

## Ichnotaxonomie und Klassifikation von Tetrapodenfährten aus dem Perm

### *Ichnotaxonomy and classification of tetrapod footprints of Permian age*

Mit 36 Abbildungen und 8 Tabellen

HARTMUT HAUBOLD

*Zusammenfassung:* Ausgehend von dem Verständnis von Ichnofossilien werden die Grundlagen zur Taxonomie und Klassifikation für Tetrapodenfährten allgemein dargelegt. Ihr besonderer Status liegt in der engen Relation zur osteologischen Klassifikation der Tetrapoden. Das bestimmt die Rangfolge der Merkmale, die Interpretation, die taxonomische Eignung des untersuchten Materials und seine Faziesrelevanz. Fragmente von Eindrücken, unvollständige Fährtenfolgen sowie sonstige überlieferungsbedingte Veränderungen der optimalen Eindruckmorphologie und des Fährtenmusters haben taxonomisch nur eingeschränkte Bedeutung. Es handelt sich um extramorphologische Erscheinungen, die vielfach faziestypisch bzw. sedimentologisch kontrolliert sind und im Vergleich zu der Fußmorphologie des Erzeugers Phantomen, d.h. Trugbildern, gleichkommen. Taxa nach solchen Überlieferungen werden als Phantom-Taxa bezeichnet. Es ist zu zeigen, daß derartige Problematika einen erheblichen Anteil an den bisher beschriebenen permischen Fährten haben. Durch ihre Mehrdeutigkeit sind sie die Ursache für erhebliche Widersprüche in der Nomenklatur, bei der Interpretation und in der stratigraphischen Bewertung permischer Ichnofaunen. Auf einige Ichnotaxa werden diese Erkenntnisse exemplarisch angewendet. Es resultieren Hinweise auf eine relativ begrenzte Zahl von Ichnogenera der Tetrapoden im Perm, welche mit großer Verbreitung in lithologisch ähnlichen Ablagerungen in Nordamerika und Europa bekannt sind und weithin identische Ichnofaunen belegen. Klar abgrenzbar sind in fluviatiler Fazies die Ichnogenera *Batrachichnus* (= *Anthichnium*), *Dromopus*, *Amphisauropus*, *Limnopus* und *Dimetropus*, denen *Chelichnus* (= *Laoporus*) als faziestypisch deformiertes Phantom-Taxon gegenübersteht. Der Nachweis dieser Ichnotaxa der Tetrapoden im kontinentalen Perm belegt in den jeweiligen zeitlich und faziell charakterisierten Abschnitten eine relativ konforme permische Welt. Bedingt durch subjektive taxonomische Differenzierungen erschien diese Welt bislang uneinheitlicher und sehr viel diverser, als sie es in Realität war.

*Summary:* An introduction to the general principles of taxonomy and classification of ichnofossils is presented as a means to facilitate our understanding of tetrapod footprints, particularly from the Permian. The exceptional status of tetrapod footprints results from their close relationship to the osteological classification of the trackmakers. This relationship determines the range of characters, the systematic interpretation, the taxonomic value of the studied material, and the relationship to the facies. Fragmentary tracks, incomplete trackways and other preservational variations of optimal track morphology and trackway pattern are of restricted taxonomic value. These are extramorphological features, mainly controlled by facies and sedimentological influences, and in comparison to the foot-morphology of the trackmakers they are like chimeras. Taxa based on such material are called phantom-taxa. Many of the formerly described Permian footprints are problematic in this regard. Due to their ambiguity such phantom-taxa are the cause of many contradictions in nomenclature, both in the interpretation and the stratigraphic evaluation of Permian ichnofaunas. Some ichnotaxa are discussed as examples in light of these insights. As a result there is evidence of a relatively limited number of tetrapod ichnogenera of Permian age, which are known from lithologically similar deposits with large geographical distribution in North America and Europe, and representing identical ichnofaunas. From deposits of fluvial-alluvial facies we find well established occurrences of the ichnogenera *Batrachichnus* (= *Anthichnium*), *Dromopus*, *Amphisauropus*, *Limnopus* and *Dimetropus*, whereas *Chelichnus* (= *Laoporus*) is a phantom-taxon resulting from poor and facies-related deformed preservation. The record of these ichnotaxa for the continental Permian documents a relatively uniform Permian world within formations of certain age and facies. Due to subjective taxonomic differentiation this world hitherto appeared to be more diverse than it was in reality.

## Inhalt

- 1 Zielstellung
  - 2 Gegenstand der Studien, Fährten als Ichnotaxa
    - 2.1 Ichnotaxobasis
      - 2.1.1 Zur Wertigkeit von Merkmalen
      - 2.1.2 Extramorphologie
      - 2.1.3 Ichnofazies
      - 2.1.4 Zusammenfassung zu den Ichnotaxobasen
    - 2.2 Nomenklatur und Nomenklaturregeln
    - 2.3 Rang der Ichnotaxa und Deutung
    - 2.4 Phantom-Taxa
  - 3 Diskussion von Beispielen
    - 3.1 Ichnogenus *Batrachichnus* WOODWORTH, 1900
      - Saurichnites salamandroides*
      - Anthichnium*
      - 3.1.1 Priorität und Variabilität von *Batrachichnus*
        - Anhomoiichnium*
      - 3.1.2 Zusammenfassung und Charakteristik von *Batrachichnus*
    - 3.2 Ichnogenus *Limnopus* MARSH, 1894
      - Limnopus vagus*
      - Permomegatherium zeileri*
      - Opisthopus ellenbergeri*
      - 3.2.1 *Batrachichnus*, *Limnopus* - Differenzierung und Interpretation
      - 3.2.2 Zusammenfassung und Charakteristik von *Limnopus*
    - 3.3 Ichnogenus *Amphisauropus* HAUBOLD, 1970
      - Amphisauropus latus* und *A. imminutus*
    - 3.4 Ichnogenus *Dimetropus* ROMER & PRICE, 1940
      - Saurichnites leisnerianus*
      - Acrodactylichnia
      - Dimetropus*
    - 3.5 Ichnogenus *Dromopus* MARSH, 1894
      - Lacertoide Fährten
      - Saurichnites* und *Dromopus*
      - Gampsodactylichnia
      - Dromopus didactylus*
    - 3.6 Ichnogenus *Chelichnus* JARDINE, 1850
      - 3.6.1 Faziesrelevanz des Phantom-Taxons *Chelichnus*
      - 3.6.2 Morphologie und Variabilität von *Chelichnus*
        - A) Corncockle und Locharbriggs Sandstones, Schottland
        - B) Coconino und DeChelly Sandstones, Arizona
        - C) Cornberg-Sandstein, Hessen
      - 3.6.3 Zusammenfassung zu *Chelichnus*
  - 4 Schlußfolgerungen und Hinweise zur Diversität permischer Ichnofaunen
- Literatur

# 1 Zielstellung

Formale Fixierungen der Aufgaben und Ziele, wie sie allgemein für Ichnofossilien stehen, sind bereits bei BROMLEY (1996: 162 f.) zusammenfassend dargelegt. Diese Grundlagen sollen hier auf die Belange der Tetrapodenfährten angewendet und modifiziert werden. Sie haben innerhalb des Studiums ichnologischer Objekte eine Sonderstellung: Im Rahmen der gebräuchlichen ökologischen Klassifikation von Lebensspuren gehören sie zu einer Untergruppe der Lokomotionsspuren, stehen dafür aber ihrem Wesen nach durch die getreue Abformung eines Tetrapodenfußes an der Grenze zu den Körperfossilien (SEILACHER 1953: 441, 443). Man kann ihnen von jeher einen definierten taxonomischen Status innerhalb der Wirbeltierklassifikation einräumen (SEILACHER 1964: 300), und mit BROMLEY (1996: 176) haben Fährten innerhalb der Spurenfossilien „their own set of problems“. Bearbeitung und Nomenklatur fossiler Tetrapodenfährten bedingen parataxonomische Methoden, die von der Taxonomie fossiler Skelette abweichen. Dennoch darf der Zusammenhang, der nur in einem engen Anschluß der Fährten an das osteologische System am geeignetsten darzustellen ist, nicht verlorengehen (HAUBOLD 1971a: 4).

Die generellen Aufgabenstellungen der Taxonomie und Klassifikation von Tetrapodenfährten betreffen die drei Hauptkomplexe:

1. **Konzeption** - Was soll wozu beschrieben bzw. untersucht werden?
2. **Identifikation** - Das Erkennen und Unterscheiden der Taxa.
3. **Interpretation** - Deutung der untersuchten und klassifizierten Phänomene im erweiterten Rahmen, d.h. die Relation der Fährten zu den aus paläogeographisch und stratigraphisch vergleichbaren Ablagerungen nach osteologischen Daten bekannten Tetrapoden, mit deren evolutiver Ebene die Fährten korrespondieren.

Der folgende Beitrag ist ein Ansatz zur Fortsetzung der Analyse terrestrischer permischer Ichnofaunen, deren Kenntnis heute zwei Komponenten prägen:

1. divergierende Interpretationen von
2. offenbar prinzipiell kompatiblen Daten.

Eine Synthese beider Tendenzen erscheint durch die kombinierte Betrachtung der Detailbefunde und der allgemeinen Zusammenhänge möglich. Hierbei sind neue Entdeckungen stets wertvoll, denn die möglichen Kenntnisse sind sicher noch nicht erschöpft. Es verdichten sich allerdings die Anzeichen dafür, daß neue Fundstellen immer dann überbewertet werden, wenn erhaltungsbedingte Besonderheiten vorliegen, die in ihrer Konstellation von Fazies, geologischem Alter usw. dem jeweiligen Bearbeiter neu erscheinen, z.B. Lodève, Saar-Nahe, Estérel (HEYLER & LESSERTISSEUR 1963; ELLENBERGER 1983, 1984; FICHTER 1983a, 1984; GAND et al. 1995). Ebenso ist der umgekehrte Effekt möglich, indem faziell und/oder stratigraphisch scheinbar ähnliche Vorkommen unzutreffenderweise mit anderen gleichgesetzt werden. Die Kombination aller Möglichkeiten kann sich bei der stets angestrebten Interpretation der Tetrapodenfährten im Perm zu erheblichen Differenzen aufsummieren. Diese sind zudem schwer erkennbar wegen fehlender stratigraphischer Kontrollfaktoren in möglicherweise gleich alten, aber nach Tetrapodenfährten unterschiedlich eingestuftem Vorkommen. In manchen Abschnitten permischer Folgen sind Tetrapodenfährten oft die einzigen häufigen Fossilien. Direkte Korrelationen mit marinen Ablagerungen sind nur in Ausnahmen möglich. Ganz besonders fehlen sie vielfach im höheren Perm, so daß stratigraphische Interpretationen als Saxon und Thuring (Oberes Rotliegend und Zechstein) nach Fährten zunächst unwiderlegbar scheinen. Dabei basieren stratigraphische Einstufungen beispielsweise als Oberperm meist nicht allein auf Tetrapodenfährten, sondern auf einer Kombination mehrerer Indizien:

- große Mächtigkeiten playaartiger Rotfolgen wie in den Formationen von Rabecac und Salagou im Becken von Lodève (GAND 1993) und in der Nahe-Gruppe im Saar-Nahe-Becken (BOY & FICHTER 1988a),
- relativ junge absolute Datierungen begleitender Vulkanite im Perm von Estérel (GAND et al. 1995),
- Lagebeziehungen des Cornberg-Sandsteins zum Kupferschiefer (SCHMIDT 1959).

Wenn solche Einstufungen der Hintergrund für anderweitige Korrelationen sind (*Anhomoiichnium*- und *Harpagichnus*-Zone nach BOY & FICHTER 1988a), dann potenzieren sich die Diskrepanzen gegenüber der Realität nach allen Richtungen. Begründete Bewertungen, die ein anderes geologisches Alter aufzeigen, lassen stratigraphische Aussagen nach Ichnofaunen und Ichnotaxa im Perm gänzlich unklar erscheinen. Die Reichweite einiger Taxa beträgt dann scheinbar bis zu 25 Millionen Jahren. Widersprüchlich sind jedoch nicht die Ichnofaunen, sondern deren Interpretation, also die angewandte Methodik der Ichnotaxonomie. In Diskussionen mit den Bearbeitern und beim Studium des Materials vieler Vorkommen in Europa und Nordamerika sowie der kritischen Analyse eigener früherer Aussagen wurde Verf. zunehmend die Ursache der Diskrepanzen bewußt:

**Eine unabhängig von uns existierende permische Lebewelt ist subjektiv nur sehr verschieden reflektiert.** Sinnvoll und eine mögliche Lösung sollte es nunmehr sein, diese subjektiven Sichtweisen der Forscher zu analysieren und zu versuchen, sie in Relation zu objektivierten Daten wie der Faunenentwicklung des Perms zu verstehen.

**Abkürzungen im Text**

- DI-SAg und -Ldg : Université de Bourgogne, Institut Science de la Terre, in Dijon, Material von Saint-Affrique und Lodève der Sammlung G. GAND
- DUM: Dumfries Museum
- GN: Museum der Natur in Gotha
- HF: Fährtenammlung im Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum der Martin-Luther-Universität Halle
- IC: Ichnofossilien aus dem Cornberg-Sandstein in Hessen
- MF: Musée Fleury in Lodève
- MNA: Museum Nortern Arizona, Flagstaff
- NMMNH: New Mexico Museum of Natural History, Albuquerque
- RSM: Royal Scottish Museum, Edinburgh
- SSN: Sammlung Stapf im Paläontologischen Museum Nierstein
- UC: University of Chicago, Sammlung im Field Museum
- UME: Université Montpellier II, Institut des Sciences de l'Evolution Paleontologie, Sammlung P. ELLENBERGER
- USNM: US National Museum, Washington
- YPM: Yale Peabody Museums, New Haven.

Einige technische Termini werden zur Vermeidung umständlicherer deutscher Ausdrücke in ihrer anglisierten Form verwendet.

## 2 Gegenstand der Studien, Fährten als Ichnotaxa

Mit Tetrapodenfährten werden Sedimentstrukturen systematisch beschrieben und benannt, welche wie alle Lebensspuren durch biologische Aktivität erzeugt worden sind. Mit SEILACHER (1953: 423) sind Lebensspuren „Formen, die einem unbelebten Substrat durch die Tätigkeit lebender Organismen aufgeprägt sind und weder mit dem Körper des Organismus verwachsen, noch beim Ortswechsel aktiv mitgeführt werden. Damit werden die Lebensspuren von den Körpern der Organismen und ihren Teilen unterschieden.“

Zur näheren und systematischen Identifizierung werden fossilisierte Lebensspuren als **Ichnotaxa** fixiert. Sie stehen im Gegensatz zu den **Biotaxa**, welche sich auf die erzeugenden Organismen beziehen (Tab. 1). Ichnotaxa und Biotaxa sind nicht austauschbar, jedenfalls nicht im Fossilbereich, und die beiden nomenklatorischen Systeme laufen parallel zueinander (BROMLEY 1996: 165). Der Kontakt von Verursacher und Fährte ist verlorengegangen, denn Ichnofossil und Körperfossil unterliegen verschiedenen taphonomischen Konditionen, partielle Überschneidungen sind die Ausnahme. Deshalb bleibt die Identifikation des Erzeugers einer Fährte auch grundsätzlich spekulativ. Ichnotaxa sollten konsequent für die Bezeichnung des gesamten Spurenmaterials verwendet werden, ungeachtet der Sicherheit, mit der die Spuren auf einen spezifischen Erzeuger bezogen werden können. Aus diesen Gegebenheiten folgt das Verständnis der Ichnotaxobasis. Hier ist im Unterschied zu anderen Ichnofossilien relativ klar, welche Art von Objekten es im Falle von Tetrapodenfährten zu benennen gilt. Derartige biogene Sedimentstrukturen sind nach dem ökologischen System der Spurenfossilien (SEILACHER 1953) Repichnia (Kriech- bis Laufspuren). Für ihre Charakterisierung kann man, in geringer Modifikation der für Spuren geltenden allgemeinen Merkmalskomplexe, folgende Punkte hervorheben:

1. generelle Form, Eindruckmorphologie und Fährtenmuster,
2. Details der Begrenzungsflächen des Sediments, die mit dem Eindruck ursächlich zusammenhängen und
3. das die Spuren abbildende Sedimentmaterial selbst.

Fossiles Objekt	Eindrücke - Fährte	Skelett
Genese, Taphonomie	biogene Sedimentstruktur	Körperfossil
Taxonomie	<b>Ichnotaxon</b>	<b>Biotaxon</b>
Taxobasis	Ichnomorphologie: 1. Form der Eindrücke 2. Fährtenmuster 3. sediment. Begrenzungsflächen 4. Sedimentmaterial, Substrat, Fazies	Anatomie von Schädel, Wirbelsäule und Extremitäten nach Kriterien der vergleichenden Anatomie

Tab. 1: Relation von Ichnotaxa und Biotaxa bei Tetrapoden.

Das Phänomen Fährten bleibt durch geringere Substratgebundenheit bzw. größere Bodenfreiheit der Erzeuger, anders als bei den sonstigen Ichnofossilien, im wesentlichen auf Sedimentoberflächen begrenzt. Durch die bestimmende Komponente der Lauf-Bewegung spielt die laterale bzw. horizontale Variation bei der Beschreibung und Interpretation der Eindruckmorphologie eine zentrale Rolle. Das Substrat, seine Körnigkeit, seine Konsistenz und sein Wassergehalt kontrollieren im Verlauf einer Fährte bzw. auf einer Fläche mit Fährten die Morphologie der biogenen Strukturen. Das gilt für deren Eindringtiefe, bei **Undertracks** für die Durchdringtiefe in tiefere Sedimentlagen, und bei schnellerer Gangart sowie bei tiefergründiger weichem Substrat für Rutsch- und Gleitspuren an Zehen und Sohle. Hinzu kommen mögliche Einflüsse bei Neigung der Fläche in Relation zur Laufrichtung und die Geschwindigkeit des Erzeugers. All diese Faktoren können erhebliche Differenzen in der Morphologie der Eindrücke im Verlauf einer Fährte sowie zwischen den Eindrücken der rechten und linken Seite bewirken. Die Berücksichtigung solcher „**compound specimens**“ (näher dazu unter 2.3) hat eminente Bedeutung in der Ichnotaxonomie von Tetrapoden.

## 2.1 Ichnotaxobasis

### 2.1.1 Zur Wertigkeit von Merkmalen

Unter Ichnotaxobasis (Plural: Ichnotaxobasen), das sind die Grundlagen für die Fixierung und Benennung von Tetrapodenfährten und Eindrücken, lassen sich drei übergeordnete Felder nennen, in deren Reihenfolge nach SEILACHER (1953) auch die Spezifität der taxonomischen Wertigkeit der Merkmale (Tab. 2) abnimmt:

1. die **Eindruckmorphologie**, Ausbildung von Hand und Fuß Eindruck,
2. das **Fährtenmuster** (trackway pattern), Anordnung der Hand- und Fuß Eindrücke im Verband der Fährte,
3. der **Verlauf der Fährte** über längere Distanzen.

Ergänzend sind hier zu nennen:

4. **Accessoires** im Rahmen und Verlauf der Fährte wie Schleifspuren des Schwanzes (tail marks), der Zehen (trailing marks) und als Ausnahme Eindrücke vom Körper des Erzeugers.

Die Punkte 1 bis 3 sind geeignet, parallel zur Beschreibung ein System von Messungen anzuwenden. Die erste methodologische Präzisierung hierzu unterbreitete PEABODY (1948, 1959), übernommen und erweitert von HEYLER & LESSERTISSEUR (1963); HAUBOLD (1966, 1971a); DEMATHIEU (1970); ELLENBERGER (1972); CONTI et al. (1977); GAND (1987), und schließlich zusammengefaßt von LEONARDI (1987). Neben den begrifflichen Erläuterungen ist auf Abbildungen die Lage der zu messenden Parameter dargestellt (Abb. 1).

Taxonomisch relevante Parameter der **Eindruckmorphologie** von Hand- und Fuß Eindruck, auch Vorder- und Hinterfuß Eindruck, sind im einzelnen:

- Länge und Breite sowie die Relation dieser Maße,
- die Ausbildung und Zahl der Zehen sowie ihre Relation und Position zueinander, Zehnwinkel, Krümmungen, die Beschaffenheit von Zehenpolstern bis hin zu Klauen,
- die Ausbildung der Sohle nach Position, Umfang, morphologischen Details.

Das **Fährtenmuster** geht zunächst aus von dem Set der zusammengehörigen Hand- und Fuß Eindrücke und der Position dieser Sets im Verlauf der Fährte, worin die Orientierung von Hand- oder Fußachsen eingeschlossen ist. Es ergeben sich Parameter zur Gangbreite bzw. zu dem damit korrelierten Schrittwinkel. Für die Schrittweiten ermittelt man Stride und Pace (Doppelschritt und einfacher Schritt). Die Gangart folgt aus der Lage der Hand-Fuß-Sets und Verhältnissen von Stride zu Fußlänge, Pace sowie auch aus dem Schrittwinkel.

Form der Eindrücke	- Anatomie von Händen und Füßen
Fährtenmuster	- Anatomie des Erzeugers - Bewegung, Richtung, Geschwindigkeit - sonstiges Verhalten
Begrenzungsflächen der Eindrücke	- Substrat und Fazies: Körnigkeit, Konsistenz, Wassergehalt, Wasserstand - Neigung der Fläche
Eindruckebene	- originale Eindruckfläche - Undertrack - tiefere Ebene - Overtrack - Ausfüllung über der originalen Eindruckebene
Überlieferung im Relief als	- Eindruck (positiv) - Ausguß (negativ)

Tab. 2: Merkmale und kontrollierende Faktoren für die Ausbildung von Tetrapodenfährten.

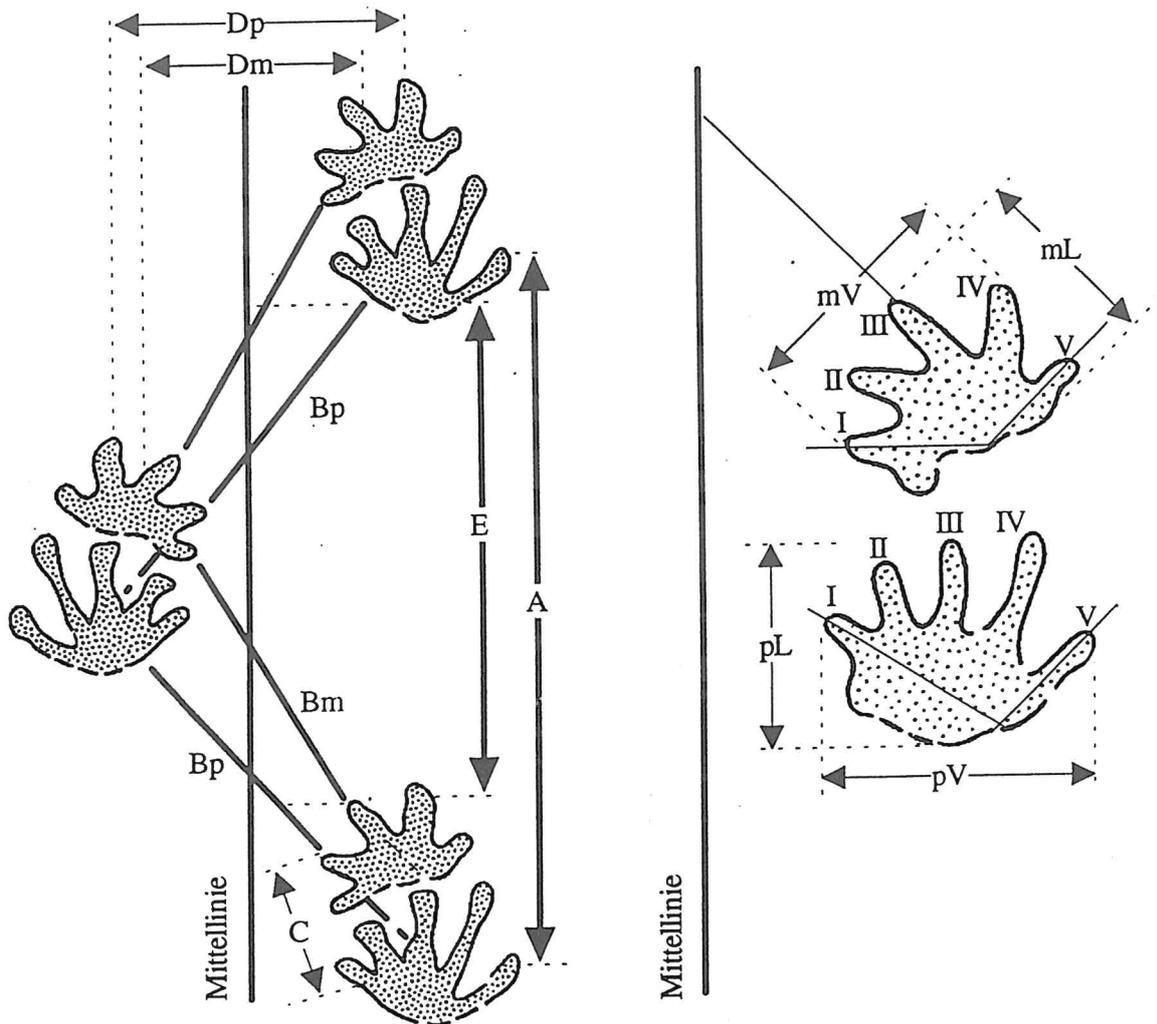


Abb. 1: Schema der Parameter von Fährten und Eindrücken am Beispiel von *Amphisauropus*, nach HAUBOLD (1973, 1984).

- |                   |   |
|-------------------|---|
| A                 | - Stride (Doppelschritt)  |
| Bm, Bp            | - Pace (einfacher Schritt) von Händen und Füßen, der Schrittwinkel ist jeweils im mittleren Eindruck meßbar |
| C                 | - Abstand der Mittelpunkte von Hand und Fuß eines Hand-Fuß-Sets   |
| Dm, Dp            | - Gangbreite von Händen und Füßen   |
| E                 | - mutmaßliche Rumpflänge des Erzeugers  |
| mL, mV            | - Hand Länge und Breite   |
| pL, pV            | - Fuß Länge und Breite (jeweils parallel und senkrecht zu Zeh III)  |
| I, II, III, IV, V | - Zehen von Hand und Fuß  |

### 2.1.2 Extramorphologie

Die Morphologie der Eindrücke kann in ihrer Überlieferung durch äußere Faktoren beeinträchtigt und verändert sein. PEABODY (1948) hob erstmals die Bedeutung „extramorphologischer“ Einflüsse hervor. Die sinngemäße Übersetzung lautet: „Beim Studium von Fährten lebender Tetrapoden ist es möglich, zwischen Merkmalen zu unterscheiden, welche die Anatomie des Tieres abbilden und solche Merkmale, die deren Abbildung verzerren. Letztere kann man extramorphologisch nennen. Sie schließen Merkmale ein, die von dem Typ des erhaltenen Materials, von der Gangart und der variablen Geschwindigkeit des Tieres abhängen. Eine Fährte zeigt somit eine Mischung morphologischer, sedimentärer und dynamischer Merkmale. Sie sind alle wichtig, wenn aber die morphologischen Merkmale nicht klar von den anderen differenzierbar sind, dann ist eine Fährte wenig signifikant. Nur die Fährten gilt es zu beschreiben, die klar eingedrückt und soweit als möglich frei von extramorphologischen Einflüssen sind. Entsprechend ist eine größere Zahl folgender Eindrücke zu berücksichtigen. Erst die Kombination der Details liefert ein Bild der Fußmorphologie im Verlauf der Fährte, welche den Gang und die generelle Körperform demonstrieren“ (PEABODY 1948: 296-297; wörtlich auch bei HAUBOLD et al. 1995a: 136).

Die extramorphologische Veränderung der Eindrücke ist nicht immer streng fixierbar. Oft liegen gleitende Übergänge von einer morphologisch optimalen Überlieferung der Eindrücke, welche die anatomisch kontrollierten Details wiedergibt, zu extramorphologischen Variationen durch Gangart und Substrat vor. Als grundsätzlich verschieden erweisen sich die Einflüsse auf die Erhaltung in den charakteristischen Substraten einer Fazies bzw. in bestimmten Environments wie Dünen, Playas, alluvialen Schwemmebenen (flood plains) und lakustrinen Bereichen. Hinzu können Sonderbedingungen durch vulkanoklastische Einflüsse kommen. Sogar die optimale, weitgehend anatomisch kontrollierte Erhaltung der Eindrücke gleicher Erzeuger ist in jeder dieser Fazies i.d.R. so verschieden, daß sie nicht ohne weiteres ichnotaxonomisch miteinander in Beziehung gebracht werden können. Das ist aktualistisch nachvollziehbar und an fossilen Beispielen zu zeigen, in denen die laterale Verfolgung einer Fährte von einer Fazies in die andere möglich ist (ELLENBERGER 1974: Biozönose der „Ile de Moyeni“, obere Stormberg Series, Zone B1). Aber bereits aktualistische Beobachtungen lehren, wie selten diese Fälle vorkommen. Meist endet die Fährtenüberlieferung in einem konsistenteren Bereich des gleichen Substrats.

### 2.1.3 Ichnofazies

Grundsätzlich schließen sich die jeweiligen charakteristischen Environments der Fährtenüberlieferung faziell sowie im engeren Rahmen auch paläogeographisch aus und sind dadurch stratigraphisch nur bedingt korrelierbar. In dieser Konstellation liegt eines der Argumente für die Differenzierung von Tetrapoden-Ichnofazies im Sinne von LOCKLEY et al. (1994: 242). Der Hinweis von BROMLEY (1996: 241), Ichnofazies von Wirbeltieren, also Tetrapoden, hätten keinen sedimentologischen Inhalt und man sollte sie deshalb unverändert nur als Ichnocoenosen oder Assoziationen bezeichnen, trifft formal zu. Man kann sich auch hier, wie bei der Taxonomie, auf eine Grenzsituation der Fährten im Vergleich zu den sonstigen Ichnofossilien berufen. Da die prägende Fazies sedimentologisch kontrolliert ist, hat die Sedimentologie aber zumindest eine Hintergrundfunktion.

Es gibt aber noch andere Probleme bei der Benennung von Ichnofazies nach Tetrapodenfährten. Durch den definierten taxonomischen Status der Tetrapoden-Ichnotaxa innerhalb der Wirbeltierklassifikation haben die namengebenden Ichnogenera eine stratigraphisch begrenzte Reichweite. Ichnogenera sind etwa korreliert mit osteologisch definierten Familien bis maximal Ordnungen (Tab. 3), und eben diese Limitierung gilt für Ichnofazies nicht. Ichnofazies im Sinne von SEILACHER (1964) sind vor allem ökologisch-sedimentologisch fixiert, und das erfüllen Tetrapodenfährten nur sehr eingeschränkt durch die vergleichsweise höheren Freiheitsgrade ihrer Erzeuger. Ein Beispiel sind die von LOCKLEY et al. (1994: 245, 253) vorgeschlagenen *Laoporus*- und *Brasilichnium*-Ichnofazies für Ichnocoenosen aus äolischer Fazies im Perm sowie im Jura.

Ichnotaxon	anatomische Deutung
<i>Batrachichnus salamandroides</i> (GEINITZ, 1861) <i>Batrachichnus delicatulus</i> (LULL, 1918)	Temnospondyli, Eryopoidea
<i>Limnopus cutlerensis</i> BAIRD, 1965 <i>Limnopus zeilleri</i> (DELAGE, 1912)	Temnospondyli, Eryopoidea
<i>Amphisauropus latus</i> HAUBOLD, 1970 <i>Amphisauropus imminutus</i> HAUBOLD, 1970	Diadectidae
<i>Dromopus lacertoides</i> (GEINITZ, 1861) <i>Dromopus agilis</i> MARSH, 1894 <i>Dromopus didactylus</i> (MOODIE, 1930)	Araeoscelida
<i>Tambachichnium schmidti</i> MÜLLER, 1954	Diapsida
<i>Dimetropus leisnerianus</i> (GEINITZ, 1863) <i>Dimetropus nicolasi</i> GAND & HAUBOLD, 1984	Pelycosauria, Sphenacodontidae
<i>Gilmoreichnus hermitensis</i> (GILMORE, 1927)	? Ophiacodontidae
<i>Ichniotherium cottae</i> (POHLIG, 1885)	Edaphosauridae
<i>Chelichnus bucklandi</i> (JARDINE, 1853) <i>Chelichnus duncani</i> (Owen, 1842) <i>Chelichnus gigas</i> JARDINE, 1850	Synapsida Pelycosauria bzw. Therapsida

Tab. 3: Deutung der diskutierten Ichnotaxa aus dem Perm.

Die Fazies ist gleich, die Ichnotaxa haben verschiedene Namen, aber sie zeigen sehr ähnliche bis identische Morphologie. Einerseits sind die biogenen sedimentären Fährten-(Track-)Strukturen fazieskontrolliert, aber andererseits ist die Übereinstimmung der Ichnotaxa gleicher Fazies stratigraphisch eingeschränkt durch die Relation zur Wirbeltierklassifikation: Identische Ichnofazies in Perm und Jura sind demzufolge nach unterschiedlichen Ichnogenera zu benennen.

All diese Argumente belegen, daß Tetrapodenfährten auch fazieskontrolliert sind, und es zeigt sich, daß die Ichnotaxa verschiedener gleichzeitiger Fazies nicht hinreichend kompatibel sind und deshalb separiert werden sollten. Die Fazies ist somit eine weitere Ichnotaxobasis. Vergleiche zwischen den Ichnocoenosen verschiedener Fazies erweisen sich als ähnlich spekulativ wie die Deutung der Verursacher der Fährten. Die Beziehung der Ichnotaxa verschiedener Fazies etwa gleichen Alters sollte deshalb erst im Kontext der allgemeineren Deutung diskutiert werden.

Innerhalb einer Fazies gibt es jeweils charakteristische Überlieferungen, welche in ihren Extremen erheblichen Beeinträchtigungen bis Deformationen gleichkommen, das sind extramorphologische Veränderungen der optimalen. Solche lassen sich mit umfangreichem Material innerhalb einer Palichnocoenose und Palichnofauna erkennen, beispielsweise durch das Verfolgen von Fährten über längere Distanzen auf einer Fläche. Da dies aufschlußbedingt und durch Klüftung des Gesteins schwierig sein kann, besteht immer wieder die Tendenz zum taxonomischen Splitting. Eine Kompensation dessen bietet sich über die komplexe Analyse der Palichnocoenose aus dem jeweiligen Schichtglied an. In der Gesamtheit des Materials gleicher Vorkommen sind die extramorphologischen Varianten als Folge von geringen Substratänderungen, Gangunterschieden sowie als Undertracks erkennbar.

Als Beispiel für unterschiedliche Ansätze in der ichnotaxonomischen Analyse mag die Differenzierung der Palichnocoenose des permischen Robledo Mountains Member der Hueco Formation in New Mexico stehen. Nach SCHULT (1995) liegen 23 Ichnogenera und -spezies vor, während HAUBOLD et al. (1995a) an demselben Material unter Beachtung extramorphologischer Einflüsse nur etwa 6 Ichnotaxa (Ichnogenera und -spezies) aushalten.

#### 2.1.4 Zusammenfassung zu den Ichnotaxobasen

Die Ichnotaxobasen für Tetrapoden sind außerordentlich vielschichtig und stehen in Abhängigkeit davon, welchen Aspekten man bei der Bewertung den Vorrang gibt: ökologischen, bewegungsbedingten, faziellen oder anatomischen. Diese vier Aspekte zeigen naturgemäß wechselseitige Beziehungen und Abhängigkeiten. Die taxonomischen Methoden, nach denen man bisher Tetrapodenfährten beschrieben, interpretiert, benannt und gedeutet hat, sind somit erwartungsgemäß uneinheitlich und die Ergebnisse entsprechend verwirrend. Dennoch gibt es von Anbeginn an, mit dem ersten benannten Ichnotaxon, *Chirotherium barthi* KAUP, 1835, eine vorherrschende Linie. Ihre sachliche Basis liegt in zwei bereits erwähnten Schwerpunkten:

1. in der Nähe der Tetrapodenfährten zu Körperfossilien und
2. in dem definierten Status der betreffenden Ichnotaxa innerhalb der Wirbeltierklassifikation.

