenhandlung, J. H. Neumann).

- MENZEL, D. & SCHRÖDER, B. (1994): Stand geologischer Arbeiten im Keuper der Grabfeldmulde (Südthüringen).- Beitr. Geol. Thüringen, N. F. **1**: 13-25; Jena.
- OBERMAYER, W. (1912): Neue Funde von Tierfährten im Mittleren Keuper bei Stuttgart.- Monatsschr. „Aus der Heimat“, **25**: 129-137; Stuttgart.
- OLSEN, P. E. (1983) Relationship between biostratigraphic subdivisions and igneous activity in the Newark Supergroup.- Geol. Soc. Am. Abstr. Progr., **15**: 93; Washington.
- OLSEN, P. E. & BAIRD, D. (1986): The ichnogenus *Atreipus* and its significance for Triassic biostratigraphy.- In: PADIAN, K. [ed.]: The Beginning of the Age of Dinosaurs.- 61-87; Cambridge (Cambridge University Press).
- PARRISH, J. M. (1989): Phylogenetic patterns in the manus and pes of Early Mesozoic Archosauromorpha.- In: GILLETTE, D. D. & LOCKLEY, M. G. [eds.]: Dinosaur tracks and traces.- 249-257; Cambridge (Cambridge University Press).
- PARRISH, J. M. (1993): Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly.- J. Vertebr. Paleont., **13**: 287-308; Lawrence.
- PEABODY, F. E. (1948): Reptile and amphibian trackways from the Moenkopi Formation of Arizona and Utah.- Univ. Calif. Publ., Bull. Dept. Geol. Sci., **27**: 295-468; Berkeley.
- PRÖSCHOLDT, H. (1895): Erläuterungen zur geologischen Spezialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten, Blatt Römhild, Nr. 38.- Berlin, Simon Schropp'sche Hof-Landkartenhandlung (J. H. Neumann).
- REHNELT, K. (1950): Ein Beitrag über Fährten Spuren im unteren Gipskeuper von Bayreuth.- Ber. Naturw. Ges., **1950**: 27-36; Bayreuth.
- REHNELT, K. (1952): Ein weiterer dinosauroider Fährtenrest aus dem Benker-Sandstein von Bayreuth.- Geol. Bl. NO-Bayern, **2**: 39-40; Erlangen.
- REHNELT, K. (1959): Neue Reptilfährten-Funde aus der germanischen Trias.- Jb. staatl. Mus. Min. u. Geol., **1959**: 97-103; Dresden.
- REHNELT, K. (1960): Über eine Fährte aus den Corbula-Sandsteinen und über Fährtenreste aus dem Benker-Sandstein bei Bayreuth.- Ber. Naturw. Ges. **10**: 71-76; Bayreuth.
- REHNELT, K. (1983): Berichtigung einer Reptil-Fährtenspur aus dem Benker-Sandstein (Keuper/Trias) Frankens. - *Coelurosaurichnus arntzeniusi* n. sp.- Lößbecke Mus. U. Aquarium, Jahresber. **82**: 47-51; Düsseldorf.
- RÜHLE v. LILIENSTERN, H. (1938): Fährten aus dem Blasensandstein (km 4) des Mittleren Keupers von Südthüringen.- N. Jb. Min. Geol. Pal. (B), **BB.**, **80**: 63-71; Berlin.
- SCHMIDT, H. (1959): Die Cornberger Fährten im Rahmen der Vierfüßler-Entwicklung.- Abh. Hess. Landesanst. Bodenforsch., **28**: 1-137; Wiesbaden.
- SILVESTRI, S. M. & SZAJNA, M. J. (1993): Biostratigraphy of vertebrate footprints in the Late Triassic section of the Newark Basin, Pennsylvania: Reassessment of stratigraphic ranges.- In: LUCAS, S. G. & MORALES, M. [eds.]: The Nonmarine Triassic.- New Mexico Mus. Natural Hist. & Sci. Bull., **3**: 439-444; Albuquerque.
- SZAJNA, M. J. & SILVESTRI, S. M. (1996): A new occurrence of the ichnogenus *Brachychirotherium*: Implications for the Triassic-Jurassic mass extinction event.- In: Morales, M. [ed.]: The Continental Jurassic.- Museum of Northern Arizona Bull., **60**: 275-283; Flagstaff.
- THÜRACH, H. (1888/89): Uebersicht über die Gliederung des Keupers im nördlichen Franken im Vergleiche zu den benachbarten Gegenden.- Geogn. Jh., **1**: 75-162, Cassel 1888; Geogn. Jh., **2**: 1-90, Cassel 1889.
- WEISS, W. (1934): Eine Fährten Schicht im Mittelfränkischen Blasensandstein.- Jahresber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F. **23**: 5-11; Erlangen.
- WEISS, W. (1976): Ein Reptilfährten-Typ aus dem Benker-Sandstein und untersten Blasensandstein des Keupers um Bayreuth.- Geol. Bl. NO-Bayern, **26**: 1-7; Erlangen.
- WILLRUTH, K. (1917): Die Fährten von *Chirotherium*.- Z. Naturwiss., **86**: 395-444; Halle.

*Anschrift der Autoren:*

Dipl.-Geoln. Caroline Karl  
Im Jauch 19  
D-06667 Uichteritz

Prof. Dr. Hartmut Haubold  
Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg  
Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum  
Domstr. 5  
D-06108 Halle (Saale)  
e-mail: haubold@geologie.uni-halle.de