

## 1 EINLEITUNG

### 1.1 Problemstellung

Das Oberkarbon (Stefanium) und Perm (Rotliegend) im Thüringer Wald werden durch eine Abfolge kontinentaler, vulkanogen-sedimentärer Gesteine von vorherrschend grau- und rotbrauner Farbe vertreten. Die rund 5000 m mächtige Sequenz stellt eines der umfangreichsten und am besten dokumentierten Permokarbon-Profile sub- bis intermontaner Becken der mitteleuropäischen Varisziden dar (LÜTZNER et al. 2003a). Fährten von Vertebraten gehören darin zu den häufigsten Fossilfunden.

Die wissenschaftliche Bearbeitung der Tetrapodenfährten aus dem Thüringer Wald hat eine lange Tradition (HAUBOLD 1971b; MARTENS 1994b; VOIGT 2002a). Erste Beschreibungen reichen bis weit in das 19. Jahrhundert zurück (COTTA 1848a, b, 1851). Nach 120 Jahren Fund- und Forschungsgeschichte legte HAUBOLD (1970, 1971a, b, 1973a) eine Revision der bekannten Fährtentaxa vor, die als Stimulanz für die Analyse ähnlicher Vorkommen in Europa diente (CONTI et al. 1977; FICHTER 1979; GAND 1988). Das rasch erwachte Interesse gründete sich auf den Versuch, die verbreitet nachgewiesenen Fährten für interregionale biostratigraphische Korrelationen nutzbar zu machen (HAUBOLD & KATZUNG 1972a, b; HAUBOLD 1980). Quantitativ bedeutende Funde permischer Tetrapodenfährten im Südwesten der USA (MACDONALD 1994, 1995; HAUBOLD et al. 1995a) waren Mitte der 90er Jahre Ausgangspunkt für eine kritische Überprüfung der Klassifikation und Benennung jungpaläozoischer Wirbeltierfährten (HAUBOLD 1996). Die Fokussierung auf anatomisch kontrollierte Merkmale der Eindruckmorphologie bei Negierung von substrat- und gangbedingt mehrdeutigen Erhaltungsformen erlaubte, die bis dahin rund 400 verfügbaren Artnamen für Fährten aus dem Perm auf einen Bestand von weniger als 20 signifikanten Taxa zu reduzieren (HAUBOLD 2000; HAUBOLD & LUCAS 2001a).

Mit diesem Ansatz soll drei Jahrzehnte nach den grundlegenden Arbeiten HAUBOLDS die Relevanz anatomisch begründeter Fährtenkategorien und -arten in einem klassischen Gebiet ichnologischer Forschung kontrolliert und konsolidiert werden. Eine Reexamination der fossilen Tetrapodenichnofauna des Thüringer Waldes bietet sich u.a. an, weil mit der Kenntnis von nahezu komplett erhaltenen Skeletten aus der Tambach-Formation (BOY & MARTENS 1991; MARTENS 1994b, 2001a, b; BERMAN et al. 1998, 2000a, b, 2001, 2004) eine enge räumliche und zeitliche Relation zu potentiellen Fährtenenerzeugern gegeben ist. Aus dieser Konstellation mit der Möglichkeit wechselseitiger Kontrolle von anatomischen und ichnologischen Daten resultieren in gleicher Weise Anspruch wie Gelegenheit zur Klärung ichnotaxonomischer Fragestellungen.

Neben dem systematischen Aspekt ist es Bestandteil der Arbeit, mit Blick auf das Untersuchungsgebiet die Entwicklung der Tetrapodenichnofauna in der Zeit zu analysieren. Aus der phylogenetischen Umgestaltung, der auch terrestrische Tetrapoden unterliegen, ergibt sich die prinzipielle Möglichkeit für eine biostratigraphische Auswertung der von ihnen erzeugten Fährten. Auf dieser Grundlage soll die Bedeutung der Tetrapodenichnia für die

beckeninterne Gliederung der Schichtenfolge und für überregionale Korrelationen beurteilt werden. Ausgangspunkt der Untersuchung bildet die Erschließung von fährtenhöffigen Horizonten in aufeinander folgenden stratigraphischen Niveaus. Fossilgrabungen in Verbindung mit feinstratigraphischen Profilaufnahmen zielen darauf ab, ein Grundverständnis für den Lebens- und Ablagerungsraum einschließlich seines Potentials für die Konservierung von organismischen Resten und Spuren biologischer Aktivität zu entwickeln. Besonderes Interesse kommt hierbei dem Beziehungsgefüge zwischen der primären Verbreitung der Fährtenerzeuger, den Eigenschaften der fährtenabbildenden Substrate und den die Erhaltung kontrollierenden taphonomischen Faktoren zu. Die Kenntnis dieser Zusammenhänge ermöglicht eine zielgerichtete Prospektion und liefert Anhaltspunkte, die Repräsentativität der Befunde unter ökologisch-taphonomischen Aspekten einzuschätzen.

