

Für Herrn Prof. Dr. Carl N. Sauer

Überreicht vom Verfasser = *berl. 13*

Sonderabdruck aus  
Palaeontologische Zeitschrift  
Band 22

**Die sogenannten „Wirbeltierspuren“  
und die *Limulus*-Fährten der Solnhofener Plattenkalke**

VON KENNETH E. CASTER,  
University of Cincinnati, Ohio

|              |    |   |       |                     |
|--------------|----|---|-------|---------------------|
| Palaeont. Z. | 22 | 1 | 12—29 | Berlin, 15. 2. 1940 |
|--------------|----|---|-------|---------------------|

Carl N. Shuster, Jr.

# Die sogenannten „Wirbeltierspuren“ und die *Limulus*-Fährten der Solnhofener Plattenkalke

VON KENNETH E. CASTER,

University of Cincinnati, Ohio

## Auszug

Die heteropodischen Fährten und Spuren, *Kouphichnium lithographicum* OPPEL, *Protornis bavarica* JAEKEL, *Ornithomites caudata* JAEKEL und *Hypernithes jurassica* JAEKEL und verwandte Formen scheinen nicht durch Wirbeltiere, wie man früher annahm, sondern durch *Limulus walchi* oder einen nahen Verwandten erzeugt worden zu sein.

## These und Vorwort

Seit OPPEL zum ersten Male im Jahre 1862 die Fährten und Kriechspuren der Jurassischen Plattenkalke der Gegend von Solnhofen in Bayern beschrieb, sind viele Versuche gemacht worden, ihre Entstehung zu erklären. Platten mit Spuren, deren jede offenbar aus zweierlei ganz verschiedenen und doch gesetzmäßig verbundenen Fährten besteht, erregten dabei von Anfang an besonderes Interesse, da man sie für Fährten irgendeines Wirbeltieres hielt. Mit der Zeit wurde eine Anzahl von Fährten beschrieben, die stark von OPPELS Originalen abweichen. Dazu gehören, der Größe und Gestalt nach, auch die Fährten von *Limulus walchi*, die allerdings bisher wohl noch nie — wenigstens nicht im Druck — mit den typischen heteropodischen Fährten verglichen worden sind. Dieser Vergleich soll im folgenden durchgeführt werden.

Die folgenden Ausführungen über europäische Fährten entspringen aus meiner Umdeutung (CASTER, 1938) der Fährten, die unter dem Namen *Paramphibius* von WILLARD 1935 aus dem Overdevon Pennsylvaniens beschrieben worden sind. Im Verlauf meines Studiums wurde es notwendig, die heteropodischen Fährten, hauptsächlich die bewiesenen Xiphosurenfährten, einer ziemlich gründlichen vergleichenden paläo-technologischen Durcharbeit zu unterziehen. Dabei wurde es bald klar, daß mehrere der heteropodischen Fährten der Solnhofener Plattenkalke,

die bis jetzt immer in Beziehung zu den Wirbeltieren gebracht worden sind, bei genauerer Untersuchung sich wohl als Limulidenfährten herausstellen dürften. Aber nur die Fährten, die unzweifelhaft als *L. walchi* von anderen Bearbeitern beschrieben worden sind, wurden in meiner *Paramphibius*-Arbeit in Betracht gezogen, um nicht zu viele, zeitlich so weit auseinander liegende, sogenannte „Wirbeltierspuren“ in Verdacht zu ziehen und dabei die Beweisführung im großen ganzen zu schwächen.

### Die Kriechspuren von *Limulus walchi*

Da *Limulus* heute der europäischen Küste fremd ist, sind sowohl seine Anatomie, wie seine Ichnologie im allgemeinen nicht gut bekannt. Es ist erstaunlich, daß, obwohl die gewöhnlichen Fährtentypen des *Limulus* schon seit Jahren in der Literatur bekannt sind, die Tatsache, daß seine Fährte heteropodisch ist, bis vor ganz kurzem fast allgemein von den Ichnologen übersehen worden ist. Eine allgemeine Darstellung der Limuliden-Ichnologie, auf die häufig im Laufe dieser Arbeit Bezug genommen wird, ist in einer Abhandlung von CASTER (1938) gegeben. Die meisten Xiphosura, und wahrscheinlich alle Arten von *Limulus* und dessen nächsten Verwandten, besitzen außer einem vorangehenden Paar Chelicerae, vier Paar scherentragender Lauf- oder einfache Füße (Endognathen) und ein sechstes Paar abgeänderter Lauffüße (Ectognathen), die hauptsächlich als Schieber dienen. Wie in der obenerwähnten Abhandlung (CASTER, 1938) dargelegt ist, werden die einfachen freien Fußpaare gleichzeitig ziemlich einheitlich abwechselnd mit den Schiebfüßen auf den Boden gesetzt. Die Fährten der letzteren decken daher häufig die Fährten der einfachen Fußpaare.

Für einen, der die Gangart des *Limulus* nicht kennt, ist es überraschend, den merkwürdigen Aufbau der Schiebfüße zu entdecken. Jeder Schiebfuß hat vier (oder fünf) unten ausgehöhlte Blätter, die gliederartig mit dem distalen Ende und der Rückseite des propoden (penult) Beinsegmentes verbunden und auch durch Muskeln mit dem proximalen Ende des daktylen (distal) Segmentes verbunden sind. In Ruhelage legen sich die ausgehöhlten Blätter auf die Rückseite des Daktylus und sind daher ziemlich unauffällig, wenn das Tier sich im Wasser bewegt. Aber wenn das Tier am Boden kriecht, ist der Daktylus so gebogen, daß sein Ende rückwärts gerichtet ist und seine Rückseite auf oder im Schlamm liegt. Die Beugung des Distalgliedes hebt die Blätter und spreizt sie fächerweise auseinander. (Daher der Ausdruck Flabellum, der für dieses Organ gebraucht wird.) Die ausgehöhlten Unterseiten der Blätter drücken dann auf den Boden und sind so als ein wirksames Schieborgan tätig. Wenn es völlig ausgespreizt und flach auf den Boden gedrückt wird, hinterläßt

das Flabellum vier (oder fünf) zehenähnliche Eindrücke, die hinterwärts von dem fersenähnlichen Eindruck der Rückseite des Daktylus ausstrahlen, an dessen Ende manchmal noch die Abdrücke zweier bewegbarer Endstacheln eingedrückt sind. Wenn der Fächerabdruck des Flabellum in solcher Weise eingedrückt ist, ist er der Fußfährte eines kleinen Wirbeltieres ganz überraschend ähnlich. CASTER (1938) hat die ontogenetischen Abänderungen des Flabellum bei lebenden Arten von *Limulus* beschrieben und ihre Aufsetzungsweise bekannt gemacht. Diese Variationen sind von großer ichnologischer Wichtigkeit.

