

Aus dem Museum für Erdgeschichte mit Geiseltalsammlung
der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
(Direktor: Prof. Dr. H. W. Matthes)

Die Evolution der Archosaurier in der Trias aus der Sicht ihrer Fährten

Von

Hartmut Haubold

Mit 10 Abbildungen

(Eingegangen am 24. Mai 1968)

Einführung

Seit dem Beginn der Trias entwickeln sich die Archosaurier zu den das Mesozoikum beherrschenden Vertebraten. An ihrem Anfang stehen die mit den Proterosuchiden (Ob. Perm bis untere Mittl. Trias) nur spärlich belegten Thecodontia (Pseudosuchia); repräsentativ sind wohl nur *Chasmatosaurus* (*Lystrosaurus*-Zone, Südafrika und China) und *Shansisuchus* (ob. Unt. Trias, China), es waren ursprüngliche, aquatisch lebende Tiere. An wichtigen Formen folgen aufwärts erst in der Mittleren Trias der rausuchide *Ticinosuchus* (Anis, Südeuropa) und *Euparkeria* (*Cynognathus*-Zone, Südafrika). Die jüngeren, bis in die Mittlere Trias hinauf vorkommenden Proterosuchiden und Erythrosuchiden sind als Ahnen ohne Belang. Unsere deutlichste Kenntnislücke besteht in der Mittleren Trias, sie wird auch von den Rausuchiden nicht ganz überbrückt, die Aetosauriden, Rhadinosuchiden und *Sceleromochlus* kennen wir erst aus der Oberen Trias (Europa, Nord- und Südamerika), aber auch die ersten Vertreter der Carnosauria, Coelurosauria und Prosauropoda sowie die Anfänge der Crocodylia (*Crocodylomorpha* Walker 1968) mit den Pedeticosauriden (*Pedeticosaurus*, *Sphenosuchus*, *Hesperosuchus*, *Saltosuchus*, *Platyognathus*) Stegomosuchiden (*Stegomosuchus*, *Protosuchus*, *Notochampsia*, *Erythrochampsia*) und *Erpetosuchus* und *Dyoplax* treten z. T. schon in der tiefsten Obertrias auf. All diese Linien lassen sich jedoch nicht zwanglos auf die wenigen bekannten Pseudosuchier der Unteren und Mittleren Trias zurückführen, sondern fordern selbst unter Voraussetzung hoher Evolutionsgeschwindigkeit eine große Formenfülle während der Unteren Trias.

Im Zuge der vom Verfasser vorgenommenen Neubearbeitung der Tetrapodenfährten des Deutschen Buntsandsteins und darüber hinaus der für die vorbereitete Abhandlung *Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium* im Handbuch der Paläoherpetologie, Herausgeber O. Kuhn, erforderliche Materialübersicht, ergeben sich zu den oben kurz umrissenen Problemen einige interessante Aspekte. Bereits aus der Unteren Trias liegen zahlreiche Fährten besonders auch der Archosaurier vor, die geeignet sind, unsere spärlichen Kenntnisse von den frühen Anfängen dieser imposanten Reptilien zu vermehren.

Die Fährten, ihre systematische und phylogenetische Interpretation
Pseudosuchia (Thecodontia)

CHIROTHERIIDAE Abel 1935

Diagnose, nach Peabody: Relativ schmale quadrupede Fährten, typisch für normale Tetrapodengangart. Bei dem Gang kommt die kleine, pentadactyle Hand regelmäßig vor dem Fuß zum Eindruck und ist nie durch den viel größeren pentadactylen Fuß übertreten, der einer umgekehrten menschlichen Hand ähnelt. Hand und Fuß sind digitigrad, bei großen Formen ist der Fuß zunehmend plantigrad; die Zehen I–IV weisen mehr oder weniger vorwärts, Handzeh IV ist immer kürzer als III, Zeh V divergiert

	Europa	Sowjetunion	Nordamerika			Südafrika
Obere Trias	Rät	Rät				Cave Sandstone
	Nor					Red Beds
	Mittlerer Keuper		Dockum group	Chinle formation	Newark group	Molteno Sandstone
Mittlere Trias	Leitenschale					
	Ladin					
	Oberer Anis	Muschelkalk				Cynognathus-Zone
Untere Trias	Mittlerer Buntsandstein	Zone VII Eryosuchus				
	Skyth	Zone VI Capitosaurus-Parotosaurus	Moenkopi formation			Procolophon-Zone
	Unterer Buntsandstein	Zone V Benthosuchus-Wetlugasaurus				Lystrosaurus-Zone