Beide bilden Hintergrund und Ziel des Studiums der Fährten, das bedeutet, sie bestimmen die Wertigkeit der verfügbaren Daten. Umgekehrt sind taxonomische Aussagen, also Studien von Ichnocoenosen an diesen Wertigkeiten zu messen und die Interpretationen, Benennungen und Deutungen nach diesen Erkenntnissen zu revidieren. Wie man bei der Analyse in konkreten Fällen vorgehen kann, wird zu zeigen sein. Doch zuvor bedarf es weiterer klärender Positionierungen.

## 2.2 Nomenklatur und Nomenklaturregeln

Zu Fragen der Nomenklaturregeln wird hier auf den aktuellen Stand Bezug genommen. Die Entwicklung der Nomenklatur von Spurenfossilien allgemein und den Status der Namen hat z.B. BROMLEY (1996: 162 f. und 187) in den wesentlichen Zügen dargelegt. Daran anknüpfend soll im folgenden auf die Spezifik der Tetrapodenfährten eingegangen werden.

**Typus-Art:** Erst in IRZN (Internationale Regeln der Zoologischen Nomenklatur) 1997 wird wieder eine Typusart (type ichnospecies) für Ichnogenera etabliert. Bei dem bisherigen Verzicht auf eine die Gattung bestimmende Art war die primäre Fassung der Gattung unwesentlich. Das konnte bei geringen, also im wesentlichen nur extramorphologisch verursachten Abweichungen neuen Materials immer dahingehend interpretiert werden, ein neues Ichnogenus einzuführen. Mit der wieder geforderten Typusart kann das morphologische Spektrum des Ichnogenus präzisiert werden, es läßt sich durch neue Arten ergänzen und ebenso sinnvoll eingrenzen. Ohne Typus-Art besteht

1. die Gefahr, daß sich die Fassung des Ichnogenus bei Addition neuer Ichnospezies von seiner Originalkonzeption entfernt (BROMLEY 1996: 164) und diese verlorenght,
2. es kommt auf die Abgrenzung und ganz besonders auf das Spektrum des Ichnogenus nicht mehr an.

Es wären im Perm z.B. die ursprünglichen Kollektivgattungen wie *Saurichnites* und *Ichnium* für alle Fährten möglich.

**Relation zum Erzeuger:** In der Priorität ist dem osteologisch belegten Erzeuger das zugehörige Ichnotaxon nachzuordnen, also auch wenn es der ältere Name wäre. Praktisch spielt dies wegen der taphonomischen Separation keine Rolle. Es geht stets um die gesonderte Benennung von Körper- und Ichnofossil. Die Relation beider bleibt eine Frage der Deutung.

**Formtaxa, Parataxa:** Tetrapodenfährten wurden zu keiner Zeit als reine Formtaxa angesehen, denn die an den Eindrücken sichtbaren Fußstrukturen und die aus den Fährten ablesbare Lokomotionsweise erlaubten immer eine gewisse Integration in die Klassifikation der Tetrapoden. Das ist ein klarer Unterschied zu Parataxa wie Conodonten u.a. Alle Versuche zu rein parataxonomischen Gliederungen von Tetrapodenfährten haben sich weder durchsetzen können noch bewährt. Diese hätten zu inflationistischer Vermehrung der Taxa geführt. In Ansätzen gibt es jedoch derartige Tendenzen, wie sinngemäß aus den Überlegungen zu den Phantom-Taxa folgt (vgl. unten).

**50-Jahr-Klausel:** Die IRZN fixieren ab 1997 die Kontinuität gebräuchlicher Namen, auch wenn sie sich als jüngere Synonyme erweisen. Nach 50 Jahren Nichtgebrauch verlieren Namen ihre Gültigkeit.

**Objektive und subjektive Synonyme:** Für permische Tetrapodenfährten bieten objektive und subjektive Synonyme einen Hinweis auf die Herkunft des benannten Materials. Beziehen sich verschiedene Namen auf einen Typus, liegt objektive Synonymie vor. Bei Bezug auf andere Typen, die unter einem Namen zusammengefaßt werden, handelt es sich analog um subjektive Synonymie. Letzteres gilt für synonymisierte Taxa, die aus anderen Vorkommen beschrieben worden sind. Einen Grenzfall bilden Namen zu anderweitigem Material von derselben Lokalität. Es können Überlieferungsvarianten sein, die von derselben Fläche stammen und sogar zu derselben Fährte gehören könnten. Innerhalb desselben Vorkommens und sogar innerhalb derselben Ichnocoenose sollte man deshalb von objektiven Synonymen sprechen. Eine grundlegende Einschränkung dieser Objektivität ergibt sich jedoch aus den extramorphologischen Variationen und den Phantom-Taxa (siehe unter Kapitel 2.4), welche die Synonymisierung grundsätzlich einschränken.

**Einschränkung der Verfügbarkeit:** Als verfügbar für Ichnospezies und Ichnogenera sollten nur Namen angesehen werden, die drei Bedingungen erfüllen:

1. die Taxa sind eindeutig nach binären Prinzipien benannt,
2. eine Relation der Taxa zur Wirbeltierklassifikation ist im Ansatz akzeptiert und
3. die Grundparameter der wesentlichen Merkmale einer Tetrapodenfährte sind an dem Typus oder dem Material der Typuserie erhalten.

Die Punkte 1 und 2 sind nicht erfüllt, wenn ein Autor, wie PABST (1895, 1908), sich bewußt von diesen Grundlagen distanziert hat (dazu auch unten). Punkt 3 ist nicht erfüllt bei fragmentarischem Material; die Taxa beziehen sich auf isolierte Eindrücke, unvollständige Eindrücke, einzelne Zeheneindrücke oder „Kratzer“, es fehlt die Fährtenanordnung. Bei der Bewertung der nomenklatorischen Relevanz von solchem Material wird mitunter übersehen, daß es sich um Spuren und nicht um Körperfossilien handelt. Das bedeutet, der Abdruck eines Zehs ist nicht gleichrangig mit körperlich erhaltenen Knochen, die integrative Teile eines Tieres sind. Ein unvollständiger Abdruck ist ichnotaxonomisch mehrdeutig bis inhaltslos und als Typus ungeeignet. Es ist die Teilüberlieferung eines Eindrucks, eines Teils oder ein untypisches Fragment einer unbekanntenen Fährte, und kann mithin nicht auf andere Fährten vergleichend bezogen werden. Tetrapoden-Ichnofragmente sind als Typusmaterial abzulehnen. Wer sich dennoch aus formalen Gründen auf die Priorität solcher Namen beruft, etabliert Phantom-Taxa mit allen negativen Konsequenzen. Beispiele dafür sind *Salichnium*, *Jacobiichnus*, *Anhomoiichnium*, *Dolichopodus* sowie die Arten *Saurichnites intermedius*, *S. comaeformis*, *S. incurvatus*, und *S. leisnerianus* (dazu auch weiter unten).

### 2.3 Rang der Ichnotaxa und Deutung

Die Qualität und der Umfang von verschiedenen Ichnogenera zeigen erhebliche Variation. Zunächst liegt die Anwendung der Ichnotaxobasen auf Ichnotaxa im Ermessen des Autors, er bestimmt die taxonomische Relevanz der Merkmale. Wenn somit die Ichnotaxobasis nicht uniform sein kann, wird zugleich eingeräumt, daß auch die Interpretation der Ichnotaxobasis mit allen resultierenden Konsequenzen verschieden ist.

Wie es FÜRSTICH (1974a) für Invertebraten-Ichnia gezeigt hat, ist die Taxobasis abhängig vom Grad ihrer Bedeutung in Relation zum Verhalten des potentiellen Erzeugers. Gerade das aber sollte auf Tetrapoden nicht angewendet werden. Die Taxobasis höherer Merkmalsebenen ist bei Tetrapodenfährten nicht das aus der Fährte

ablesbare Verhalten, sondern die Morphologie der Eindrücke. Die Taxobasis ist also abhängig vom Grad der Abbildung anatomischer Merkmale des Erzeugers, sie ist somit verschieden für Salamander, Lacertilier, Krokodilier, Dinosaurier, Primaten und dann auch innerhalb dieser Gruppen, das bedeutet, sie ist anatomisch kontrolliert.

Im gesamten Rahmen der Tetrapoden erweisen sich Fußanatomie und Fußstruktur als primitiv bis entwickelt. Ausgehend vom Ursprungsbauplan der Tetrapoden wäre treffender von originär bis abgeleitet zu sprechen. Die Fußhaltung kann plantigrad, graviportal, digitigrad bis cursorisch sein. NOPCSA (1923) hat diese Aspekte bereits mit einer Gliederung der Fährtentypen formuliert: in salamandroid - stegocephaloid, lacertoid, krokodiloid, dinosauroid und andere, welche eine generalisierte Relation zu der osteologischen Klassifikation aufweisen. Im Ergebnis begründen signifikante Merkmale der Eindrücke und Fährtenmuster, wie sie mit der Anatomie relevanter Tetrapodengruppen korreliert sind, die Ichnogenera. Die Variation dieser Merkmale im Rahmen des generischen Grundmusters kann dann analog zur Definition von Ichnospezies dienen. Hier kommt der bereits von PEABODY (1959) formulierte Erfahrungswert zum Ausdruck, daß sich die anatomisch fixierten Gattungen von Tetrapoden in Variationen der Details ihrer Fußstruktur unterscheiden. Dies deckt sich dann etwa mit der Ebene der Ichnospezies.

Markantere anatomische Abweichungen vom Rang osteologisch begründeter Familien und höherer Kategorien entsprechen dem Niveau der Ichnogenera. Auf dieser Ebene beobachtet man dann auch Abweichungen in den Fährtenmustern. Natürlich ist dies nur ein allgemeiner Rahmen. Denn jede Gruppe der Tetrapoden weist charakteristische Muster in der Fußmorphologie auf, die es zu berücksichtigen gilt. Ferner muß das beobachtete Muster nicht immer evolutiv progressiv sein. Gemäß dem Mosaikmodus der Evolution können Fußmorphologie und Gangart auf einem bestimmten Entwicklungsniveau konservativ bleiben, und bewährte anatomische Muster treten bei Tetrapoden parallel und sogar konvergent auf. Diese Bedingungen spielen nachweislich eine Rolle bei salamandroiden, lacertoiden und dinosauroiden Eindrücken und Fährten. Solche Ichnofossilien sind taxonomisch über eine längere geologische Zeit nicht oder nur geringfügig differenzierbar. Durch Parallelentwicklung und Konvergenzen erscheinen nahezu identische Morphologien bei Tetrapoden ab dem Jungpaläozoikum oder im Mesozoikum mehrfach. Der Rahmen der Interpretation der möglichen Erzeuger ist vom geologischen Alter abhängig. Das bedeutet, daß eine salamandroide Fährte im Jungpaläozoikum nicht von einem Caudaten stammt, sondern von Temnospondylen. Deshalb hat bereits NOPCSA (1923) salamandroid neben stegocephaloid gestellt. Lacertoide Fährten sind im Permokarbon als solche von Araeosceliden zu deuten und nicht als solche von Squamaten. Zur Deutung der diskutierten Ichnotaxa aus dem Perm siehe Tabelle 3. Konvergenzen anderer Art zeigen abgeleitete cursorische Fährten und Eindrücke von bipeden tridactylen Dinosauriern und von digitigraden Huftiergruppen. Derartige auf höherer Entwicklungsebene der Tetrapoden generalisierte Eindruck- und Fährtenmuster repräsentieren funktionell optimierte Strukturen des Laufapparates. Einmal erreicht, sind sie die geeignete Basis nachfolgender struktureller Ausgestaltungen anderer Körperregionen.

Traditionell hat die Schädelanatomie hervorragende systematische Bedeutung. Erkenntnisse aus Studien von Tetrapodengruppen belegen aber heute, daß vielfach die Ausgestaltung der Fußmorphologie ein Schlüsselmerkmal am Beginn der Radiationen darstellt. Das gilt für Archosaurier (SERENO 1993; PARRISH 1993), Therapsiden (HOPSON 1995), die diversen Ungulaten und nicht zuletzt für die frühen Radiationen der Tetrapoden. Doch selbst die in einer Frühphase scheinbar abschließend optimierte Anatomie des Bewegungsapparates unterliegt weiteren Entwicklungen, die sich mit den bisherigen ichnotaxonomischen Methoden und dem benutzten Merkmalsraster noch nicht erfassen lassen. Beispiele sind die scheinbar konformen tridactylen Eindrücke von Theropoden, die alle auf dem Niveau von *Grallator* - *Anchisauripus* - *Eubrontes* zu liegen scheinen und darin eine fast endgültige anatomische Konsolidierung der ichnologisch relevanten Merkmale von Theropoden schon in der Obertrias und im Unterjura reflektieren (man vergleiche aber hierzu die Argumente bei LOCKLEY & HUNT 1995b).

Die Schlüsselrolle der Entstehung neuer Strukturen des Bewegungsapparates bei Tetrapoden folgt aus dem Zeitpunkt ihres Erwerbs. Dieser liegt oft in der Frühphase der adaptiven Radiation, auf welche Taxa höherer Ordnung zurückgehen. Diese Phase ist aber im Fossilbeleg allgemein unterrepräsentiert, und gerade das wirkt sich auf den Beleg der Neuformierung von Fußstrukturen und der relevanten Eindruck- und Fährtenmuster aus. Eine Ausnahme sind die Belege der Fährten von Archosauriern in der tiefen Trias: Formen um *Chirotherium* und *Rotodactylus*. Die zahlreichen begründet differenzierten Ichnogenera und Ichnospezies reflektieren evolutive Trends in Richtung tridactyler Füße und bipeder Gangart auf vielen divergierenden Entwicklungslinien (DEMATHIEU & HAUBOLD 1974; HAUBOLD 1984, 1986). Die merkmalsreichen Fuß-eindrücke der Chirotherien sind ein Beispiel für die Tragfähigkeit der Ichnotaxobasen und die damit verknüpften Möglichkeiten der vergleichenden Interpretation, eingeschlossen die Deutungen der Verursacher. Ganz besonders folgt aus der Vielfalt der inzwischen bekannten Ichnomorphologie der Chirotherien, daß eine auch nur partielle Vermischung mit osteologischen Gattungen, also Ichnotaxa auf der einen und Biotaxa auf der anderen Seite, immer spekulativ bleibt und in der Endkonsequenz unterlassen werden sollte. Zwischen den biogenen Sedimentstrukturen, den Ichnotaxa *Chirotherium barthi*, *Chirotherium sickleri*, *Synaptichnium priscum* und *Sphingopus ferox* einerseits und den Archosauriern, den Biotaxa *Euparkeria*, *Ticinosuchus* und

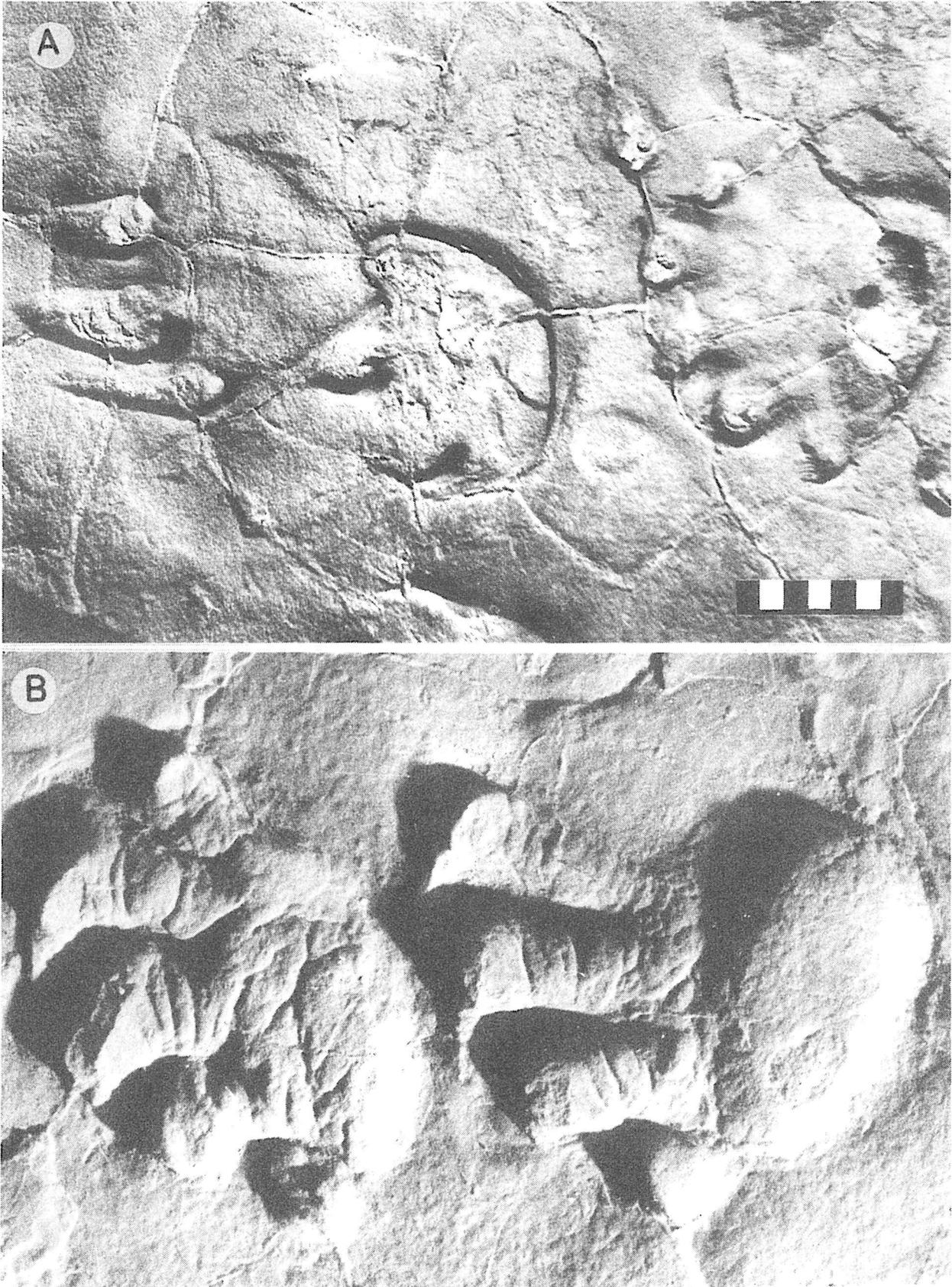


Abb. 2: Beispiel für das Phänomen „Compound Specimen“, *Ichniotherium cottae* aus dem Tambach-Sandstein, Thüringer Wald.

A - Im Verlauf der Fährte zeigen die Eindrücke extramorphologisch bedingt Übergänge zu digitigrader Überlieferung, vergleichbar der Ausbildung bei *Chelichnus*. Maßstab in cm.

B - Ideal erhaltener Hand-Fuß-Set (Fußlänge 13 cm).

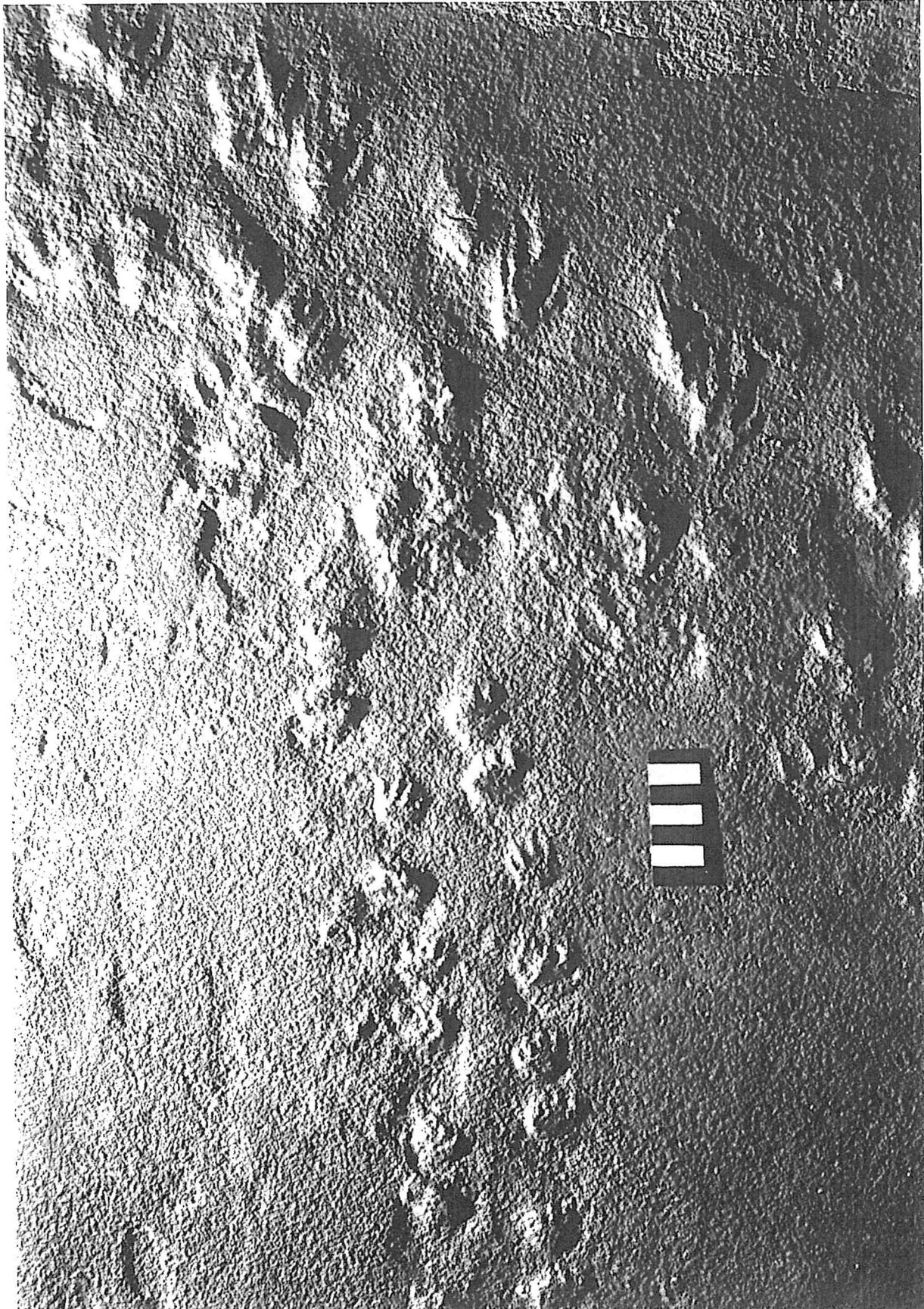


Abb. 3: Phantom-Taxon am Beispiel einer Fläche aus dem Cornberg-Sandstein, Hessen (IC 71, Museum Rotenburg). Zwei Fährten von *Chelichnus* verlaufen geradlinig und diagonal aufwärts zur Neigung des Dünenhanges. Die diagonal verlaufende Fährte ist der Typus zum Phantom-Taxon *Akropus diversus*, später zu *Anhomoiichnium* gestellt (dazu im Text). Maßstab in cm.

*Prestosuchus* andererseits, gibt es keinen nachweislichen Zusammenhang. Jedenfalls geht dieser nicht so weit, daß er einen Verzicht auf die Ichnotaxa begründen könnte.

Bei den merkmalsreichen Eindrücken und Fährten der Chirotherien sind überlieferungsbedingte, extramorphologische Varianten vergleichsweise selten ein Problem. Von der Typuslokalität des ersten beschriebenen Ichnotaxons der Tetrapoden, *Chirotherium barthi* bei Heßberg, nahe Hildburghausen, lagen zur Zeit der Entdeckung 1834/35 von einer größeren Fläche von vier Fährten rund 120 Hand- und Fußindrücke in teilweise recht variabler Erhaltung vor, ganz im Sinne von „compound specimens“. Dank dieses gesicherten Zusammenhanges der Fährtenzüge und des Merkmalsreichtums der Fußmorphologie wurde eine ichnotaxonomische Differenzierung selbst auf Artebene nie erwogen (HAUBOLD 1971b). **Compound-Specimen** bedeutet hier eine Fährte, die aus mehreren wiederkehrenden und teilweise variabel überlieferten Abdrücken gleicher Hände und Füße zusammengesetzt ist (Abb. 2). Abgeleitet von den Erkenntnissen an Ichnia von Invertebraten, wo ein einzelnes Spurenfossil in lateraler Folge verschiedene Ichnotaxa repräsentieren kann (PICKERILL 1994; BROMLEY 1996: 179), würden Variationen an Eindrücken im Verlauf einer Fährte, die nicht zusammenhängend bekannt ist, mehrere Ichnotaxa repräsentieren können. Diese Möglichkeiten wurden bereits oben unter den Fragen der Eindruckvariationen auch innerhalb einer Ichnofazies diskutiert. Es resultierte die begründete Forderung, solche gang- und überlieferungsbedingten Variationen ichnotaxonomisch auszuschließen, das meint, sie nicht als separate Ichnotaxa zu akzeptieren. Bei Chirotherien ist diese Forderung nahezu überflüssig, sie ist aber für merkmalsärmere Ichnotaxa, beispielsweise aus dem Jungpaläozoikum, immer wieder angezeigt und gegebenenfalls durchzusetzen. Die taxonomische Überbewertung von Einzelercheinungen erhält durch das Phänomen der „compound specimens“ eine plausible Erklärung. Es ist gleichsam der Schlüssel für das Verständnis der divergierenden Interpretationen insbesondere permischer Ichnotaxa und natürlich der Ichnofaunen. Mit der Kenntnis der „compound specimens“ wird die ichnotaxonomische Bedeutungslosigkeit von Fragmenten und extremen Variationen im Kontext der Studien an Tetrapodenfährten offensichtlich. Dennoch spielen in nomenklatorischen, taxonomischen und stratigraphischen Diskussionen ausgerechnet diese Taxa eine überproportionale Rolle, obwohl es im Grunde nur ichnologische Phantome sind.

## 2.4 Phantom-Taxa

Als Phantom-Taxa werden solche Ichnogenera und Ichnospezies bezeichnet, deren Typusmaterial aus Eindruckfragmenten, extramorphologisch stark modifizierten Eindrücke sowie aus unklaren bis aberranten Eindruckfolgen besteht. Bei Fragmenten ist die fehlende taxonomische Relevanz durch die Mehrdeutigkeit im Sinne von Phantomen, also Trugbildern, deutlich. Selbst ein isolierter Eindruck bleibt ein Phantom in Bezug auf die anderen unbekannt Eindrücke und die Fährte. Ferner gibt es auch Fährtenfolgen, die geradestuz faziestypische Phantome darstellen und die immer wieder als separate Taxa geführt werden (Abb. 3). Geradestuz klassische Phantome stellen Undertracks dar (Abb. 4), dazu auch unter *Batrachichnus* und *Dromopus*.

Vereinfacht zusammengefaßt: Ein Tier oder gleiche Tiere können unterschiedliche Phantome hinterlassen, und gleiche Phantome können auf verschiedenartige Erzeuger zurückgehen. Eine Deutung der Erzeuger im Rahmen der Wirbeltierklassifikation ist dann eingeschränkt bzw. entfällt.

Die Diskussion soll aber noch etwas deutlicher werden, da Phantom-Taxa auch in faunistische und stratigraphische Analysen in einem erheblichen Maße eingegangen sind. Wenn man also nach bestimmten Erscheinungen definierte Taxa für stratigraphische Korrelationen verwendet, so ist es für die Tragfähigkeit entscheidend, die Ursachen und Wirkungsweisen zu verstehen, auf denen die Erscheinungen beruhen. Handelt es sich bei Tetrapodenfährten um Phantom-Taxa, dann sind in diesen die wesentlichen Seiten der Anatomie des Erzeugers soweit entstellt, daß dieser nicht mehr erkennbar ist. Es fehlt mit SEILACHER (1962) der „Fingerprint des Architekten“. Erinnern wir uns: Die Taxobasis höchsten Ranges ist die anatomisch relevante Morphologie der Eindrücke. Bekanntermaßen sind gleiche Phantom-Taxa oft in bestimmten Fazies zu beobachten. Nimmt man mit derartigen Daten stratigraphische Vergleiche vor, bedeutet das eine Korrelation anhand faziestypischer Phantome. In diesem Falle entfernt sich die Aussage inhaltlich von dem Prinzip, den definierten taxonomischen Status der Tetrapodenfährten in der Wirbeltierklassifikation zu berücksichtigen. Wie bei Invertebraten-Ichnia bilden dann wieder überwiegend ökologisch und faziell bestimmte Erscheinungen die Taxobasis.

Offene Fragen formaler Art bleiben hier:

1. Ist eine Priorität der Phantom-Taxa über anatomisch gesicherte Ichnotaxa gegeben, nachdem die Zusammenhänge zwischen *Saurichnites*, *Anthichnium*, *Batrachichnus* und *Salichnium* weitgehend abgeklärt werden konnten?
2. Wie weit ist eine Variabilität bzw. Abweichung vom Optimum der Erhaltung als taxonomisch geeignet zu akzeptieren, denn wo liegt die Grenze zwischen taxonomisch noch relevanter ichnologischer Variabilität und Phantom?

3. In welchem Maße sind Phantome in statistischen Analysen von Fährten zu erfassen? Ist die Statistik kompetenter als die Erfahrung des Ichnologen, der vergleichbar einem Fährtenucher die extramorphologischen Erscheinungen erkennt, sie durch Vergleiche kompensiert und eliminiert?

Zu 1.:

Die systematische Zuordnung eines Phantoms bleibt begrenzt, denn Phantom-Taxa sind mehrdeutig, da an ihnen die Taxobasen der höchsten Kategorie nicht eindeutig vorliegen. Positiver Grenzfall wäre der Nachweis des Überganges zu osteologisch kontrollierter Idealerhaltung an dem Typus eines Phantom-Taxons. Das ist bei fragmentarischen Typen, wie den meisten *Saurichnites*-Arten, ausgeschlossen (Abb. 5). Selbst der Nachweis ähnlicher Erhaltungsweisen auf anderen Flächen und an anderen Fährten desselben Vorkommens oder Schichtgliedes ist keine befriedigende Lösung. Das Verfahren bleibt mehrdeutig.

Zu 2.:

Das Optimum an anatomischer Relevanz der Fährtenenerhaltung ist erkennbar an den Eindrücken, so durch klare Begrenzung und eventuell erhaltene Details wie Hautstrukturen, Polster an Zehen und Sohle. Wenn diese Punkte nicht hinreichend erfüllt sind, sollte von einer Benennung Abstand genommen werden. Anderenfalls besteht die Gefahr der unbegrenzten Zahl von Phantom-Taxa, das bedeutet eine Chaotisierung der Nomenklatur und bewirkt die Fehleinschätzung der faunistischen Diversität. Warnendes Beispiel ist die Nomenklatur von *Batrachichnus salamandroides* (dazu in Kapitel 3.1). Da es keine meßtechnisch fixierbare Grenze zwischen anatomisch relevanter morphologischer und extramorphologischer Variabilität geben kann, bleibt erheblicher Spielraum für die Ermessens-Entscheidung des Bearbeiters. Allerdings sollte die taxonomische Inkompetenz von Undertracks relativ klar erkennbar sein. Eine Ausnahme bildet das Beispiel *Chelichnus* (vergleiche unter Kapitel 3.6) aus äolischen Sandsteinen: In diesem Falle ist aus einem weit verbreiteten Faziestyp ein limitiertes Optimum der Fährtenenerhaltung vorgegeben, belegt durch umfangreiches und gleichförmig extramorphologisch geprägtes Material.

Zu 3.:

Die Anwendung der Statistik birgt bei vorherrschender Phantom-Überlieferung die Gefahr, nicht repräsentative Mittelwerte zu erhalten. Es sollten demnach primär nur optimale Erhaltungen in die Statistik eingehen. Das bedeutet, statistische Analysen sind eingeschränkt innerhalb eines Ichnogenus, also interspezifisch bis intraspezifisch sinnvoll und erforderlich.

### 3 Diskussion von Beispielen

Im folgenden Teil sollen Arten und Formen unter den diskutierten Prämissen und Problemen taxonomisch interpretiert werden. Das kommt dem Versuch nahe, einen möglichen Weg aus dem Gewirr von Namen aufzuzeigen. Die Abhandlung konzentriert sich auf sechs repräsentative Elemente aus den permischen Ichnofaunen, welche vielfach nach abweichenden taxonomischen Prinzipien und mitunter sogar ohne Bezug auf bereits vorliegende Beschreibungen wiederholt benannt und sogar unterschiedlich interpretiert worden sind. Die Methoden anderer Bearbeiter werden allerdings nur soweit näher diskutiert, als es zum Verständnis der Ausführungen erforderlich ist. Entscheidender für eine Analyse der Taxa war es, die Exemplare selbst betrachtet und studiert zu haben. Publierte Fotos liefern nicht immer ausreichende Anhaltspunkte für eine Bewertung, und veröffentlichte Zeichnungen erlauben ohne beigefügte Fotos nur vage Vermutungen zum Status vieler Taxa. Insofern sind repräsentative Fotos in Verbindung mit direkter Materialkenntnis die günstigste Informationsbasis, so daß die Darlegungen mit Fotos von 75 ausgewählten Exemplaren unteretzt werden (Abb. 2 - 36).

Von den sechs behandelten Ichnogenera gehen drei auf von GEINITZ (1861, 1863) unter *Saurichnites* beschriebene Arten aus dem Rotliegend von Mitteleuropa zurück: *S. salamandroides*, *S. lacertoides* und *S. leisnerianus*. Die dafür zutreffenden und entsprechend hier vorgeschlagenen Ichnogenera *Batrachichnus*, *Dromopus* und *Dimetropus* wurden unabhängig von den europäischen Bearbeitungen nach Funden im Permokarbon der USA eingeführt. Die nächste Form wurde in Europa als *Permomegatherium zeileri* DELAGE, 1912 aus dem Becken von Lodève vorgestellt, und man rechnet sie heute zu *Limnopus* MARSH, 1894. Ein weiterer Fährtentyp aus dem mitteleuropäischen Rotliegend erscheint in der Literatur in der Nomenklatur von PABST (1895, 1908) unter *Ichnium pachydactylum*, *friedrichrodanum*, *I. p., albendorfense* und *I. p., rossitzense*. Als ähnlich erweisen sich eine Reihe unklarer Taxa, die GEINITZ & DEICHMÜLLER (1882) und FRITSCH (1895, 1901) als *Saurichnites kablikae*, *S. intermedius* und *S. incurvatus* eingeführt hatten. Anhand anderer, vollständigerer Funde aus dem Thüringer Rotliegend nannte HAUBOLD (1970) charakteristische Formen dieses Typs *Amphisauropus*. Das sechste Taxon geht auf die älteste wissenschaftliche Beschreibung fossiler Fährten durch DUNCAN (1831) aus dem Perm in SW Schottland zurück. Sie wurden von OWEN (1842) als *Testudo duncani* benannt und von JARDINE (1850) in *Chelichnus* modifiziert.

Die Ichnogenera *Batrachichnus*, *Dromopus*, *Dimetropus*, *Limnopus* und *Amphisauropus* sind Elemente der faunistisch relativ diversen fluviatilen Environments des tieferen Perms, vorzugsweise in Rotliegendfazies entwickelt. *Chelichnus* dagegen ist die dominierende und nahezu alleinige Charakterform äolischer Sandsteine, das sind die im höheren Perm verbreiteten Erg-Sedimente, und erweist sich durch die generellen Erhaltungsbedingungen dieser Fazies im Grunde als ein Phantom-Taxon. Da aber solche Fährten in gleichen Ablagerungen Europas und Nordamerikas übereinstimmend ausgeprägt sind, handelt es sich um ein höchst signifikantes Fährten-Element, und die mutmaßliche Priorität von *Chelichnus* gegenüber *Laoporus* kann begründet werden.