Der junge *Limulus* läuft nach der Manier seiner Ahnenform, *Paramphibius*, mit den Fächerblättern flach auf den Boden gedrückt. Er braucht sie mehr als eine Stütze für den Körper wie als einen Schiebeapparat. Der so entstandene Fußeindruck ist dem eines kleinen Amphibiums oder eines Sauriers sehr ähnlich. Wenn man sie richtig orientiert, erinnern solche Fährten wirklich sehr an die Fährten von Wirbeltieren. Als Beispiele einer richtig orientierten Limulidenfährte, die aber falsch gedeutet worden ist, seien *Paramphibius* WILLARD (1935) oder *Artiodactylus* ABEL (1926) genannt. Wenn der *Limulus* geschlechtsreif wird, werden die Fächerblätter bedeutend stärker und weniger beweglich. Es ist dann fast unmöglich, die Blätter flach auf den Boden zu drücken. Der Winkel zwischen jenen und dem flach gebogenen Daktylus nähert sich nun mehr  $90^{\circ}$  als  $180^{\circ}$  wie zur Zeit der Unreife. Dies bedeutet, daß die Blätter nun in den Schlamm mehr oder wenig spatensähnlich, in einem Halbkreise, beinahe senkrecht eingedrückt werden. Die Schiebefähigkeit des Ectognathen verbessert sich also mit dem Alter. Beim Herausziehen neigen die Blätter dazu, zusammenzukommen und sich sogar längs der Mittellinie übereinander zu legen. In verhältnismäßig weichem Schlamm erzeugen sie daher beim Herausziehen gewöhnlich eine kleine Aufwühlung oder gar eine Schleppspur nach vorne. Das ist vom ichnologischen Standpunkt aus sehr wichtig, da der Uneingeweihte, der eine reife Flabellumfährte untersucht, aller Wahrscheinlichkeit nach, wie es schon viele vor ihm getan haben, zu dem Schluß käme, daß ein kleines Wirbeltier, vielleicht ein kleiner Vogel oder Dinosaurier, die Fährte erzeugt habe. Aber man achte nun auf den Unterschied: Bei einer solchen Deutung müßte das Tier gerade in der entgegengesetzten Richtung gelaufen sein. Bei Annahme der tatsächlichen Bewegungsrichtung sehen die einzelnen Fächerblätter auch nicht länger wie kleine Zeheneindrücke aus. Die Enden des halbrunden Schnittes, den das spatensähnliche Flabellum erzeugt, sind rückwärts lang genug ausgedehnt, daß sie entlang dem langen Mitteleindruck des umgebogenen Daktylus zu liegen kommen. So schaffen sie denn das Aussehen einer dreiteiligen Fußfährte, in welcher

der Daktyluseindruck zur Mittelzehe wird, und die Fächerenden zu den Seitenzehen. Wenn die zwei Endstacheln des Daktylus sich im Eindruck zeigen, wird die Illusion einer gegabelten Mittelzehe beinahe unvermeidlich. Die Täuschung wird noch größer, wenn beim Herausziehen des Flabellums nach vorne eine Schleppspur entsteht. Wenn sie nur klein ist, gleicht sie einem Sohleneindruck; wenn lang, einer Hinterzehe (Hallux)<sup>1)</sup>.

Ich habe mich ziemlich ausführlich mit dem Schieborgan des *Limulus* befaßt, da der Paläontologe und der Ichnologe es fast ganz übersehen haben, und da dessen Abdruck schon viele Forscher in ihren Deutungen irreführt hat. Es besteht kein Grund zu glauben, daß *Limulus walchi*, der so gut aus dem Plattenkalke bekannt ist, wesentlich in der Konstruktion seines Schiebapparates vom modernen *Limulus* abwich. Homologe Organe sind vom Devon bis zur Jetztzeit bekannt und zeigen merkwürdig geringe Änderungen durch diesen langen Zeitraum. Die freien Fußpaare des *Limulus walchi* scheinen auch vom üblichen Typ gewesen zu sein.

Wie kommt es denn, daß, obschon *Limulus walchi* diese Bewegungsorgane besaß, kein Bericht der Solnhofener *Limulus*-Fährten irgendwelche dieser Eigentümlichkeiten, die die modernen *Limulus*-Fährten doch so gut zeigen, herausbringt? Seit WALTHERS (1904) erster Beschreibung der *Limulus*-Fährten der Plattenkalke, in der er zeigte, daß jede Spur in einem verendeten *Limulus* endet, hat man nur die Spuren, die auf einen toten Krebs hinführen, diesen Tieren zugeschrieben. Was zeigen nun diese zweifellos echten *Limulus*-Fährten? Es ist unnötig, hier auf alle Einzelheiten einzugehen, da ABEL in seinem Werke „Vorzeitliche Lebensspuren“ (1935) und CASTER in der paläoichnologischen Abteilung seiner *Paramphibius*-Arbeit (1938) diese erst kürzlich in umfassender Weise behandelt haben. Was uns hier angeht, ist nur, daß die Fährten, die von Tieren im Todeskampf hinterlassen worden sind, gewöhnlich nur durch einfache Scherenfüße erzeugte Schrammen aufweisen. Diese sind gewöhnlich in Zickzackleisten angeordnet, die entweder auswärts oder rückwärts gegen die stets vorhandene Schleifspur des steifen Telsons gerichtet sind, die ihrerseits unterbrochen oder ununterbrochen sein kann. Eine genauere Untersuchung einiger Abbildungen dieser heute nur zu seltenen Fährten zeigt in seltenen Fällen noch oben drein unklare Schieberabdrücke, wie z. B. ABEL, 1935, Fig. 243, 244. Diese sind aber meines Wissens noch nie vor meiner letzten Arbeit (1938) in irgendeiner der Deutungen der Fährten besprochen worden.

<sup>1)</sup> Ein Gipsabguß einer *Kouphichnium*-Fährte in der Sammlung des Teylerschen Museums, den Prof. Dr. EUGÈNE DUBOIS mir freundlicherweise geschickt hat, zeigt vortrefflich diesen reifen Fährtentypus in all seinen täuschenden Einzelheiten.

Die einzige Fährte aus der Solnhofener Lagune, die, ohne daß ein verendetes Tier am Ende gefunden worden wäre, einem *Limulus* zugeschrieben worden ist, ist die berühmte Fährte, die bei ABEL (1935) als Fig. 246 abgebildet ist. Diese ist ursprünglich von WINKLER (1886) als die „Sitzspur“ eines *Pterodactylus* beschrieben worden, und wurde späterhin von WALTHER und anderen einem *Archaeopteryx* zugeschrieben. ABEL hat dann aber (1921) unwiderlegbar bewiesen, daß es sich um den Kampfplatz eines zeitweilig durch den Schlamm festgehaltenen *Limulus walchi* handelt. In ABELS Abbildungen dieser interessanten Spur (1921 und 1935) können die Abdrücke der Schieber so gut wie die der scherentragenden einfachen Füße leicht von einem, der sie sucht, entdeckt werden. Trotzdem ist es höchst zweifelhaft, ob selbst heute der Kampfplatz einem *Limulus* zugeschrieben würde, hätte man diese Abdrücke der Schieber schon früher bemerkt; so tief eingewurzelt ist die Deutung der Schieberfährten als die der Zehen eines Wirbeltieres. Vor allem zeigt diese Platte, daß die zweifellosen Fährten des *Limulus walchi* wirklich die heteropodischen Merkmale der Xiphosura deutlich zeigen, obwohl diese Erscheinungen in der ichnologischen Literatur allgemein übersehen worden sind.