Abb. 1. Stratigraphisches Korrelationsschema der terrestrischen Trias. Aus faunistischen Überlegungen beginnt die Mittlere Trias mit der *Cynognathus*-Zone (nicht vor Anis, da diese offensichtlich jünger ist als der Deutsche Buntsandstein oder die Zone VI der Sowjetischen Trias; s. a. Bonaparte (1967) sowie Shishkin und Ochev (1967))

seitlich und ist gut entwickelt als einfache Stütze, kräftige Klauen sind an den Zehen I–IV, selten an V bei Hand und Fuß, Klaue III ist am größten; die Eindrücke können die einzelnen Metatarsal- und Phalangenpolster zeigen. Bei deutlichen Eindrücken wird die granulare und perlige Hautoberfläche sichtbar.

Die verursachenden Reptilien waren vermutlich dinosauroider Form, ihre Körperproportionen waren von Tendenzen zur Bipedie geprägt. Die Fußlängen reichen von nur 3 cm bis über 30 cm.

Chirotherium (*Chirosaurus*) Kaup 1835, Syn.: *Cheirotherium* Sickler 1836, *Otozoum* C. H. Hitchcock 1889, *Krokodilipus* und *Synaptichnium* Nopcsa 1923, *Saurichnites* Kirchner 1927, *Brachychirotherium* Beurlen 1950, *Sphingopus* Demathieu 1966.

Groß-Hand Chirotheriidae (Unt. bis Ob. Trias, Europa, Nord- und Südamerika) (Abb. 2 A—E und Abb. 3 A—C)

Diagnose: Chirotherien, bei denen sich die Handflächen zu den Fußflächen etwa wie 1:3 verhalten und der V. Fußzeh relativ schlank ist.



Abb. 2. Pseudosuchier-Fährten aus der tieferen Trias, Groß-Hand Chirotherien: A - *C. cameronense*, B - *C. diablonense*, beide nach Peabody; C - *C. pseudosuchoides*, nach Baird; D - *C. hildburghausense*; E - *C. sickleri*. Brachychirotherien: F - *C. harrasense*; G - *C. praeparvum*, beide nach Haubold; H - *C. hessei*, nach Soergel. Rotodactylidae: J und K - *R. cursorius*, nach Peabody; L - *R. matthesi*, nach Haubold; M - *R. mckeei*, nach Peabody

Brachychirotheriidae (Unt. Trias, Europa und Ob. Trias, Europa und Nordamerika) (Abb. 2 F—H und Abb. 3 D—G)

Diagnose: Chirotherien mit dicken rundlichen Polstern und schmalen Klauen, breite Sohlenfläche, Fußzeh V ohne oder mit nur kaum abgesetztem Phalangensegment und großem Metatarsalpolster.

Klein-Hand Chirotheriidae (Unt. bis Mittl. Trias, Europa und Nordamerika) (Abb. 4)

Diagnose: Chirotherien mit kleinen Händen, Handfläche über fünfmal kleiner als Fußfläche, Fußzeh IV seitlich abgespreizt und kürzer als II.

Das generelle Erscheinungsbild der *Chirotherium*-Fährten beweist Landwirbeltiere vom Typ der Pseudosuchia, bei denen bereits in der Unteren