### 3.1 Ichnogenus *Batrachichnus* WOODWORTH, 1900

**Synonyme:** *Saurichnites* (part.), *Anthichnium*, *Anhomoiichnium*

**Mutmaßliche Synonyme** (zumeist Phantom-Taxa): *Acutipes*, *Crenipes*, *Devipes*, *Diversipes*, *Foliipes*, *Gracilichnium*, *Jacobiichnus*, *Nanipes*, *Salichnium*, *Serripes*, *Strictipes* (Tab. 4)

#### *Saurichnites salamandroides*

GEINITZ (1861: Taf. 1) hat *S. salamandroides* benannt und den Typus von Kalna aus dem Becken am S-Fuß des Riesengebirges mit einer Fährte abgebildet, bei der die meisten Eindrücke als Undertracks vorliegen (Abb. 6A). So ist die Zahl der überlieferten Zehen speziell des Fußes unvollständig, oft sieht man nur die Eindrücke der distalen Partien der inneren Zehen. Ein Handeindruck ist komplett und zeigt als Merkmal höherer Ordnung 4 Zehen, gemäß dem stegocephaloid-salamandroiden Grundmuster. Die Zeheneindrücke erscheinen unspezialisiert, distal gerundet. Im Fährtenverlauf liegen Hand und Fuß jeweils dicht beieinander, die Hand- und Fußachsen divergieren kaum. Viele der Diskussionen um dieses Taxon sind inzwischen verständlich, wenn man die extramorphologische Beeinträchtigung des Typusexemplars bedenkt. Streng genommen ist *S. salamandroides* deshalb ein Phantom-Taxon. Da es aber in den letzten Jahren durch Material von Lodève (GAND 1987) als Ichnospezies weiter fixiert worden ist, sollte das Taxon beibehalten werden.

Wie verwirrend die Diskussionen sein können, zeigen Vergleiche der Ausführungen von HAUBOLD (1970, 1971a, 1985), HOLUB & KOZUR (1981) und FICHTER (1983a). Dabei wurden, ausgehend von dem extramorphologischen Typus, weitere problematische Erhaltungen und Fragmente taxonomisch sehr konträr bewertet. Als unangemessen erweist sich die Konservierung des Ichnogenus *Saurichnites* durch FICHTER (1983a: 22). Die vorgeschlagene Typus-Festlegung durch Elimination stellt FICHTER selbst in Frage, indem er im nachfolgenden Text die Ichnospezies *S. incurvatus* und *S. intermedius* (vgl. Abb. 5) bei *Saurichnites* beläßt. Er beschreibt beide Ichnospezies mit 5-zehigen Handeindrücken, aber die begleitenden Messungen und Abbildungen weisen keinen gesicherten V. Zeh auf. Die Revision der fraglichen Belege aus dem saarpfälzischen Rotliegend haben dann auch nur 4-zehige Hände ergeben, damit liegt *S. salamandroides* vor. Abgesehen von der Korrektur der tatsächlichen Zehenzahl sind 4- und 5-zehige Hände prinzipiell nicht demselben Ichnogenus zuzuordnen. Von den *Saurichnites*-ähnlichen Fährten werden solche mit pentadactylen Händen deshalb als *Amphisauropus* bezeichnet (dazu unter Kapitel 3.3).

#### *Anthichnium*

Für Externe undurchsichtig ist die Benennung des relevanten Materials bei PABST (1895, 1908) als *Ichnium tetradactylum*, später ersetzt durch *I. anakolodactylum*. Den Typus von *S. salamandroides* nennt PABST (1908) aber *Ichnium rhopalodactylum kalnanum*. Eine Erhaltung als tiefe Eindrücke auf der Originalfläche bei dem Stück GN 1875 veranlaßte PABST zu dem Namen *Ichnium brachydactylum kabarzense*. Diese Eindrücke sind plantigrad und die Zehen relativ langgestreckt, aber die Hand hat nur 4 Zehen. HAUBOLD (1973) hat wegen der plantigraden Eindrücke das Exemplar irrtümlich als Typus für *Gilmoreichnus brachydactylus* ausgewählt. GAND erkannte durch die Vergleiche mit dem Material von Mas d'Alary (GAND pers. Mitt.), daß *S. salamandroides* vorliegt.

Alle erwähnten Formen sind jüngere subjektive Synonyme zu *S. salamandroides*. Auf Vorschlag von NOPCSA (1923) ist *Anthichnium* für *Ichnium anakolodactylum* bzw. *I. tetradactylum* zu verwenden und KUHN (1963) stellte fest, daß *Anthichnium* als Ichnogenus bei Übereinstimmung mit *S. salamandroides* zu verwenden wäre. Die nomenklatorische Konstellation ist insgesamt wenig glücklich:

- der Gattungsname *Anthichnium* wird vom subjektiven Synonym auf den Typus übertragen (NOPCSA, KUHN, HAUBOLD),
- bedingt überzeugende Festlegung des Generotypus von *Saurichnites* (FICHTER) und
- das Typusexemplar selbst ist ein Undertrack.

#### 3.1.1 Priorität und Variabilität von *Batrachichnus*

Unabhängig von den Vorkommen in Europa wurden aus dem Perm Nordamerikas vergleichbare Fährten aus dem Hermit Shale von LULL (1918) als *Exocampe delicatula* beschrieben. GILMORE (1927) stellte sie zu

*Batrachichnus* (dazu Tab. 4), bezogen auf die Ichnospezies *B. plainvillensis* WOODWORTH, 1900 aus dem Pennsylvanian (das Ichnogenus *Exocampe* Hitchcock, 1858 ist beschränkt auf Trias-Jura Vorkommen der Newark Group). Weitere von GILMORE (1927) aus dem Hermit Shale beschriebene Ichnospezies wie *Batrachichnus obscurus* und *Dromillopus parvus*, haben sich als objektive Synonyme von *B. delicatulus* erwiesen (HAUBOLD et al. 1995a). In letztere Untersuchung waren dann vor allem die Fährten des Robledo Mountains Member, Abo Tongue, der Hueco Formation (oberes Wolfcampian) in New Mexico eingeschlossen (LUCAS et al. 1995: 13 f.). In dem Vorkommen AF 2 bzw. NMMNH locality 846 der Robledo Mountains (HUNT et al. 1993; MACDONALD 1994) gelang der Nachweis des eminent vielfältigen Erhaltungsspektrums der Fährten von *B. delicatulus* (HAUBOLD et al. 1995a), welches all das einschließt, was in Europa als *Saurichnites/Anthichnium salamandroides* mit 4-zehigen Handeindrücken bekannt ist (Abb. 7). Sogar die bis dahin problematischen Taxa aus dem europäischen Permokarbon wie *Saurichnites heringi* GEINITZ, 1885, für die MÜLLER (1962) *Salichnium* vorschlug, ferner die Ichnogenera *Foliipes*, *Diversipes*, *Devipes*, *Strictipes*, *Crenipes*, *Acutipipes*, *Nanipes* und *Serripes* von HEYLER & LESSERTISSEUR (1963) nach Funden aus dem Niveau von Mas d'Alary im Becken von Lodève (Abb. 8, 9, 10) sowie *Gracilichnium* von HAUBOLD (1970) und *Jacobiichnus* von ANDREAS & HAUBOLD (1975) aus dem Thüringer Rotliegend sind alle als Phantom-Taxa aus dem Spektrum von *Batrachichnus* zu bewerten (Tab. 4).

Das Gleiche gilt für die Formen aus dem Robledo Mountains Member selbst, die SCHULT (1995: 116-122) neben *Batrachichnus* als *Anthracopus*, *Attenosaurus*, *Chelichnus*, *Cursipes*, *Dromillopus*, *Foliipes*, *Hyloidichnus*, *Limnopus*, *Laoporus*, *Nanopus*, *Notalacerta*, *Quadropedia* und *Salichnium* (s. Tab. 4) bestimmt und damit im Grunde wahllos Bezug genommen hat auf Taxa mit ähnlichen Erhaltungsweisen vom Westfal bis zum Perm. Die Zuordnung der Exemplare, auf die sich SCHULT jeweils bezieht, ist nicht ganz nachvollziehbar, da bei der Beschreibung von SCHULT (1995) nicht die definitiven Inventarnummern des NMMNH genannt sind, im Vergleich zu der ausführlichen Dokumentation bei HAUBOLD et al. (1995a: 137 ff.) und HUNT et al. (1995a: 168 f.). Die Divergenz der Bestimmung des identischen Materials aus dem Vorkommen AF 2 ist ein auffälliges Beispiel für die Bedeutung extramorphologischer Einflüsse und des daran geknüpften Phänomens der Phantom-Taxa. Besonders die sehr verbreiteten und häufigen Fährten kleinerer Erzeuger vom stegocephaloid-salamandroiden Typ sind im Jungpaläozoikum substratabhängig extrem variabel überliefert und verleiten zu inflationistischer Taxonomie und in deren Folge zur Überbewertung der faunistischen Diversität. Dabei hat schon PEABODY (1959) an aktualistischen Studien mit Salamandern aufgezeigt, welche Variabilität bei Fährten solch kleiner Tiere möglich ist. Fast alle Erscheinungen der oben genannten Phantom-Taxa kann man bei Salamander-Fährten beobachten, wohl bedingt durch die geringere Ossifikation der Autopodenskelette.

### *Anhomoichnium*

In eine ähnliche Richtung weist die Revision von *Anhomoichnium orobicum* DOZY, 1935 aus der Collio-Formation, Norditalien. Unter Nichtbeachtung der Größenrelationen und extramorphologischer Einflüsse hat HAUBOLD (1971a: 43, 1973: 28) mangels Möglichkeit zur Prüfung der Originale andere problematische Taxa provisorisch zu *Anhomoichnium* gestellt: *Ichnium gampsodactylum staigeri* SCHMIDTGEN, 1927 und *Akropus diversus* SCHMIDT, 1959. Ausgerechnet diese Beziehung hat FICHTER (1983a: 174 f.) weitergeführt, wiederum ohne das Typusmaterial von *A. orobicum* zu prüfen. Im weiteren Verlauf wurde *Anhomoichnium* zum Leitfossil entwickelt: *Anhomoichnium*-Zone u.a. mit Collio Formation und Standenbühl-Schichten, angeblich charakterisiert durch eine komplexe faunistische Einwanderungswelle (BOY & FICHTER 1988a: 379). Tatsächlich handelt es sich bei dieser Fauna um ein mixtum compositum extramorphologischer Fährtenformen von fragmentarischer bis faziell unterschiedlich geprägter Erhaltung, denen ein taxonomischer Status zuerkannt wurde. Vor allem hat man hierbei die Möglichkeit nicht beachtet, daß verschiedene Erzeuger infolge extremer Deformation ähnliche Eindrücke hinterlassen können. Die Faunenliste der *Anhomoichnium*-Zone gründet sich vor allem auf extramorphologische Variationen, die an Fragmenten aus den Standenbühl-Schichten vorliegen. Für dieses Schichtglied der Nahe-Gruppe resultiert daraus scheinbar eine Korrelation mit stratigraphisch und faziell teilweise erheblich abweichenden Vorkommen. Das Ergebnis der in den letzten Jahren erfolgten Materialüberprüfung der in der *Anhomoichnium*-Zone zusammengefaßten stratigraphischen Einheiten bzw. deren Fährtentaxa ist in wesentlichen Zügen folgendes:

1. *A. orobicum* aus der Collio-Formation (Typus im Museum Leiden) gehört zu *Batrachichnus salamandroides* (Abb. 11 A).
2. Die nach FICHTER (1983a, 1984) als *Anhomoichnium diversum* bestimmten Formen der Standenbühl-Schichten (Museum Nierstein und Sammlung Mainz) sind in der Regel Fragmente von *Dromopus* (Abb. 11 B). Dies und die Analyse der anderen Formen der Standenbühl-Schichten vor allem nach dem Material der Sammlung STAPF im Museum Nierstein soll anderweitig dokumentiert und behandelt werden.
3. *Akropus diversus* SCHMIDT, 1959 (vgl. Abb. 3) aus dem Cornberg-Sandstein ist nach HAUBOLD et al. (1995b) eine extramorphologische Variation von *Chelichnus*, vgl. auch unter *Chelichnus* (3.6).

Becken am S-Fuß des Riesengebirges Kalna-Formation	GEINITZ 1861 FRITSCH 1895, 1901 PABST 1908	<i>Saurichnites salamandroides</i> * ? <i>Saurichnites caudifer</i> ? <i>S. comaeformis</i> * <i>Ichn. rhopalodactylum kalnanum</i> *
Thüringer Wald Goldlauter- und Oberhof-Schichten	PABST 1908  HAUBOLD 1970, 1973 etc.	<i>Ichn. anakolodactylum</i> <i>I. brachydactylum kabarzense</i>  <i>Anthichnium salamandroides</i> <i>Gracilichnium jacobii</i> <i>Gilmoreichnus brachydactylus</i> <i>Gilmoreichnus minimus</i> <i>Jacobiichnus caudifer</i>
S-Alpen, Collio Formation,	Dozy 1935 Ceoloni et al. 1988	<i>Anhomoiichnium orobicum</i> * <i>Gracilichnium berrutii</i>
Becken von Lodève und Saint-Affrique Formation de Tulières bis Rabejac und Pelites de St-Rome bis St-Pierre	Heyler & Lessertisseur 1963       GAND 1987, 1993, GAND & HAUBOLD 1984	<i>Diversipes proclivis</i> * <i>Foliipes abscissus</i> <i>Devipes caudatus</i> * <i>Crenipes abrectus</i> * <i>Crenipes abscurvus</i> <i>Acutipes decessus</i> <i>Strictipes regularis</i> * <i>Nanipes minutus</i> <i>Serripes pectinatus</i>  <i>Anthichnium salamandroides</i> <i>Limnopus regularis</i> <i>Salichnium pectinatus</i> <i>Salichnium decessus</i>
Saar-Nahe-Becken Altenglan-Schichten bis Nahe-Gruppe	FICHTER 1983 a, b, 1984 BOY & FICHTER 1988 a	<i>Saurichnites salamandroides</i> <i>S. intermedius</i> <i>S. incuvatus</i> <i>Amphisauroides</i> sp. <i>Foliipes abscissus</i> <i>Gilmoreichnus minimus</i> <i>G. kablikae (brachydactylus)</i> <i>Hyloidichnus arnhardti</i> <i>Jacobiichnus caudifer</i> <i>Limnopus palatinus</i>
Hermit Shale, Arizona	LULL 1918 GILMORE 1927	<i>Exocampe delicatula</i> <i>Batrachichnus delicatulus</i> <i>Batrachichnus obscurus</i> <i>Dromillopus parvus</i>
Hueco Formation, Robledo Mountains Member, New Mexico	SCHULT 1995       HAUBOLD et al. 1995 a	<i>Anthracosus ellangowensis</i> <i>Batrachichnus plainvillensis</i> <i>Chelichnus bucklandi</i> <i>Cursipes dawsoni</i> <i>Dromillopus quadrifidus</i> <i>Foliipes caudatus</i> <i>Hyloidichnus bifurcatus</i> <i>Limnopus regularis</i> <i>Laoporus</i> cf. <i>L. nobeli</i> <i>Nanopus caudatus</i> <i>Quadropedia prima</i> <i>Salichnium becki</i>  <i>Batrachichnus delicatulus</i> *

Tab. 4: *Batrachichnus salamandroides* bzw. *B. delicatulus*, mutmaßliche Synonyme bzw. Phantom-Taxa, geordnet nach ausgewählten Vorkommen und nach Autoren. \*In dieser Arbeit abgebildete Typen und Belege.

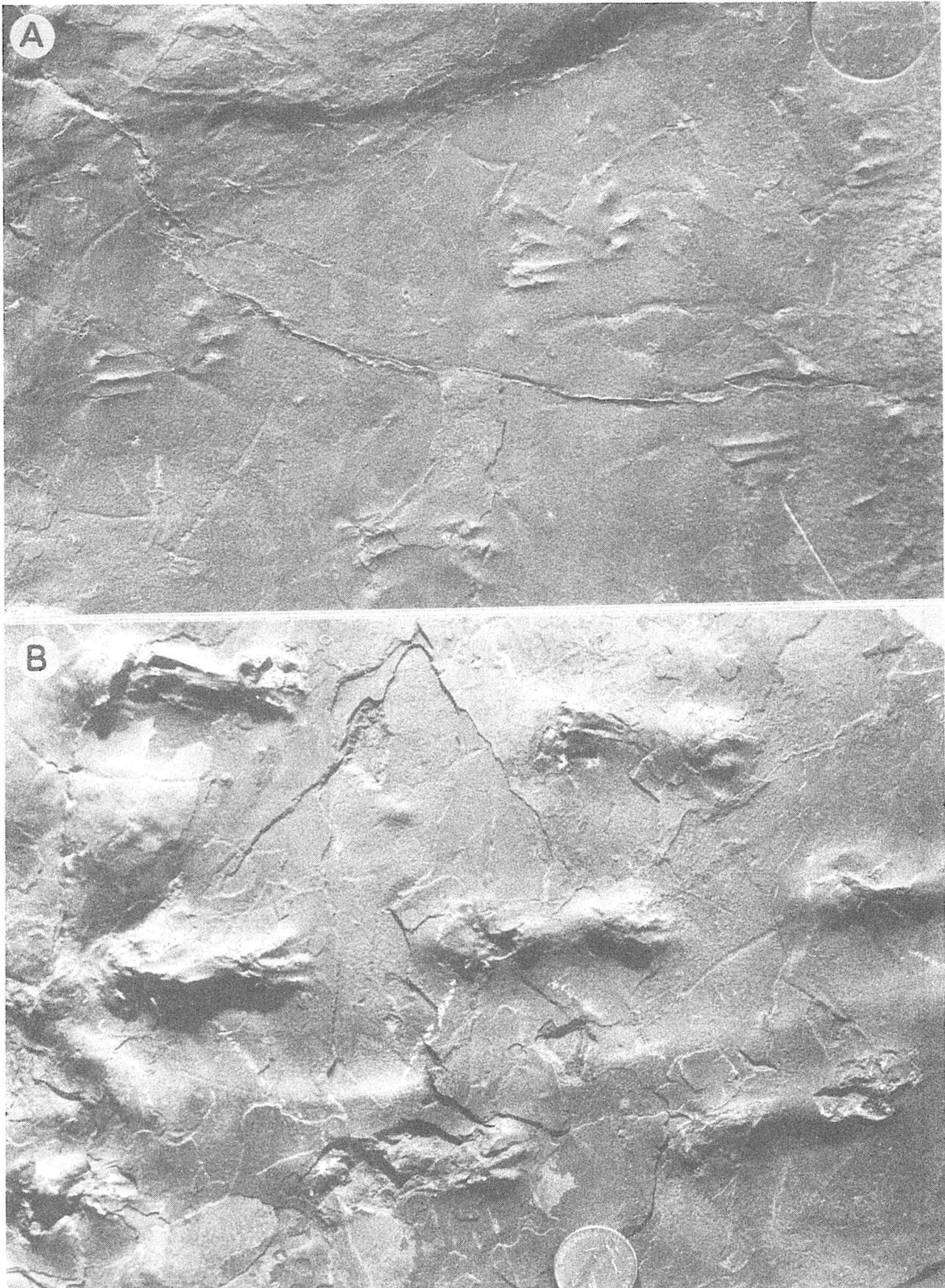


Abb. 4: Untertracks bzw. verschiedene Eindruckniveaus einer Fährte von *Batrachichnus salamandroides* von Mas d'Alary, Becken von Lodève (MF 6 „*Foliipes caudatus*“). Maßstab: Münze 2 cm Ø.  
 A - Positive bzw. Eindrücke auf der Oberseite.  
 B - Negative bzw. Ausgüsse auf der Unterseite des Stückes von der gleichen Fährte.

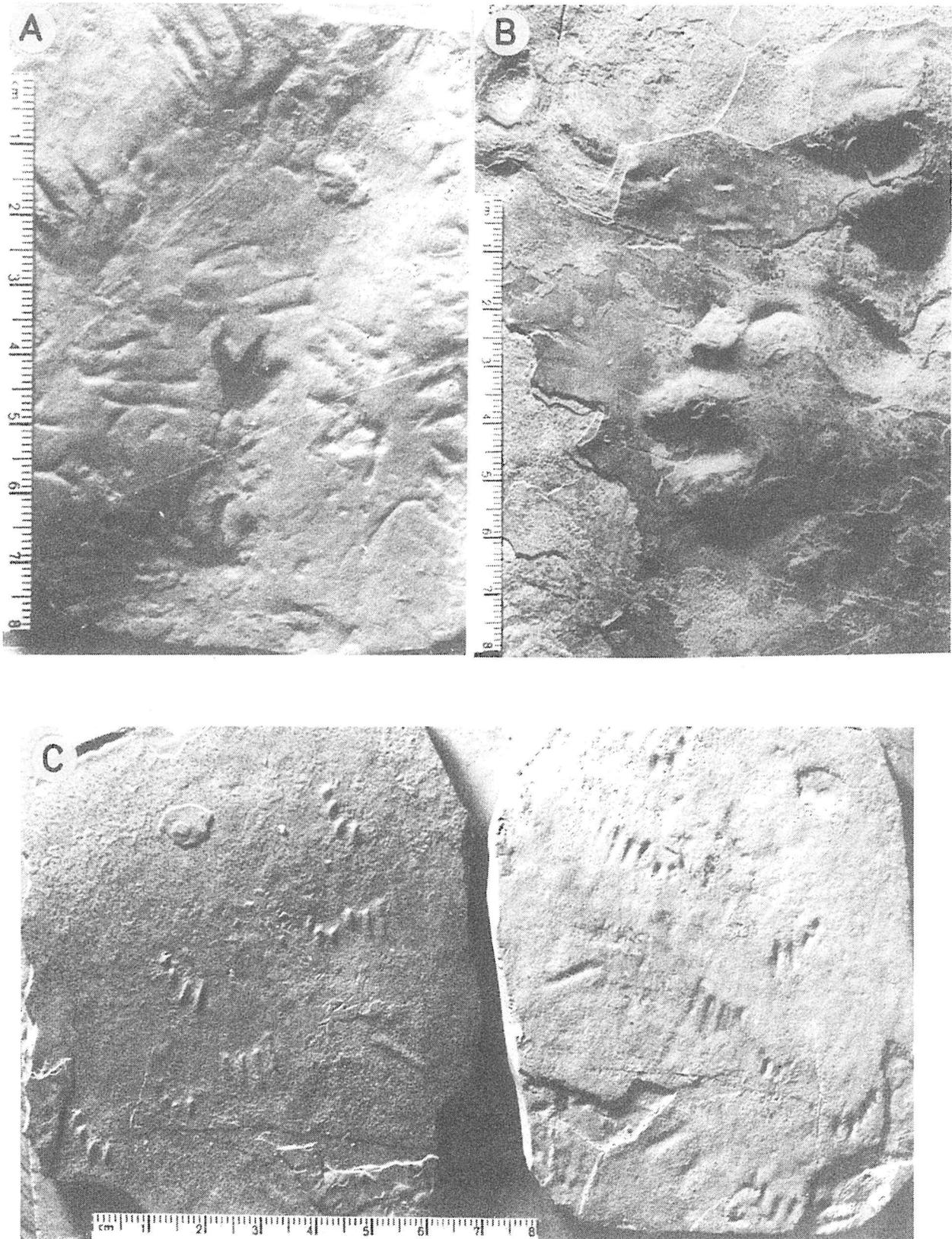


Abb. 5: Originale zu Phantom-Taxa, beschrieben unter „*Saurichnites*“ von Kalna, Becken am S-Fuß des Riesengebirges (Norodni Museum Prag, CGH 3501, 3503, 3504, 3506).

A - Typus von *Saurichnites incurvatus* FRITSCH, 1895.

B - Typus von *Saurichnites intermedius* FRITSCH, 1895.

C - Typus von *Saurichnites comaeformis* FRITSCH, 1895.



Abb. 6: „*Saurichnites salamandroides*“ von Kalna (Hohenelbe), Becken am S-Fuß des Riesengebirges.  
 A - Original zu GEINITZ 1861 Taf. 1, Lectotypus zu *B. salamandroides* (Museum für Mineralogie Dresden),  
 trotz der unvollständigen Überlieferung ist die parallele Ausrichtung von Zeh III der Hände und Füße sichtbar,  
 Hand.  
 B - Original zu FRITSCH 1901, Fig. 394-3 (Narodni Museum Prag, FRITSCH Cat. Nr. 792 und GN 2022),  
 Zeh III von Hand und Fuß divergieren und die Handeindrücke sind 5-zehig, danach handelt es sich um  
*Amphisauropus imminutus*.  
 A und B im gleichen Maßstab.

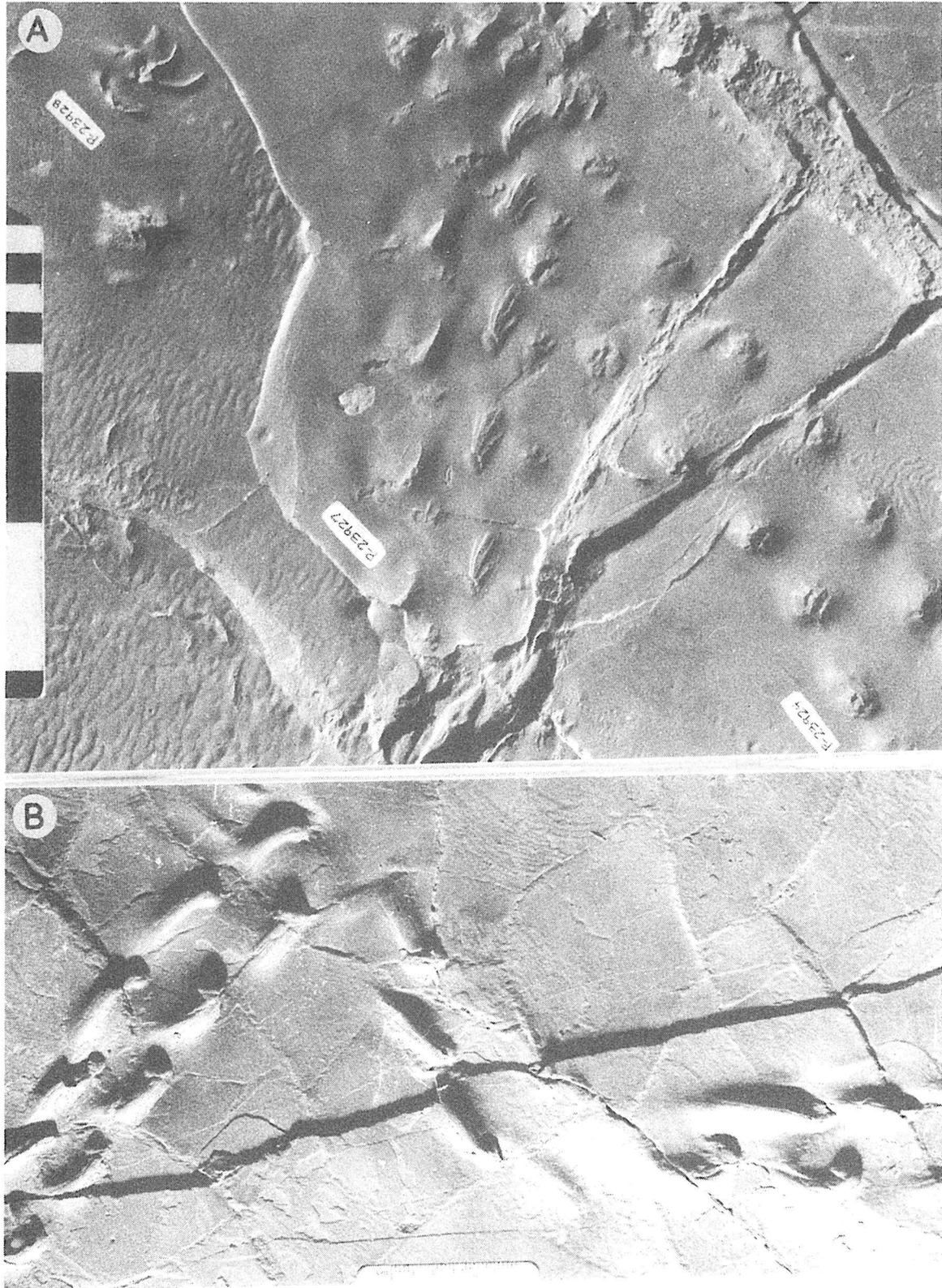


Abb. 7: *Batrachichnus delicatulus*

Hueco Formation, Robledo Mountains Member, Vorkommen AF 2, New Mexico, Sammlung J. MACDONALD.

A - zwei Fährten in verschiedener Eindruckerhaltung und Eindruckposition,

links auf anderem Niveau Untertracks von *Dromopus* (NMMNH P-23924 bis 23928). Maßstab in cm.

B - Fährte mit wechselnder Richtung und auffällig verlängerten Eindrücken,

Details sind nicht erkennbar (MMNH P-23062).



Abb. 8: *Batrachichnus salamandroides*  
 Variationen aus dem Becken von Lodève, Fundort bei Le Puech (Fotos nach Abgüssen).  
 A - Typus von *Devipes caudatus* HEYLER & LESSERTISSEUR, 1963.  
 B - Typus von *Crenipes abrectus* HEYLER & LESSERTISSEUR, 1963.

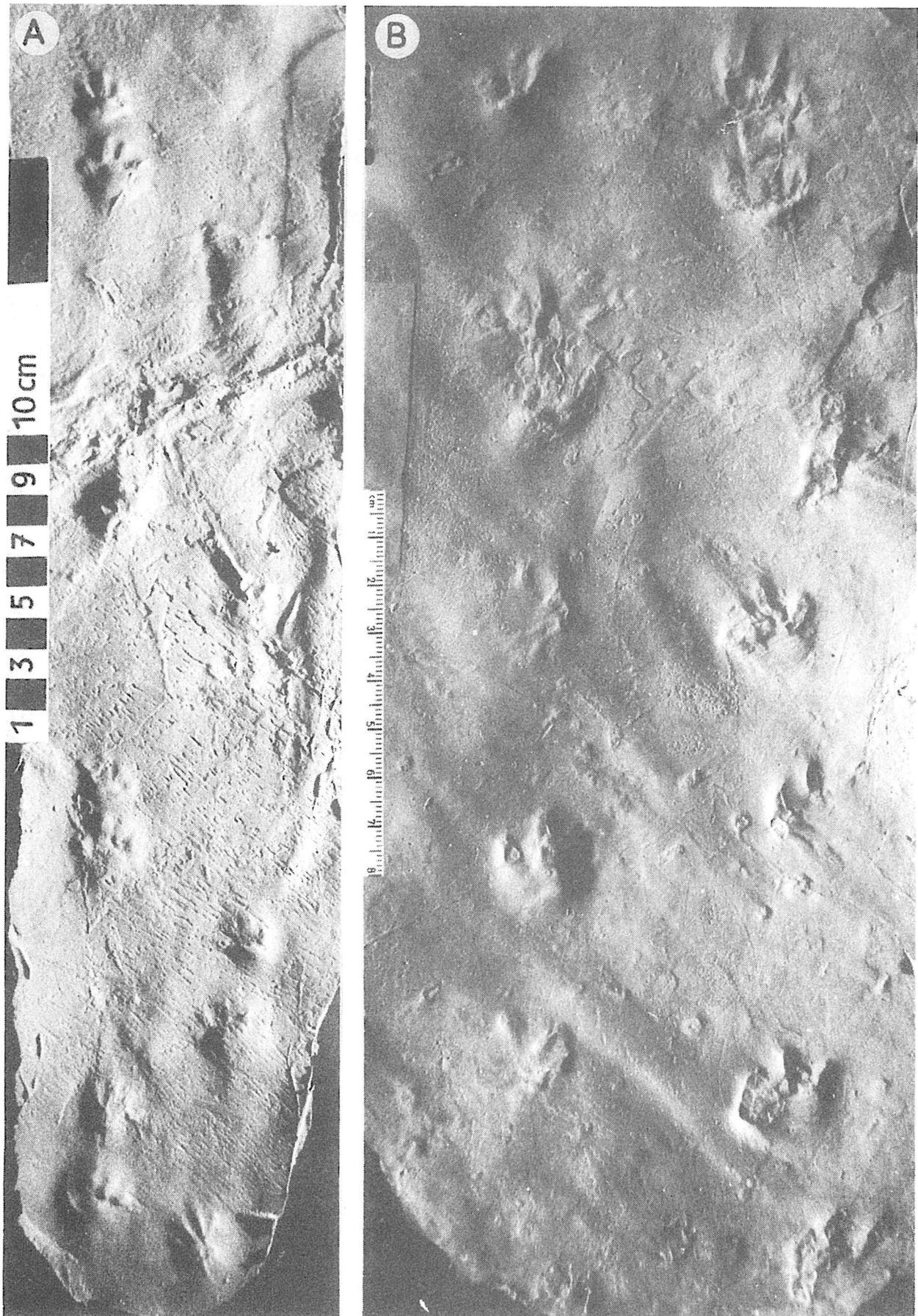


Abb. 9: *Batrachichnus salamandroides*  
 Variationen aus dem Becken von Lodève, Fundort bei Le Puech (Fotos nach Abgüssen).  
 A - Typus von *Strictipes relgularis* HEYLER & LESSERTISSEUR, 1963.  
 B - Typus von *Diversipes proclivis* HEYLER & LESSERTISSEUR, 1963.

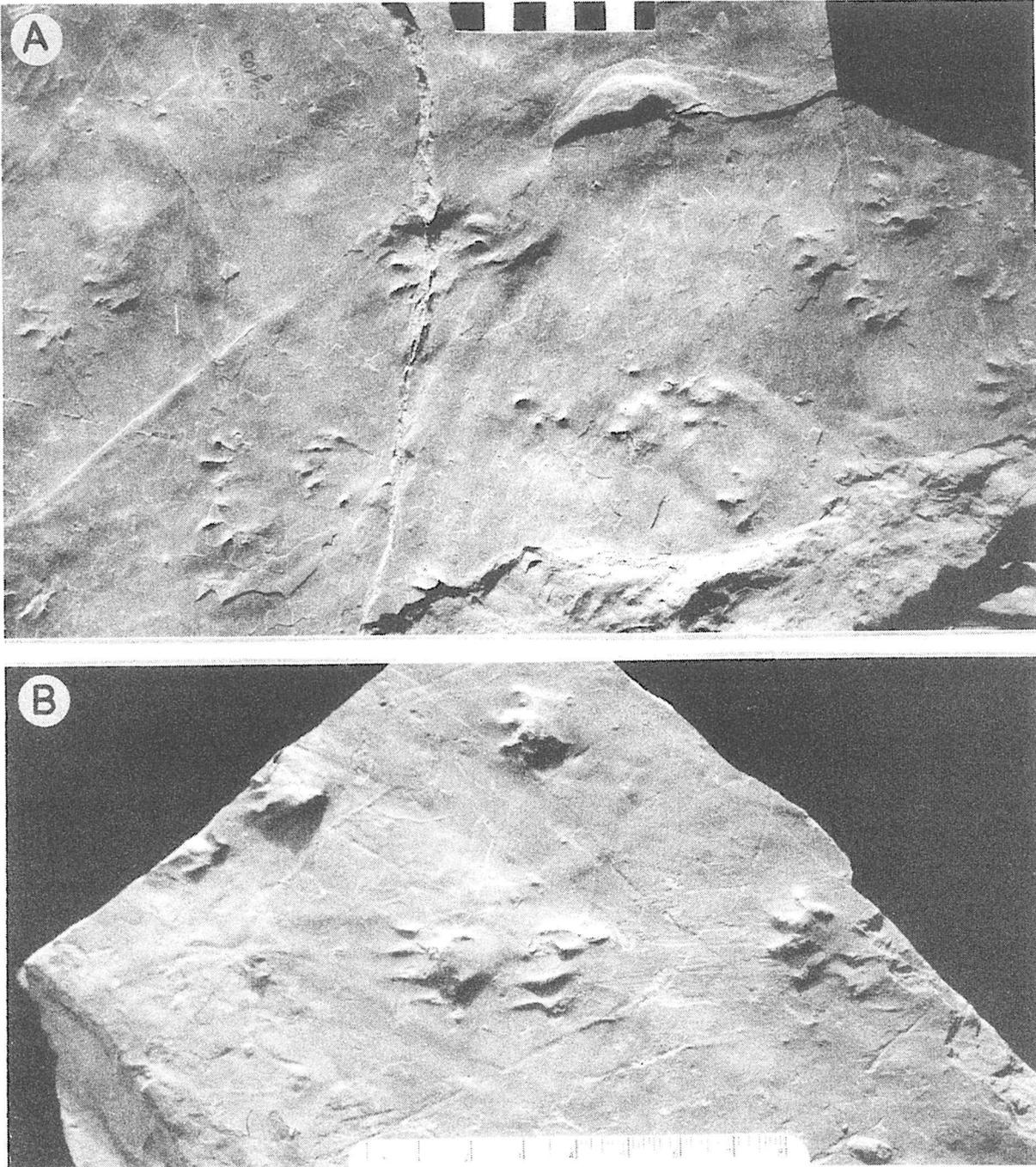


Abb. 10: *Batrachichnus salamandroides*

Eindrücke in digitigrader Erhaltung, deutlich werden die 4-zehigen Handeindrücke und die geringe Divergenz der Zehe III von Händen zu Füßen, Becken von Saint-Affrique, Fundort Calmels (Gand 1993).