Die Fährten, die direkt an einem toten Krebse enden, und die ganz ungewöhnliche Spur eines Tieres, das sich aus dem Schlamm zu befreien suchte, lassen keinen Zweifel daran, daß tatsächlich *Limulus* in der Solnhofener Lagune lebend vorhanden war und darum auch hätte typische Spuren hinterlassen müssen. Aber weder die Spur der letzten Schritte im Todeskampf noch die eines im Schlamm steckengebliebenen Tieres sind typische Spuren. Und doch sind diese zwei Arten von Fährten die einzigen, die bis jetzt als solche erkannt oder überhaupt irgendwie zu dem gewöhnlichen *L. walchi* in Beziehung gebracht worden sind, bei dem der Trieb zur Wanderung in das Seichtwasser des Strandes zur Paarungszeit wahrscheinlich ebenso stark war, wie bei den lebenden *Limulus*-Arten. Wo sind aber dann in der Solnhofener Lagune typische Fährten, die mit jenen des frei laufenden modernen *Limulus* vergleichbar sind?

Wie sieht die normale *Limulus*-Fährte aus? Das habe ich im einzelnen in meiner Arbeit über *Paramphibius* (1938) dargelegt, auf deren viele Abbildungen einer großen Auswahl der normalen Fährten von *Limulus* und auch seines Vorläufers *Paramphibius* hier verwiesen sei. Es sei nun gleich gesagt, daß keine einzige Solnhofener Fährte, von der ich weiß, die normale Vollkommenheit zeigt, die durchschnittlich dem oberdevonischen *Paramphibius*-Material oder den von *Limulus* im Laboratorium erzeugten Fährten zukommt. Das mag daran liegen, daß der Kalkschlamm von Solnhofen sich physikalisch anders verhielt als

der Tonschlamm des Oberdevons oder der der Laboratoriumsversuche. Andererseits ist es aber möglich, daß solche Fährten wirklich in dem Plattenkalke in großer Menge vorkommen, aber bisher zur Seite geworfen oder übersehen worden sind. Eine erneute Untersuchung der klassischen Fundplätze könnte wohl noch solches Material zum Vorschein bringen.

Diagnostisch für die anerkannten Fährten des *L. walchi* sind die Größe und allgemeine Richtung und das Vorhandensein einfacher Scherenfußfährten und undeutlicher Flabellumeindrücke, die definitiv das Vorhandensein einer Heteropodie beweisen. Eine in der Mitte fortlaufende oder unterbrochene Schleifspur des Telsons ist gewöhnlich vorhanden. Die Größe der einzelnen Eindrücke wechselt sehr, obwohl sie wahrscheinlich zwei bestimmte obere Grenzen hat, die auf eine kleine geschlechtliche Verschiedenheit in der Größe der reifen Individuen hinweist, ähnlich wie bei den heutigen Formen, bei denen das Weibchen bedeutend größer ist als das Männchen. Die Fährten verlaufen gewöhnlich wellenförmig, aber in der Nähe des toten Tieres werden sie durchschnittlich gerade. Es liegen meines Wissens keine Beobachtungen über die Richtung der Fährten in ihrer ursprünglichen Lage vor. Aber man kann wohl voraussagen, daß, wenn solche Beobachtungen gemacht werden, es sich zeigen wird, daß sie zumeist dem Strande zu gerichtet sind, da, wie schon gesagt, die jährliche Wanderung zur Paarungszeit direkt dem Strande zu geht. Dabei haben wohl, wie heute, die unreifen Tiere die reifen auf dieser jährlichen Wanderung begleitet. Wenn irgendwelche Periodizität in den Fährten auf den Schichtflächen des Steinbruches sich beweisen ließe, wäre das von großem Interesse. Es ist zu erwarten, daß die außerhalb des Wassers erzeugten Fährten gegen das Wasser gerichtet waren, wenn sie nicht in einem verendeten Tier aufhören, da die meisten Krebse, die heute beim Flutwechsel stranden, dem Wasser wieder mit ziemlicher Geradheit zustreben.

Wenn *Limulus* in normaler Weise über gewöhnlichen Grund läuft, entweder in sehr seichtem Wasser oder auch außerhalb des Wassers, setzt er die einfachen Gehfüße mit den distalen Enden nach vorne gerichtet nieder. Wenn die Eindrücke der scherentragenden Endglieder der Gehfüße erhalten sind, weisen sie in der Richtung, in der der Krebs gelaufen ist. Weiterhin, wenn die ganze Serie der einfachen Füße bei einem Sprung oder Schritt, unter den günstigsten Verhältnisse, eingedrückt wird, liegt das vorderste Paar der Fußindrücke der Mittellinie am nächsten, und der Abstand der Fährten wird nach rückwärts stufenweise größer. Ganze Serien einfacher Fährten, die in dieser Weise entstanden sind, sind in vorwärts gerichteten Zickzackleisten angeordnet und lassen, wenn auch unvollständig, auf die Bewegungsrichtung schließen. Bis jetzt sind noch



keine ganzen Serien einfacher Fährten in dem Solnhofener Material beobachtet worden. Aber wenn die Füße in einer Kratzmanier, statt nur als Stützen, gebraucht werden, ordnen sich die Schrammen gewöhnlich in rückwärts gerichteten Zickzackleisten oder Teilzickzackleisten an, da die Füße gewöhnlich rückwärts in den Schlamm kratzen bei dem Versuch, sich vorwärts zu schieben. Doch gibt es Ausnahmen hiervon. Diese Anordnung der Schrammen in Zickzackleisten zeigt sich nicht selten in den Toteskampffährten.

In der *Paramphibius*-Arbeit (1938) wurde die wichtige Tatsache festgestellt, daß *Limulus* eine große Mannigfaltigkeit von Fährten hervorbringt. Von der Jugend bis zur Reife verändert sich die Bewegungsart, nicht nur die Größe der Fährten. Die Tiefe des Wassers oder dessen Abwesenheit, die Neigung des Bodens, die Feuchtigkeit des Schlammes, wenn er der Luft ausgesetzt ist, die Konsistenz des Grundes, die Ermüdung des Tieres usw., das alles sind Umstände, die die Aufzeichnung der Laufspur wesentlich beeinflussen. Eine große Anzahl von Varianten der Laufspur, die im Laboratorium von *Limulus*-Krebsen erzeugt worden sind, sind in meiner oftgenannten Arbeit abgebildet. Verschiedenheiten in den Fährten und Spuren, die man bisher als genügend zur Unterscheidung von Gattungen aufgefaßt hat, sind bei diesen Geschöpfen die Regel. Viele dieser abweichenden Spuren, die fast genau denen gleichen, die versuchsweise im Laboratorium hervorgebracht worden sind, treten auch in den Solnhofener Plattenkalken auf, sind aber bisher unter der Decke der den Wirbeltieren zugeschriebenen „Problematica“ versteckt gewesen.