Für die Ichnofaunen des terrestrischen Permokarbon ist die fazielle Bindung von Spurenfossilien bislang meist nach Wirbeltieren und Wirbellosen getrennt untersucht worden (z.B. HAUBOLD & KATZUNG 1978; BOY & FICHTER 1989; BUATOIS & MANGANO 1998; HUNT & LUCAS 1998b). Die fossilen Tetrapodenfährten aus dem Thüringer Wald sind räumlich eng mit anderen Ichnia von Vertebraten und Invertebraten assoziiert (u.a. MÜLLER 1956, 1969; HAUBOLD 1972; MARTENS 1975, 1991, 1992; KOZUR 1981; WALTER 1982b, 1983; WALTER & WERNEBURG 1988; VOIGT 2002b). In der vorliegenden Arbeit geht es daher nicht zuletzt um die Aufgabe, im Rahmen der litho- und biofaziellen Untersuchungen ein integratives Studium der Spurenfossilien anzuregen bzw. bestehende Ansätze in dieser Richtung (MELCHIOR & POIRE 1992; GAND et al. 1997) zu vertiefen. In taxonomischer und ökologischer Hinsicht faziell kontrollierte Spurenfossilassoziationen sind ein leistungsfähiges Hilfsmittel für die sedimentgenetische Interpretation und Gliederung von monotonen, an ichnologischen Phänomenen oftmals reichen Feinklastika kontinentaler Faziesräume.

Das Ziel dieser Arbeit ist die Dokumentation der räumlichen und zeitlichen Verteilung der Tetrapodenfährten des O-Karbon und U-Perm im Thüringer Wald. Mit einer ichnotaxonomischen Revision, die sich auf einen qualitativ und quantitativ erweiterten Fährtenbeleg stützt, kann diese Abhandlung als Basis für weiterführende Studien unter paläobiogeographischen, biostratigraphischen, paläoökologischen und phylogenetischen Aspekten sowie als Referenz für Wirbeltierichnofaunen anderer Vorkommen ähnlichen Alters dienen.

## **1.2 Zur Fund- und Forschungsgeschichte der Tetrapodenfährten**

Der Thüringer Wald ist ein klassisches Fundgebiet jungpaläozoischer Wirbeltierfährten. Erstmals wies von COTTA (1848a, b, 1851) auf entsprechende Funde in der Oberen Goldlauter-Formation bei Friedrichroda hin. Diesem Vorkommen widmete sich 40 Jahre später POHLIG (1885-1893), als er mit *Saurichnites* (= *Ichniotherium*) *cottae* das erste Ichnotaxon aus dem Untersuchungsgebiet benannte. Fast zeitgleich wurden Tetrapodenfährten im Tambach-Sandstein entdeckt (PABST 1895, 1908a). In rascher Folge gelangen Nachweise in anderen aktiven Steinbrüchen, so am Hübel bei Tabarz, im

Kesselgraben bei Friedrichroda, an der Birkheide und auf dem Forstort Rosengarten südwestlich von Tambach-Dietharz (PABST 1896c, 1908a).

Ausgehend von der qualitativ wie quantitativ außergewöhnlichen Assoziation von Ichnofossilien der Tambach-Formation bemühte sich PABST (1895-1908c) in mehr als 20 Monographien um ein übergreifendes Studium der permischen Fährten aus dem damaligen deutschsprachigen Raum. Das betraf Material aus dem Thüringer Wald, aus Böhmen, Schlesien und Mähren. Den Großteil der in Gotha, Breslau, Dresden, Prag und Wien magazinierten Fährtenbelege hatte PABST im Original gesehen. Vergleichende Studien bildeten die Grundlage für ein monumentales Übersichtswerk mit dem Titel „System der Tierfährten in dem Rotliegenden Deutschlands“ (PABST 1908a). Die Bedeutung dieser Arbeit ist aus heutiger Sicht ambivalent. Auf der einen Seite reflektieren Methodik und Exaktheit einen hohen wissenschaftlichen Anspruch, der MARTENS (1994a) veranlasste, PABST als „Mitbegründer der Fährtenkunde fossiler Wirbeltiere“ zu bezeichnen. Andererseits ist die von PABST (1900a) eingeführte Klassifikation der Tetrapodenfährten willkürlich, weil sie nicht biologische Taxa sondern ichnologische Phänomene reflektiert und von der binären Nomenklatur bewusst abweicht. Die beispiellose Komplexität und Diversität seiner Namen erwies sich als Hemmnis für weitere ichnologische Untersuchungen. NOPCSA (1923) band einen Teil der PABSTschen Namen in das LINNÉsche System ein und legte so die Basis für eine bis heute anhaltende und z.T. undurchschaubare nomenklatorische Verwirrung (HAUBOLD 1998, 2000).