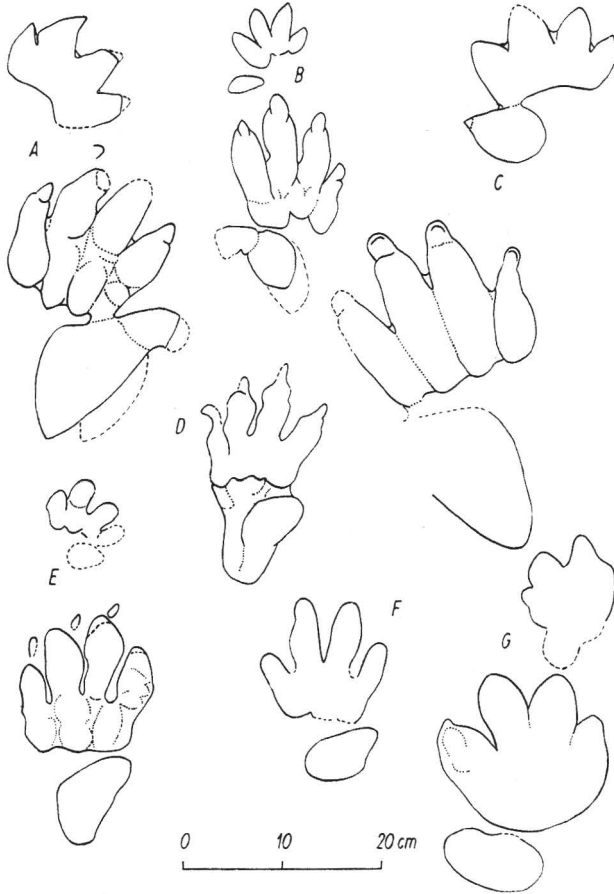


Abb. 3. Groß-Hand Chirotherien: A - *C. rex*, nach Peabody; B - *C. barthi*; C - *C. moquinense*, nach Peabody. Brachychirotherien: D - *C. eyermani*; E - *C. parvum*, beide nach Baird; F und G - *C. thuringiacum* (= *Brachychirotherium coburgense* und *hassfurtense*), F - nach Rühle v. Lillienstern; G - nach v. Freyberg

Trias das Prinzip eines schnürenden Ganges verwirklicht ist und der Bauplan des Tarsus entsprechend dem von den Hinterextremitäten übernommenen Hauptantrieb sowie der allgemeinen Tendenz der Reptilien zur Bipédie umgestaltet ist. Der V. Fußzoh hat sich aus dem gemeinsamen Verband aller fünf Zehen (lacertoider Grundtyp, noch bei *Shansisuchus*, Abb. 5 A) proximal verlagert, und verstärkt im Sinne einer verbesserten Abrollbewegung

die Hauptbelastungslinie des Fußes, die infolge des schnürenden Ganges (geringe Gangbreite der Fährten, kein Horizontaldruck) parallel zur Fortbewegungsrichtung liegt. Diese Tendenz ist bei den verschiedenen Gruppen in z. T. unterschiedlicher Weise und Intensität durchgesetzt: Länge der



Abb. 4. Klein-Hand Chirotherien: A und B - noch unbekannt aus dem Deutschen Buntsandstein; C - noch unbekannt, nach Demathieu; D - *C. soergeli*; E - *C. lomasi*, nach Swinton; F - *C. coltoni*; G - *C. marshalli*, beide nach Peabody

Zehen II, III und IV, Reduktion der Phalangen von Zeh V, Grad der Digitigradie, Kreuzachse (Neigung der Metatarsalphalangenverbindung zu Zeh III).

Beziehungen zu bekannten Pseudosuchierfamilien folgen aus Vergleichen mit bekannten Fußskeletten (Abb. 5 und 6). So sind die Groß-Hand Chirotherien mit den Rauisuchiden oder Euparkeriiden vergleichbar und die

Brachychirotherien besonders mit den Aetosauriden, woraus Vorläufer dieser Familie in der Unteren Trias anzunehmen sind. Die Klein-Hand Chirotherien, nur in der tieferen Trias bekannt, haben noch kein belegbares Äquivalent unter den Pseudosuchiern, sie vertreten eine Gruppe, die früh zur Bipedie hinzielt, sehr kleine Hände und Fußgrößen schon in der Unteren Trias bis über 30 cm.