**Sog. „Problematica“,  
die höchstwahrscheinlich Varianten der Spuren von *L. walchi* sind**

Die Mehrzahl der Solnhofener Fährten, die heteropodischen Charakter zeigen, wurden der Gattung *Ichnites* oder dem *Kouphichnium lithographicum* OPPEL (1862) zugeteilt. OPPEL meinte, die Fährte stamme von einem *Archaeopteryx* her, der damals eben in dem Plattenkalke entdeckt worden war. Diese Fährte, wohl mehr als irgendeine andere, hat den Grund geliefert für die Rekonstruktionen von Lagunenszenen, in denen ein paar oder ganze Scharen von Urvögeln, Pterodactylen oder auch kleinen Dinosauriern auf dem Schlamm herumlaufen. Denn seit OPPELS Tagen hat man all diese Tiere und noch andere als Erzeuger der Heteropodenfährten angenommen. Ich denke an solche Rekonstruktionen wie z. B. FIGUIERS Abbildung von *Rhamphorhynchus* auf dem Flutboden (1866, z. B. bei ABEL, 1925, Fig. 127), oder RUDLOFFS Darstellung von *Archaeopteryx* und *Rhamphorhynchus* am Strande (1907, z. B. bei ABEL,

1935, S. 128). Es ist nicht unmöglich, daß die ökologischen Aussagen dieses bekannten Bildes jeder Beobachtungsgrundlage entbehren.

OPPEL hat die wesentlichen Eigentümlichkeiten der Fährten beschrieben (1862). Weitere Einzelheiten wurden von WALTHER in der Festschrift für ERNST HAECKEL (1904, S. 147, 203, 211, Fig. 5) hinzugefügt. ABEL hat 1935 und anderswo neue Beobachtungen und interessante Deutungen gegeben. WALTHER berichtet, daß er ganze Platten gesehen hat, die mit diesen Fährten in allen Richtungen hin bedeckt waren. Dies hat ihn davon überzeugt, daß Scharen der Urvögel munter auf der Schlammfläche bei Solnhofen herumgehüpft sind. Nach seiner Ansicht verliefen die Fährten ruhig, bald in gerader Linie, bald in welligem Laufe, und manchmal auch in schmalem Kreise. Nach allen Autoren bestehen die typischen *Kouphichnium*-Fährten aus vierstrahligen Zeheneindrücken, die mit vereinzelt Paaren rundlicher Eindrücke abwechseln. Eine unterbrochene Mittelrinne läuft gewöhnlich der Mittellinie der Fährte entlang. Die Fußeindrücke liegen einander gewöhnlich gegenüber. WALTHER hat „Kralleneindrücke“ beschrieben, die etwa 2 cm von den strahlenförmigen Fährten entfernt verlaufen. Bei einer geraden Spur liegen die strahlenförmigen Eindrücke gewöhnlich 6 cm voneinander, und die Länge von dem, was der „Sprung“ genannt wird, beträgt durchschnittlich 5 cm, aber an einer Kurve können die äußeren Fährten bis zu 9 cm voneinander zu liegen kommen. In seinen Zeichnungen und seiner Beschreibung zeigt WALTHER, daß die kurzen äußeren Zeheneindrücke fast im rechten Winkel zu dem der Mittelzehe stehen. Es war seine Ansicht, wie auch die OPPELS vor ihm, daß die strahlenförmigen Fährten von den Hinterfüßen hinterlassen worden sind, während die einfachen abgerundeten Eindrücke durch den stützweisen Gebrauch der Carpalknochen des Flügels zustande kamen. WALTHER (S. 203) berichtet, daß er anderswo Platten gesehen hat, die mit ähnlichen, aber kleineren Fährten bedeckt waren, denen aber die Stützmarken fehlten. ABEL (1911) war weniger geneigt, die Fährten den Urvögeln zuzuschreiben, wiewohl er mit der Idee, daß die Fährten von Wirbeltieren herrühren, einverstanden war, eine Ansicht, die er wahrscheinlich noch immer vertritt (1935). Er dachte an einen kleinen Dinosaurier, vom Typus des *Compsognathus*.

Durch neue *Kouphichnium*-Fährten, die 1923 bei Eichstätt gefunden wurden, konnte ABEL seine früheren Berichte ergänzen (1927). Wie OPPEL und WALTHER, wies er darauf hin, daß die Mehrzahl der Fährten ein gleichzeitiges Aufsetzen der fingerförmigen Füße beweise, und schloß daraus, daß das Tier sich hüpfend oder springend bewegt haben müsse. Er blieb bei der Auffassung, daß die Hände nach Art von Krücken gebraucht wurden. Aber das neue Material zeigte drei Paare runder Ein-

drücke zwischen beiden Paaren von strahlenförmigen Eindrücken. Das Paar einfacher Eindrücke, das er für das hinterste hielt, liegt am engsten zusammen, das heißt, es liegt der Mittellinie am nächsten; das zweite Paar liegt etwas weiter auseinander, und das dritte Paar am weitesten. Die Maße des Solnhofener Originalmaterials (nach ABEL 1927) sind: Sprunglänge 81 mm, Sprungbreite 61 mm, das hinterste Fußpaar 42 mm voneinander, das zweite Paar 58 mm und das dritte Paar 80 mm. Die im Jahre 1927 beschriebene Solnhofener Fährte zeigt keinen Schwanz-eindruck. An neuem Material von Pfalzpaint bei Eichstätt sind die Maße der Abstände der „Krücken“-Eindrücke 42 mm, 52 mm und 62 mm. In diesem Material ist die Schleifspur des Schwanzes erhalten. ABEL entdeckte an vielen der neuen Fährten, daß der von ihm als Mittelzehe gedeutete Eindruck am Ende gegabelt ist. Um diesen merkwürdigen Zustand zu erklären, hat er zuerst an eine Syndaktylie zweier Zehen gedacht, später aber hat er angenommen, daß es sich um einen Doppeldruck der Mittelzehe handelt, der dadurch zustande kam, daß die Stellung der Mittelzehe beim Aufsprung und beim Absprung verschieden war. Noch ein anderes Mal hat er auf die Möglichkeit hingewiesen, daß epidermale Bildungen am Vorderende der Mittelzehe vorhanden waren, wie sie bei den Wüstenspringmäusen bekannt sind. ABEL hat auch sehr feine fadenförmige Eindrücke gesehen, die nach vorne von all den sogenannten Zehen divergierend ausstrahlen, so fein, daß sie unvermeidlich bei einer Präparation der Exemplare verwischt würden. Diese, sagte er 1927, könnten als Abdrücke von Haaren angesprochen werden, wenn es möglich wäre, die Fährte in Beziehung zu einem bis jetzt unbekanntem Wirbeltier zu bringen. 1926 zeigte er, daß solche Eindrücke auch durch Federn gemacht werden könnten. Auf Grund des neuen Materials, hat ABEL (1926, 1927, 1935) die Idee eines kleinen hüpfenden Wirbeltiers, möglicherweise eines Dinosauriers (*Compsognathus*) entwickelt, das die Hinterfüße gleichzeitig auf den Boden setzte und dieselben auch gleichzeitig wieder hob. Zwischen je zwei Sprüngen sollen die Tiere die sehr kleinen baumelnden Hände, oder wenigstens deren Mittelfinger, auf den Boden gesetzt haben, zuerst in einem geringen Abstand voneinander, dann, ein wenig zögernd, etwas weiter nach vorne und ein wenig weiter nach außen, und zuletzt, zum dritten Male, noch weiter voneinander und nach vorne. Erst nach diesen drei scheinbar tastenden Stellungsänderungen geschah dann der Sprung. Auf einer Platte von Mörsheim, die er untersuchte, während er an seinem Buche von 1935 arbeitete, glaubte ABEL den undeutlichen Eindruck dreier Zehen auf den Krückenfährten beobachtet zu haben, obwohl auch hier gewöhnlich nur ein einziger rundlicher Eindruck zu sehen war. Wie sich weiter unten herausstellen

wird, hat JAEKEL ähnlichen Fährten, die mehrere krückenähnliche Eindrücke zeigten, den Namen *Hypernithes jurassica* gegeben. Sein *Ornithnites caudatus* zeigte nur zwei Krückeneindrücke.