Nach dem Tode PABSTS im Jahre 1908 waren die Rotliegendfährten des Thüringer Waldes mit Ausnahme der *Ichniotherium*-Platten aus der Oberhof- und Tambach-Formation (LOTZE 1928; KORN 1933) fast ein halbes Jahrhundert lang nicht mehr Gegenstand wissenschaftlichen Interesses. Dieses erwachte erst wieder nach dem Zweiten Weltkrieg, abermals ausgelöst durch Entdeckungen im Tambach-Sandstein (MÜLLER 1954, 1955, 1962; STEINER & SCHNEIDER 1963). Das ichnologische Potential der Region deutete sich an, als JACOBI (1963) auf neue Fährtenfundpunkte in der Oberhof-Formation südlich von Friedrichroda hinwies. Einen qualitativen Progress leitete HAUBOLD (1970, 1971a, b, 1973a, b) mit der Revision der Tetrapodenichnofauna des Thüringer Waldes ein. Seine Studien wurden durch umfangreiches Material diverser Heimatforscher befördert. Hierzu zählen die Kollektionen von W. BICKEL, Brotterode, Aufsammlungen bis ca. 1930, A. ARNHARDT, Schmalkalden, mit Funden aus dem Zeitraum 1915-1950 (beide Sammlungen heute: Naturhistorisches Museum Schloß Bertholdsburg Schleusingen) und B. JACOBI, Friedrichroda, zusammengetragen 1953-1972 (heute: Museum der Natur Gotha). Das besondere Verdienst der genannten Sammler liegt darin, dass sie nicht einzelne Lokalitäten und ganz bestimmte klassische Fossilhorizonte, sondern generell fährtenhöfliche Schichten in unterschiedlichen Niveaus der Permokarbon-Abfolge durchmustert haben (HAUBOLD 1971b; ANDREAS & HAUBOLD 1975). So wurde die Zahl repräsentativer Fährtenfundstellen von fünf auf über fünfzig erweitert. Auf dieser Grundlage konnten die Tetrapodenfährten als erste faunistische Komponente zu biostratigraphischen Analysen des Rotliegend herangezogen werden (HAUBOLD & KATZUNG 1972b, 1980; ANDREAS & HAUBOLD 1975; HAUBOLD 1977, 1980, 1985). Diese Untersuchungen bildeten Anregung und Referenz für die Bearbeitung lithofaziell und

stratigraphisch vergleichbarer Vorkommen in Europa (u.a. HAUBOLD & SARJEANT 1973, 1974; FICHTER 1976, 1979, 1983a, b, 1984; FICHTER & KOWALCZYK 1983; GAND 1988). Erste Studien zur paläoökologischen Signifikanz von Tetrapodenfährten schlossen sich an (HAUBOLD 1973b; HAUBOLD & KATZUNG 1978; GAND 1986).

Die vergangenen drei Jahrzehnte brachten einen begrenzten Materialzuwachs durch private Sammler, wie A. AMELANG, Stützerbach, M. MARTENS (†), Reichenbach, S. SEVERT, Magdeburg, oder F. TROSTHEIDE, Wolmirstedt. Ergänzende Funde sind den Prospektionsarbeiten auf mit Wirbeltierfährten ökologisch-faziell eng assoziierte Fossilien, wie Conchostraken (MARTENS 1979, 1980, 1982, 1983a, b) und Arthropodenichnia (WALTER 1982b, 1983), zu verdanken. Zur Kenntniserweiterung trug die Wiedereröffnung des Sandsteinbruches am Bromacker im Jahre 1995 bei (FICHTER 1998; HAUBOLD 1998; VOIGT & HAUBOLD 2000; MARTENS 2001a, b). Die in jüngster Zeit geborgenen, weitgehend vollständigen Skelette unterpermischer Landwirbeltiere in der Tambach-Formation (u.a. BOY & MARTENS 1991; MARTENS 1994b, 2001a, b; BERMAN et al. 1998, 2000a, b, 2001, 2004) fordern durch ihre enge räumliche und zeitliche Relation zu den Tetrapodenfährten weitere ichnologische Studien geradezu heraus. Auf der Basis einer konsolidierten Ichnotaxonomie sind über die begründete Korrelation von Fährten und Fährtenherzeuger - ganz in der wissenschaftlichen Tradition des Arbeitsgebietes - neue Impulse für die Wirbeltierichnologie vorgezeichnet (z.B. VOIGT & HAUBOLD 2004).