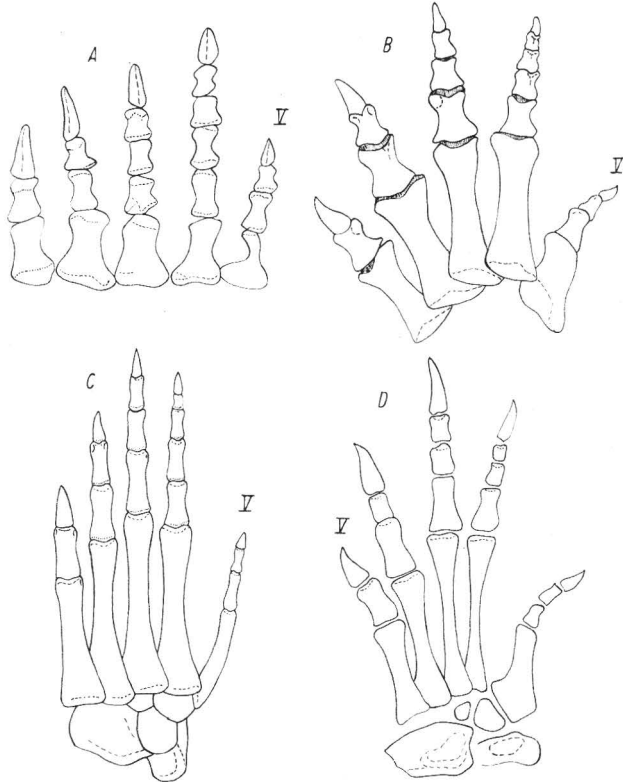


Abb. 5. Fußskelette: A - *Shansisuchus*, Proterosuchidae, nach Young; B - *Prestosuchus*, nach Huene; C - *Ticinosuchus*, nach Krebs, beide Rauisuchidae; D - *Euparkeria*, Euparkeriidae, nach Ewer

ROTODACTYLIDAE Peabody 1948 (Unt. bis Mittl. Trias, Europa und Nordamerika) (Abb. 2 J–M)

Rotodactylus Peabody 1948

Diagnose, nach Peabody: Stride lang, teilweise halb-bipedale Fährten kleiner pentadactyler Reptilien. Die Hand ist immer der Mittellinie näher und liegt in der Regel hinter dem Fuß auch bei langsamem Gang in einer breiteren Fährte. Der Schrittwinkel der Füße beträgt maximal 146° bei schnell und minimal 80° bei langsam gelaufener Fährte. Der Fußabdruck zeigt einen Fuß mit digitigrader Tendenz und einen gut entwickelten, rückwärts verlagerten V. Strahl, der als Stütze dient. Der V. Strahl der Hand

kann rückwärts verlagert sein und als Stütze funktionieren. Der IV. Strahl ist beim Fuß länger als der III. Der Eindruck des I. Strahles kann fehlen. Klauen sind an den Zehen I–IV vorhanden. Die selten erhaltene, schuppige Sohlenfläche ist charakterisiert durch querverlaufende, langgestreckte Schuppen auf der Zehenchaxe und körnige Schuppen am Außenrand.

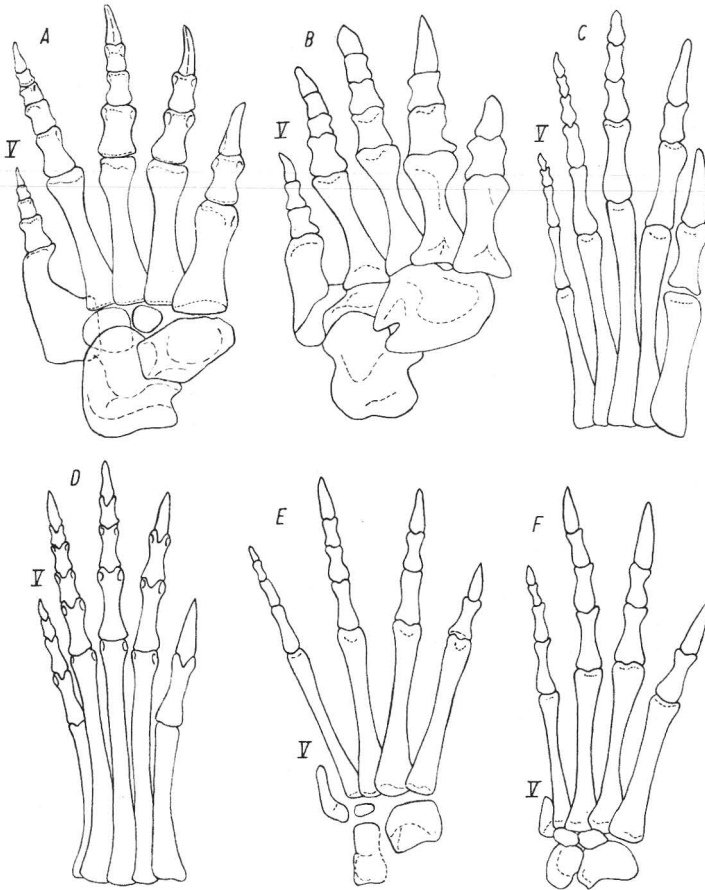


Abb. 6. Fußskelette: A - *Stagonolepis*, nach Walker; B - *Typothorax*, nach Sawin, beide Aetosauridae; C - *Ornithosuchus*, nach Colbert, Ornithosuchidae; D - *Hesperosuchus*, nach Colbert, Pedeticosauridae; E - *Protosuchus*, nach Colbert and Mook, Stegomosuchidae; F - *Crocodylus*, nach Romer