WILFARTH (1937) hat die Deutung dieser Fährten durch ABEL weitergeführt. Wie ABEL, nimmt er an, daß ein Reptil die Fährten erzeugt hat. Er schließt, daß das Tier starke Beine hatte und schwache Arme mit einem Finger, der viel länger war als die anderen, so daß nur dessen Kralle bei der krückenähnlichen Lokomotionsweise, die OPPEL, WALTHER und ABEL alle angenommen haben, einen Eindruck hinterlassen hat. Nach Ausschluß anderer Möglichkeiten kommt WILFARTH zuletzt auf einen Dinosaurier nach Art des amerikanischen *Ornitholestes*, den er denn auch sofort mit einem Federstrich in die Solnhofener Lagune importiert. WILFARTH hat sorgfältige Diagramme einer *Ornitholestes*-Skelett-rekonstruktion auf *Kouphichnium*-Fährten entsprechender Größe gelegt, um die Möglichkeit seiner Idee zu beweisen. So will er dem kleinen Dinosaurier eine unwahrscheinlich zögernde, sozusagen hinkende Bewegungsart zuschreiben, dessen gesamte Anatomie, wie schon der Name zeigt, wahrhaftig auf eine ganz andere Lebensart hindeutet. JAEKELS und WILFARTHS Deutungen zeigen, wohin man kommt, wenn man seine Einbildungskraft zu weit von den einfachen Tatsachen abschweifen läßt.

Was haben nun diese problematischen Fährten mit denen von *Limulus* gemein? Man beachte zuerst, daß, obwohl diese Fährten in der Größe sehr wechseln, sie doch in keinem Falle breiter sind als die bekannten Reste von *Limulus walchi* aus derselben Schichtfolge. Die Unbeständigkeit der Fährtengrößen erinnert einen sehr an die Fährten, die man jeden Frühling an der ostamerikanischen Küste beobachten kann, wenn die großen Weibchen von *L. polyphemus* ans Ufer kommen, entweder die etwas kleineren Männchen hinter sich herschleppend oder von ihnen begleitet. An diesem Frühlingszuge nehmen auch immer viele unreife Tiere beider Geschlechter teil. Fährten von vielen Individuen aller Größen kommen zustande, wenn Schwärme dieser Krebse zur Zeit der Ebbe oder nach einem Sturm auf den Schlammflächen stranden. Beim Studium der Solnhofener Fährten darf man nicht vergessen, daß *L. walchi* im Durchschnitt etwas kleiner war als der heutige *L. polyphemus*, der ein Riese unter den Limuliden ist.

Im allgemeinen sind die Fährtenrichtungen denen des rezenten *Limulus* sehr ähnlich, wenn er, bei Ebbe gestrandet, in sehr seichtem Wasser herumläuft oder auf dem Küstensand nach Wasser sucht. Man hat noch keine Aufzeichnungen solcher Fährten gemacht. Beobachtungsmaterial würde hier gerade so wertvoll sein wie im Falle der unzweifelhaften Fährten von *L. walchi*. Wenn man die *Kouphichnium*-Fährten

mit denen des heutigen *Limulus* vergleicht, die im Laboratorium unter wechselnden Bedingungen zustande gekommen sind, so ergibt sich, daß wahrscheinlich die ersteren in etwas tieferem Wasser als die Mehrzahl der anerkannten Fährten von *L. walchi* erzeugt worden sind. Dies folgt schon aus der Tatsache, daß man offenbar noch nie einen toten *Limulus* mit einer *Kouphichnium*-Fährte zusammen gefunden hat, während man fast immer am Ende einer Fährte von *L. walchi* sensu stricto einen findet. *Kouphichnium*-Fährten sind unter ziemlich denselben Zuständen erzeugt worden wie WINKLERS Fährte von *L. walchi*, die so lange als die „Sitzspur“ eines *Pterodactylus*, *Archaeopteryx* oder Dinosauriers angesehen wurde. Der Kalkschlamm war erst vor kurzem durch die Ebbe oder aus anderem Grunde entblößt gewesen und war noch naß, oder lag vielleicht sogar noch etwas unter Wasser. Unter solchen Bedingungen erhalten sich Fußindrücke heute am besten, wie CASTER durch Versuche bewiesen hat (1938). Wasser genug, um das Gleiten zu erleichtern, aber nicht genug, um das Tier wirklich zu tragen, über einem Schlamm von der richtigen Beschaffenheit sichert eine Fährte mit den feinsten Einzelheiten. Dadurch, daß *Limulus* noch lange Zeit, nachdem er der Luft ausgesetzt wurde, viel Wasser in seinen Kiemenblättern trägt, kann er sich sein eigenes wässriges Gleitmittel verschaffen und so eine ziemliche Strecke auf feuchtem Schlamm auch an der Luft laufen. Wenn das Wassersuchen ohne Erfolg ist und sein Wasservorrat verbraucht ist, fängt das Tier an, auf der Schlammoberfläche kleben zu bleiben, und kommt zuletzt an seinen Sterbeort, am Ende einer Ermüdungsfährte, in welcher die Fährten der einzelnen Bewegungsorgane unklar sind. Heute tragen nur besondere Umstände, wie starker Wind oder außergewöhnlich hohe Flut, die Schwertschwänze weit genug landeinwärts, so daß viele dauernd stranden und dadurch verenden. Wahrscheinlich waren die Sedimente in der Solnhofener Lagune ganz ausnahmsweise fest oder klebrig gerade unter der Oberfläche, sonst wäre es schwer zu verstehen, warum in Solnhofen noch kein *Limulus walchi* gefunden worden ist, der im Begriff war, sich senkrecht in den Schlamm einzugraben, nachdem er so weit gelaufen war, wie es die Feuchtigkeit in seinen Kiemen erlaubte. Wo immer ich gestrandete Schwertschwänze beobachtet habe, am Strand oder im Laboratorium, eine ihrer ersten Reaktionen war stets, sich auf der Suche nach Wasser in den Schlamm oder Sand einzugraben. Das so erzeugte „Nest“ gleicht ganz der paläozoischen *Cruziana*, deren Arthropodenherkunft (gewöhnlich von Trilobiten) ABEL (1935) definitiv bewiesen hat.