### **1.3 Material und Methodik**

Grundlage der Arbeit bilden die aus dem Untersuchungsgebiet bekannten Fährtenplatten. Es sind einschließlich der im Rahmen der vorliegenden Studie geborgenen Fährten schätzungsweise 6000 Exemplare. In der Mehrzahl befinden sich diese in den Sammlungen der Naturkundemuseen Gotha und Schleusingen sowie der Geologischen Institute der TU Bergakademie Freiberg und der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg. Fährten aus dem Tambach-Sandstein gelangten im ausgehenden 19. Jahrhundert in zahlreiche naturhistorisch orientierte Institutionen in Deutschland und dem europäischen Ausland, vereinzelt sogar nach Südafrika, Nord- und Südamerika (VOIGT 2002a). Ein kleiner Teil des untersuchten Fährtenmaterials ist in privatem Besitz.

Unter ichnotaxonomischen Gesichtspunkten wurde versucht, diesen Fundus vollständig zu sichten. Das Hauptaugenmerk galt dabei Typen und Originalen, Exemplaren quantitativ unterrepräsentierter Taxa und optimal erhaltenen Eindruckmorphologien. Alle relevanten Belege wurden fotografisch dokumentiert und für die spätere Erstellung digitaler Zeichnungen im Umriß der Eindruckformen auf transparente Folie übertragen. Nur 2-3 % der untersuchten Platten weisen vollständigere Eindruckfolgen auf, die auch den Schrittzzyklus der erzeugenden Tiere reflektieren. Diese Fährten *sensu stricto* wurden nach einem System klassischer Distanz- und Winkelmaße vermessen (vgl. Anl. 20; ausführliche Erläuterungen in VOIGT 1999 und VOIGT & HAUBOLD 2000), das auf Arbeiten von PEABODY (1948, 1959), HEYLER & LESSERTISSEUR (1963), DEMATHIEU (1970), HAUBOLD (1966, 1971a) und GAND

(1988) zurückgeht. Eine Zusammenfassung findet sich im „Glossary and manual of tetrapod footprint palaeoichnology“ (LEONARDI 1987), dem alle hier gebrauchten Termini technici entlehnt sind. Die quantitative Auswertung des Materials schließt 150 Fährten mit 1740 einzelnen Eindrücken ein (Anl. 21). Über 16.000 Meßwerte der Eindruck- und Fährteparameter (Anl. 22-28) bilden die Datenbasis für eine statistische Beschreibung qualitativ erfasster Unterschiede in Eindruckmorphologie und Fährtenmuster der differenzierten Ichnotaxa. Zu Vergleichszwecken erfolgten Gelände- und Materialstudien ähnlicher Vorkommen in Argentinien, Frankreich, Italien, Polen, Spanien, Tschechien und den USA (Arizona, Colorado, New Mexico und Texas).