A - DI-SAg 105.

B - DI-SAg 112.

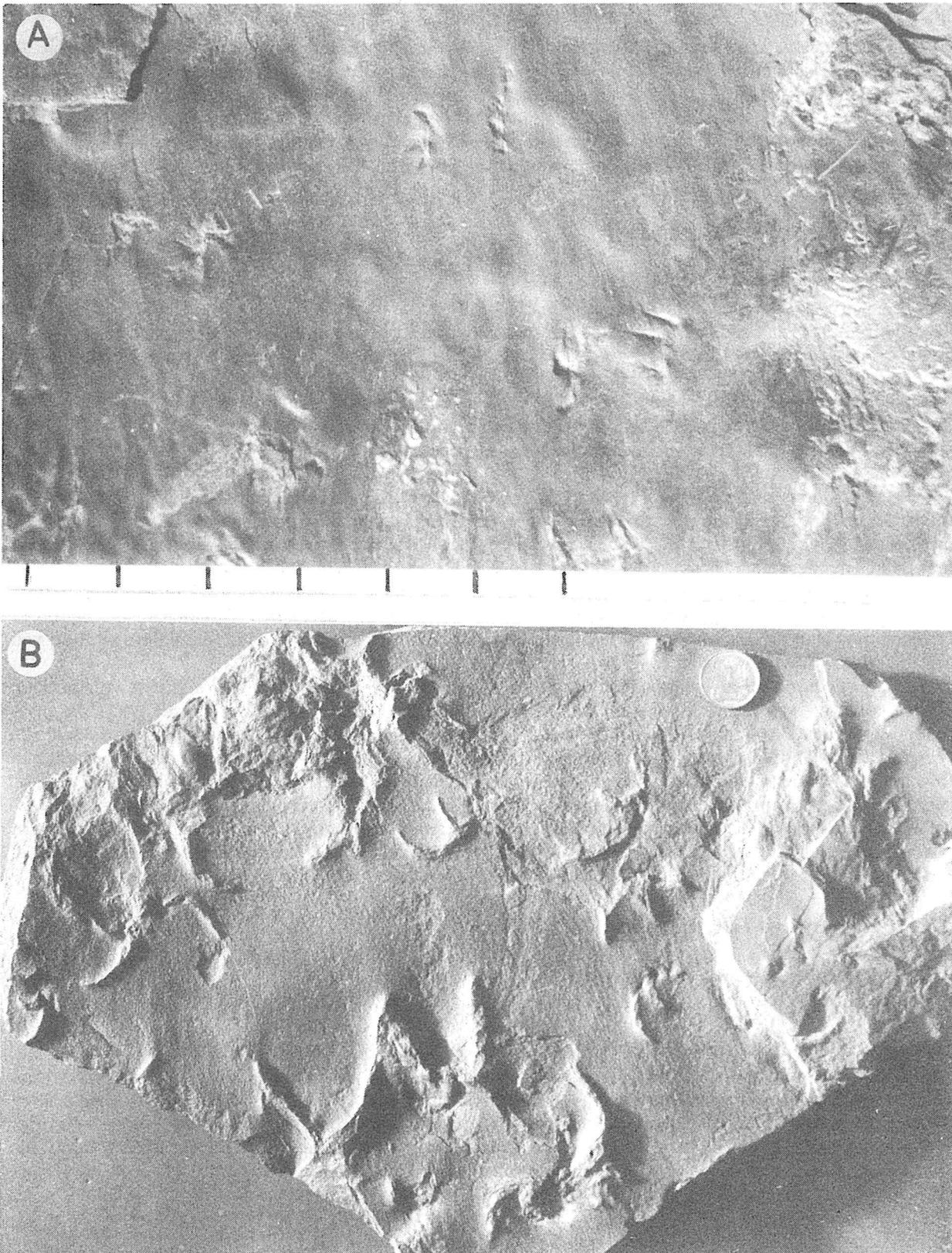


Abb. 11: „*Anhomoiichnium*“ (vgl. auch Abb. 3)

A- Typus von *Anhomoiichnium orobicum* DOZY, 1935, Collio Formation (Nat.-hist. Museum Leiden St 20805), es ist ein Untertrack vermutlich von *Batrachichnus salamandroides*. Maßstab in cm.

B - Original zu „*Anhomoiichnium diversum*“ in FICHTER (1984: Abb. 8) aus den Standenbühl-Schichten bei Nierstein (SSN 11. N 31), es handelt sich um Untertracks von *Dromopus lacertoides*. Die problematischen Bildungen im unteren Teil der Fläche sind das Original zu „*Chelichnus (Barypodus) ? gravis*“ in FICHTER (1984: Abb. 14). Maßstab: Münze 2 cm Ø.

### 3.1.2 Zusammenfassung und Charakteristik von *Batrachichnus*

Als geeigneter und verfügbarer Gattungsname wird *Batrachichnus* mit den permischen Ichnospezies *B. delicatulus* in Nordamerika und *B. salamandroides* in Europa erwogen und empfohlen. Eine vorläufige Einschränkung ist noch die ausstehende Nachuntersuchung des Typus von *B. plainvillensis*. Die publizierte Skizze (dazu auch COTTON et al. 1995) und die Fototafel sind relativ klar. Diese Ichnospezies wäre formal für *Batrachichnus*-Fährten des Pennsylvanian zu reservieren. *Batrachichnus* ist das Ichnogenus für die kleineren stegocephaloid-salamandroiden Eindrücke und Fährten aus dem Permokarbon mit den Ichnospezies *B. delicatulus* (LULL) und *B. salamandroides* (GEINITZ) im Perm bzw. Rotliegend. Die wichtigsten Merkmale sind:

- Fußlängen etwa bis 30 mm,
- Fuß 5-, Hand 4-zehig, distal abgerundete Finger,
- osteologisch bedingt undifferenzierte Eindrücke,
- die Eindrücke und auch die Zehen sind im Unterschied zu *Limnopus* schlank und langgestreckt,
- das Polster des Metatarsale I und der posteriore Rand der Fußsohle ist auch bei plantigrader vollständiger Erhaltung in den Sohleneindruck integriert,
- die Fährtenanordnung der Hand-Fuß-Sets ist meist alternierend bei relativ geringer Gangbreite
- Schrittwinkel im Durchschnitt nahe 90°, Extremwerte 125° (GAND 1987),
- die Hand- und Fußachsen divergieren relativ gering voneinander.

Die Erhaltung dieser kleineren Eindrücke und Fährten ist durch extramorphologische Einflüsse in fluviatiler bis Playa-Fazies mitunter außerordentlich vielgestaltig. Durch Rutscher auf weichem Substrat sind die Zehen oft verlängert und erscheinen zugespitzt. Bei Undertracks werden die Eindrücke zunehmend digitigrad, in weichem Substrat drücken sich auch die verrutschten Zehen tiefer durch, so daß bei substratbedingt langsamerem Gang ein ganz anderes Fährtenbild entstehen kann. Fährten sehr kleiner Individuen erweisen sich als extrem faziesempfindlich und zeigen alle denkbaren Variationen. Bei optimaler Überlieferung sind die Eindrücke des Fußes plantigrad, die der Hand semiplantigrad, die Fährte wird oft von einer Schwanzschleifspur begleitet.

Die genannten Aspekte korrespondieren mit einer Deutung der Erzeuger von *Batrachichnus* als juvenile Temnospondylen, namentlich Eryopiden (HAUBOLD 1971a; HAUBOLD et al. 1995a; HUNT et al. 1995), die einen relativ uniformen Bauplan der Autopoden und Körperproportionen haben. Ökologisch bedingt gehören die *Batrachichnus*-Fährten zu den weit verbreiteten Charakterformen der Fährtenenvironments im Permokarbon in fluviatiler, alluvialer und Playa-Fazies. Die außerordentlich hohe extramorphologische Variabilität ist der Hintergrund für überproportional viele Ichnotaxa, zumeist Phantom-Taxa, die unter *Batrachichnus* zusammengefaßt werden können. Es deutet sich an, daß der Grad der extramorphologischen Variabilität bei Erzeugern mit abnehmender Fuß- bzw. Körpergröße zunimmt. Am extremsten sind die möglichen Deformationen bei Fußlängen unter 25 mm. In diesem Bereich kann auch die Fährtenanordnung erheblich variieren.

## 3.2 Ichnogenus *Limnopus* MARSH, 1894

**Synonyme:** *Allopus*, *Baropus*, *Permomegatherium*

**Phantom-Taxon:** *Opisthopus*

### *Limnopus vagus*

*Limnopus* wurde von MARSH (1894) mit *L. vagus* aus dem Pennsylvanian von Kansas beschrieben. Es sind stegocephaloid-salamandroide Formen mit 4-zehigen Händen und 5-zehigen Füßen. Im Unterschied zu *Batrachichnus* sind die Zehen und die Eindrücke generell relativ kürzer und breiter, die Fußlängen sind größer und beginnen bei etwa 30 mm. Die Formen sehen etwas plumper aus als *Batrachichnus*, auch die Fährtenanordnung ist breiter, Gangbreite nur in Ausnahmen über 90°. Eine präzisierte Definition gab BAIRD (1952), er zeigte zugleich die Synonymie von *Baropus* und *Allopus* zu *Limnopus* auf. Permische Ichnospezies sind *L. waynesburgensis* und *L. zeilleri*. *L. cutlerensis* BAIRD, 1965 als kleine Form vermittelt auch in den Proportionen von Zehen und Eindrücken zum Spektrum von *Batrachichnus*.

Der Generotypus *L. vagus* liegt mit rund 30 mm Fußlänge noch im Bereich von *Batrachichnus*, insbesondere von *B. salamandroides*, zeigt aber die für *Limnopus* charakteristischen kürzeren, breiteren Zehen und Eindrücke.

### *Permomegatherium zeilleri*

*Limnopus zeilleri* (= *Permomegatherium* DELAGE, 1912) ist wegen gleicher Verbreitung und Größe, Fußlängen bis 140 mm, bei extramorphologischen Überlieferungen nicht ohne weiteres von *Dimetropus* und *Ichniotherium* abzugrenzen. Bei weichem Substrat kann *L. zeilleri* ähnlich plantigrad sein wie *Dimetropus*, die Zehen zeigen

Gleitspuren, welche Klauen vortäuschen können, und auch der Sohleneindruck mit der posterolateralen Ferse hinter den Zehen III bis V ist durch Rutschen verlängert. Bei Undertracks erscheinen dagegen oft nur noch die distalen Zeheneindrücke und sind dann sogar ähnlich *Ichniotherium*. Die Eindruckvariabilität bei *Limnopus zeilleri* hat GAND (1985, 1986, 1987, 1989) nach Vorkommen in den Becken St. Affrique und Lodève komplett dokumentiert. Wesentlich für die Identifikation sind die 4-zehige Hand bei *Limnopus*, die klauenlosen Zehen und bei deutlicher Erhaltung die osteologisch bedingte geringe Differenzierung von Sohle und Zehen.

### *Opisthopus ellenbergeri*

Stärker von der idealen Erhaltung abweichende Eindruckformen zeigt *Opisthopus ellenbergeri* HEYLER & LESSERTISSEUR, 1963 von Mas d'Alary im Becken von Lodève. Durch Gleitmarken sind die Zehenproportionen der Fußindrücke verändert, und der Typus des Taxons (HEYLER & LESSERTISSEUR 1963: 177, Fig. 25, Taf. 9) weist eine Schwanzschleifspur auf, die sonst bei *Limnopus* nicht vorkommt. GAND (1987: 111, Fig. 30E) zeigt, daß es sich um ein subjektives Synonym von *Limnopus zeilleri* handelt. Entscheidend für die Charakteristik und die Variabilität in der Überlieferung von *L. zeilleri* ist die Fläche mit mehreren Fährten unterschiedlicher Eindringtiefe im Niveau C3 des Cogema Steinbruchs (GAND 1986: 169, Fig. 3, Taf. 1D; 1989: 19, Fig. 1G, Fig. 2, Taf. 2).

#### 3.2.1 *Batrachichnus, Limnopus* - Differenzierung und Interpretation

Morphologisch besteht eine prinzipielle Übereinstimmung von *Limnopus* mit *Batrachichnus*, und in der Größe liegen *L. vagus* und *L. cutlerensis* im Übergang zu bzw. im oberen Bereich von *Batrachichnus*. Die anderen Ichnospezies weisen Fußlängen von 100 mm und mehr auf. Es handelt sich damit bei *Limnopus* um Fährten von Tieren einer anderen Kategorie, die *Batrachichnus* allerdings systematisch sehr nahe stehen. *Limnopus* darf man wohl als Fährten adulter Eryopiden deuten (Tab. 3). Nach BAIRD (1952) sind mehrere Arten bei *Limnopus* definierbar. Ob jedoch alle Ichnospezies hinreichend begründet sind (dazu auch bei MARTINO 1991), bleibt zunächst offen. Bei *Batrachichnus* sind, wie oben ausgeführt, die Ichnospezies *B. salamandroides*, *B. delicatulus* und *B. plainvillensis* nur formal begründet und weniger per Definition. Damit erweist sich das Taxon *Batrachichnus* als relativ undifferenzierter Komplex von Fährten juveniler Temnospondylen. Ihre Erzeuger sind sehr wahrscheinlich ontogenetisch frühe Stadien der Erzeuger von *Limnopus*. Hinweise auf eine ontogenetische Umstellung von dem *Batrachichnus*- zum *Limnopus*-Stadium können die Eindruckbreite, die Zehenlänge und die Gangbreite betreffen. Die juvenilen Stadien wären demnach graziler und agiler im Vergleich zu den massiveren adulten Formen. Da ein direkter Zusammenhang nicht belegbar ist und sich *Batrachichnus* und *Limnopus* auf den Flächen der Fährtenvorkommen des Permokarbons weitgehend ausschließen, können diese Ichnotaxa separiert bleiben. Das getrennte Vorkommen hat offenbar ökologische Gründe. Adulte Temnospondylen, d.h. die Erzeuger von *Limnopus*, waren mehr terrestrisch adaptiert als die juvenilen *Batrachichnus*-Erzeuger. *Limnopus* und *Batrachichnus* kommen zwar nicht auf denselben Flächen nebeneinander vor, dafür sind beide aber oftmals mit anderen Ichnogenera assoziiert, zum Beispiel mit *Dromopus* und *Dimetropus*.

Für einige der unter *Batrachichnus* erwähnten Phantom-Taxa wie *Salichnium* hat man auch die Deutung als Microsauria erwogen (HAUBOLD 1970, 1971a; GAND 1987). Das wurde mit den langgestreckten Zeheneindrücken und dem Fährtenmuster begründet. Letzteres läßt bei der dichten Lage der Eindrücke teilweise sekundäres Übertreten aufgrund größerer Rumpflänge und kurzer Extremitäten vermuten, wie es den Körperproportionen von Microsauria nahekommt. Die Zehenlängen und das Fährtenmuster sind jedoch extramorphologisch bedingt, als Folge weichen Untergrunds sowie von Undertracks. Hüpfende Bewegung, worauf der Name „*Salichnium*“ hinweist, ist nicht gegeben. Microsauria sind als Fährten-erzeuger im tieferen Perm zwar nicht ganz auszuschließen, und sie könnten in dem undifferenzierten Komplex von *Batrachichnus* theoretisch vermutet werden. Dagegen spricht aber die Homogenität der *Batrachichnus*-Fährten. Es gibt in optimaler Erhaltung keine Hinweise auf morphologisch-anatomische Besonderheiten, wie sie für den Nachweis andersartiger Erzeuger zu fordern wären. In der Konsequenz ist es wahrscheinlicher, daß Microsauria in den Ichnofazies des Perms nicht verbreitet waren (HAUBOLD et al. 1995a: 164). Vermutlich waren sie im Kontrast zu den aquatilen Stadien der Eryopiden stärker terrestrisch adaptiert.

#### 3.2.2 Zusammenfassung und Charakteristik von *Limnopus*

*Limnopus* umfaßt die größeren stegocephaloid-salamandroiden Eindrücke und Fährten. Fußlängen beginnen bei kleinen Formen bereits ab 30 mm, meist liegen sie bei 100 mm und mehr. Eine Abgrenzung gegen *Batrachichnus* ist formal nach der Größe sinnvoll, obwohl der Generotypus *L. vagus* noch im Bereich von *Batrachichnus* liegt. Definitiv unterscheidet man beide Ichnogenera nach den Proportionen von Eindrucklänge und -breite, den Zehenlängen und der Gangbreite. Wenn man *Batrachichnus* und *Limnopus* als ontogenetische Stadien von Eryopiden deutet, wären diese Unterschiede in Relation zu Umstellungen im Wachstum, in der

Lebensweise und sogar in veränderten ökologischen Ansprüchen zu sehen. *Batrachichnus* ist faziesbezogen als ein aquatileres Stadium zu bewerten, und *Limnopus* entspricht mehr dem Übergang zum terrestrischen Milieu.

### 3.3 Ichnogenus *Amphisauropus* HAUBOLD, 1970

Phantom-Taxon: *Saurichnites* part. (Tab. 5)

Unter den Fährten aus dem tieferen Rotliegend des Thüringer Waldes und der permischen Sudetenbecken finden sich Eindruckformen mit großer Ähnlichkeit zu *Batrachichnus* und *Limnopus*, deren Hände und Füße jedoch kompakter und breiter sowie die Hände 5-zehig sind. Die Länge der Zehen ist relativ ausgeglichen. An der Fährtenanordnung fällt eine bezeichnende Orientierung der Eindruckachsen auf, nach Maßgabe des III. Zehs sind die Hände stark einwärts und die Füße leicht auswärts gerichtet, die Divergenz von Hand- und Fußachsen liegt etwa bei 50° (dazu auch Abb. 1). Eindruckmorphologie und Fährtenmuster erweisen sich als Merkmale höheren Ranges im Vergleich zur Charakteristik von *Batrachichnus* und *Limnopus*.

Die Position der Eindrücke im Fährtenverlauf wird durch eine Lastverteilung bedingt, welche die inneren Eindruckpartien betont. Von der Hand sind meist alle 5 Zehen überliefert, während die Zehen IV und V in den Fußindrücken relativ flach erscheinen und sogar fehlen können. Durch diese Gegebenheiten liegen bereits bei geringfügig eingeschränkter Überlieferung Verwechslungen mit *Batrachichnus* und *Limnopus* nahe. Ferner gehen auf *Amphisauropus* einige charakteristische extramorphologische Variationen zurück (HAUBOLD 1973: Abb. 17 - 21), die sich aufgrund der Eindruckposition im Fährtenverlauf mit einer gewissen Sicherheit von solchen bei *Batrachichnus* und *Limnopus* unterscheiden lassen. Gerade diese Phantom-Überlieferungen sind jedoch der Anlaß zu Mißverständnissen. So haben bereits GEINITZ & DEICHMÜLLER (1882) mit *Saurichnites kablikae* (Abb. 12) und dann FRITSCH (1895, 1901) mit *S. comaeformis*, *S. intermedius* und *S. incurvatus* (dazu Abb. 5) derartige Überlieferungen benannt, die HAUBOLD (1971a, 1973) nach Ansicht der Originale und nach Kenntnis weiteren Materials z.B. aus den Hornburg-Schichten als ungeeignet für die Definition von Tetrapoden-Ichnotaxa bezeichnet hat. In der Folgezeit haben dann HOLUB & KOZUR (1981) sowie ähnlich FICHTER (1983a) einige dieser Namen in widersprüchlicher Weise reaktiviert: Meist basieren sie auf extramorphologischen Variationen, welche tetradactyle Hände zeigen, weshalb die Formen zu *Batrachichnus salamandroides* tendieren, vergleiche oben. Die damit verbundene nomenklatorische Verwirrung ist geradezu bezeichnend für deren Ursache: das Phänomen der Phantom-Taxa.

GEINITZ & DEICHMÜLLER 1882	<i>Saurichnites kablikae</i> *
FRITSCH 1895, 1901	<i>Saurichnites salamandroides</i> (part.)* <i>S. kablikae</i> , <i>S. intermedius</i> *, <i>S. incurvatus</i> *
PABST 1908	<i>Ichnium pachydactylum</i> , <i>kalnanum</i> * <i>Ichnium pachydactylum</i> , <i>albendorfense</i> <i>Ichnium pachydactylum minus</i> , <i>albendorfense</i> <i>Ichnium pachydactylum</i> , <i>friedrichrodanum</i>
HAUBOLD 1970	<i>Amphisauropus latus</i> , <i>A. imminutus</i>
GAND 1987	<i>Amphisauropus latus</i>

Tab. 5: *Amphisauropus latus* und *A. imminutus* in der Nomenklatur verschiedener Autoren aus der Kalna-Formation, den Walchia-Schiefern von Albendorf, den Goldlauter-Schichten im Thüringer Wald und der Formation von Mas d'Alary bei Lodève. Die *Saurichnites*-Arten sind Phantom-Taxa. \*Abgebildete Typen und Belege.

#### *Amphisauropus latus* und *A. imminutus*

Ohne dies damals so klar zu formulieren, hatte Verfasser (HAUBOLD 1971a, 1973 und später) als Ersatz für extramorphologische Taxa wenige neue Taxa nach eindeutigerem Typusmaterial definiert. Nach HOLUB & KOZUR (1981) und FICHTER (1983a) war damit die formale Priorität der oben genannten Phantom-Taxa von *Saurichnites* nicht aufgehoben. Wie aber hier gezeigt wird, sind derartige Taxa für faunistische Interpretationen unbrauchbar, zumindest sind sie irreführend und mehrdeutig. Eine Begründung für die Kompetenz der Taxa *A. latus* und *A. imminutus* (HAUBOLD 1970) ist neben ihrer anatomisch relevanten Eindruckmorphologie der Nachweis in anderen Regionen, wie Lodève (GAND 1987) und bei Nierstein, Saar-Nahe-Gebiet (Abb. 13). In der Dimensionierung gleichen *A. imminutus* und *A. latus* den zuvor behandelten *Batrachichnus salamandroides* und *Limnopus*. Die Fährten kommen in faziell gleichen Ablagerungen vor, so daß ähnliche ökologische Ansprüche der Erzeuger gegeben sind. Entscheidend für die Differenzierung und



Abb. 12: Extramorphologische Überlieferung von *Amphisauropus*: Typus von *Saurichnites kablikae* GEINITZ & DEICHMÜLLER, 1882 (Mineralogisches Museum Dresden). Zwei parallel verlaufende Fährten sind mit sehr tiefen Eindrücken überliefert, Untertracks. Handeindrücke 5-zehig. Fußeindrücke auswärts orientiert, so daß nur die inneren Zehen I-III deutlich erscheinen. Die Dimensionen entsprechen *Amphisauropus imminutus*, zum Vergleich Abb. 1 und 6 B. Maßstab: Münze 2 cm Ø.



Abb. 13: *Amphisauropus imminutus*

Standenbühl-Schichten bei Nierstein, Saar-Nahe-Becken (SSN 11. N 6). Auf den verschiedenen Niveaus sind Abstufungen von optimaler bis zur Undertrack-Erhaltung sichtbar, vgl. Abb. 1. Maßstab: Münze 2 cm Ø.

Deutung sind in erster Linie die 5-zehigen Hände von *Amphisauropus*. Hierin liegt ein weiteres Beispiel für die taxonomisch vorrangige Wertigkeit der Eindruckmorphologie und der nachgeordneten Bedeutung des Fährtenmusters. Die ähnlichen Fährten von *Amphisauropus* sind im Unterschied zu *Batrachichnus* und *Linnopus* generisch nach dem wichtigen Aspekt der Eindruckmorphologie, der Zehenzahl, definiert. Arten innerhalb dieses Ichnogenus lassen sich nach anderweitigen Eindruckproportionen und nach dem Fährtenmuster festlegen. Die Handzehenanzahl ist ferner entscheidend für die Deutung: Eryopiden entfallen als Erzeuger von *Amphisauropus*. In der engeren Wahl stehen Diadectiden (dazu auch Tab. 3) bzw. den Amnioten nahestehende permische Tetrapoden. In enger Beziehung zu *Amphisauropus* steht *Hyloidichnus major* (HEYLER & LESSERTISSEUR 1963), verschieden von *Amphisauropus* sind vor allem die längeren Zehen. Inzwischen hat man *Amphisauropus* in den Permbecken von S-Frankreich verbreitet nachgewiesen (GAND 1987, 1993).

### 3.4 Ichnogenus *Dimetropus* ROMER & PRICE, 1940

**Synonyme:** *Saurichnites* (part.), „*Dimetrodon*“, *Acrodactylchnia* (Tab. 6)

#### *Saurichnites leisnerianus*

*Saurichnites leisnerianus* GEINITZ, 1863 bezieht sich primär auf Fragmente, die im Grunde für die Definition eines Ichnotaxons nicht ausreichen. Ganz besonders fragmentarisch ist das zuerst von GEINITZ abgebildete Exemplar (GEINITZ 1863: Taf. 4, Fig. 5), es ist als Typus ungeeignet. PABST (1908) nennt das betreffende Stück *Ichnium pachydactylum, albendorfense* und weitere Originalhandstücke von GEINITZ *I. pachydactylum unguatum, albendorfense* (PABST 1908: 448, Taf. 29). Da es sich um einen häufigen und inzwischen wohl definierten Fährtentyp im Perm handelt, sollte *Dimetropus leisnerianus* aus Gründen der Stabilität beibehalten und das Typusmaterial und auch die Typuslokalität modifiziert oder präzisiert werden. Von Albendorf (Wambierzyce) in der Innersudetischen Mulde (Walchia-Schiefer) liegt nur fragmentarisches Material vor.

#### *Acrodactylchnia*

Das erste repräsentative publizierte Material zu *Dimetropus* sind Platten aus dem Tambach-Sandstein im Thüringer Wald (Exemplare GN 1823 und 1828, PABST 1908: 372, 375, Taf. 11, Fig. 3 und Taf. 15, Fig. 1) mit mehreren längeren Fährten in verschiedenen Richtungen. Dabei sind die Eindrücke in unterschiedlich konsistentem Substrat entstanden. Dies hat sogar die Gangart beeinflusst, indem geringere Schrittlängen bei weichem Untergrund vorliegen, wie an tieferen Eindrücken erkennbar wird. Die Fläche auf der Platte GN 1823 ist das erste bekanntgewordene umfängliche Beispiel für extramorphologische Variation bei gesichertem Zusammenhang von Fährten im Perm (Abb. 14, 15). Die Beziehungen sind so eindeutig, daß selbst PABST für diese Fährten sein auf Erhaltung und Gangart orientiertes nomenklatorisches System nicht konsequent angewendet hat. Er unterschied bei *Ichnium acrodactylum, tambachense* nur eine subsp. *alternans* für die schnellere Gangart. Gleiche Formen auf anderen Platten nennt er allerdings noch subsp. *dispar* mit verschiedenen großen Eindrücken und subsp. *curvata* mit gekrümmten Zehen. Möglich wären für einige weitere Variationen noch *ungulatum* und *brachydactylum* gewesen. Zuvor hatte PABST (1895: 575) für die Benennung derartiger Fährten drei Möglichkeiten erwogen: *Ichniotherium schaeferi*, *Akrodactylchnium schaeferi* und *Ichnium acrodactylum*. Er hat sich für letztere entschieden, folgend dem Prinzip, Fährten nur nach den an ihnen unmittelbar zu beobachtenden Merkmalen zu benennen. NOPCSA (1923) sah eine Beziehung der *Acrodactylchnia* zu *Herpetichnus* bzw. *Herpetichnium*. Dieses Ichnogenus gehört aber in die Synonymie von *Chelichnus* bzw. *Herpetichnus bucklandi* (dazu auch unter 3.6).

Innersudetische Mulde, Albendorf, Walchia-Schiefer	GEINITZ 1863 PABST 1908	<i>Saurichnites leisnerianus</i> <i>Ichnium pachydactylum, albendorfense</i> <i>Ichnium pachydactylum unguatum, albendorfense</i>
Thüringer Wald, Tambach, Tambach-Sandstein	PABST 1895, 1908  HAUBOLD 1971 a	<i>Ichniotherium schaeferi</i> <i>Akrodactylchnium schaeferi</i> <i>Ichnium acrodactylum</i> <i>Ichnium acrodactylum, tambachense</i> ssp. <i>alternans</i> *, <i>dispar</i> und <i>curvata</i> *  <i>Dimetropus leisnerianus</i>
Saar-Nahe-Becken, Altenglan- bis Standenbühl-Schichten	FICHTER 1983 b	<i>Dimetropus leisnerianus</i> (part.)
Lodève und St. Affrique	GAND & HAUBOLD 1984 GAND 1987	<i>Dimetropus nicolasi</i> * <i>Dimetropus leisnerianus</i>

Tab. 6: *Dimetropus leisnerianus* und *D. nicolasi*. Benennung in Vorkommen des europäischen Perms nach den jeweiligen Autoren. \*Abgebildete Typen und Belege.

### *Dimetropus*

Die Relation der Acrodactylidien und von *Saurichnites leisnerianus* aus dem Rotliegend zum Ichnogenus *Dimetropus* fixierte HAUBOLD (1971a: 34, 1973: 19 f.). *Dimetropus* hatten ROMER & PRICE (1940: 336) für die Pelycosaurierfährte *Dimetrodon bereae* TILTON, 1931 aus der Dunkard Group vorgeschlagen, um die Verwendung einer osteologischen Gattung bei Fährten zu vermeiden. Seither laufen die mutmaßlichen Fährten von Sphenacodontiden unter den Namen *Dimetropus bereae* (TILTON), *D. leisnerianus* (GEINITZ) und *D. nicolasi* GAND & HAUBOLD.

*Dimetropus bereae* ist mit über 200 mm Fußlänge die größte Art. Dagegen erreichen *D. leisnerianus* und *D. nicolasi* nur rund 100 mm. Unterschied der beiden letzteren Arten ist vor allem die Zehendivergenz. Die höheren Zehenwinkel, zunächst in Vorkommen des Beckens von St. Affrique beobachtet (GAND & HAUBOLD 1984; GAND 1987), gibt es in ähnlicher Weise auch im Robledo Mountains Member der Hueco Formation, New Mexico, und im Hermit Shale, Arizona (HAUBOLD et al. 1995a). Möglicherweise ist die größere Spreizung der Zehen bei *D. nicolasi* aber faziell bedingt (Abb. 16). Die Erscheinung kommt stets bei Eindrücken in mächtigeren schluffig-tonigen Horizonten vor, in denen jeder einzelne relativ großen Eindrücke an Undertracks über viele Lagen beobachtet werden kann und die Breite von Eindruckdetails durch nachträgliche Ausdehnung des noch flexiblen Schlammes syndimentär bis frühdiagenetisch verändert, das bedeutet reduziert worden ist. Eindruckdetails sind unter diesen Bedingungen mehr oder weniger verloren gegangen, bzw. sie sind an den Undertracks nicht zu erwarten.

Längere Fährten von *Dimetropus* kennt man im Tambach-Sandstein, Thüringer Wald (PABST 1908), in dem Niveau C3 von Mas d'Alary, Lodève (GAND 1986, 1987, 1995) und im Robledo Mountains Member. Dort ist es die Charakterfährte des Vorkommens A2 (MACDONALD 1994).

Nach Vergleichen mit Fußskeletten von Sphenacodontiden reflektieren die Eindrücke von *Dimetropus* mit der plantigraden, differenzierten Sohle, der Ferse, den Metacarpal- und Metatarsalbereichen und den von diesen abgesetzten Zehen die spezialisierte Osteologie dieser Pelycosaurier. *Dimetropus* steht *Gilmoreichnus* sehr nahe, Typus-Art *G. (Hylopus) hermitensis*. Nach der vielfach identischen Verbreitung liegt es erneut nahe, in den kleinen *Gilmoreichnus*-Fährten juvenile Äquivalente zu *Dimetropus* zu postulieren. Verschieden sind aber die Proportionen der Sohleneindrücke. *Gilmoreichnus* zeigt eine geringere Längsausdehnung, und der Ansatz des V. Fußzehes liegt nicht so posterolateral wie bei *Dimetropus*. Es handelt sich um zwei nach ihrer Morphologie und Größe unterscheidbare Fährtenformen der Pelycosaurier, eine weitere ist das hier nicht abgehandelte *Ichniotherium*. Nach derzeitiger Kenntnis kann man also drei Ichnogenera der Pelycosaurier im tieferen Perm fixieren. Das korrespondiert mit der Relation von Ichnogenus zu osteologisch definierter Familie. Für die Bewertung der Diversität bedeutet der Nachweis eines Ichnogenus wie *Gilmoreichnus*, *Dimetropus* und *Ichniotherium* oder einer zugehörigen Ichnospezies in einem Vorkommen jeweils die Existenz einer speziellen Art einer Pelycosaurierfamilie, vermutlich von Ophiacodontiden, Sphenacodontiden oder Edaphosauriden (Tab. 3).

### 3.5 Ichnogenus *Dromopus* MARSH, 1894

**Synonyme:** *Saurichnites* (part.), *Protritronichnites* (nomen oblitum), *Varanopus* (part.), *Moodieichnus*, *Gampsodactylidnia*, *Eumekichnium* (Tab. 7)

#### Lacertoide Fährten

Das zweite von GEINITZ (1861: 5, Taf. 2, Fig. 2, Taf. 3) eingeführte Ichnotaxon ist *Saurichnites lacertoides*. Typuslokalität ist, wie bei *Saurichnites salamandroides*, Kalna im Rotliegendbecken am südlichen Fuß des Riesengebirges (Podkorkonose). Mit *S. lacertoides* liegt einer der charakteristischsten Fährtentypen des Permokarbons vor, der zugleich das frühe Erscheinen einer signifikanten Ausgestaltung des Bewegungsapparates der Tetrapoden belegt und die Deutung als Fährten der Araeoscelidia (HAUBOLD 1971) sicherstellt (Tab. 3). Vergleichbare Formen aus dem Pennsylvanian von Missouri und Kansas beschrieben BUTTS (1891) und MARSH (1894) als *Notalacerta missouriensis* bzw. als *Dromopus agilis*.