Die Kürze der sogenannten „Sprünge“ des Tieres hat denen, die die Spuren auf Wirbeltiere zurückführen wollten, immer Schwierigkeiten bereitet, da es schwer ist, sich ein Wirbeltier vorzustellen, das die zu den

Fährten gehörige Körperbreite besitzt und doch so wenig Energie hat, daß es immer nur die erwähnte ganz kurze Strecke hüpfen konnte. Die Hypothese eines hinkenden Wirbeltieres war von Anfang an schwer anzunehmen, vor allem weil man dazu ein Tier braucht, das sich im wesentlichen auf zwei langen Hinterbeinen bewegt. Die Tatsachen scheinen aber eher auf ein niedriges, breites Tier hinzuweisen, das sich mit kurzen Beinen ziemlich langsam und mühsam über den Schlamm geschoben hat, zum Teil mit Hilfe eines unbiegsamen Schwanzes.

Was zeigen nun die besonderen Einzelheiten der Fußindrücke? Die einfachen Eindrücke, oder die sogenannten „Krückenspuren“, können in einem einzigen Paar oder in bis zu drei oder manchmal sogar vier Paaren vorhanden sein. Diese wechseln ab mit fingerförmigen Eindrücken. Die einfachen Spuren können einfach ovale Eindrücke sein, oder es sind senkrechte Löcher im Schlamm, ausgedehnte ovale Eindrücke, oder sogar Schrammen. Doch soviel ist aus vielen der veröffentlichten Abbildungen und aus mir von europäischen Kollegen zugestellten Photographien der Originalfährtenplatten klar: das Herausziehen der Organe, die die einfachen Eindrücke hinterlassen haben, erzeugte fast immer durch Druck eine kleine peripherische Verzerrung des Schlammes. Dies geschah fast immer an jener Seite des Eindruckes, die bisher die hintere genannt worden ist. Manchmal beim Herausziehen hinterließ das Organ auch eine kleine sogenannte „hintere“ verdoppelte Schramme. Das ist dieselbe „hintere“ Richtung, in der die Paare einfacher Fußfährten am engsten zusammenliegen in den Fährten, in den die Vorderfüße mehr als einmal niedergesetzt sein sollten, ehe der „Sprung“ geschah. Ich kann mir keine Lokomotionsart vorstellen, nach der entweder ein Wirbelloser oder ein Wirbeltier die Füße immer rückwärts aus seinen Fußspuren zog. Und das ist doch der einzige Schluß, den man aus der kleinen Verzerrung des Schlammes in den Fußspuren ziehen kann. Selbst WILFARTHS zögernder *Ornitholestes* oder ABELS *Compsognathus*, die beide offenbar, nachdem sie zaghaft die Vorderfüße zum letzten Male in den Schlamm gesetzt hatten, die Hinterfüße zwischen den Vorderbeinen nach vorne geschoben haben sollen, sollten doch den Schlamm nach vorne gezogen haben, wenn sie die Vorderfüße herauszogen. Das war aber, nach den Spuren zu urteilen, nie der Fall. Immer ist der Schlamm nach hinten geschleift. Das legt den Gedanken nahe, daß man bisher an den Spuren „hinten“ und „vorne“ verwechselt hat.

Tatsächlich löst sich das Rätsel der Spuren, wenn man von Wirbeltierspuren ganz absieht und vor allem der Logik der Tatsachen folgt, die einem sagt, daß das Tier in der Richtung gelaufen ist, in der die Fußindrücke beim Herausziehen des Fußes geschleift worden sind. Dann

aber ist, was bisher als „hinten“ galt, „vorne“, und die sogenannten Fingereindrücke können nicht von Wirbeltieren herkommen.

Jetzt erklären sich auch andere Unstimmigkeiten. Die zwei oder drei Paare von einfachen Eindrücken sind stets gleichförmig tief, als wären sie alle auf gleiche Weise entstanden und nicht eines nach dem andern, als tastende Spuren eines zögernd vorgreifenden Tieres. Zudem zeigen sich bei genauerer Betrachtung geringe, aber beständige Unterschiede zwischen den Paaren von Eindrücken, abgesehen von der schon erwähnten Eigentümlichkeit, daß jedes folgende Paar weiter von der Mittellinie absteht. Das alles erklärt sich von selbst, wenn die Eindrücke von mehreren Paaren ähnlich gestalteter Füße auf ähnliche Weise erzeugt wurden und nicht von einem Paar hintereinander. Tatsächlich passen die Einzelheiten der einfachen Fußfährten, wie sie hier entwickelt sind, gut zu dem Bauplan von *Limulus*, wie er oben beschrieben worden ist (siehe Figur 5 in CASTER, 1938). Die hintere Gabelung der einfachen Eindrücke, die gelegentlich beobachtet worden ist, paßt durchaus in das *Limulus*-Schema. In solchen Fällen wurden die scherentragenden Füße flach auf den Schlamm gelegt, so daß die Scheren abgedrückt sind. Eindrücke der ganzen Schere eines Limulidenfußes kann man in mehreren Abbildungen dieser Problematika von ABEL und JAEKEL sehr klar sehen. *Limulus* kann aber auch wirklich rückwärts gegabelte Schrammen mit den einfachen Füßen erzeugen. Das geschieht, wenn er die Endognathen mit geschlossenen Scheren hinsetzt und sie dann öffnet, während er den Fuß rückwärts bewegt. Solche Spuren habe ich aber noch nie an irgendeinem Solnhofener Stücke beobachtet. Die einfachen Fußfährten sehen also limulidisch aus und, wenn sie das wirklich sind, sind die Fährten bis jetzt falsch orientiert worden. In welcher Beziehung stehen nun die fingerförmigen Eindrücke zu dieser Auffassung?

Die fächerförmigen Fährtenpaare sind natürlich der Hauptgrund für die Zuteilung der *Kouphichnium*-Fährten zu den Wirbeltieren gewesen. Wir haben bereits die Fährten von *L. walchi* und dem lebenden *Limulus* verglichen und haben dabei besonders auf die Eigentümlichkeiten der Schiebereindrücke hingewiesen. Wir haben gesehen, daß unter bestimmten Bedingungen, die fast genau die der Solnhofener Lagune sind, *Limulus* Schiebereindrücke hinterläßt, die Wirbeltierfährten wirklich sehr ähnlich sind, wie man sie auch orientieren mag. An jedem Exemplar, das mir entweder in einer veröffentlichten Abbildung oder in einer mir zugesandten Photographie zu Gesicht gekommen ist, war der sogenannte Hinterfuß-eindruck der *Kouphichnium*-Fährten in keinem wesentlichen Punkte anders als die oft beobachteten *Limulus*-Fährten, von denen ich eine ganze Anzahl abgebildet habe (1938). Der sogenannte Mittelzeheneindruck bei