Um die laterale und vertikale Verbreitung der Tetrapodenfährten im Thüringer Wald im Kontext paläoökologischer und taphonomischer Aspekte untersuchen zu können, wurden sieben Forschungsgrabungen durchgeführt. Hierbei bestand der Anspruch, ein möglichst breites fazielles Spektrum in unterschiedlichen stratigraphischen Niveaus zu erfassen. Der Prospektion auf geeignete Lokalitäten ging eine historische Recherche voraus. Sie zielte auf eine Kompilation der in der Literatur genannten, aus unpublizierten Unterlagen von A. ARNHARDT, B. JACOBI, H. HAUBOLD und TH. MARTENS stammenden bzw. von Sammlungsetiketten oder aus Inventarverzeichnissen bekannten Fährtenfundstellen. Die Mehrzahl der Fundpunkte - überwachsene Böschungen, verfallene Steinbrüche, Halden von ehemaligen Stollen und Suchgräben - war vor 25-30 Jahren zuletzt besammelt worden. In der Regel erwiesen sich diese Lokalitäten als für eine Grabung ungeeignet. In einzelnen stratigraphischen Niveaus war deshalb eine gezielte Suche nach neuen Fundstellen erforderlich. Diesem Vorhaben kam zugute, dass durch den Aus- bzw. Neubau von Forstwegen in den vergangenen Jahren in Form von Böschungsanschnitten zahlreiche Aufschlüsse geschaffen worden sind. Aus der Prospektion und den historischen Angaben resultieren nunmehr über 120 Fährtenfundpunkte im Stefanium und Rotliegend des Thüringer Waldes. Für die vormals nur mit Lokalbezeichnungen und durch Wegbeschreibungen anhand der geologischen Messtischblätter dokumentierten Fundorte wurden für den vereinfachten Gebrauch Akronyme eingeführt und die geographischen Koordinaten mittels GPS und anhand der TK 25 fixiert (Anl. 9).

Die Grabungen erfolgten per Hand und erstreckten sich in Abhängigkeit von den naturräumlichen Gegebenheiten über Flächen zwischen 2 und 16 m<sup>2</sup> Größe. Ein durch tiefgründige Verwitterung und engständige Klüftung gelockerter Gesteinsverband mit gegeneinander bewegten Blocksegmenten erschwerte den Abbau nach einheitlichen Schichtflächen. Vielfach lieferten in den homogenen Feinklastika allein charakteristische Flächengefüge, wie Netzleisten, Regentropfenmarken und Spurenfossilien, Anhaltspunkte für die Identifizierung des Schichtniveaus. Der Geländebefund war deshalb oft nur auf die Dokumentation der relativen Aufeinanderfolge einzelner Fossilagen beschränkt. Für die feinstratigraphische Profilaufnahme wurden die fährtenführenden Horizonte der sieben Grabungen lückenlos beprobt. Die addiert 12,5 m mächtige Schichtenfolge wird durch über 600 Lithoproben repräsentiert. Mit Hilfe des Binokulars wurden im geschnittenen Handstück die strukturellen und texturellen Eigenschaften der Gesteine bis in den Halbzentimetermaßstab hinab erfasst. Von den charakteristischen Lithofaziestypen jedes

einzelnen Profils liegen polierte Anschliffe vor. Die Horizontierung der Fossilfunde erfolgte soweit als möglich nach den Geländedaten, gegebenenfalls auch anhand des Interngefüges nach Anschnitt der Objekte. Die Schichtenfolgen und Fossilniveaus sind aus grabungstechnischen Gründen entgegen der geologischen Prozeßfolge, d.h. vom Hangenden zum Liegenden, durchnummeriert (Abb. 3, 6, 10, 14; Anl. 2-8).

Die im Text verwendete sedimentologische Terminologie ist an den Darstellungen von LÜTZNER (1981), FÜCHTBAUER (1988) und MIALL (1996) orientiert. Die Korngrößen der Lithoproben wurden anhand der Schnittflächen mittels Binokular und Okularmikrometer bei maximal 80-facher Vergrößerung bestimmt. Diese Methode erlaubt in Festgesteinen eine Differenzierung von Grobsilt/Feinsand, Grobsilt, Mittel-/Grobsilt und Ton/Feinsilt, die sich für die Beantwortung der Aufgabenstellung als ausreichend erwies. Die Angaben zur Gesteinsfarbe (Abb. 3, 6, 10, 14; Anl. 2-8) beziehen sich auf den Munsell-Standard (GEOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA 1991) der trockenen, geschnittenen Probenfläche bei Tageslicht.

Neben Tetrapodenfährten lieferten die Grabungen weiteres Fossilmaterial, vor allem Invertebratenichnia, mit Formen, die vielfach aus dem Thüringer Wald, mitunter aus dem Permokarbon insgesamt, bisher nicht bekannt sind (VOIGT 2004; VOIGT & RÖBLER 2004). Deren detaillierte Darstellung geht aber über das Ziel der vorliegenden Arbeit hinaus und bleibt separaten Publikationen vorbehalten. Hier wird auf diese Befunde nur eingegangen, wenn es für die ökofazielle Interpretation der Fundstellen notwendig erscheint.