Merkmale: pentadactyle Eindrücke mit schlanken Zehen, deren Länge besonders am Fuß von I bis IV stark zunimmt, etwa um das 3-fache. Der V. Zeh ist von dieser Gruppe lateral nach außen abgesetzt. Die Hände und deren Zehen sind im Vergleich zum Fuß kürzer. Alle längeren Zehen können distal stärker einwärts gekrümmt überliefert sein. Bei geeigneter Erhaltung liegt auch ein rundlicher Abdruck der Fußsohle vor, die Hände sind stets semiplantigrad bis digitigrad. Das Fährtenmuster erreicht gangabhängig Schrittwinkel bis zu 130°, im Durchschnitt 70° bis 110° mit entsprechender Lage der Hand-Fuß-Sets, das bedeutet, es ist sogar Übertreten des Handeindrucks durch den Fußdruck möglich.

Eindrücke und Fährtenmuster entsprechen dem lacertoiden Fährtentyp (NOPCSA 1923). Es handelt sich um eines der Standardmuster der Tetrapoden. Dieses Muster haben mehrere Entwicklungslinien seit dem Permokarbon mit geringen Variationen hervorgebracht, und es ist offenbar Ausdruck eines optimalen Lokomotionstyps der Araeosceliden und vieler Lepidosaurier. Dabei zeigen die Eindrücke und Fährten nur relativ wenige Variationen, so daß trotz großer Häufigkeit und weiter horizontaler und vertikaler Verbreitung

im Permokarbon kaum eine anatomisch begründbare Differenzierung an den *Dromopus*-Fährten aufgezeigt werden kann.

Ein weiteres lacertoide Ichnotaxon ist das seltene *Tambachichnium* MÜLLER, 1954, welches inzwischen noch im Becken von Estérel bekannt geworden ist (GAND et al. 1995). Im Val Gardena Sandstein rechnet man lacertoide Fährten bereits zu *Rhynchosauroides* (CONTI et al. 1977; CEOLONI et al. 1988), das ist die stratigraphisch nächst jüngere Sammelgattung lacertoider Fährten, die vor allem in der Trias mit zahlreichen Ichnospezies zumeist nur geographisch bis extramorphologisch und weniger morphologisch definiert ist. Eine lacertoide Interpretation von *Anhomoiichnium* trifft nicht zu, vergleiche unter *Batrachichnus* und *Chelichnus*.

Riesengebirgsbecken Kalna-Formation	GEINITZ 1861 FRITSCH 1901 PABST 1908	<i>Saurichnites lacertoides</i> <i>S. calcaratus</i> <i>Ichnium gampsodactylum, kalnanum,</i> und ssp. <i>minor</i>
Innersudetische Mulde Walchia-Schiefer	PABST 1908	<i>I. gampsodactylum, albendorfense,</i> ssp. <i>gracilis</i> und ssp. <i>minor</i>
Thüringer Wald Goldlauter- und Oberhof- Schichten	PABST 1908  HAUBOLD 1971 a	<i>Ichnium tanydactylum</i> <i>I. gampsodactylum, friedrichrodanum*</i> <i>I. gampsodactylum, kabarzense, ssp. minor</i> <i>I. gampsodactylum, tenue, friedrichrodanum</i>  <i>Dromopus lacertoides</i>
Clear Fork Group, Texas	MOODIE 1929, 1930  HAUBOLD 1971 a  SARJEANT 1971	<i>Varanopus palmatus*</i> , <i>V. elrodi*</i> , <i>V. impressus</i> und <i>V. didactylus*</i>  <i>Dromopus plamatus</i>  <i>Moodieichnus didactylus</i>
Saar-Nahe-Becken Altenglan- bis Standenbühl- Sch.	FICHTER 1983 a, 1984	<i>Protritonichnites lacertoides</i> „ <i>Anhomoiichnium diversum*</i> “
Lodève und St. Affrique	GAND 1987, 1993	<i>Dromopus lacertoides</i> <i>Dromopus didactylus*</i>
Hueco Formation, New Mexico	SCHULT 1995  HAUBOLD et al. 1995 a	<i>Dromopus agilis*</i> <i>Varanopus, cf. V. microdactylus*</i>  <i>Dromopus agilis</i>

Tab. 7: Übersicht zur Nomenklatur von *Dromopus lacertoides* - *D. agilis* - *D. didactylus* nach den Beschreibungen ausgewählter Vorkommen im Perm. \*Abgebildete Typen und Belege.

### ***Saurichnites* und *Dromopus***

*Saurichnites lacertoides* GEINITZ und *Dromopus agilis* MARSH sind nach dem Vergleich des Originalmaterials (HAUBOLD et al. 1995a) artlich identisch, und dies ist vorbehaltlich der Überprüfung auch für *Notalacerta missouriensis* BUTTS, 1891 anzunehmen. Die Beschreibung anderweitigen Materials aus dem Westfal A von Kentucky als *Notalacerta missouriensis* (CHESNUT et al. 1994) klärt die Frage nicht, da in dieser Studie das Originalmaterial nicht direkt einbezogen worden ist. Angesichts dieser Sachlage bereiten nur die Nomenklatur und jene Phantomerhaltungen Schwierigkeiten, die taxonomisch bewertet worden sind und somit der Diskussion bedürfen. Verfügbarer Artname ist *lacertoides*, und als Gattungsnamen hat Verfasser wiederholt (HAUBOLD 1971a, 1973) *Dromopus* vorgeschlagen. In gleicher Weise hat sich auch PATTERSON (1971) geäußert. *Protritonichnites* POHLIG, 1892 entfällt als vergessener Name: Nichtgebrauch über mehr als 50 Jahre. Die spätere Reaktivierung von *Protritonichnites*, teilweise neben *Dromopus*, bei HOLUB & KOZUR (1981: 155, 159) und FICHTER (1983a: 73) erscheint bedeutungslos, siehe dazu auch GAND (1987: 202). Verfügbarer ältester Name ist vermutlich *Notalacerta* BUTTS, doch greift hier nicht die Regel des Nichtgebrauchs zugunsten von *Dromopus*, da *Notalacerta* bei GILMORE (1927) diskutiert worden ist.

Vor der Erläuterung der Zusammenhänge haben HAUBOLD et al. (1995a: 148) *Dromopus lacertoides* und *D. agilis* noch formal separiert, nunmehr ist aber eine artliche Trennung unbegründet. Erhaltenes Material der Typuserie von *Dromopus agilis* MARSH, 1894, Lectotyp YPM 519 (HAUBOLD et al. 1995a: Fig. 11), sowie auch die Funde im Robledo Mountains Member der Hueeco Formation und im Hermit Shale gleichen den charakteristischen *lacertoides*-Fährten im europäischen Rotliegend. Lediglich die Eindrücke auf den Stücken zur Erstbeschreibung von GEINITZ (1861: Taf. 3) sind extramorphologisch etwas beeinträchtigt. Sie zeigen

meist nur die drei am stärksten belasteten Zehen II bis IV als relativ schmale Eindrücke (bedingt durch leichte Undertrack-Lage), die Hand- und Fußindrücke überlagern sich partiell. Das sind Gegebenheiten, die *Dromopus didactylus* nahekommen, vergleiche auch unten. Ein objektives Synonym von *Saurichnites lacertoides* ist *S. calcaratus* FRITSCH, 1895 von Kalna (Tab. 7).

Im Robledo Mountains Member ist *Dromopus* mit *Batrachichnus* assoziiert, und wie bei diesem liegen diverse Überlieferungsvarianten vor, die man an einzelnen Fährten verfolgen kann. Wie bei *Batrachichnus* hat SCHULT (1995) extramorphologische Formen gesondert bestimmt: *Varanopus* cf. *V. microdactylus* (SCHULT 1995: 122, Fig. 23) ist beispielsweise eine Undertrack-Fährte von *Dromopus* (HAUBOLD et al. 1995a: Fig. 15 A, Exemplar NMMHN P-23924-8). Die Handindrücke sind relativ komplett, die der Füße zeigen auf der sichtbaren Ebene nur die Spitzen der Zehen I-IV (Abb. 17). An den Gesteinsproben kann man auf etwas tieferen Sedimentebenen die Fußindrücke zunehmend vollständiger belegen. Noch tiefere Undertracks lassen die Fußindrücke dann fast ganz verschwinden (HAUBOLD et al. 1995a: Fig. 14 A). Es kommen aber auch Undertracks vor, welche didactyle Fußindrücke wie bei *D. didactylus* zeigen (Fig. 14 C).

### Gampsodactylichnia

PABST (1895, 1908) nannte die von GEINITZ beschriebenen Formen *Ichnium gampsodactylum*, *kalnanum*, z.T. subsp. *minor*. Vergleichbare Fährten aus dem Rotliegend Thüringens (Abb. 18, 19) und der Innersudetischen Mulde nannte PABST zunächst *Ichnium tanydactylum* und schließlich je nach Herkunft und Ausbildung *Ichnium gampsodactylum*, *friedrichrodanum*, *I. g.*, *kabarzense*, *I. g.*, *albendorfense* mit subsp. *minor* und *gracilis*. Darin kommt erneut das von der binären Nomenklatur abweichende und extramorphologisch orientierte ichnotaxonomische Konzept PABSTS zum Ausdruck. Spätere Versuche, die Namen PABSTS in das Prinzip der binären Nomenklatur zu überführen, ließen so verwirrende Namen wie *Eumekichnium lacertoides*, *E. gampsodactylum*, *Gampsodactylum albendorfense* u.a. (NOPCSA 1923; KUHN 1963) entstehen - ein weiteres Beispiel, zur Prävention extremer nomenklatorischer Verwirrung und Inflation die von PABST verwendeten Namen nicht in Binomen umzuwandeln. PABSTS Namen basieren nach dem Willen ihres Autors eben nicht auf den Grundlagen der Regeln der zoologischen Nomenklatur. Von jedem Versuch einer Anpassung sollte man sich wegen der resultierenden Probleme distanzieren.

### *Dromopus didactylus*

Unter *Varanopus* hat MOODIE (1929, 1930) mehrere Ichnospezies aus dem Perm der Clear Fork Group, vom Castle Peak, Texas, benannt. Davon gehören *V. palmatus*, *V. elrodi* und *V. didactylus* zu *Dromopus*. Alle Holotypen, YPM 1103, YPM 1118 und UC 2316 (Abb. 20) sowie die Stücke der Typuserien sind fragmentarisch, das bedeutet sie sind klein und zeigen keine Fährten, sondern nur isolierte Eindruck-Sets. Die Ichnospezies *V. palmatus* und *V. elrodi* MOODIE, 1929 blieben bisher unberücksichtigt. Für *V. didactylus* MOODIE, 1930 hat SARJEANT (1971) *Moodieichnus* definiert, ohne den Holotypus (UC 2316) und das andere Typusmaterial zu berücksichtigen. Damit wurde die Relation zu *Dromopus* und die formale Priorität von *Varanopus palmatus* gegenüber *V. didactylus* übersehen.

Ergänzendes Material hat GAND (1987) im Perm Frankreichs entdeckt und mit statistischen Analysen die Ichnospezies als *Dromopus didactylus* etabliert. Fraglich bleiben dennoch zwei Punkte:

1. das Phänomen der didactylen Fußindrücke kommt in identischer Weise bei einigen Eindrücken von *D. lacertoides* vor. Schon GEINITZ (1861: Taf. 3) bildet solche Erhaltung unter *Saurichnites lacertoides* von Kalna ab und
2. didactyle Fußindrücke können einerseits durch flache Undertracks und andererseits vorzugsweise bei schnellerem Gang auf etwas konsistenterem Substrat entstanden sein.

Alle bisherigen Studien des Verfassers am Material von *D. didactylus* aus der Clear Fork Group (YPM, UC) sowie von Lodève (Niveau von Rabejac), von St. Affrique (Pelite von St. Pierre) und aus den Permbecken der Provence (von Mitau, Coulet-Redon und Gonfaron) in der Sammlung Dijon (Originalmaterial zu GAND 1987, 1993; DEMATHIEU et al. 1991 sowie in den Vorkommen selbst) sind letztlich nicht überzeugend für die Abgrenzung von *D. lacertoides*. Allerdings fällt auf, daß *D. didactylus* nur in höheren Profilschnitten des Unterperms vorkommt, die eventuell stratigraphisch äquivalent sind mit dem Niveau von Rabejac in Lodève (Abb. 21). Das ist zusammen mit der mehr posterioren Position von Fußzeh V gegenüber den zusammenliegenden Zehen III und IV der Hinweis auf eine gegenüber *D. lacertoides* progressivere Fußstruktur. Alle bisher beobachteten Fährten und Eindrücke von *D. didactylus* sind jedoch nicht so klar überliefert, als daß eine extramorphologische Variation sicher ausscheidet (Abb. 22).

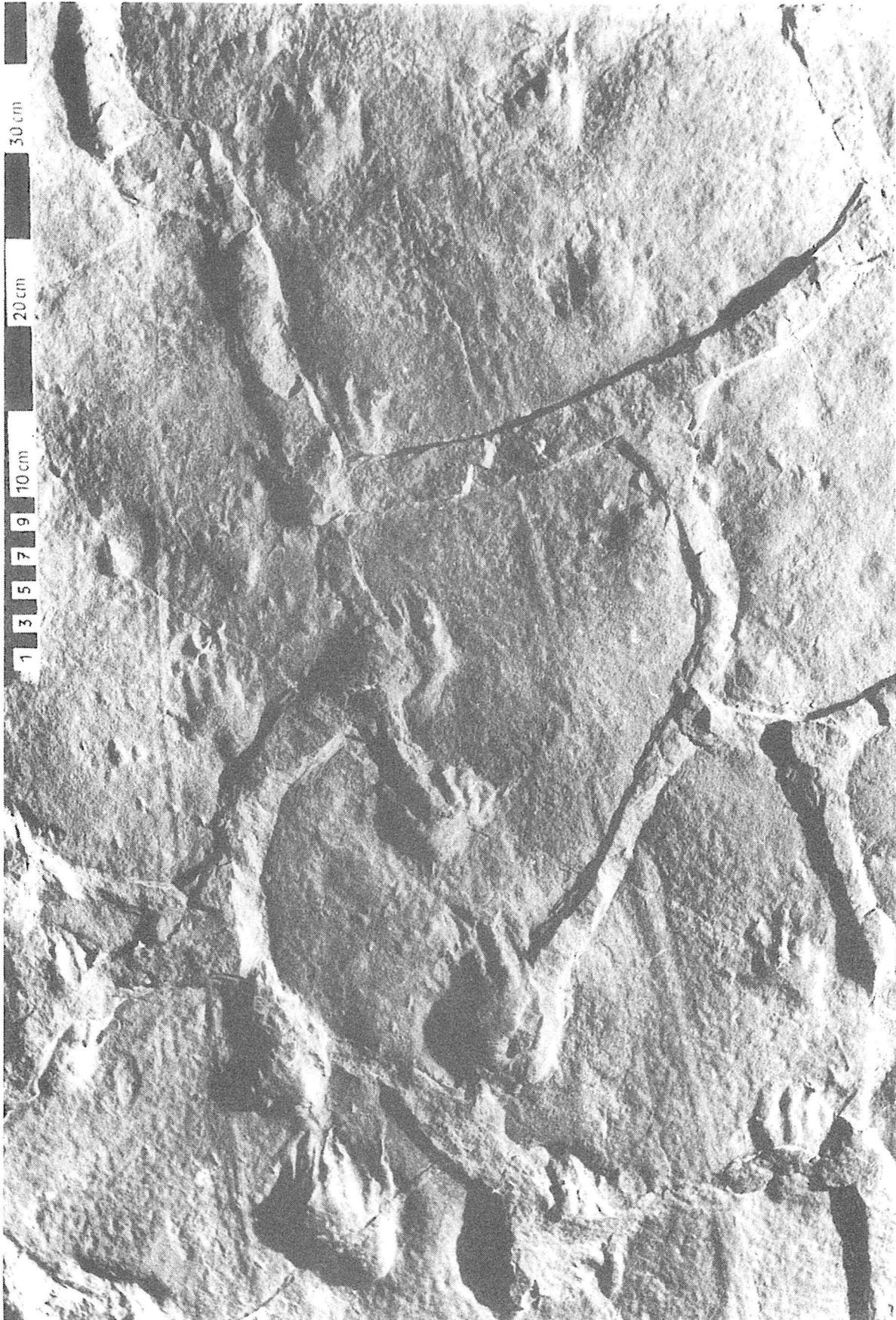


Abb. 14: *Dimetropus leisnerianus*  
 Tambach-Sandstein, Thüringer Wald (GN 1823). Abhängig von der Konsistenz des Substrats sind die Eindrücke plantigrad bis digitigrad überliefert und die Eindrücke der Zehenspitzen z.T. separiert.



Abb. 15: *Dimetropus leisnerianus*

Tambach-Sandstein, Thüringer Wald (GN 1827 - „*Ichnium acrodactylum, tambachense*, subsp. *curvata*). Substratbedingt tiefe, plantigrade Eindrücke mit leicht auswärts orientierten Zehen. Gleiche extramorphologische Bildungen sind von *Batrachichnus* bekannt, vgl. Abb. 7.

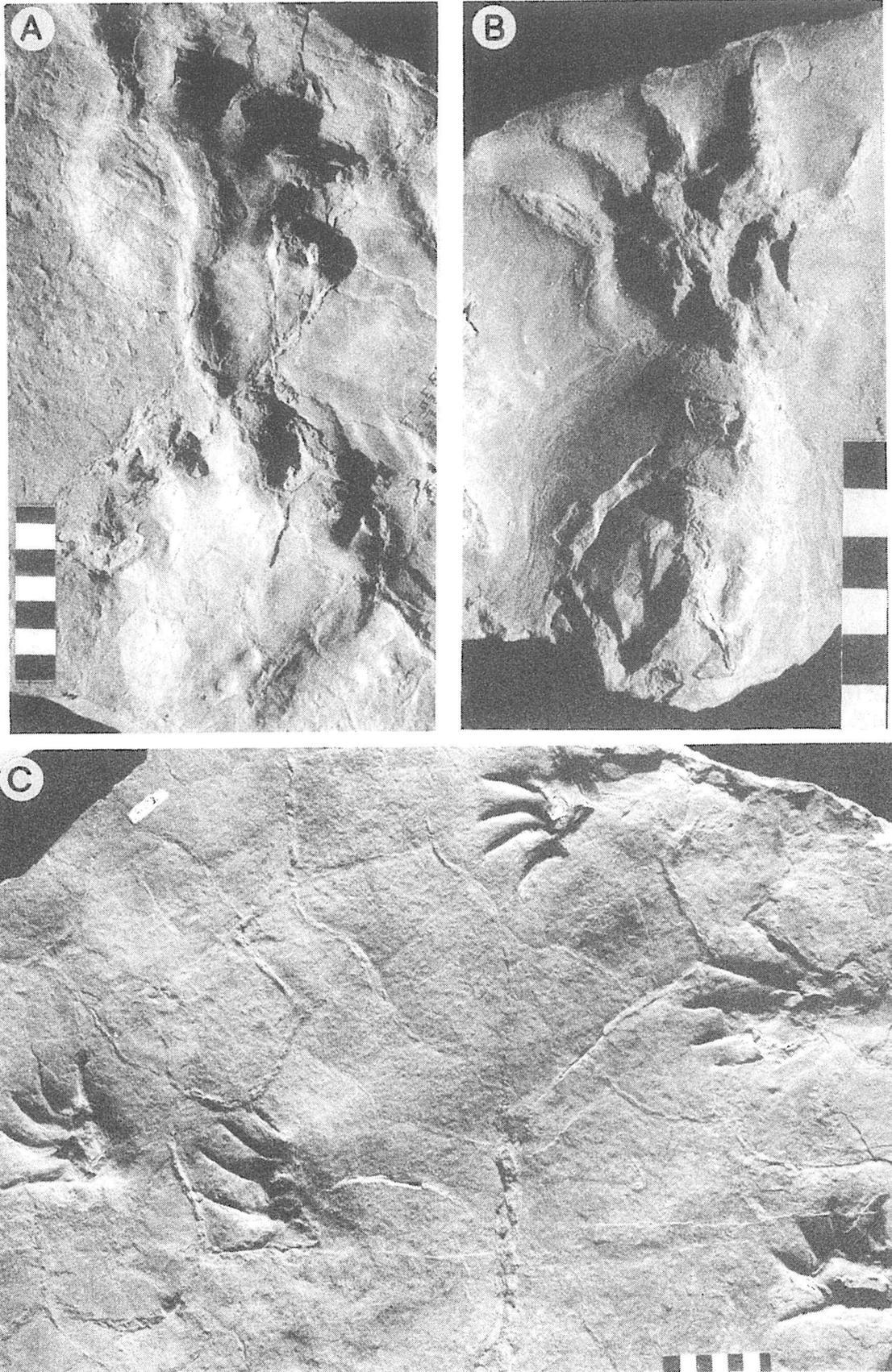


Abb. 16: *Dimetropus nicolasi*

Becken von Saint-Affrique, Becken von Lodève (S-Frankreich) und den Robledo Mountains (New Mexico). Trotz unterschiedlicher Überlieferung wird jeweils die Divergenz der Handzehen sichtbar. Aus dem Vergleich folgt, daß die Länge der Zehen bei B und C in weichem Substrat bzw. bei Undertracks extramorphologisch verändert ist. Maßstab in cm.

A - DI-SAg 119.

B - DI-Ldg 82.

C - USNM 452148.



Abb. 17: *Dromopus lacertoides* (bzw. *D. agilis*)  
 überliefert als Undertracks: Die Handeindrücke sind etwa vollständig und die Fußeindrücke nur mit den  
 Zehenspitzen überliefert. Die quer verlaufende Fährte gehört zu *Batrachichnus delicatulus*, Hueco Formation,  
 Robledo Mountains Member, New Mexico (NMMNH P-23926 und 23924, zum Vergleich Abb. 7 A).  
 Maßstab in cm.

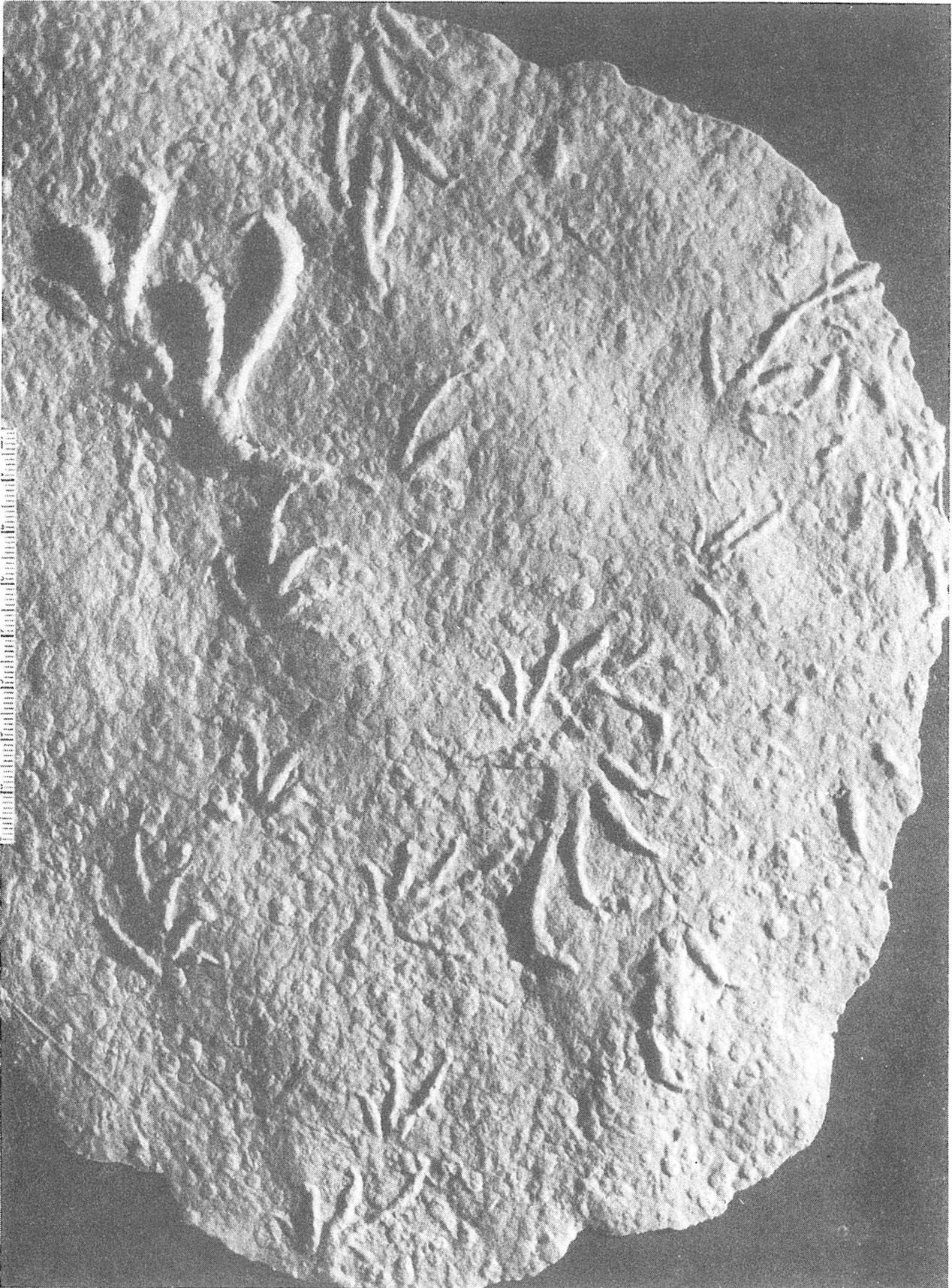


Abb. 18: *Dromopus lacertoides*  
in optimaler Erhaltung, Goldlauter-Schichten, Thüringer Wald (GN 2005 „*Ichnium gampsodactylum*,  
*friedrichrodanum*“).

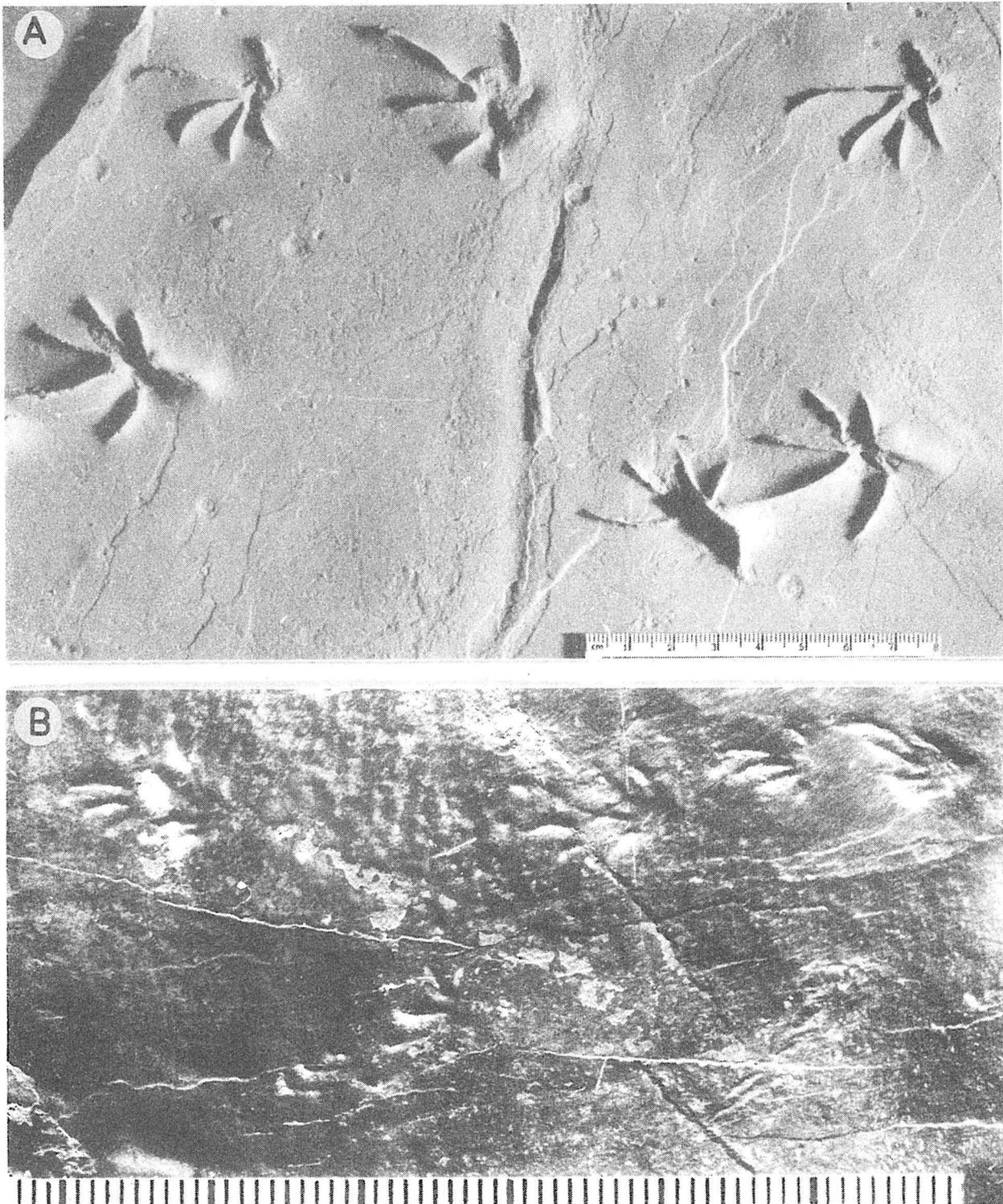


Abb. 19: *Dromopus lacertoides*

Goldlauter-Schichten, Thüringer Wald.

A - tiefe Eindrücke in weichem Substrat, Zehenbreite durch Nachsacken des Sediments sekundär reduziert (GN JF 31 bzw. HF 136).

B - Fährte eines sehr kleinen Individuums (Naturhist. Museum Schleusingen, Sammlung ARNHARDT AF 9). Maßstab in cm.

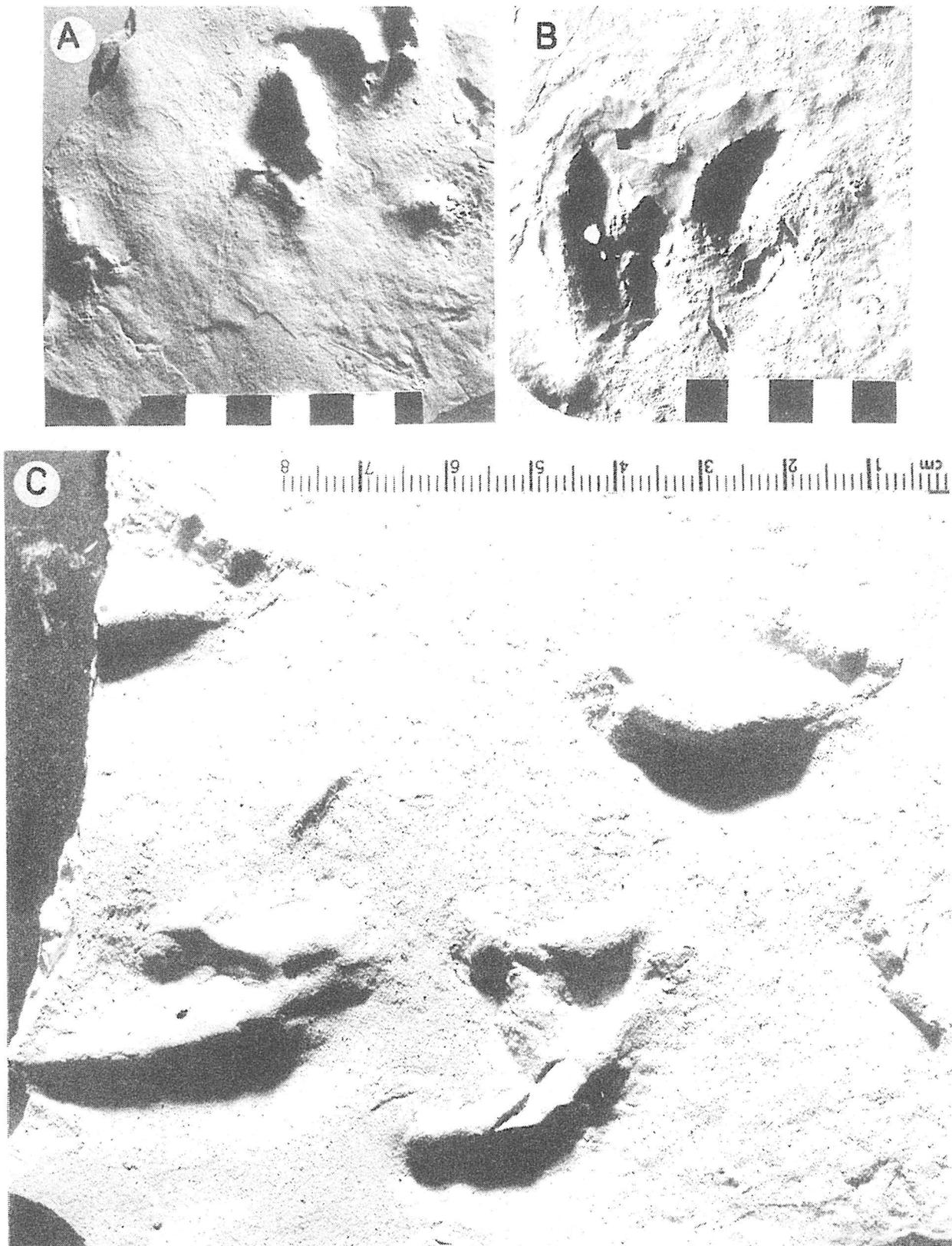


Abb. 20: *Dromopus* (= *Varanopus*)

aus der Clear Fork Formation, Castle Peak bei Merkel, Texas. Bei allen Exemplaren dominieren die Zehen III und IV, weniger deutlich erscheinen teilweise Eindrücke von II und V. Es sind unvollständige Untertracks, nach denen eine Differenzierung zu *Dromopus lacertoides* problematisch ist.

A - *Varanopus palmatus* MOODIE, 1929, Typus YPM 1103. Maßstab in cm.

B - *Varanopus elrodi* MOODIE, 1929, Typus YPM 1118. Maßstab in cm.

C - *Varanopus didactylus* MOODIE, Typus UC 2316. Die Fläche zeigt zwei Hand-Fuß-Sets, bei denen der Handeindruck didactyl und am Fuß Eindruck zusätzlich die distalen Teile der Zehen II und V überliefert sind.