*Kouphichnium*, mit seiner zufälligen Gabelung, scheint in Wirklichkeit der Eindruck des Daktylus eines *Limulus*-Exognathen mit seinen zwei gegenseitig bewegbaren Endspitzen zu sein; die Eindrücke der sogenannten Seitenzehen sind dann die rückwärts gedrückten Enden des Halbkreises der Flabellumblätter, und der Eindruck der sogenannten Hinterzehe des hypothetischen Vogels oder Baumbewohners ist die Schleppmarke, die das Flabellum beim Herausziehen aus dem Schlamm erzeugt, und ist in Wirklichkeit nach vorne gerichtet und nicht nach hinten<sup>1)</sup>. Es ist möglich, daß die zarten strahlenförmigen Eindrücke oder Linien hinter dem, was wir jetzt als das Hinterende der Fährten erkannt haben, die ABEL zuerst beobachtete, durch feine Haare oder Borsten auf dem Daktylus des Schiebers von *L. walchi* erzeugt worden sind. Kurze Borsten sind auf dem Daktylus des Ectognathen des modernen *Limulus* vorhanden. Manchmal setzt *Limulus* das Flabellum senkrecht in den Schlamm und zieht es dann wieder senkrecht heraus, fast oder ganz ohne jedes Schleppen. Solch eine Bewegung würde jene zweifelhaften Fährten erklären, die man zweifüßigen Dinosauriern oder Vögeln, die ohne Hallux sein sollten (z. B. JAEKELS *Ornichnites caudatus*), zugeteilt hat.

Die Telsonrinne, ob fortlaufend oder unterbrochen, zeigt die gewöhnlichen Merkmale der *Limulus*-Fährten sehr gut. Das trifft besonders zu für den Fall, wenn unter Beugung des Körpers nur die Spitze des scharfen Telsons durch den Schlamm geschleppt worden ist, dabei einen messerscharfen Schnitt erzeugend. Andere Male wurde das ganze breite Telson durch den Schlamm geschleppt, und ab und zu wurde es auch hoch in die Luft gehalten und hat dann gar keinen Abdruck hinterlassen. Wenn es flach in den Schlamm hineingedrückt wurde, erkennt man die Verjüngung des Telsons nach hinten ganz gut in den Fährten. Wenn man die Platten richtig orientiert, ist die Mittelrinne der *Kouphichnium*-Fährten der einer modernen *Limulus*-Fährte sehr ähnlich und nicht von der Schwanzrinne in den Fährten von *L. walchi* zu unterscheiden. Da alle anderen Einzelheiten der *Kouphichnium*-Fährte genau den Einzelheiten fossiler und lebender *Limulus*-Fährten entsprechen, ist es berechtigt, *Limulus walchi* oder einen nahen Verwandten als den Erzeuger der Fährten anzunehmen. Diese Schlußfolgerung wird nun weiter bestärkt durch ein Studium der Varianten der Fährtenmuster von *L. walchi* und *Kouphichnium*, für die weitere Namen geprägt worden sind.

<sup>1)</sup> Ein tadelloser Abguß einer von WINKLERS heteropodischen Fährten (1886), der mir von Prof. Dr. EUGÈNE DUBOIS aus Haarlem gefälligerweise besorgt worden ist, zeigt diese vordere Schleppspur jedes Fächereindrucks besonders gut. Er zeigt auch in mehreren Fällen die Eindrücke der Distalstacheln des Ectognathen mit verschiedenen Trennungswinkeln sehr klar. Die Merkmale dieser Fährten sind ohne Zweifel limulidisch.



JAEKEL (1929) hat die These entwickelt, daß eine Anzahl von Varianten von *Kouphichnium* von verschiedenen Urvögeln erzeugt worden ist. Doch wollte er OPPELS *Kouphichnium lithographicum* möglicherweise als eine *Archaeopteryx*-Fährte gelten lassen. JAEKELS *Protornis bavarica*, mit der er sich besonders beschäftigte, hat darunter gelitten, daß er den Abguß zu umständlich bemalt und damit viele der wesentlichen Merkmale entstellt oder gar ganz unsichtbar gemacht hat. Es lag ihm daran zu beweisen, daß die Fährten von einem Urvogel stammen — und das hat seine ganze Beschreibung und auch die retuschierte Abbildung der Fährten beeinflußt. In dieser Fährte haben wir, wie ein flüchtiger Blick auf JAEKELS Platten zeigt, die wesentlichen Merkmale von *Kouphichnium*, und gleichzeitig eine Fährte, die von *Limulus* erzeugt worden sein kann. Hier wieder, wie bei *Kouphichnium*, war die Bewegungsrichtung umgekehrt als wie JAEKEL sie sich dachte. In den Eindrücken des Flabellums ist bei „*Protornis*“ auch nichts Neues sichtbar, doch zeigt JAEKEL sehr deutlich einen scherentragenden einfachen Fuß Eindruck an der oberen Seite (rechts) zwischen seinen Schritten IV und V. Die sogenannten Kammspuren, auf die er so großen Wert legte, sind durchaus den Scherenschrammen ähnlich, die *Limulus* oft erzeugt. Es besteht kein Zweifel, daß JAEKELS Phantasie zu weit gegangen ist in der Retuschierung gerade dieses Merkmales an seinem Abguß. Die Büschel von Punkten und Schrammen können sehr wohl von den Scheren der einfachen Füße herrühren, die senkrecht auf den Schlamm gesetzt und manchmal mehrere Male hingesetzt wurden, falls die vielen Punkte bei JAEKEL wirklich ichtologisch vorhanden sind. JAEKEL hat selbst zugegeben, daß er lange nicht so viele Fährteneinheiten auf der Münchner Platte sehen konnte wie auf seinem Abguß davon! Kammspuren und Büschel von Punkten liegen vor und rund um die Schiebereindrücke herum. Alles weist darauf hin, daß diese Fährte nur eine Abänderung der Wanderfährte von *L. walchi* darstellt, vielleicht verursacht durch eine geringe Verschiedenheit im Boden. Ich habe öfters merkwürdig ähnliche Fährten, vom heutigen *Limulus polyphemus* erzeugt, gesehen.

JAEKELS *Ornichnites caudatus* scheint noch eine andere Abänderung von *Kouphichnium* zu sein. Er wies besonders auf eine niedrige Erhebung hin, die an der Stelle liegt, die er für das hintere Ende jedes handförmigen Fuß Eindruckes hielt. Er hielt sie für eine Fersenspur. In Wirklichkeit handelt es sich um ein gutes Beispiel der vorderen Schleppspur, die das Flabellum beim Herausziehen aus dem Schlamm erzeugt. Es ist ein gewöhnliches Merkmal aller *Limulus*-Fährten, die auf ziemlich weichem, schlüpfrigem Schlamm erzeugt worden sind. Hier haben auch die zwei Endstacheln des Daktylus des Schieberfußes ihre Abdrücke hinterlassen,

die eine zweispaltige Mittelzehe vortäuschen. Die Eindrücke von zwei Paaren der einfachen Füße wechseln ab mit denen der Schieber. Das vordere Paar in der Plattenmitte zeigt eine Verdoppelung der Spur, die durch die teilweise Öffnung der Schere zustande kam. JAEKELS *Hypernithes jurassica* zeigt die überzeugendsten Limuliden-Merkmale aller bis jetzt beschriebenen Solnhofener Problematica. Hier sehen wir die Eindrücke des Flabellums in allen Einzelheiten: die hintere Zerspaltung, durch die Endstacheln des Daktylus erzeugt; den Halbkreis der Fächerblätter; die vorderen Schleifspuren, die als kleine Schlammhügel vor jedem Eindruck liegen. Vier Paar deutlich scherentragender einfacher Füße sind zu erkennen. Man muß diese Fährten mit den Platten von *Paramphibius* und den *Limulus*-Fährten, die CASTER (1938) abgebildet hat, vergleichen, um ihren durchaus limuliden Charakter einzusehen. Alle diese Fährten sind offenbar nur Abänderungen der wohlbekannteren *Kouphichnium*-Fährte und gehören danach zu *Limulus walchi* oder einem Verwandten.