Alle im Rahmen der Arbeit durch den Verf. im Untersuchungsgebiet geborgenen Fossilien - überwiegend Tetrapodenfährten - werden mit ausführlichem Inventar- und Fundstellenverzeichnis dem Museum der Natur Gotha übergeben. Die knapp 2500 Belegstücke sind wie folgt bezeichnet:

VF-1 bis VF-189 (Funde der Prospektionsphase: diverse Lokalitäten)  
VF-1001 bis VF-1273 (Grabung: Zella-Mehlis - Regenberg, Ge 3)  
VF-2001 bis VF-2324 (Grabung: Hirschbach - Bansgrethenhöhe, Il 3)  
VF-3001 bis VF-3168 (Grabung: Kleinschmalkalden - Glasbach, Go 25)  
VF-4001 bis VF-4570 (Grabung: Winterstein - Drehberg, Ob 32)  
VF-5001 bis VF-5279 (Grabung: Friedrichroda - Bobbahn, Ob 18)  
VF-6001 bis VF-6265 (Grabung: Rotterode - Hefteberg, Ro 2)  
VF-7001 bis VF-7381 (Grabung: Mosbach - Am Steinchen, Ei 3)

Die im Text verwendeten Kurzbezeichnungen beziehen sich auf Fährtenplatten in geologisch-paläontologischen Sammlungen folgender Institutionen und Privatpersonen:

BGR - Außenstelle der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe Berlin-Spandau  
BMNH - British Museum of Natural History London  
BUW - Bauhaus-Universität Weimar

---

EG -	Geologisches Institut Friedrich-Alexander-Universität Erlangen/ Nürnberg
FG -	Geologisches Institut der TU Bergakademie Freiberg
HF -	Geologisches Institut der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
HLMD -	Hessisches Landesmuseum Darmstadt
JF -	BERNHARD JACOBI, Friedrichroda (heute: MNG)
LMJG -	Steiermärkisches Landesmuseum Joanneum Graz
MB -	Museum für Naturkunde Berlin
MLP -	Museo de La Plata
MNC -	Museum für Naturkunde Chemnitz
MNG -	Museum der Natur Gotha
MPSNP -	Museo Pavese Scienze Naturali Pavia
MSEO -	Museum Schloß Ehrenstein Ohrdruf
NHMM -	Naturhistorisches Museum Magdeburg
NHMS -	Naturhistorisches Museum Schloß Bertholdsburg Schleusingen
NHMW -	Naturhistorisches Museum Wien
NMMNH -	New Mexico Museum of Natural History Albuquerque
NMP -	Nationalmuseum Prag
PMA -	Pratt Museum of Natural History at Amherst College, Massachusetts
PMJ -	Phyletisches Museum Jena
SFM -	SIEGFRIED SEVERT, Magdeburg
SMMGD -	Staatliches Museum für Mineralogie und Geologie Dresden
UCB -	University of California Museum of Paleontology Berkeley
USNM -	United States National Museum Smithsonian Institution Washington
VF -	SEBASTIAN VOIGT, Seebach (Übergabe an: MNG)
VMT -	Vitenskapsmuseet Trondheim
YPM -	Yale Peabody Museum New Haven, Connecticut

#### 1.4 Prinzipien und Probleme der Klassifikation von Tetrapodenfährten

Tetrapodenfährten sind in unverfestigtem Substrat hinterlassene Spuren einer gerichteten Bewegung von Wirbeltieren. Fährten stehen, genauso wie alle anderen ichnologischen Phänomene, nicht in körperlichem Zusammenhang mit dem Spurenerzeuger, sind also weder mit diesem verwachsen noch werden sie von diesem mitgeführt (SEILACHER 1953). Im fossilen Beleg, wo die Entstehung von Fährten der direkten Beobachtung entzogen ist, bleibt die Relation zum Erzeuger notwendigerweise spekulativ. Morphologisch ähnliche Eindrücke und Fährten können von verschiedenen biologischen Arten hinterlassen worden sein. Umgekehrt können die Eindrücke und Fährten ein und desselben Erzeugers aufgrund von Unterschieden des sedimentären Untergrundes oder des Ganges („extramorphological characters“ sensu PEABODY 1948, S. 296-297) so deutlich differieren, dass sie infolge der Unkenntnis der tatsächlichen Zusammenhänge auf verschiedene Tiere zurückgeführt werden. Diese komplexe Mehrdeutigkeit ist Ursache für eine separate Benennung von Körper- und Spurenfossilien: Sedimentstrukturen biologischen Ursprungs werden als Ichno-, ihre potentiellen Erzeuger als Biotaxa bezeichnet (BROMLEY 1999). Unabhängig von dieser