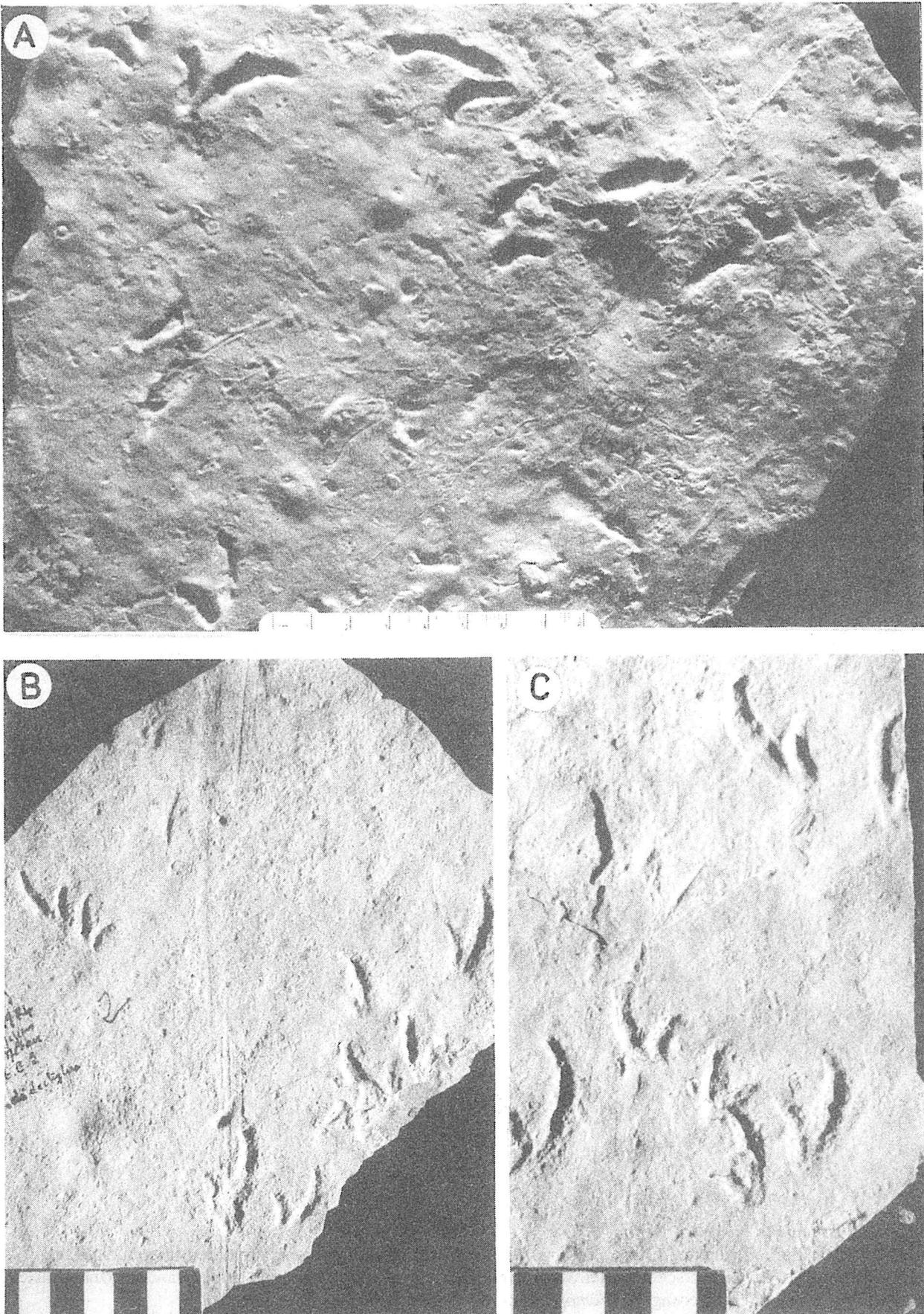


Abb. 21: „*Dromopus didactylus*“

A - Becken von Lodève, Vorkommen bei Rabejac (DI-Ldg/Rabg 39).

B und C - Becken von Bas-Argens, Vorkommen bei Mitau (DI-Mitg 2 und 4). Maßstab in cm.

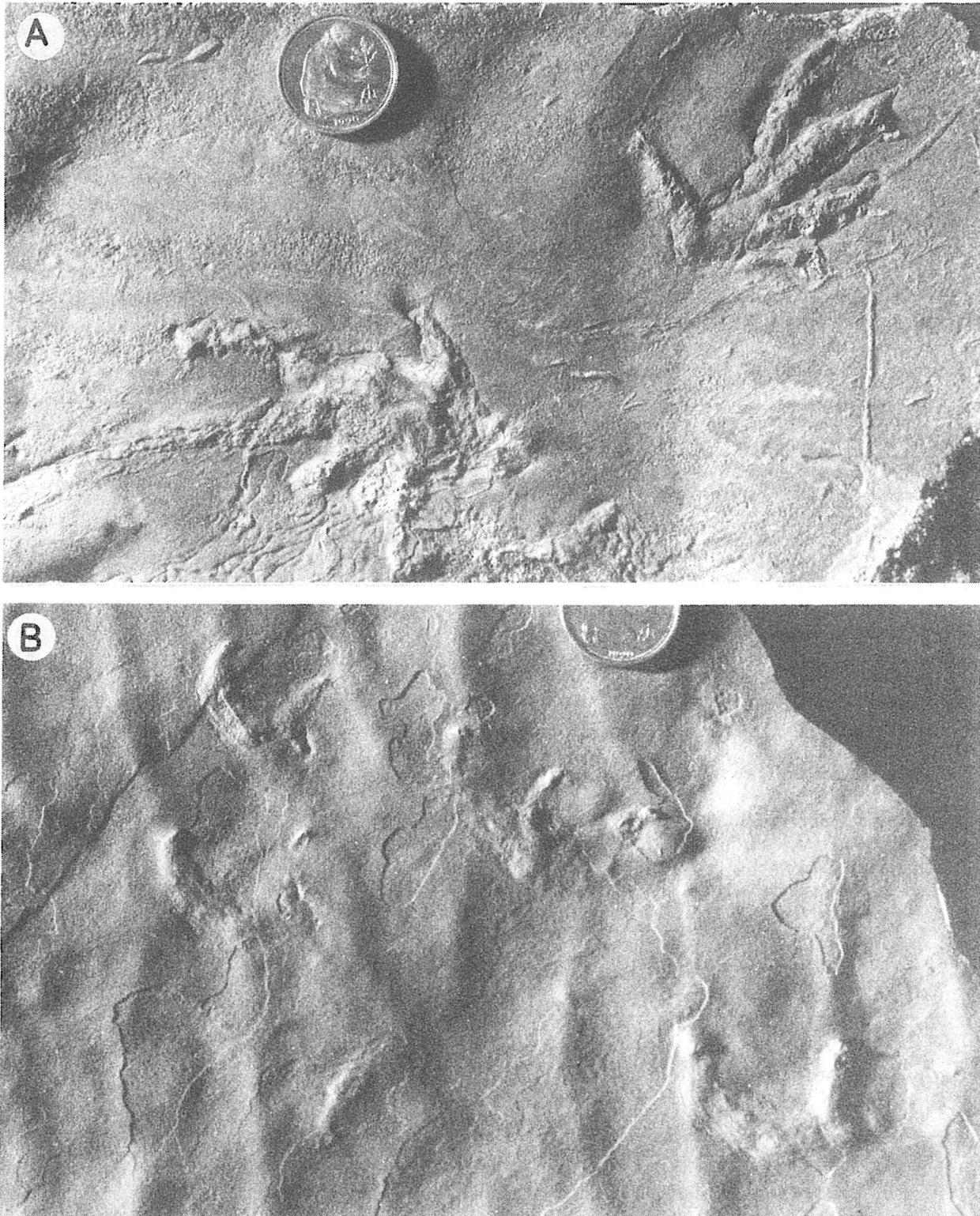


Abb. 22: *Dromopus lacertoides*

Standenbühl-Schichten bei Nierstein, Saar-Nahe-Becken. Nach dem Material dieses Vorkommens ist ein separater Status von *D. didactylus* fraglich. Maßstab: Münze 2 cm Ø.

A - zwei Eindrücke in pentadactyler Überlieferung (SSN 11.N 2).

B - Undertracks in didactyler Überlieferung (SSN 11.N 51, vgl. auch Abb. 11 B).

### 3.6 Ichnogenus *Chelichnus* JARDINE, 1850

**Mutmaßliche Synonyme bzw. Phantom-Taxa:** *Agostopus*, *Akropus diversus* (*Anhomoiichnium*), *Amblyopus*, *Baropezia* (part.), *Barypodus*, *Batrachnis*, *Cardiodactylum*, *Chelaspodus*, *Dolichopodus*, *Harpagichnus*, *Herpetichnus*, *Labyrinthodon*, *Laoporus*, *Palaeopus*, *Palmichnus*, *Phalangichnus*, *Prochirotherium*, *Saurichnis* (Tab. 8)

Ausgerechnet *Chelichnus*, das erste beschriebene permische Ichnotaxon, ist bis in die jüngste Zeit weitgehend unklar geblieben. Der Grund: das Material der Typuserie aus den Corncockle und Locharbriggs Sandstones Formations bei Dumfries in SW Schottland wurde erst neuerdings in vergleichende Analysen mit anderen Vorkommen unmittelbar einbezogen. Verfasser konnte in den letzten Jahren die Fährtenplatten der schottischen Permsandsteine (Originale zu JARDINE 1850, 1853), des Cornberg-Sandsteins in Hessen (SCHMIDT 1959), des Coconino Sandstone (LULL 1918, GILMORE 1926-1928) und des DeChelly Sandstone aus dem SW der USA studieren. Wie schon in Ansätzen von GILMORE (1928) und von SCHMIDT (1959) partiell vermutet, sind im Ergebnis alle bisher beschriebenen Ichnotaxa von den genannten Vorkommen offenbar jüngere subjektive Synonyme von *Chelichnus*, und sie reduzieren sich auf 3 bis 4 Arten (HAUBOLD et al. 1995b; MORALES & HAUBOLD 1995; MCKEEVER & HAUBOLD 1996).

Locharbriggs und Corncockle Sandstone, SW Schottland	Coconino Sandstone, Arizona	Cornberg-Sandstein, Hessen (nach SCHMIDT 1959)
<p><b><i>Chelichnus bucklandi</i> (JARDINE, 1850)*</b></p> <p><i>Chelichnus plancus</i> HARKNESS, 1851  <i>Chelaspodus jardini</i> HARK., 1851  <i>Chelichnus obliquus</i> HARK., 1851  <i>Saurichnis acutus</i> HARK., 1851  <i>Labyrinthodon lyelli</i> HARK., 1851  <i>Batrachnis stricklandi</i> HARK., 1851  <i>Chelichnus pricei</i> DELAIR, 1966  <i>Cardiodactylum permicum</i> D., 1966*  <i>Prochirotherium truckelli</i> D., 1966</p>	<p><i>Laoporus schucherti</i> LULL, 1918  <i>Laoporus nobeli</i> LULL, 1918*  <i>Nanopus merriami</i> GILMORE, 1926*  <i>Palaeopus regularis</i> GILMORE, 1926*  <i>Dolichopodus tetradactylus</i> GILMORE, 1926*</p>	<p><i>Akropus diversus</i> S., 1959*  <i>Chelichnus bucklandi</i>*  <i>Chelichnus duncani</i>*  <i>Chelichnus ambiguum</i></p>
<p><b><i>Chelichnus duncani</i> (Owen, 1842)*</b></p> <p><i>Chelichnus ambiguus</i> JARDINE, 1853*  <i>Chelichnus plagiostopus</i> J., 1853  <i>Herpetichnus sauroplesius</i> J., 1850  <i>Herp. loxodactylus</i> DUDGEON, 1878*  <i>C. locharbriggsensis</i> MCKEEV., 1994</p>	<p><i>Baropezia eakini</i> GILMORE, 1926*  <i>Agostopus matheri</i> GILMORE, 1927*  <i>Agostopus medius</i> GILMORE, 1927*  <i>Barypodus metzeri</i> GILMORE, 1927*  <i>Barypodus tridactylus</i> GILM., 1927*  <i>Nanopus maximus</i> GILMORE, 1927</p>	<p><i>Palmichnus renisum</i> S., 1959*  <i>Phalangichnus alternans</i> S., 1959*  <i>Phalangichnus simulans</i> S., 1959  <i>Barypodus gravis</i> S., 1959*  <i>Barypodus mildei</i> S., 1959  <i>Chelichnus ? tripodizon</i> S., 1959  <i>Harpagichnus acutum</i> S., 1959*  <i>? Amblyopus</i></p>
<p><b><i>Chelichnus gigas</i> JARDINE, 1850</b></p> <p><i>C. megacheirus</i> HUXLEY, 1877  <i>C. robustus</i> DELAIR, 1966*</p>	<p><i>Amblyopus pachypodus</i> GILM., 1927  <i>Barypodus palmatus</i> GILM., 19127</p>	

Tab. 8: *Chelichnus*, mutmaßliche Synonyme und Phantom-Taxa der drei gesicherten Ichnospecies. Autor und Jahreszahl beziehen sich auf die Neueinführung des Taxons in dem betreffenden Vorkommen. \*Abgebildete Typen und Belege.

#### 3.6.1 Faziesrelevanz des Phantom-Taxons *Chelichnus*

Eine Einschränkung der Synonymie folgt aus der faziesbedingt extramorphologischen Erhaltung in der Dünenfazies der Vorkommen. Alle Ichnotaxa sind im Grunde Phantom-Taxa, weil die Morphologie der Eindrücke und Eindruckdetails in den gleichkörnigen äolischen Sandsteinen vergleichsweise unvollkommen oder deformiert überliefert ist. Da die Morphologie jedoch in einer bestimmten Variationsbreite weithin einheitlich vorliegt, sind die faziestypischen Deformationen der Eindrücke und Fährten im Rahmen der geforderten Ichnotaxobasis noch akzeptabel. Unter den Gegebenheiten der Dünenfazies verschiebt sich das

Optimum der morphologisch kontrollierten Erhaltung. Es relativiert sich zugleich der Begriff Phantom. Im Prinzip sind natürlich alle Tetrapodenfährten Phantome, nur der Grad der Abstufung in dem dieses Phänomen vorliegt, ist faziell differenziert. Die Argumente heben aber nicht die Bindung der Definition von Ichnotaxa an die optimale Überlieferung auf, lediglich das verfügbare und geforderte Optimum ist relativ, da von der gegebenen Fazies abhängig.

In vorangehenden Ausführungen zu den Ichnotaxobasis wurde die räumlich vorgegebene Separation bestimmter Fazies betont, dadurch sind die Übergänge selten bis ausgeschlossen. Es entfällt mithin die Möglichkeit, Äquivalente von *Chelichnus* in fluviatiler Fazies des Perms nachzuweisen. Fälle in denen dies gegeben scheint, wie bei den Bestimmungen von *Palmichnus*, *Phalangichnus*, cf. *Chelichnus* und cf. *Laoporus* in den Standenbühl-Schichten des Saar-Nahe-Gebietes (FICHTER 1983b: 159 ff.), gehen auf problematische Interpretationen von extramorphologischen Phantomen zurück, die nach ichnofaunistischen Erkenntnissen anderen Ichnotaxa nahestehen. Das Problem beruht wiederum darauf, daß verschiedene Tiere unter extramorphologischen Einflüssen ähnlich erscheinende Eindrücke hinterlassen können. Oft beziehen sich die Bestimmungen als *Chelichnus* und *Laoporus* in fluviatiler Fazies auf wenig beweiskräftige isolierte Eindrücke. Erklärbar sind derartige Bestimmungen mit einer generellen Ähnlichkeit von *Chelichnus* zu anderen „theromorphen“ Fährten wie *Dimetropus*, *Gilmoreichnus* und *Ichniotherium*, also Ichnotaxa von Synapsiden, Pelycosauriern und Therapsiden. Diese bilden im Verlauf des Perms eine charakteristische Fußmorphologie heraus (HOPSON 1995). Es kommt zu einer Konsolidierung der Carpal- und Metacarpalbereiche und auch der Tarsal- und Metatarsalbereiche sowie zu einer Verkürzung der Zehen durch eine Reduktion der Phalangen. Das sind Merkmale, die sich in den Eindrücken auswirken und ichnotaxonomisch maßgeblich sein können. Soweit erkennbar, sind nach anatomischen Gesichtspunkten Synapsiden die Erzeuger von *Chelichnus* beziehungsweise *Laoporus*. Das korrespondiert zugleich mit ökologischen Überlegungen, indem speziell diese Gruppe im Perm als Bewohner von äolischen, wüstenartigen Habitaten in Betracht kommt. Eine Bestätigung findet diese Deutung letztlich auch durch die Reduktion der in der Dünenfazies vorkommenden Arten. *Chelichnus* (= *Laoporus*) repräsentiert eine gering diverse Fauna von Synapsiden (Tab. 3) in Wüstenvironments.

### 3.6.2 Morphologie und Variabilität von *Chelichnus*

#### A) Corncockle und Locharbriggs Sandstones, Schottland

Den ersten Beschreibungen durch JARDINE (1850, 1853) lag bereits umfangreiches Material zu Grunde. *Chelichnus duncani* (OWEN, 1842) ist die häufigste Form von mittlerer Größe mit 25 mm - 75 mm Fußlängen nach MCKEEVER & HAUBOLD (1996, darin weitere, umfangreiche fotografische Dokumentationen). JARDINE (1853) benannte in seiner ausführlichen Studie nach abweichenden Erhaltungsformen noch *Herpetichnus sauroplesius*, *Chelichnus ambiguus* und *C. plagiosopus*. Nach der Seitenfolge in den Beschreibungen handelt es sich um jüngere subjektive oder sogar partiell objektive Synonyme. Gleiches gilt für die später benannten *H. loxodactylus* und *C. locharbriggsensis* (Tab. 8; Abb. 23, 24).

Als Synonyme der kleinsten Fährtenform *Chelichnus bucklandi* (JARDINE, 1850), Fußlängen 10 mm - 25 mm, erweisen sich sechs von HARKNESS (1851) und drei von DELAIR (1966) eingeführte Namen, darunter sind neben *Herpetichnus* und *Chelichnus* sechs weitere Gattungsnamen. Diese extreme Aufsplitterung ist bedingt durch die intensiven extramorphologischen Veränderungen, denen ganz besonders die Überlieferung der Eindrücke und Fährten sehr kleiner Tetrapoden unterliegen kann. Das Spektrum bei *C. bucklandi* reicht von differenziert digitigrad bis plantigrad, und das Fährtenmuster kann durch das Substrat extrem beeinflusst sein. In vieler Hinsicht ergeben sich Parallelen zu *Batrachichnus*. Die Variabilität durch extramorphologische Faktoren ist bei den kleinsten Fährtenformen offenbar außerordentlich hoch, und entsprechend lang ist die Liste potentieller Synonyme. Wenn die Fährten an geneigten Dünenhängen entstanden sind, können die Fährtenmuster von *C. bucklandi* geradezu irregulär sein. Das zeigt bereits der Typus (JARDINE 1853: Pl. 7; MCKEEVER & HAUBOLD 1996: Fig. 6,1). Die Originale zu den anderen, vermutlich synonymen Taxa, zeigen ähnliche Muster in abgestufter Deutlichkeit (Abb. 25, 26). Die Revision und Interpretation gerade dieses Materials war nur durch direkte Materialstudien unter Analyse extramorphologischer Erscheinungen möglich.

Vergleichsweise klar war offenbar von Anbeginn der Status der größeren Formen - *Chelichnus gigas* JARDINE, 1850 (Abb. 27 A) und *C. titan* JARDINE, 1853 - mit Fußlängen von 75 mm - 125 mm bzw. über 125 mm. Letztere Art ist allerdings nur sehr eingeschränkt gültig, es fehlen jegliche Details. Lediglich die von den anderen Formen abweichende Größe veranlaßte JARDINE zu einer separaten Art, die mit Vorbehalt zu akzeptieren ist. Das Ichnogenus *Chelichnus* ist damit nach seiner aus dem Perm Schottlands beschriebenen Typuserie in vier Größenkategorien differenzierbar. Für sie sind ursprüngliche Namen verfügbar, und die Ichnospezies konnten durch Typusfestlegung an dem Originalmaterial im RSM und DUM fixiert werden (MCKEEVER & HAUBOLD 1996). Dieses formale Vorgehen entspricht weitgehend den Erkenntnissen von JARDINE, und es ist jeweils durch eine Häufung von Mittelwerten der Fußgröße gestützt. Übergänge zwischen den Größenkategorien entfallen sogar, wenn man sich auf signifikantere Parameter als die stark überlieferungsabhängige Eindrucklänge beruft. MCKEEVER & HAUBOLD (1996) haben deshalb die weniger extramorphologisch beeinflussbare Distanz zwischen der Basis der Zehen II und IV in die Diagnosen

aufgenommen. Danach lassen sich die drei Ichnospezies *C. bucklandi*, *C. duncani*, *C. gigas* definieren, und mit Einschränkung eine vierte: *C. titan*.

### B) Coconino und DeChelly Sandstones, Arizona

Dominierendes Ichnotaxon in den Coconino und DeChelly Sandstones ist *Laoporus* LULL, 1918, wobei sich die beiden von LULL (1918) genannten Ichnospezies *L. schucherti* und *L. nobeli* (Abb. 29 A) als Synonyme erwiesen haben und auch *Nanopus merriami* GILMORE, 1926 (Abb. 29 B) gehört dazu (MORALES & HAUBOLD 1995). Bereits BAIRD (in SPARMER 1984) hatte *Dolichopodus tetradactylus* GILMORE, 1926 als *Laoporus* erkannt. Infolge schnellerer Gangart sind an diesen Formen Eindrücke und das Fährtenmuster verändert (Abb. 31). Priorität hat die Ichnospezies *Laoporus schucherti*, sie repräsentiert die häufigen kleinen Fährten, welche offenbar identisch sind mit *Chelichnus bucklandi* im Perm Schottlands (MCKEEVER & HAUBOLD 1996). In den Coconino und DeChelly Sandstones ist die Erhaltung dieser kleinen Formen in den zu Schottland vergleichsweise feinkörnigeren Sandsteinen deutlicher. Die gangbedingten Variationen von *Laoporus* sind unter Einschluß der Funde aus dem ähnlichen Lyons Sandstone, Colorado, z.B. bei LOCKLEY & HUNT (1995a) dargelegt.

Außer *Laoporus* hat GILMORE (1926, 1927, 1928) aus dem Coconino Sandstone eine Reihe weiterer Ichnotaxa unter *Agostopus* (Abb. 28 A, B), *Amblyopus*, *Baropezia* (Abb. 28 C), *Barypodus* (Abb. 27 B, C), *Palaeopus* (Abb. 29 C) beschrieben (Tab. 8), die dem extramorphologischen Spektrum von *Chelichnus duncani* und *C. gigas* entsprechen und damit als jüngere subjektive Synonyme dieser Ichnospezies gelten können. Die Variabilität der Erhaltung wird durch Material aus dem DeChelly Sandstone erweitert, welches neben den allgemein häufigen Laufrichtungen den Dünenhang gerade oder schräg aufwärts ausnahmsweise auch solche Fährten zeigt, die beim Lauf auf geneigten Sandflächen abwärts und auch schräg abwärts entstanden sind (MORALES & HAUBOLD 1995).

### C) Cornberg-Sandstein, Hessen

Ein faziestypisches Vorkommen zu den zuvor beschriebenen hat SCHMIDT (1959) mit dem Cornberg-Sandstein bearbeitet und sich dabei auf die bekannten Arbeiten von JARDINE (1853), LULL (1918) und GILMORE (1926, 1927, 1928) bezogen, soweit dies nach der Literatur möglich war. Das Ergebnis war eine Mischung der Taxa beider Vorkommen neben einigen neuen Taxa. SCHMIDT (1959) bestimmte an dem Cornberger Fährtenmaterial die Ichnospezies *Chelichnus duncani*, *C. ambiguus*, *C. bucklandi*, *C. ? tripodizon*, *Barypodus gravis*, *B. mildei*, *?Amblyopus*, *Harpagichnus acutum*, *Phalangichnus alternans*, *P. simulans*, *Palmichnus renisum* und *Akropus diversus* (Tab. 8). Diese große Zahl an Ichnotaxa läßt zusammen mit den Deutungen auf eine sehr diverse Ichnofauna schließen. FICHTER (1994) bestätigt das, akzeptiert zunächst die Bestimmungen von SCHMIDT sowie GILMORE und konzentriert seine Untersuchung auf die Interpretation der Fährten nach deren Muster und dem Vergleich zu bekannten Körperskeletten. Die entscheidende Ichnotaxobasis, die Eindruckmorphologie und deren faziestypische Modifikationen an den Cornberger Fährten betrachtet FICHTER nicht. In der Folge werden extreme Fährtenmuster von vornherein als Taxobasis impliziert. Unterschiedliche Fährtenmuster beweisen danach offenbar zwangsläufig Erzeuger von systematisch unterschiedlicher Stellung. Gerade das trifft jedoch nicht oder nur sehr eingeschränkt zu.

Vergleichende Studien der Eindruckmorphologie belegen nunmehr die Übereinstimmung mit den Ichnotaxa der Locharbriggs und Corncockle Sandstones von Schottland in nahezu allen Details der faziestypischen Phantome, und die dominierende Ichnospezies ist somit *Chelichnus duncani* (Abb. 32, 33). Auch in der etwas größeren Körnigkeit der Sandsteine gleichen sich die Erhaltungen der Fährten aus dem Perm bei Cornberg und Dumfries. Vielfach sind die Eindrücke extrem digitigrad und bilden dann scheinbar einen taxonomisch relevanten Kontrast zu plantigraden Formen. Allein darin bestehen die Unterschiede z.B. von *Harpagichnus* zu *Barypodus* oder von *Palmichnus* zu *Phalangichnus* (Abb. 34, 35). Die digitigraden Formen gehen auf etwas konsistenteres Substrat zurück, oder es handelt sich um Undertracks. Erhebliche Differenzen zeigen die Fährtenmuster, und gerade sie erweisen sich als eine der Hauptschwierigkeiten bei der Bestimmung und Interpretation der Cornberger Fährten. Das führte auch deshalb zu unlösbaren Problemen, weil man die Genese des Sandsteins und speziell die der Fährtenflächen bislang zumeist als aquatisch deutete. Die zwanglose Erklärung des variablen Spektrums der Eindrücke und Fährten ergibt sich indes aus subärischer Bildung in äolischen Sanden und vielfach an unterschiedlich steilen Dünenhängen. Da diese Möglichkeiten unbeachtet blieben bzw. bei Überlegungen zur Genese des Cornberg-Sandsteins immer wieder abgelehnt wurden, subsumierten sich widersprüchliche Interpretationen innerhalb des Materials und zu den anderen Vorkommen.

Als extreme Variationen in Eindruckform und Fährtenmuster erweisen sich *Harpagichnus acutum* (IC 58, 59 Rotenburg), *Akropus* = *Anhomoiichnium diversum* (IC 65, 71 Rotenburg), *Barypodus gravis* (IC 47, IC 69 Cornberg und Rotenburg), *Phalangichnus simulans* (IC 62 Rotenburg), *P. alternans* (IC 60, 64 Rotenburg), *Palmichnus renisum* (Slg. Marburg) und *?Amblyopus* (IC 200 Kassel). Es sind alles Eindruck- und Fährtensonderbildungen von *Chelichnus*. Nähere Diskussionen und Beschreibungen der Details würden hier zu weit führen. Exemplarisch ist bereits die Interpretation von *Akropus diversus* (siehe Abb. 3) als *Chelichnus* begründet worden (HAUBOLD et al. 1995b). Dabei liegt eine längere Fährte vor, an der die scheinbar lacertoide



Abb. 23: *Chelichnus*

Corncockle und Locharbriggs Sandstones, Dumfries und Galloway, SW-Schottland. Maßstab in cm.

A - *C. duncani*, unterschiedliche digitigrade Überlieferung, links 4-zehig mit auswärts gekrümmten Zehenspitzen, Form „*loxodactylus*“, rechts 5-zehig mit einwärts gebogenen Zehenspitzen, teilweise ist die Sohle überliefert, das sandige Substrat war relativ konsistent, leicht ansteigender Dünenhang (DUM C).

B - *C. bucklandi*, drei parallele Fährten in relativ lockerem Substrat an leicht ansteigendem Dünenhang: links sehr kurze Schritte, mitte sehr lange Schritte, rechts mittlere Schrittlänge (RSM 1875.28.7).

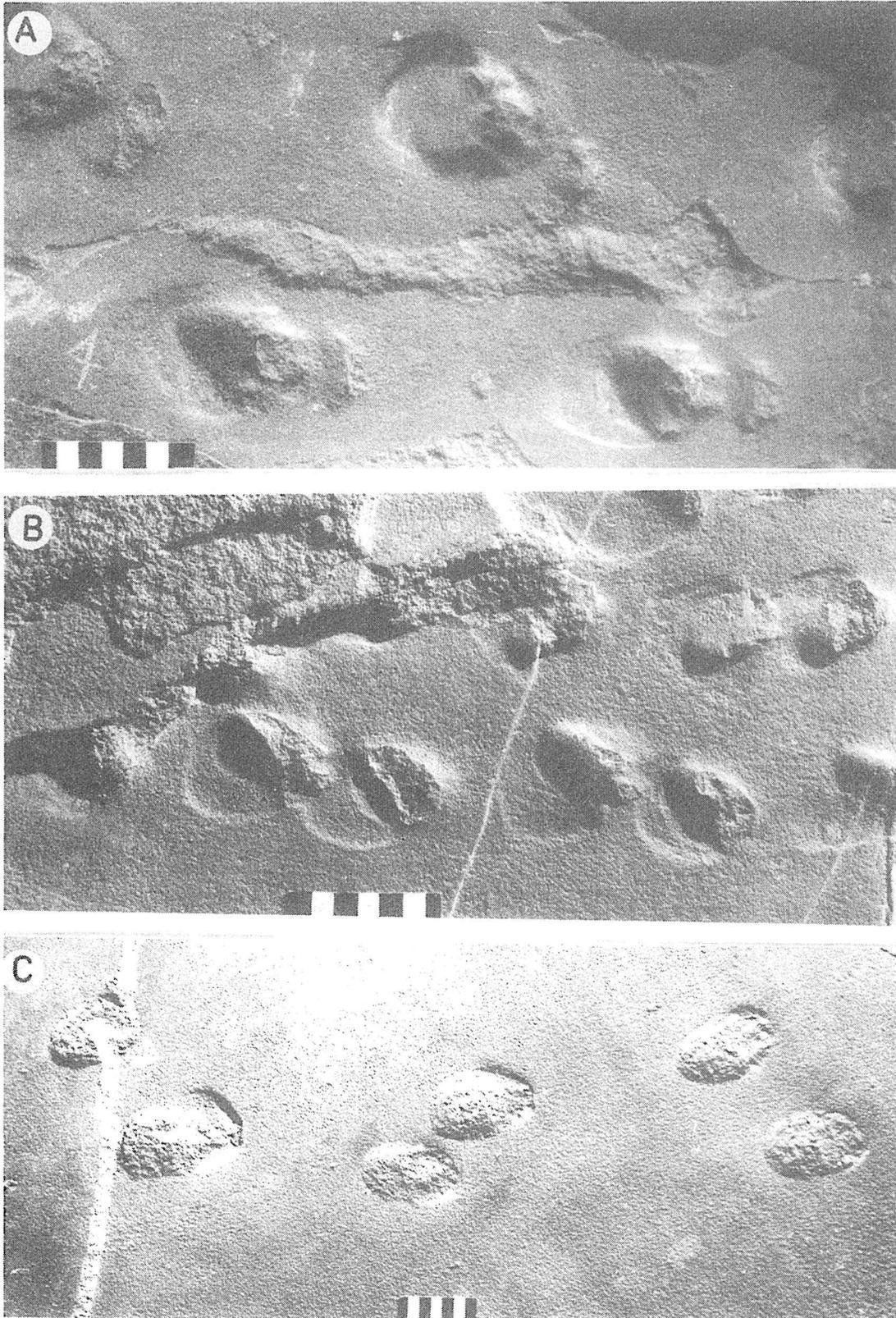


Abb. 24: *Chelichnus duncani*

Corncockle und Locharbriggs Sandstones, Dumfries und Galloway. Maßstab in cm.

A - Laufrichtung Düne aufwärts, Füße plantigrad, Hände partiell von den Füßen übertreten und scheinbar digitigrad (DUM 4).

B - Laufrichtung nach Lage der Rückschubbildungen schräg aufwärts, Hände und Füße separiert (RSM 1875.28.5B, Original zu JARDINE 1853, Taf. II).

C - schnelle Gangart am Dünenhang, undeutliche Ausgüsse (RSM 1875.28.15).

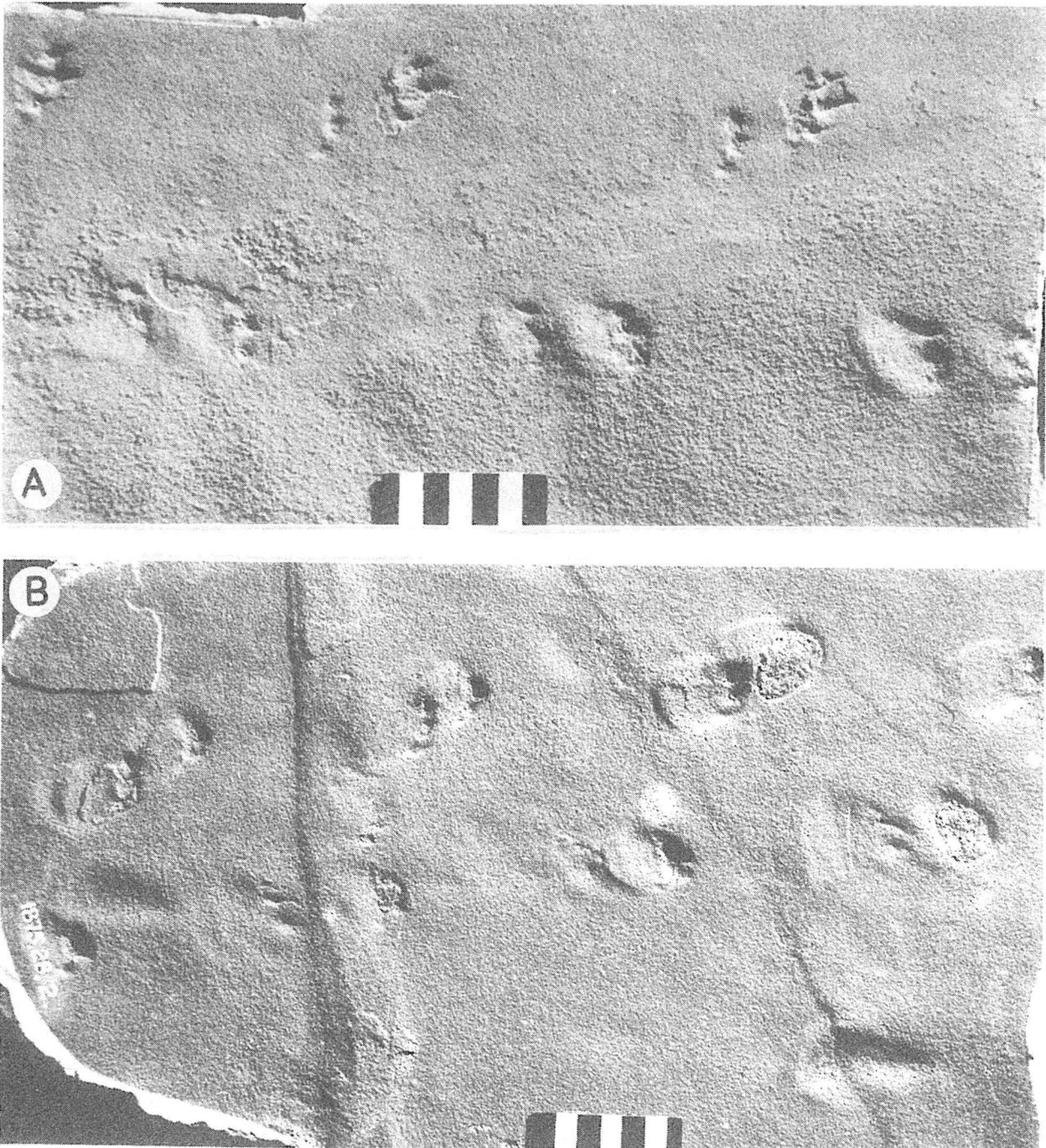


Abb. 25: *Chelichnus duncani*

in der Erhaltung von „*C. ambiguus*“. Eindrücke plantigrad bis digitigrad, zumeist nur tridactyl, Corncockle und Locharbriggs Sandstones, Dumfries und Galloway. Maßstab in cm.

A - RSM 1875.28.4.

B - RSM 1875.28.2 (Original zu Jardine 1853 Taf. 11).