### Schluß

Nach diesem kurzen Überblick über die Limuliden-Fährten scheint es höchstwahrscheinlich, daß, bei eingehenderen Studien die Ablagerungen der Solnhofener Lagune sich als eine der reichsten Quellen für die fossile Ichnologie von *Limulus* herausstellen werden. Der weiche Schlamm des Solnhofener Strandes war offenbar ebenso gut für die Erhaltung dieser Spuren, wie es die devonischen Schlammsedimente Pennsylvaniens waren für die Vorfahren des *Limulus*, dessen Fährten als *Paramphibius* bekannt sind. Zusammengenommen entsprechen die unzweifelhaften Fährten des *Limulus walchi* und die verschiedenen anderen Fährten so ganz und gar den sehr abwechslungsreichen *Limulus*-Fährten, daß es höchst unangebracht wäre, sie weiterhin unter der Benennung „Problematica“ gehen zu lassen. Es wäre wünschenswert, daß europäische Kollegen, denen das berühmte bayerische Vorkommen leicht zugänglich ist, nach weiterem Materiale suchen und die große ichnologische Monographie schreiben würden, die der Fundort verdient.

Eine ausführlichere Arbeit soll bald erscheinen, die sich mit mehreren amerikanischen heteropodischen Fährten, die bis jetzt zusammen mit *Kouphichnium* und dessen Abänderungen den Wirbeltieren zugeteilt worden sind, befaßt. Darin soll gezeigt werden, daß *Micrichnus scotti* ABEL aus der Trias von New Jersey und die Fährte eines sogenannten fliegenden Sauriers aus der Permformation von Texas auch von *Xiphosura* herrühren dürften.

### Anerkennungen

Mehrere meiner amerikanischen und europäischen Kollegen haben erkannt, daß meine Beobachtungen über *Paramphibius* die Solnhofener Fährten in neues Licht gerückt haben, und haben darauf gedrängt, daß ich selbst den Vergleich durchführe. Ich bin ihnen allen sehr dankbar für ihr Interesse und ihre Mithilfe. Es ist mir eine besondere Freude, Herrn Prof. Dr. HERMANN SCHMIDT in Göttingen für seinen Rat und seine Hilfe zu danken. Wie er mir mitteilt, hat er bereits mündlich auf die Beziehungen, die den Gegenstand dieser Arbeit bilden, in einem Vortrag vor der Deutschen Palaeontologischen Gesellschaft hingewiesen.

Da in keiner amerikanischen Anstalt Exemplare der hier behandelten Fährten vorhanden sind, mußte ich mich auf die vielen vorzüglichen veröffentlichten Berichte und Abbildungen verlassen, auf die im Text hingewiesen ist, und auf die Großmut meiner verehrten europäischen Kollegen, die mich mit Gipsabgüssen, Photographien und anderen Angaben versorgt haben. Ich bin Herrn Prof. Dr. EUGÈNE DUBOIS, Kurator der Paläontologie im Teylerschen Museum zu Haarlem, besonders dankbar für einen Abguß und für Photographien von WINKLERS *Kouphichnium*-Material und anderen Fährten, die dort aufbewahrt sind; Herr Dr. W. HÄNTZSCHEL in Dresden hat mir wertvollen Rat gegeben; Herr Prof. Dr. F. BROILI und Herr Prof. Dr. E. DACQUÉ in München haben mir freundlicherweise Photographien von *Kouphichnium*, die unter ihrer Leitung angefertigt wurden, zugesandt. Herrn Prof. Dr. E. VOIGT zu Halle verdanke ich die Publikation dieser Arbeit. Gerne anerkenne ich auch die guten Dienste von Herrn Prof. Dr. B. F. HOWELL und Herrn Prof. Dr. J. B. KNIGHT an der Princeton Universität und von Herrn Dr. C. W. GILMORE am United States National Museum. Herrn Prof. Dr. C. O. DUNBAR an der Yale Universität verdanke ich die leihweise Überlassung von Vergleichsmaterial der amerikanischen Triasfährten von *Micrichnus scotti*.

Schließlich gilt mein Dank meiner steten Mitarbeiterin, Frau ANNELEISE SCHLOH-CASTER, und meinem Kollegen an der Universität von Cincinnati, Herrn Prof. Dr. WALTER H. BUCHER, die mich mit Rat und Tat unterstützt haben und die mir vor allem die Übertragung dieser Arbeit in die deutsche Sprache möglich gemacht haben.

University of Cincinnati, 15. Juni 1939.

### Schriftenverzeichnis

- ABEL, OTHENIO: 1912, Paläontologie der Wirbeltiere. Stuttgart.  
 —: 1922, Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena.  
 —: 1926, Amerikafahrt. Jena.

- ABEL, OTTENIO: 1935, Vorzeitliche Lebensspuren. Jena.
- CASTER, K. E.: 1938, A restudy of the tracks of *Paramphibius*. Journ. Pal., vol. 12, No. 1, p. 3—60, pl. 1—13, 9 text-fig.
- FIGUIER, L.: 1866, La terre avant le déluge. Paris.
- FRAAS, O.: 1866, Vor der Sündfluth. Stuttgart.
- JAEKEL, O.: 1929, Die Spur eines neuen Urvogels (*Protornis bavarica*) und deren Bedeutung für die Urgeschichte der Vögel. Palaeontol. Z., Bd. 11, S. 201—237, 20 Abb., Taf. 7. (Vorwort von RUDOLF RICHTER).
- OPPEL, A.: 1862, Über Fährten im lithographischen Schiefer. Paläontol. Mitt. des Mus. d. Kgl. Bayer. Staates, II, Stuttgart.
- WALTHER, J.: 1904, Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke (HAECKEL-Festschrift). Denkschrift Med.-Nat. Ges., XI, Jena.
- WILFARTH, M.: 1937, Deutungsversuch der Fährte *Kouphichnium*. Zentralbl. für Mineral. usw., Abt. B, S. 329—333.
- WILLARD, BRADFORD: 1935, Chemung Tracks and Trails from Pennsylvania. Journ. Pal., vol. 9, No. 1, pp. 43—56, pls. 10, 11.
- WINKLER, T. C.: 1886, Étude ichnologique sur les empreintes de pas d'animaux fossiles. Archiv du Musée Teyler, Haarlem (2), T. II, 1886.
-