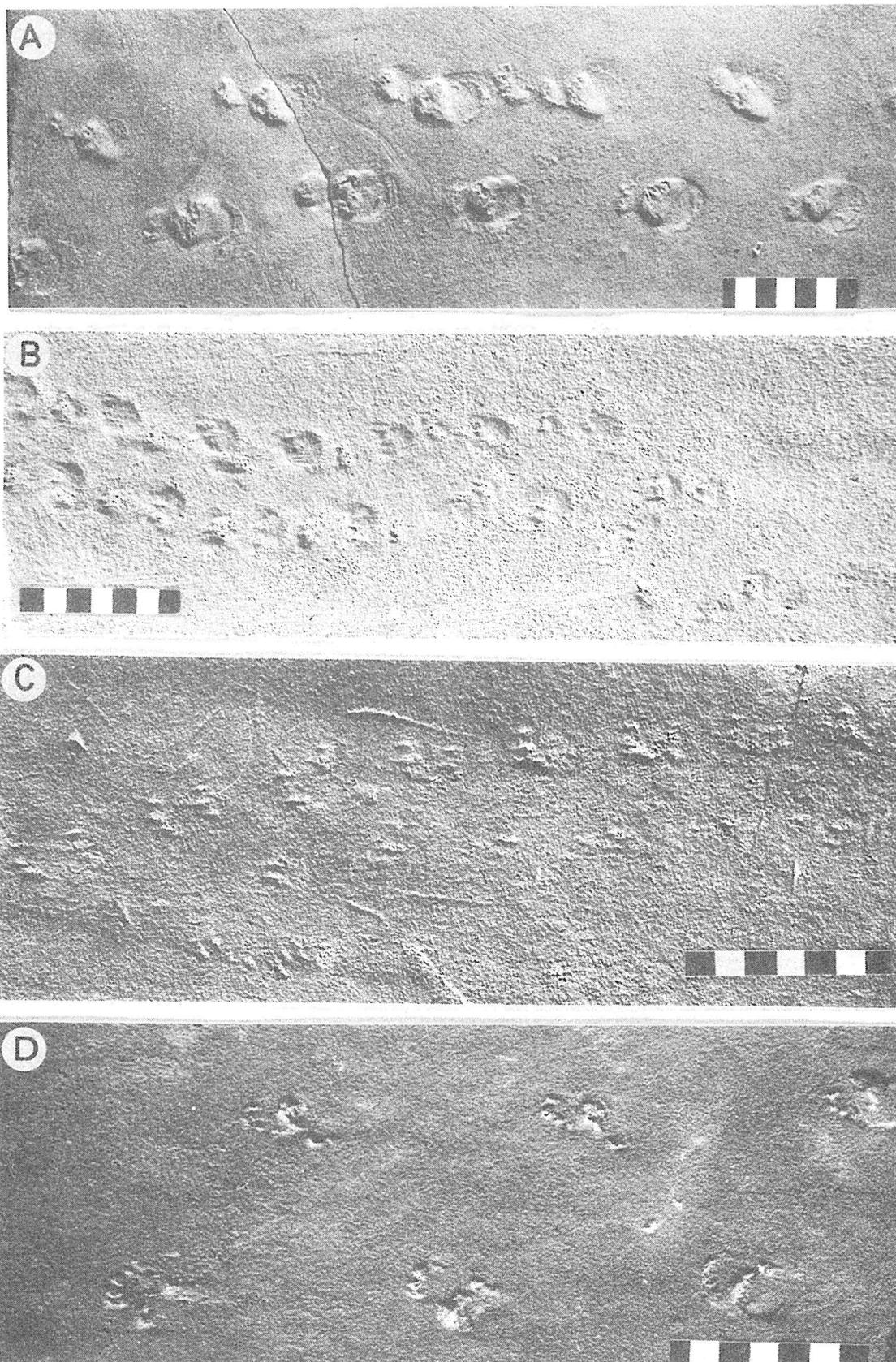


Abb. 26: *Chelichnus bucklandi*  
 in verschiedenen Gangarten und Überlieferungsvarianten - plantigrad bis digitigrad, Corncockle und  
 Locharbriggs Sandstones, Dumfries und Galloway. Maßstab in cm.  
 A - DUM B. B - RSM 1875.28.11 (Original zu JARDINE 1853, Taf. 8). C - RSM 1875.28.29.  
 D - DUM 6 (Typus von „*Prochirotherium truckelli*“ DELAIR, 1966).

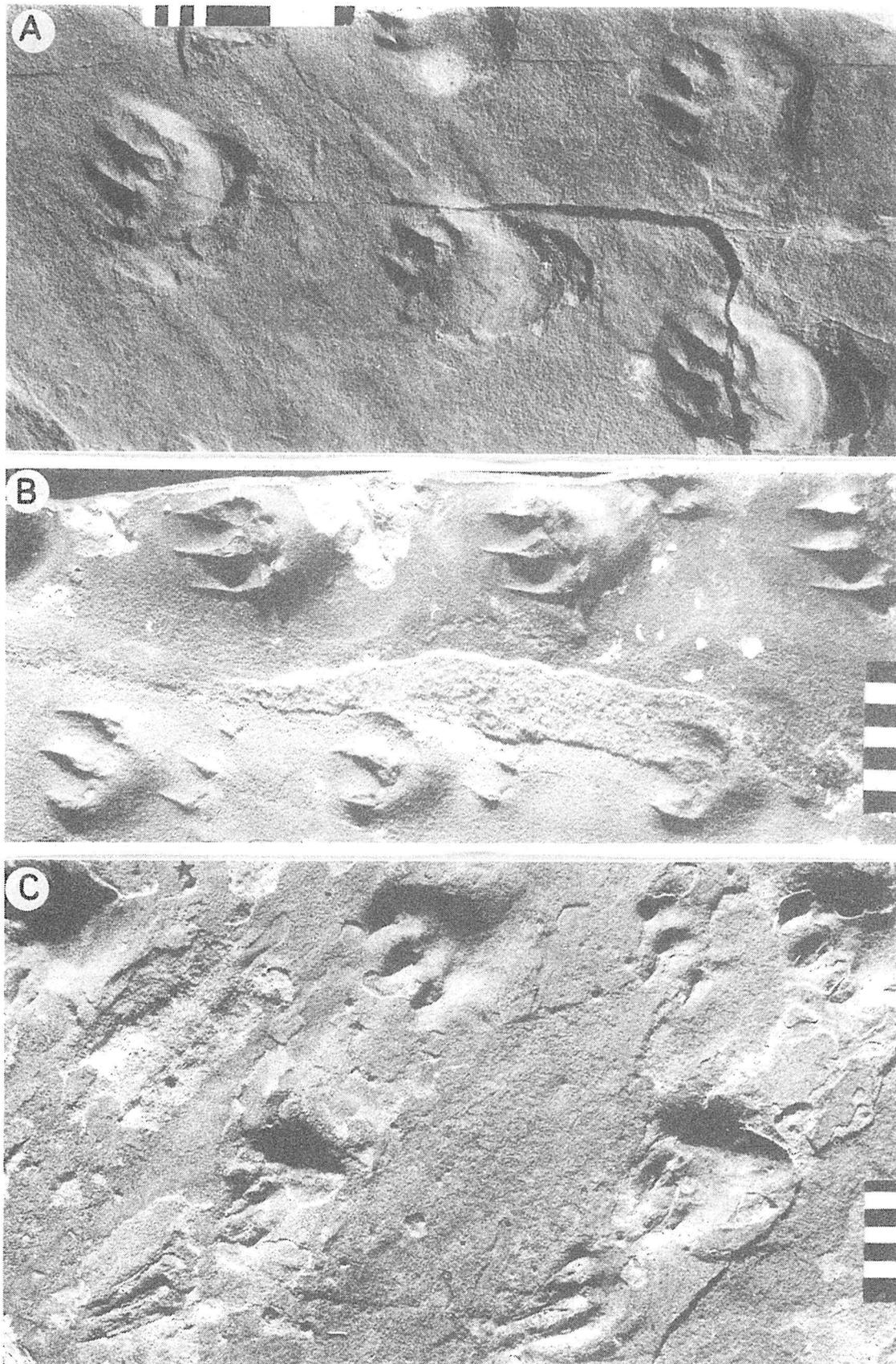


Abb. 27: *Chelichnus gigas*  
 Corncockle und Locharbriggs Sandstones von Dumfries und Galloway, SW-Schottland und Äquivalente aus dem Coconino Sandstone, Grand Canyon, Arizona. Maßstab in cm.  
 A - RSM 1875.28.22 (Typus von „*Herpetichnus robustus*“ DELAIR, 1966).  
 B - USNM 11502, Typus von *Barypodus tridactylus* GILMORE, 1927.  
 C - USNM 11505, Typus von *Barypodus metzeri* GILMORE, 1927.

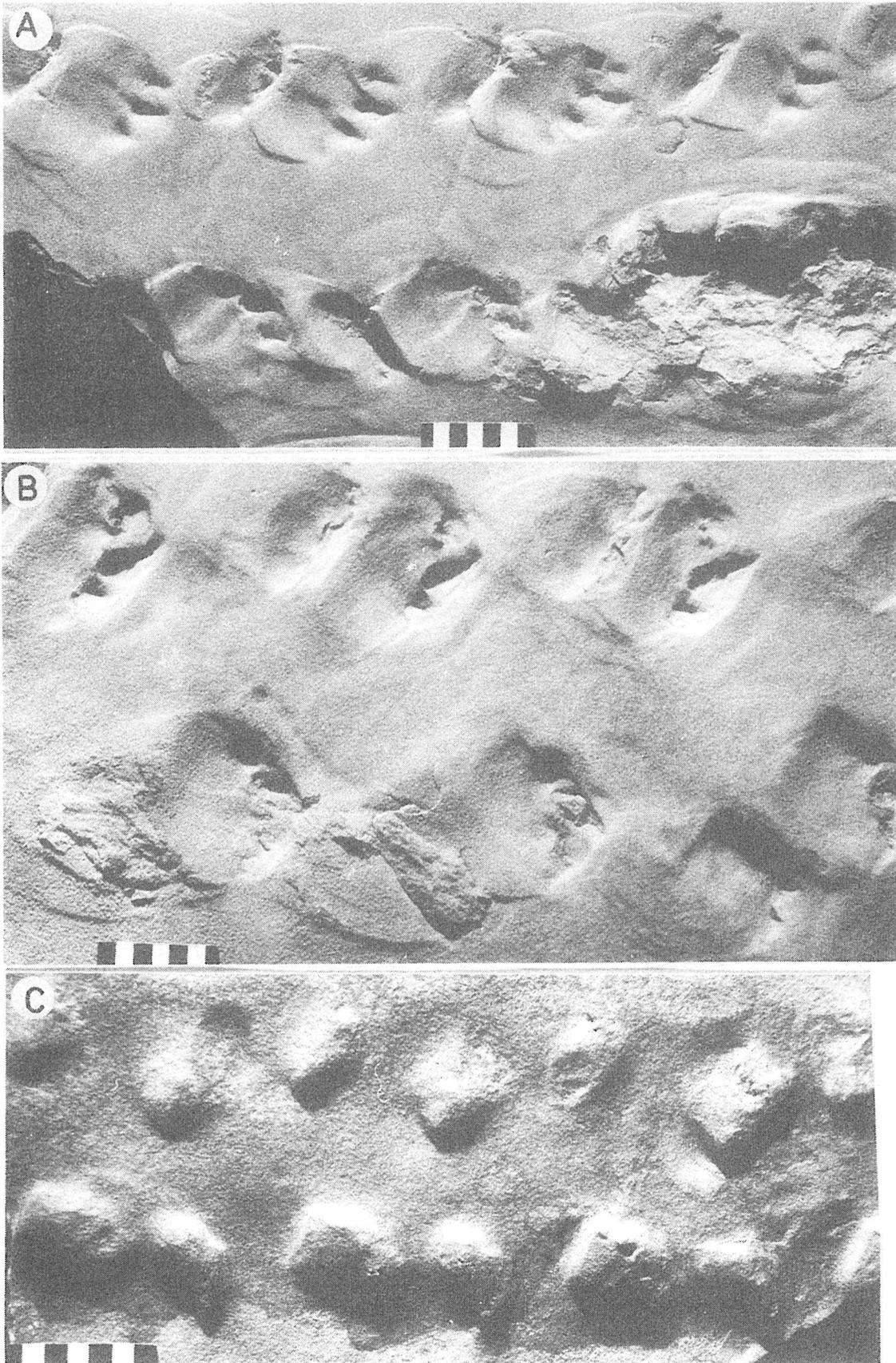


Abb. 28: *Chelichnus gigas*

Äquivalente aus dem Coconino Sandstone, Grand Canyon, Arizona. Maßstab in cm.

A - USNM 1135, Typus von *Agostopus matheri* GILMORE, 1926.

B - USNM 11509, Typus von *Agostopus medius* GILMORE, 1927.

C - USNM 11137, Typus von *Baropezia eakini* GILMORE, 1926.

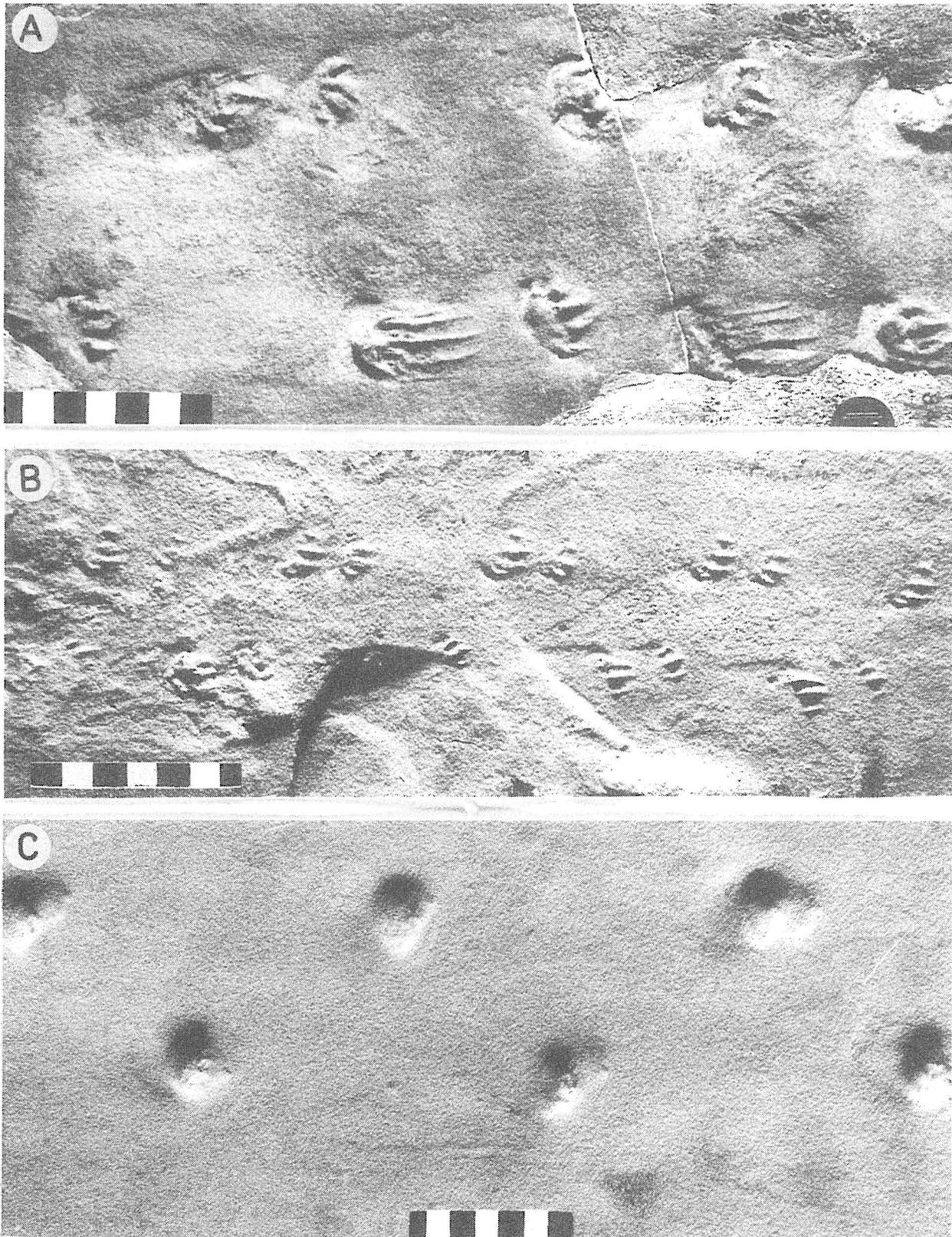


Abb. 29: *Chelichnus bucklandi* (= *Laoporus*)

aus dem Coconino Sandstone, Grand Canyon, Arizona. Maßstab in cm.

A - USNM 8422, Paratypus von *Laoporus nobeli* LULL, 1918, Zehen durch Schleifspuren verschieden lang.

B - USNM 11146, Typus von *Nanopus merriami* GILMORE, 1926, digitigrade Überlieferung, z.T. nur tridactyl.

C - USNM 11143, Typus von *Palaeopus regularis* GILMORE, 1926, schnellere Gangart, Eindruckdetails bzw. einzelne Zehen kaum sichtbar.

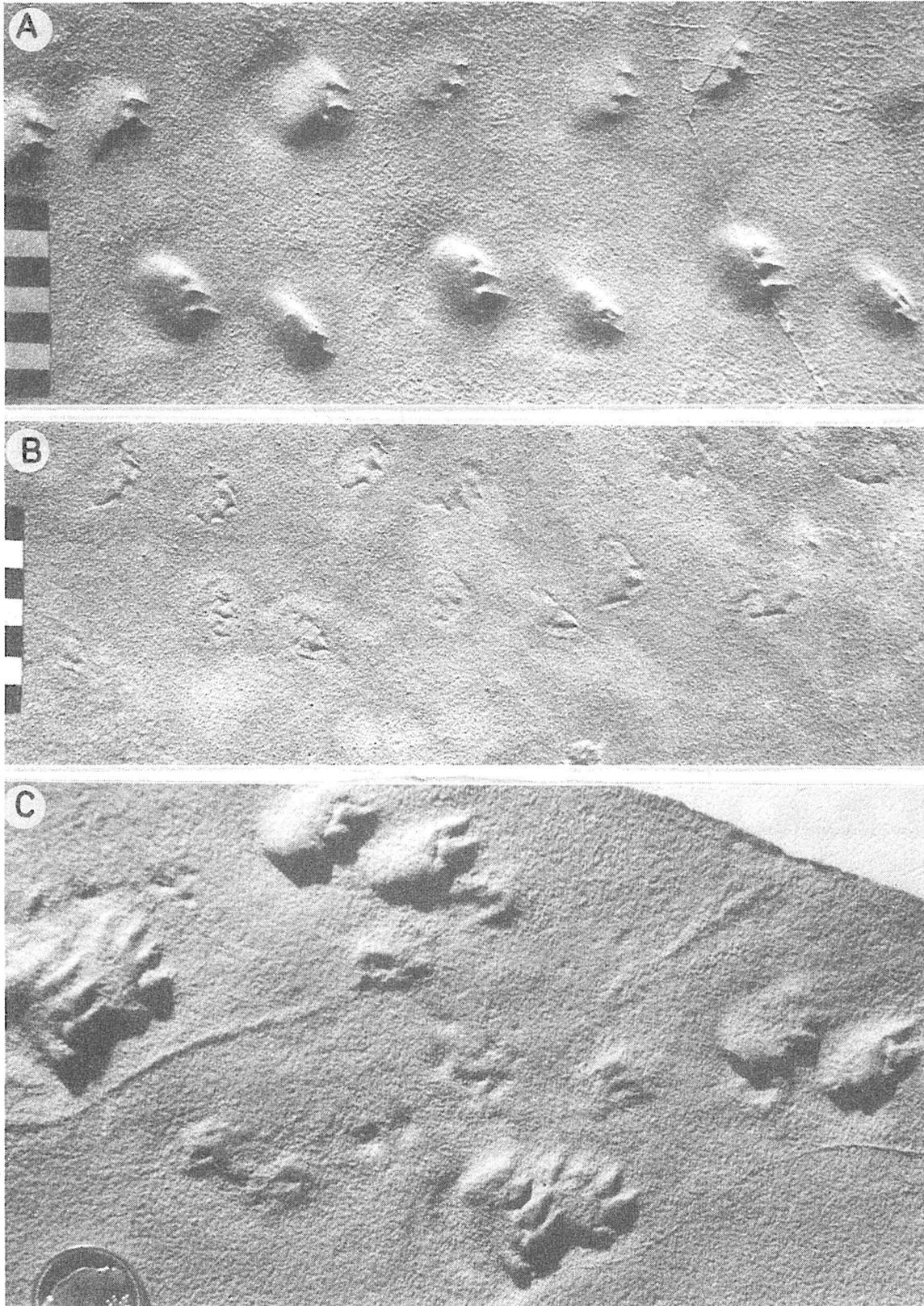


Abb. 30: *Chelichnus bucklandi* (= *Laoporus*)  
 aus dem Coconino Sandstone, Grand Canyon, Arizona. Maßstab in cm, bzw. Münze 2 cm Ø.  
 A - USNM 11148, tridactyle plantigrade Eindrücke von mittlerer Eindrücktiefe.  
 B - USNM - 11147, sehr flache, tridactyle bis tetradactyle Eindrücke.  
 C - Alf Museum, vollständige pentadactyle Eindrücke.

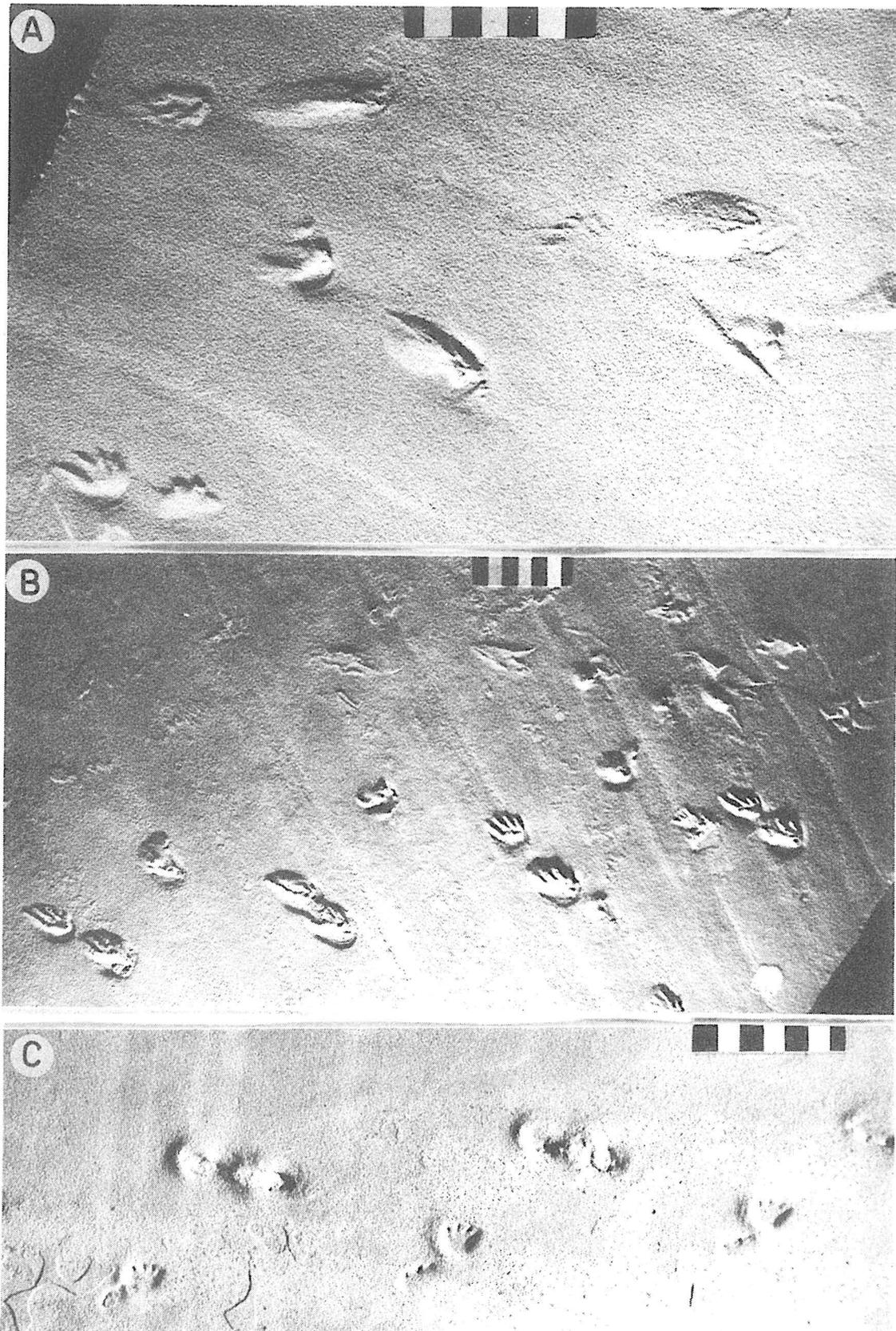


Abb. 31: *Chelichnus bucklandi* (= *Laoporus* bzw. *Dolichopodus*)  
 aus dem Coconino Sandstone, Grand Canyon, Arizona. Maßstab in cm.  
 A - MNA.V 3340, schnelle Gangart auf relativ ebener Sandfläche.  
 B - MNA.V 3335, Fährtenverlauf diagonal an leicht geneigtem Dünenhang.  
 C - MNA.V ohne Nr., Fährtenverlauf quer zu relativ steilem Dünenhang.



Abb. 32: *Chelichnus duncani* (= *Barypodus gravis*)  
 Cornberg-Sandstein, Hessen, IC 69 (Museum Rotenburg). Die jeweils folgenden rechten und linken Hand-Fuß-Sets sind auf einer Linie angeordnet, bedingt durch die Laufrichtung schräg aufwärts am Dünenhang (teilweise werden für diese Anordnung auch Deutungen als Schwimmspuren bei seitlicher Strömung diskutiert). Aquatisches Environment entfällt jedoch für die *Laoporus*-Ichnofazies. Maßstab in cm.

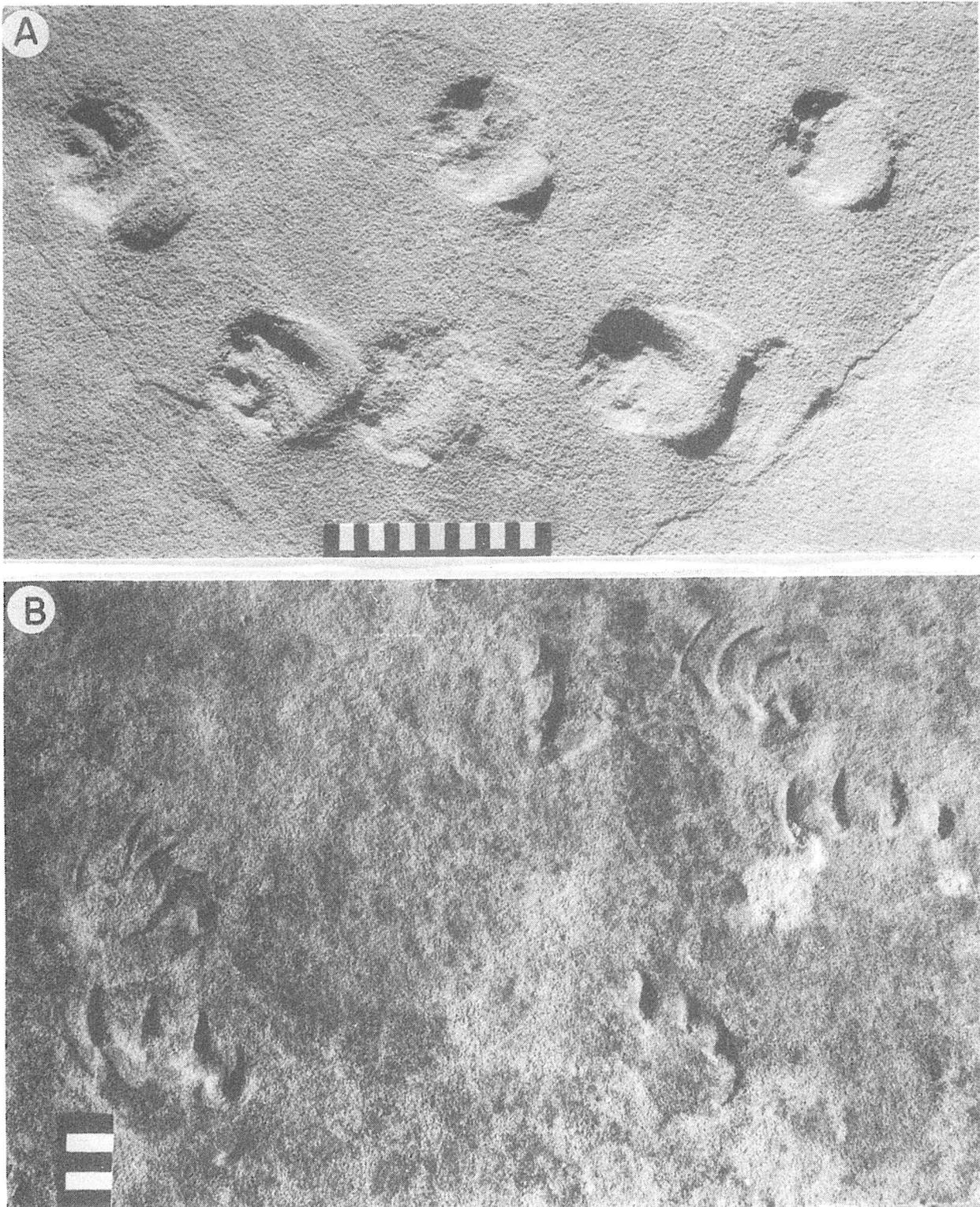


Abb. 33: *Chelichnus duncani*  
 in plantigrader und digitigrader Erhaltung, Cornberg-Sandstein, Hessen. Maßstab in cm.  
 A - IC ohne Nr. (Museum Rotenburg), Laufrichtung schräg hangaufwärts.  
 B - IC 47 (Sandsteinmuseum im Kloster Cornberg).

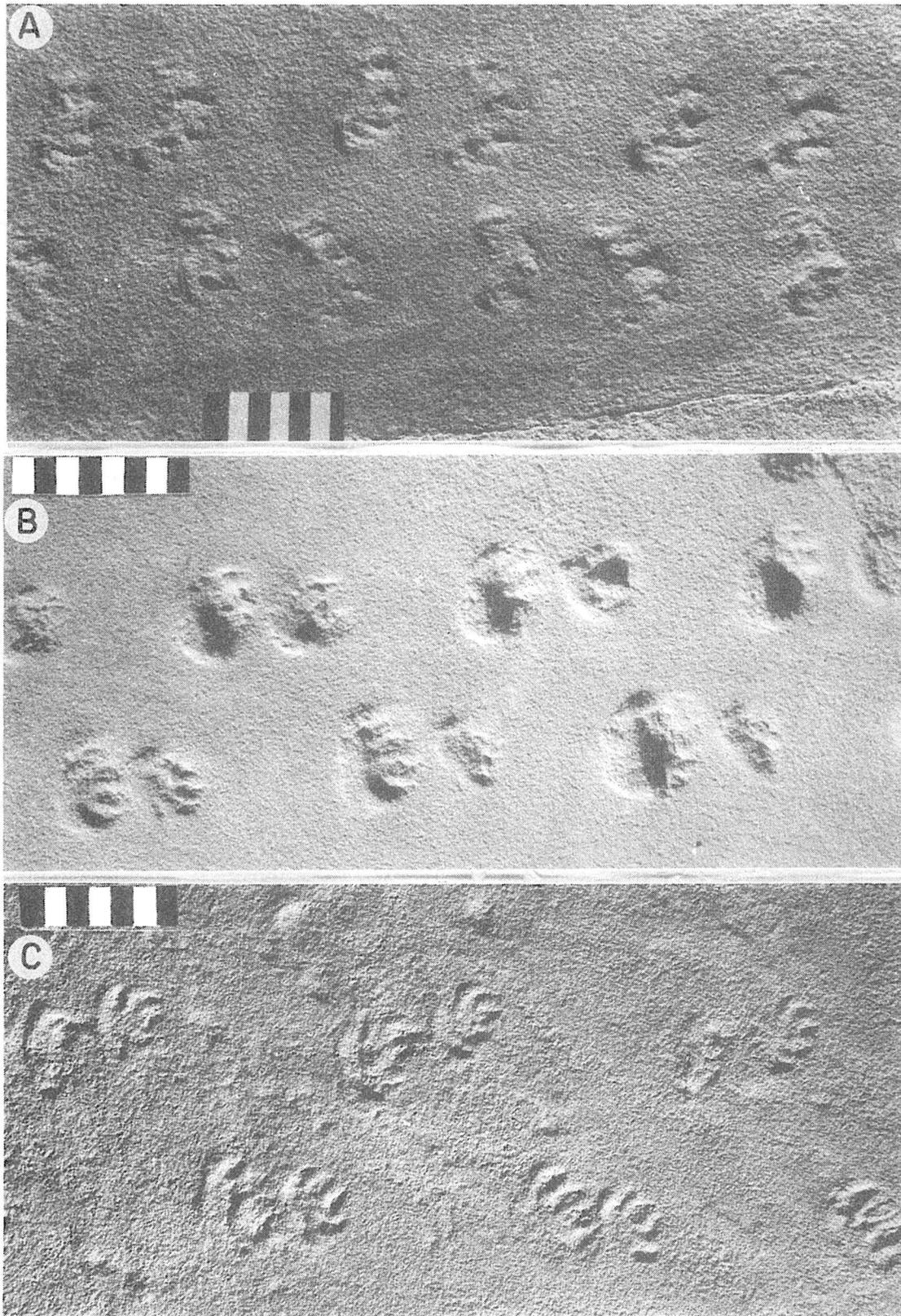


Abb. 34: *Chelichnus duncani*

verschiedene Erhaltungsformen aus dem Cornberg-Sandstein, Hessen. Maßstab in cm.

- A - Typus von *Harpagichnus acutum* SCHMIDT, 1959, extrem digitigrade Überlieferung bei relativ langsamem Gang, IC 58 (Museum Rotenburg).
- B - Typus von *Phalangichnus alternans* SCHMIDT, 1959, digitigrad, alternierende Anordnung der Hand-Fuß-Sets, IC 64 (Museum Rotenburg).
- C - Typus von *Palmichnus renisum* SCHMIDT, 1959, digitigrad mit extramorphologisch, gangbedingt verlängerten, z.T. gekrümmten Zehenenden (Sammlung Geol.-Paläont. Institut, Marburg).

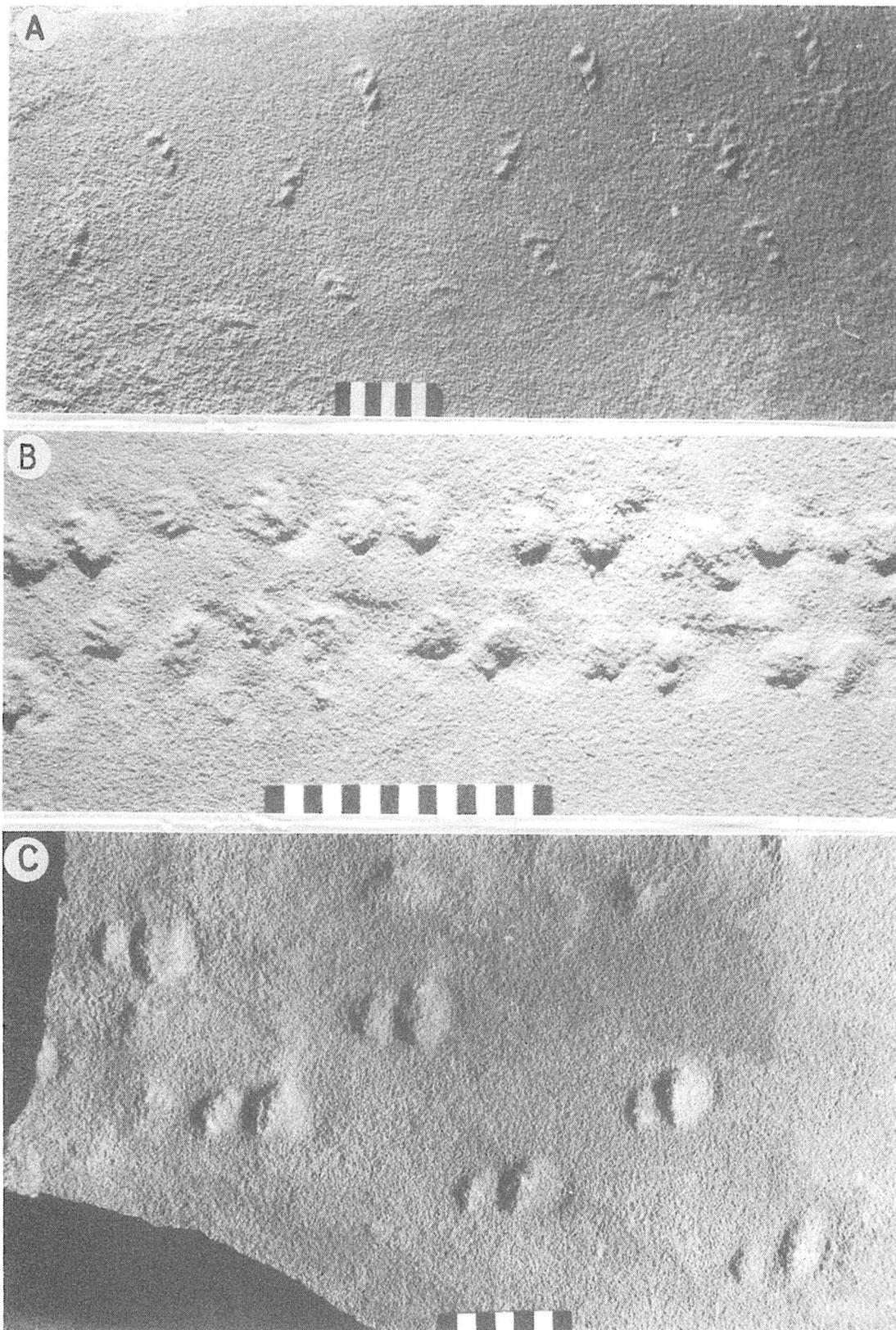


Abb. 35: *Chelichnus duncani* und *C. bucklandi*

verschiedene Erhaltungsformen aus dem Cornberg-Sandstein, Hessen. Maßstab in cm.

A - Typus von *Phalangichnus simulans* SCHMIDT, 1959, extrem digitigrade Überlieferung, IC 62 (Museum Rotenburg).

B - Fährte mit plantigrader Überlieferung, teilweise gut sichtbaren Zehen, entstanden am Dünenhang, IC 71 (Museum Rotenburg), vgl. Abb. 3.

C - Fährte mit plantigrader Überlieferung, Zehen kaum sichtbar, Handeindrücke leicht von den Füßen übertreten, IC 175 (Sandsteinmuseum im Kloster Cornberg, Sammlung MÖLLER).



Abb. 36: *Chelichnus bucklandi*

Cornberg-Sandstein, Hessen IC 28 (Geol.-Paläont. Institut Göttingen, Original zu SCHMIDT 1959: Abb. 18). Das Fährtenmuster ist erheblich modifiziert durch die Bewegung des kleinen Tieres quer zum relativ steilen Dünenhang. Die Zehen weisen aufwärts und die Bewegung erfolgte seitwärts.

Prägung der Eindrücke durch eine Laufrichtung schräg aufwärts am Dünenhang entstanden ist. Die Fährte eines gleichen Tieres, auf derselben Fläche etwa senkrecht den Dünenhang aufwärts verlaufend, zeigt „normales“ *Chelichnus*-Muster, und die Eindrücke liegen als Folge des Anstiegs sehr dicht beieinander und sind relativ digitigrad (IC 71).

Diagonal ansteigend verlaufende Fährten an Dünenhängen erkennt man generell an einer Position der jeweiligen rechten und linken Hand-Fuß-Sets auf einer Linie. Diese lineare Ausrichtung ist entweder rechts oder links orientiert. Der Hand-Fuß-Set einer Seite kann verrutschte Zehen zeigen. Je nach Neigung des Hanges und der Laufrichtung zum Anstieg sind diese Erscheinungen wechselnd intensiv ausgeprägt. Ein weiterer Hinweis auf die Laufrichtung relativ zum Anstieg des Hanges sind die Rückschubhäufchen. Sie liegen wechselnd lateral hinter den Eindrücken. Extremen Einfluß auf das Fährtenmuster kann die Hangneigung bei kleinen Formen wie *Chelichnus bucklandi* haben (Abb. 36).

Analoge Fährtenmuster kennt man von *Laoporus* aus den Coconino und DeChelly Sandstones von Arizona (LOCKLEY & HUNT 1995a: 40, Fig. 2.5; MORALES & HAUBOLD 1995: Fig. 2-6).

### 3.6.3 Zusammenfassung zu *Chelichnus*

Die weitgehend extramorphologischen Eindrücke und Fährten von *Chelichnus* stellen für die ichnotaxonomische Bewertung einen Grenzfall dar. Eine Restriktion des Taxons auf äolische Sandsteine des Perms sollte als möglicher und notwendiger Kompromiß akzeptiert werden. Das steht im Konsens mit der von LOCKLEY et al. (1994) definierten *Laoporus* Ichnofazies.

Bei formalistischer Handhabung hätte man im ungünstigsten Falle *Chelichnus* (= *Laoporus*) eine Generalpriorität im Perm und teilweise im gesamten Permokarbon einzuräumen. Denn man darf davon ausgehen, daß die meisten permischen terrestrischen Tetrapoden in einer äolischen Fazies *Chelichnus*-gleiche, das bedeutet extramorphologisch veränderte merkmalsarme Fährtenstrukturen hinterlassen haben würden. Um es am Beispiel nochmals zu betonen: Diese Übereinstimmung ist eine extramorphologische und faziesbedingte Deformation, die anatomisch verschiedene Fußstrukturen in den Eindrücken unter Merkmalsverlusten möglicherweise gleich aussehen läßt. In äolischen Sanden können verschiedenartige Tetrapoden nahezu gleiche Eindrucksbilder hinterlassen. Das Fährtenmuster hängt zwar primär von den Körperproportionen ab, es wird aber weit mehr von Bewegungsabläufen kontrolliert, welche unter den Konditionen der *Laoporus* Ichnofazies geradezu abnorm sein können. Im Ergebnis sind die primären und sekundären Ichnotaxobasen der Fährten in den Corncockle, Locharbriggs, Coconino, DeChelly und Cornberg Sandsteinen unterrepräsentiert.

## 4 Schlußfolgerungen und Hinweise zur Diversität permischer Ichnofaunen

Unterschiedliche ichnotaxonomische Prinzipien bei der Wertung der Merkmale, oft verbunden mit unzureichender Berücksichtigung extramorphologischer Komponenten, haben im Perm zu divergierenden Bewertungen der Ichnocoenosen von Tetrapoden geführt. Das bedeutet, faunistische und in deren Folge auch stratigraphische Auswertungen können subjektiv beeinflusst und geradezu manipuliert werden. BOY & FICHTER (1988b) haben die Frage formuliert: „Ist die stratigraphische Verbreitung der Tetrapodenfährten im Rotliegenden ökologisch beeinflusst?“

Die Frage und auch die Antwort - daß die biostratigraphische Zonengliederung nach Tetrapodenfährten nicht auf ökologischen und klimatischen Veränderungen, sondern auf großräumigen Faunenwanderungen beruhen (BOY & FICHTER 1988b: 882) - sind wohl zu modifizieren. Denn

1. das Erkennen einer stratigraphischen Verbreitung setzt zunächst eine Analyse voraus und
2. diese basiert vielfach auf Bestimmungen, in denen fazieskontrollierte Extramorphologie enthalten sein kann.

Unter den gegebenen Prämissen lautet die Antwort:

Die stratigraphische Bewertung ist ohne Beachtung ökologisch und faziell kontrollierter extramorphologischer Einflüsse zunächst im wesentlichen nur nomenklatorisch geprägt!

Unübersehbar besteht in vielen Studien eine Tendenz zu Überinterpretationen unter Verdrängung der Tatsache, daß zum Teil unangemessene Kriterien die Grundlage faunistischer und stratigraphischer Resultate sind. Aus den (Über-)Interpretationen, welche eine hohe Diversität der Ichnofaunen aufzeigen, resultiert eine Erwartungshaltung für weitere Studien an Tetrapodenfährten. In der Realität können aber die Aussagen späteren kritischen Analysen nicht immer standhalten. Die Qualität der Ergebnisse hängt von den verfügbaren Taxobasen und deren Bewertung ab. Der Rang der Merkmale von Tetrapodenfährten wird bestimmt von der taxonomisch-systematischen Zielstellung. Das ist bei Tetrapodenfährten die Relation zur Wirbeltierklassifikation. Höchste taxonomische Wertigkeit haben damit die unmittelbar in der Morphologie der Eindrücke reflektierten anatomischen Strukturen. Ihnen nachgeordnet ist das Fährtenmuster. Alle anderen Merkmale gehen in steigender Tendenz auf extramorphologische Einflüsse zurück, und diese können die

Eindruckmorphologie und das Fährtenmuster überprägen. Das bedeutet: **Je stärker die Überprägung, um so geringer ist die Relevanz zur Anatomie und zur Klassifikation der Wirbeltiere und umgekehrt.**

Die Ichnotaxa und die resultierende Faunenanalyse nach Tetrapodenfährten sind daran zu messen. Bei sedimentologisch- oder verhaltensbedingtem Ausfall der Merkmale ersten Ranges reflektieren Ichnotaxa nur noch Verhaltensmuster bis Fazieseinflüsse. Werden nur solche Kriterien zugrunde gelegt, steigt das Potential der ichnotaxonomischen Differenzierung und die Anzahl der Ichnogenera und Ichnospezies exponentiell. Die Voraussetzung einer anatomischen Deutung derartiger Ichnotaxa entfällt. Damit entfallen aber auch die Grundlagen für

- die Gültigkeit der zoologischen Nomenklaturregeln,
- die Möglichkeit der Analyse von Synonymen nach diesen Regeln,
- eine faunistische Interpretation und
- eine biostratigraphische Auswertung.

Mit dem Grad des zunehmenden Fehlens von anatomisch kontrollierten Merkmalen verringern sich Gültigkeit und Anwendbarkeit der zoologischen Nomenklatur, der Interpretation und Biostratigraphie. Wie zuvor bei den Beschreibungen der Ichnogenera demonstriert, sind sogenannte Phantom-Taxa unkontrolliert mehrdeutig. Das verbreitete Bestreben, Taxa, inclusive Phantom-Taxa, zu benennen, zu interpretieren und zu vergleichen, hat dazu geführt, daß die Nomenklatur und Aussagemöglichkeit nach Tetrapodenfährten immer unklarer geworden ist. Nur wenn man sich bei der Analyse derartiger Ichnofossilien bzw. Taxa auf die Merkmalswertigkeit ihrer Verursacher konzentriert, kann man tragfähige faunistische Hinweise erwarten. Es geht auch bei der Ichnotaxonomie der Tetrapodenfährten nicht allein um die Quantität, sondern um die Qualität der separierten Taxa. Das ist ein Punkt, der bei der Neueinführung von Taxa gern übersehen wird. Dabei ist gerade die übertriebene Zahl von Gattungen und Arten der Transparenz und Akzeptanz paläontologischer und ganz besonders palichnologischer Ergebnisse abträglich.

Ein Beispiel bietet die Korrelation der extramorphologischen Deformation der Eindrücke zu deren Größe. Die Deformation nimmt speziell unter 30 mm Fußlänge zu. Bei 20 mm - 15 mm, gleichsam an der Untergrenze der Erhaltbarkeit der Fußindrücke von Tetrapoden im Sediment, erreicht die Variabilität der Überlieferung ein Maximum. Es resultiert eine Scheindiversität vieler Ichnocoenosen in diesem Bereich. Für die kleinsten Ichnotaxa *Batrachichnus salamandroides* und *Chelichnus bucklandi* kommen als mögliche Synonyme etwa 50 Phantom-Taxa in Betracht. Das ist eine unnatürliche Grauzone, sowohl in Relation zu dem morphologischen Spektrum der Eindrücke als auch zu der faunistischen Situation kleiner Tetrapoden entsprechender Environments im Perm.

Die extramorphologischen Deformationen lassen überdies die Möglichkeit zu, eine nahe Verwandtschaft der Erzeuger und sogar eine ichnotaxonomische Identität von *Batrachichnus salamandroides* und *Chelichnus bucklandi* zu erwägen. Nur *B. salamandroides* ist morphologisch nach Eindrücken klar genug definiert, nicht aber *C. bucklandi*. Die Entscheidung kann nach der Anzahl der Handzehen getroffen werden. *Batrachichnus* ist 4-zehig. *C. bucklandi* ist nach vollständigen Eindrücken 5-zehig, wie auch der größere *C. duncani*. Lediglich unvollständige Eindrücke lassen die Handeindrücke 3- bis 4-zehig erscheinen.

Ein seltener Beleg ist von einer Platte aus dem Tambach-Sandstein mit einer Fährte von *Ichniotherium cottae* bekannt (Abb. 2), welche extramorphologische Übergänge zeigt, die der Erhaltung einer *Chelichnus*-Fährte dieser Dimension entsprechen, etwa *Chelichnus gigas*.

Der dargelegte Zusammenhang erlaubt folgende Konstruktion: Das erste benannte Ichnotaxon aus dem Perm ist *Chelichnus*. Angesichts der Möglichkeit, daß unter entsprechenden Faziesbedingungen auch die Erzeuger von *Ichniotherium*, *Batrachichnus*, *Dimetropus*, *Limnopus* und *Amphisauropus* sehr ähnliche Fährten und Eindruckbilder wie *Chelichnus* hinterlassen haben könnten, hätte bei nomenklatorisch formalistischem Verfahren *Chelichnus* die Priorität für die Mehrzahl permischer Tetrapodenfährten. Aus dieser formal logischen und zugleich paläobiologisch widersinnigen Konstellation wird die Fragwürdigkeit von Phantom-Taxa überdeutlich und zugleich das Gebot, der primären Konzentration auf die anatomisch begründeten Ichnotaxobasen, welche in den Details der Eindrücke sichtbar sind.

Eine Analyse der faunistischen Diversität führt bei Nichtbeachtung des Spektrums der Extramorphologie, wie sie explizit an *Chelichnus* demonstriert werden kann, zum Chaos. Das bedeutet für die Ichnotaxonomie die biologisch absurde Entscheidung zwischen Alles oder Nichts. Entweder gehört alles zu *Chelichnus*, oder die Zahl möglicher Ichnotaxa nach Maßgabe extramorphologischer Erscheinungen ist unendlich. Wie absurd dies ist, beweisen die optimalen Erhaltungen, auf denen die Definitionen von *Batrachichnus*, *Limnopus*, *Amphisauropus*, *Dromopus* und *Dimetropus* basieren. Sie sind unverwechselbar und osteologisch korreliert, ganz im Gegensatz zu *Chelichnus*. Diese Demonstration ist das Anliegen der Arbeit, und sie ist zugleich Hinweis auf einen Sinn weiterer Studien an permischen Tetrapodenfährten.

**Dank**

Der Verfasser dankt der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Förderung der Thematik in den letzten Jahren und dem New Mexico Museum of Natural History, Albuquerque, sowie dem US National Museum Washington für die Möglichkeit, Permfährten aus dem Südwesten der Vereinigten Staaten im Spätsommer 1994 studieren zu können.

**Literatur**

- ANDREAS, D. & HAUBOLD, H. (1975): Die biostratigraphische Untergliederung des Autun (Unteres Perm) im mittleren Thüringer Wald.- *Schriftenr. Geol. Wiss.*, **3**: 5-86; Berlin.
- BAIRD, D. (1952): Revision of the Pennsylvanian and Permian footprints *Limnopus*, *Allopus* and *Baropus*.- *J. Paleont.*, **26**: 832-840.
- BAIRD, D. (1965): Footprints from the Cutler Formation.- *U.S. Geol. Surv. Prof. Paper*, **503**: 47-50; Washington.
- BOY, J. A. & FICHTER, J. (1988a): Zur Stratigraphie des höheren Rotliegenden im Saar-Nahe-Becken (Unter-Perm; SW-Deutschland) und seiner Korrelation mit anderen Gebieten.- *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, **176**: 331-394; Stuttgart.
- BOY, J. A. & FICHTER, J. (1988b): Ist die stratigraphische Verbreitung der Tetrapodenfährten im Rotliegenden ökologisch beeinflusst?- *Z. geol. Wiss.*, **16**: 877-883; Berlin.
- BROMLEY, R. G. (1996): *Trace Fossils, Biology, Taphonomy and Applications*.- XII +361 S.; London (Chapman & Hall).
- BUTTS, E. (1891): Recently discovered foot-prints of the Amphibian age in the Upper Coal Measure group of Kansas City, Missouri.- *Kansas City Sci.*, **5**: 17-19.
- CEOLONI, P., CONTI, M. A., MARIOTTI, N., MIETTO, P. & NICOSIA, U. (1988): Tetrapod footprint faunas from southern and central Europe.- *Z. geol. Wiss.*, **16**: 895-906; Berlin.
- CHESNUT, D. R., BAIRD, D., SMITH, J. H. & LEWIS, R. Q. (1994): Reptile trackways from the Lee Formation (Lower Pennsylvanian) of south-central Kentucky.- *J. Paleont.*, **68**: 154-158; Lawrence.
- CONTI, M. A., LEONARDI, G., MARIOTTI, N. & NICOSIA, U. (1977): Tetrapod footprints of the Val Gardena Sandstone (North Italy). Their paleontological, stratigraphic and paleoenvironmental meaning.- *Palaeontogr. Italica*, **70** [n.ser. 40]: 1-79; Roma.
- COTTON, W. D., HUNT, A. P. & COTTON, J. E. (1995): Paleozoic vertebrate tracksites in eastern North America.- In: LUCAS, S. G. & HECKERT, A. B. (eds.): *Early Permian footprints and facies*.- *New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.*, **6**: 189-211; Albuquerque.
- DELAGE, A. (1912): Empreintes de pieds de grands quadrupèdes dans le Permien Inferieur de l'Hérault.- *Mém. Sect. Sci.*, ser. 4, **4**: 221-267; Montpellier.
- DELAIR, J. B. (1966): Fossil footprints from Dumfriesshire, with description of new forms from Annandale.- *Trans. Dumfries & Galloway Nat. Hist. Soc.*, **43**: 14-30; Dumfries.
- DEMATHIEU, G. (1970): Les empreintes de pas de vertébrés du Trias de la bordure Nord-Est du Massif Central.- *Cahiers de Paleontologie*, **211** S.; Paris (Ed. Centre National de la Recherche Scientifique).
- DEMATHIEU, G. R., GAND, G. & TOUTIN-MORIN, N. (1991): La palichnofaune des bassins permien Provençaux.- *Geobios*, **25**: 19-54; Lyon.
- DEMATHIEU, G. R. & HAUBOLD, H. (1974): Evolution und Lebensgemeinschaft terrestrischer Tetrapoden nach ihren Fährten in der Trias.- *Freiberger Fösch.-H.*, **C 298**: 51-72; Leipzig.
- DUNCAN, H. (1831): An account of the tracks and footmarks of animals found impressed on sandstone in the quarry of Corncockle Muir, in Dumfiesshire.- *Trans. Roy. Soc.*, **11**: 194-209; Edinburgh.
- DOZY, J. J. (1935): Einige Tierfährten aus dem unteren Perm der Bergamasker Alpen.- *Paläont. Z.*, **17**: 45-55; Berlin.
- ELLENBERGER, P. (1972): Contribution à la classification des Pistes de Vertébrés du Trias: Les types du Stormberg d Afrique du Sud (I).- *Palaeovertebrata, Mem. Extraordinaire 1972*: 1-104; Montpellier.
- ELLENBERGER, P. (1974): Contribution à la classification des Pistes de Vertébrés du Trias: Les types du Stormberg d Afrique du Sud (II: le Stormberg Superieur - I. Le binome de la zone B/1 ou niveau de Moyeni: ses biocénoses).- *Palaeovertebrata, Mem. Extraordinaire 1974*: 1-141; Montpellier.
- ELLENBERGER, P. (1983): Sur la zonation ichnologique du Permien moyen (Saxonien) et du Permien inferieur (Autunien) du bassin de Lodève (Hérault).- *Compt. Rend. Acad. Sci.*, ser. 2, **297**: 553-558; Paris.
- ELLENBERGER, P. (1984): Donnees complementaires sur la zonation ichnologique du Permien du Midi de la France (Bassins de Lodève, Saint-Affrique et Rodez).- *Compt. Rend. Acad. Sci.*, ser. 2, **299**: 581-586; Paris.
- FICHTER, J. (1983a): Tetrapodenfährten aus dem saarpfälzischen Rotliegenden (? Ober-Karbon - Unter-Perm; Südwest-Deutschland) 1.- *Mainzer geowiss. Mitt.*, **12**: 9-121; Mainz.
- FICHTER, J. (1983b): Tetrapodenfährten aus dem saarpfälzischen Rotliegenden (? Ober-Karbon - Unter-Perm; Südwest-Deutschland) 2.- *Mainzer naturwiss. Archiv*, **21**: 125-186; Mainz.

- FICHTER, J. (1984): Neue Tetrapodenfährten aus den saarpfälzischen Standenbühl-Schichten (Unter-Perm; SW-Deutschland). - *Mainzer naturwiss. Archiv*, **22**: 211-229; Mainz.
- FICHTER, J. (1994): Permische Saurierfährten. - *Philippia*, **7**: 61-82; Kassel.
- FRITSCH, A. (1895): Über neue Wirbeltiere aus der Permformation Böhmens nebst einer Übersicht der aus derselben bekannt gewordenen Arten. - *Sitz.-ber. Böhm. Ges. Wiss., math.-nat. Kl.*, **52**: 1-17; Prag.
- FRITSCH, A. (1901): Die Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. - *Bd. 4* (3): 10 S.; Prag.
- FÜRSICH, F. T. (1974): Ichnotaxonomie *Rhizocorallium*. - *Paläont. Z.*, **48**: 16-28; Stuttgart.
- GAND, G. (1985): Significations paléobiologique et stratigraphique de *Limnopus zeilleri* dans le partie nord du bassin Permien de Saint-Affrique (Aveyron, France). - *Geobios*, **18**: 215-227; Lyon.
- GAND, G. (1986): Interpretations paléontologique et paléoécologique de quatre niveaux à traces de vertébrés observés dans l'Autunien du Lodévois (Hérault). - *Geologie de la France*, **2**: 155-176; Paris.
- GAND, G. (1987): Les traces de vertébrés tétrapodes du Permien français. - Thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences Naturelles, Université de Bourgogne, Edition Centre des Sciences de la Terre, 341 S.; Dijon.
- GAND, G. (1989): Essai de reconstitution paléoenvironnementale et paléoécologique d'une partie du nord du bassin de Lodève (Hérault) au Permien inférieur. - *Geologie de la France*, **4**: 17-30; Paris.
- GAND, G. (1993): La palichnofaune de vertébrés tétrapodes du bassin permien de Saint-Affrique (Aveyron): comparaisons et conséquences stratigraphiques. - *Geologie de la France*, **1**: 41-56; Paris.
- GAND, G. (1995): Le moulage des pistes de vertébrés tétrapodes du Permien du bassin de Lodève (France). Un exemple de collaboration Musée-Université. - *Bull. Soc. Hist. Natur.*, **150**: 29-39; Autun.
- GAND, G., DEMATHIEU, G. & BALLESTRA, F. (1995): La palichnofaune de vertébrés tétrapodes du Permien Supérieur de l'Esterel (Provence, France). - *Palaeontographica*, **A 235**: 97-139; Stuttgart.
- GAND, G. & HAUBOLD, H. (1984): Traces de vertébrés du Permien du bassin de Saint-Affrique (Description, datation, comparaison avec celles du bassin de Lodève). - *Rev. Géologie méditerranéenne*, **11** (4): 321-348; Marseille.
- GAND, G. & HAUBOLD, H. (1988): Permian tetrapod footprints in Central Europe, stratigraphical and palaeontological aspects. - *Z. geol. Wiss.*, **16**: 885-894; Berlin.
- GEINITZ, H. B. (1861): *Dyas I.* - 130 S.; Leipzig.
- GEINITZ, H. B. (1863): Beiträge zur Kenntnis der organischen Überreste in der *Dyas*. - *N. Jb. Min. Geol. Paläont.*, **1863**: 385-398; Stuttgart.
- GEINITZ, H. B. & DEICHMÜLLER, J. V. (1882): Die Saurier der unteren *Dyas* von Sachsen. - *Palaeontographica*, **29**: 1-46; Kassel.
- GILMORE, C. W. (1926): Fossil footprints from the Grand Canyon. - *Smithson. Miscell. Coll.*, **77** (9): 1-41; Washington.
- GILMORE, C. W. (1927): Fossil footprints from the Grand Canyon. II. - *Smithson. Miscell. Coll.*, **80** (3): 1-78; Washington.
- GILMORE, C. W. (1928): Fossil footprints from the Grand Canyon. III. - *Smithson. Miscell. Coll.*, **80** (8): 1-16; Washington.
- HARKNESS, R. (1851): Notice on some new footsteps in the Bunter Sandstone of Dumfriesshire. - *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **8**: 90-95; London.
- HAUBOLD, H. (1966): Therapsiden- und Rhynchocephalen-Fährten aus dem Buntsandstein Südthüringens. - *Hercynia, N.F.*, **3**: 147-183; Leipzig.
- HAUBOLD, H. (1970): Versuch der Revision der Amphibien-Fährten des Karbon und Perm. - *Freiberger Forsch.-H.*, **C 260**: 83-117; Leipzig.
- HAUBOLD, H. (1971a): Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium. - *Encyclopedia of Paleoherpology*, **18**: 1-124; Stuttgart.
- HAUBOLD, H. (1971b): Die Tetrapodenfährten des Buntsandsteins. - *Paläontol. Abh.*, **A IV**, 3: 395-548; Berlin.
- HAUBOLD, H. (1973): Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas. - *Freiberger Forsch.-H.*, **C 285**: 5-55; Leipzig.
- HAUBOLD, H. (1984): Saurierfährten. - 231 S.; Wittenberg (Ziemsen-Verlag). - [Die Neue Brehm-Bücherei, **479**]
- HAUBOLD, H. (1985): Stratigraphische Grundlagen des Stefan C und Rotliegenden im Thüringer Wald. - *Schriftenr. geol. Wiss.*, **23**: 1-111; Berlin.
- 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 (University Press).
- HAUBOLD, H., HUNT, A. P., LUCAS, S. G. & LOCKLEY, M. G. (1995a): Wolfcampian (Early Permian) vertebrate tracks from Arizona and New Mexico. - In: LUCAS, S. G. & HECKERT, A. B. (eds.): *Early Permian footprints and facies*. - *New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.*, **6**: 135-165; Albuquerque.
- HAUBOLD, H., LOCKLEY, M. G., HUNT, A. P. & LUCAS, S. G. (1995b): Lacertoid footprints from Permian dune sandstones, Cornberg and DeChelly Sandstones. - In: LUCAS, S. G. & HECKERT, A. B. (eds.): *Early Permian footprints and facies*. - *New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.*, **6**: 235-244; Albuquerque.

- HEYLER, D. & LESSERTISSEUR, J. (1963): Pistes de tétrapodes Permians dans la région de Lodève (Hérault).- Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., ser. C, Sci. de la Terre, 11: 125-220; Paris.
- HOLUB, V. & KOZUR, H. (1981): Revision einiger Tetrapodenfährten des Rotliegenden und biostratigraphische Auswertung der Tetrapodenfährten des obersten Karbon und Perm.- Geol. Paläont. Mitt., 11: 149-193; Innsbruck.
- HOPSON, J. A. (1995): Patterns of evolution in the manus and pes of non-mammalian therapsids.- J. Vertebr. Paleont., 15: 615-639; Lawrence.
- HUNT, A. P., LOCKLEY, M. G., LUCAS, S. G., MACDONALD, J. P., HOTTON, N. & KRAMER, J. (1993): Early Permian tracksites in the Robledo Mountains, south-central New Mexico.- New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull., 2: 23-31; Albuquerque.
- HUNT, A. P., LUCAS, S. G., HAUBOLD, H. & LOCKLEY, M. G. (1995): Early Permian (late Wolfcampian) tetrapod tracks from the Robledo Mountains, south-central New Mexico.- In: LUCAS, S. G. & HECKERT, A. B. (eds.): Early Permian footprints and facies.- New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull., 6: 167-180; Albuquerque.
- JARDINE, W. (1850): Note to Mr. HARKNESS paper „On the position of the impressions of footsteps in the Bunter Sandstone of Dumfriesshire“.- Ann. Mag. Nat. Hist., 6: 208-209; London.
- JARDINE, W. (1853): The Ichnology of Annandale.- 17 S.; Edinburgh.
- KUHN, O. (1963): Ichnia Tetrapodorum.- Foss. Catal. I, 101: 1-176; s-Gravenhage.
- LEONARDI, G. (1987): Glossary and Manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology.- 51 S.: Brasilia (Departamento Nacional da Producao Mineral).
- LOCKLEY, M. G. & HUNT, A. P. (1995a): Dinosaur tracks and other fossil footprints of the western United States.- 338 S.; New York (Columbia University Press).
- LOCKLEY, M. G. & HUNT, A. P. (1995b): Tracking theropods: not the same old story.- J. Vertebr. Paleont., 15, suppl. to No 3: 40A; Lawrence Ks.
- LOCKLEY, M. G., HUNT, A. P., HAUBOLD, H. & LUCAS, S. G. (1995): Fossil footprints in the DeChelly Sandstone of Arizona: with paleoecological observations on the ichnology of dune facies.- In: LUCAS, S. G. & HECKERT, A. B. (eds.): Early Permian footprints and facies.- New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull., 6: 225-233; Albuquerque.
- LOCKLEY, M. G., HUNT, A. P. & MEYER, C. A. (1994): Vertebrate tracks and the ichnofacies concept: implications for palaeoecology and palichnostratigraphy.- In: DONOVAN, S. K. (ed.): The Palaeobiology of Trace Fossils.- 241-268; Chichester (Wiley).
- LUCAS, S. G., ANDERSON, O. J., HECKERT, A. B. & HUNT, A. P. (1995): Geology of Early Permian tracksites, Robledo Mountains, south-central New Mexico.- In: LUCAS, S. G. & HECKERT, A. B. (eds.): Early Permian footprints and facies.- New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull., 6: 13-38; Albuquerque.
- LULL, R. S. (1918): Fossil footprints from the Grand Canyon of the Colorado.- Am. J. Sci., ser. 4, 45: 337-346; New Haven.
- MACDONALD, J. P. (1994): Earths first steps.- XIV + 290 S.; Boulder (Johnson Printing).
- MARSH, O. C. (1894): Footprints of vertebrates in the Coal Measures of Kansas.- Am. J. Sci., ser. 3, 48: 81-84; New Haven.
- MARTINO, R. L. (1991): *Limnopus* trackways from the Conemaugh Group (Late Pennsylvanian), southern West Virginia.- J. Paleont., 65: 957-972; Lawrence.
- MCKEEVER, P. M. & HAUBOLD, H. (1996): The reclassification of vertebrate trackways from the Permian of Scotland and related forms from Arizona and Germany.- J. Paleont. (In press)
- MOODIE, R. L. (1929): Vertebrate footprints from the Red Beds of Texas.- Amer. J. Sci., 97: 352-368; New Haven.
- MOODIE, R. L. (1930): Vertebrate footprints from the Red Beds of Texas II.- J. Geol., 38: 548-565; Chicago.
- MORALES, M. & HAUBOLD, H. (1995): Tetrapod tracks from the Lower Permian DeChelly Sandstone of Arizona: systematic description.- In: LUCAS, S. G. & HECKERT, A. B. (eds.): Early Permian footprints and facies.- New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull., 6: 251-261; Albuquerque.
- MÜLLER, A. H. (1954): Zur Ichnologie und Stratonomie des Oberrotliegenden von Tambach (Thüringen).- Paläont. Z., 28: 189-203; Stuttgart.
- MÜLLER, A. H. (1962): Zur Ichnologie, Taxiologie und Ökologie fossiler Tiere. Teil 1.- Freiburger Forsch.-H., C 151: 5-49; Berlin.
- NOPCSA, F. (1923): Die fossilen Reptilien.- Fortschr. Geol. Paläont., 2: 1-210; Berlin
- OWEN, R. (1842): Report on British fossil reptiles. 2.- Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci., 1841: 60-204; London.
- PABST, W. (1895): Thierfährten aus dem Rotliegenden.- Z. dt. geol. Ges., 47: 570-576; Berlin.
- PABST, W. (1908): Die Tierfährten in dem Rotliegenden Deutschlands.- Nova Acta Leopoldina, 89: 315-480; Halle.
- PARRISH, J. M. (1993): Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly.- J. Vertebr. Paleont., 13: 287-308; Lawrence.

- PATTERSON, R. P. (1971): Fossil trackways from the Upper Pennsylvanian Monongahela Formation in southeastern Ohio.- *Earth Science*, **24**: 181-185; Amsterdam.
- PEABODY, F. E. (1948): Reptile and amphibian trackways from the Moenkopi Formation of Arizona and Utah.- *Univ. California Publ., Bull. Dept. Geol. Sci.*, **27**: 295-468; Berkeley.
- PEABODY, F. E. (1959): Trackways of living and fossil salamanders.- *Univ. California Publ. Zool.*, **63**: 1-72; Berkeley.
- PICKERILL (1994): Nomenclature and taxonomy of invertebrate trace fossils.- In: DONOVAN, S. K. (ed.): *The Palaeobiology of Trace Fossils*.- 3-42; Chichester (Wiley).
- POHLIG, H. (1892): Altpermische Saurierfährten, Fische und Medusen.- *Festschrift 70. Gebtg. von RUDOLF LEUCKARDT*: 59-64; Leipzig.
- ROMER, A. S. & PRICE, L. I. (1940): Review of the Pelycosauria.- *Geol. Soc. Amer., Spec. Papers*, **28**: 1-538; Baltimore.
- SARJEANT, W. A. S. (1971): Vertebrate tracks from the Permian of Castle Peak, Texas.- *Texas J. Sci.*, **22**: 343-366; Lubbock.
- SCHMIDT, H. (1959): Die Cornberger Fährten im Rahmen der Vierfüßler-Entwicklung.- *Abh. Hess. Landesamt Bodenforsch.*, **28**: 1-137; Wiesbaden.
- SCHULT, M. F. (1995): Vertebrate trackways from the Robledo Mountains Member of the Hueco Formation, south-central New Mexico.- In: LUCAS, S. G. & HECKERT, A. B. (eds.): *Early Permian footprints and facies*.- *New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.*, **6**: 115-126; Albuquerque.
- SEILACHER, A. (1953): Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie.- *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, **96**: 421-452; Stuttgart.
- SEILACHER, A. (1964): Biogenic sedimentary structures.- In: IMBRIE, J. & NEWELL, N. (eds.): *Approaches to Paleocology*.- 296-316; New York (Wiley).
- SERENO, P. C. (1993): The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*.- *J. Vertebr. Paleont.*, **13**: 425-450; Lawrence.
- SPARMER, E. E. (1984): Paleontology of the Grand Canyon of Arizona.- *The Mosasaur*, **2**: 45-128; Philadelphia.
- TILTON, E. (1931): Permian vertebrate tracks in West Virginia.- *Bull. Geol. Soc. Amer.*, **42**: 547-556; Chicago.
- WOODWORTH, J. B. (1900): Vertebrate footprints on Carboniferous shales of Plainville, Massachusetts.- *Bull. Geol. Soc. Amer.*, **11**: 449-454; Chicago.

*Anschrift des Autors:*

Prof. Dr. Hartmut Haubold  
 Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg  
 Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum  
 Domstrasse 5  
 D-06108 Halle (Saale)