Die Rotodactyloiden, nur bis in die untere Mitteltrias hinauf bekannt, entsprechen ungefähr dem Bauplan von *Scleromochlus*. Weitgehende proximale Verlagerung des V. Zehes, Verlängerung der Metatarsalia und der Hinterextremität bei zugleich relativer Verkürzung der gleno-acetabular Distanz sind die Grundmerkmale dieses Typs, woraus starkes Übertreten der Hände durch die Füße und große Stridelänge (Doppelschritt) resultieren. Der schnürende Gang ist weniger ausgeprägt als bei *Chirotherium*. Eine Klärung

der systematischen Stellung von *Scleromochlus* innerhalb der Archosaurier ist eventuell in der von Walker vorbereiteten Revision der Gattung zu erwarten.

Die Fuß- und Fährtenbilder von *Rotodactylus*, aber auch die primitiver Chirotherien (*C. cameronense*, *C. diabloense* und *C. pseudosuchoides* [Abb. 2]), zeigen bei bereits grundsätzlicher Tendenz zur Bipedie noch lacertoiden Ursprung. Lacertoid kommt keinem verbindlichen Hinweis auf Eosuchia oder Lepidosauria gleich, dieser Fußtyp ist lediglich ursprünglich sauropsid, Phalangenformel 23453.

Parasuchia

APATOPODIDAE Baird 1957 (Ob. Trias, Nordamerika)

Apatopus Baird 1957, Syn.: *Otozoum* Bock 1952

Diagnose, nach Baird: Quadrupede Fährte, Schrittwinkel um 108°, Fuß im Gegensatz zur Hand auswärts gerichtet. Fuß pentadactyl mit deutlichen Polstern und scharfen Klauen, Hand kurz und symmetrisch radial; Fuß lang und schmal, die Längen seiner Zehen nehmen von V, I, II, III bis IV zu.

Die bekannte Fährte und auch die Eindruckdetails gleichen auffällig *Phytosaurus* (*Rutiodon*) *manhattanensis* (Huene 1913).

Crocodylia (Crocodilomorpha)

BATRACHOPODIDAE n. fam. (Mittl. Trias?, Ob. Trias bis Infralias, Nord- und Südamerika, Europa, Südafrika) (Abb. 7 A–E)

Diagnose: Schmale, quadrupede Fährten, Schrittwinkel normal 130° bis 160°, Fuß kurz hinter der Hand eingedrückt. Fuß tetradactyl, geschlossene Zehengruppe I–IV, Zeh III am längsten, I reduziert, V fehlend, Klauen an I–IV, IV. Klaue nicht eingedrückt. Hand kleiner als der Fuß, je nach Eindrucktiefe pentadactyl bis tridactyl. Die Fußlängen variieren von 1,5 cm bis über 30 cm, typische Vertreter 8 cm.

Batrachopus E. Hitchcock 1845, Syn.: *Anisopus* E. Hitchcock 1848 und *Anisichnus* C. H. Hitchcock 1871

? *Cheirotheroides* E. Hitchcock 1858

Comptichnus E. Hitchcock 1865

Dahutherium Montecatani 1967

Rigalites Huene 1931

Shepardia E. Hitchcock 1858

Tarsodactylus E. Hitchcock 1858

Verursacher der Fährten könnten nach dem Hand- und Fußskelett des Stegosomuchiden *Protosuchus* (Abb. 6 E) in solchen frühen Krokodiliern zu sehen sein, reduzierter V. Fußzehen und normale pentadactyle Hand.

Saurischia indet.

PARACHIROTHERIIDAE n. fam. (Ob. Trias, Europa und Nordamerika) (Abb. 7 F–H)

Diagnose: Quadrupede Fährten, Fuß pentadactyl, nur die Zehen II–IV bilden eine geschlossene Gruppe, III am längsten, die viel kürzeren

Zehen I und V liegen seitlich zurück und fehlen bei zunehmend digitigrader Fußhaltung während der Fortbewegung im Eindruck, Klauen besonders an Zehen II–IV. Die Hand ist kleiner und zeigt etwa die gleiche Prägung. Fußlängen um 10 cm.

Parachirotherium O. Kuhn 1958, Syn.: *Dinosaurichnium* Rehnelt 1950

Thecodontichnus Huene 1941

? *Agailopous* Branson & Mehl 1933

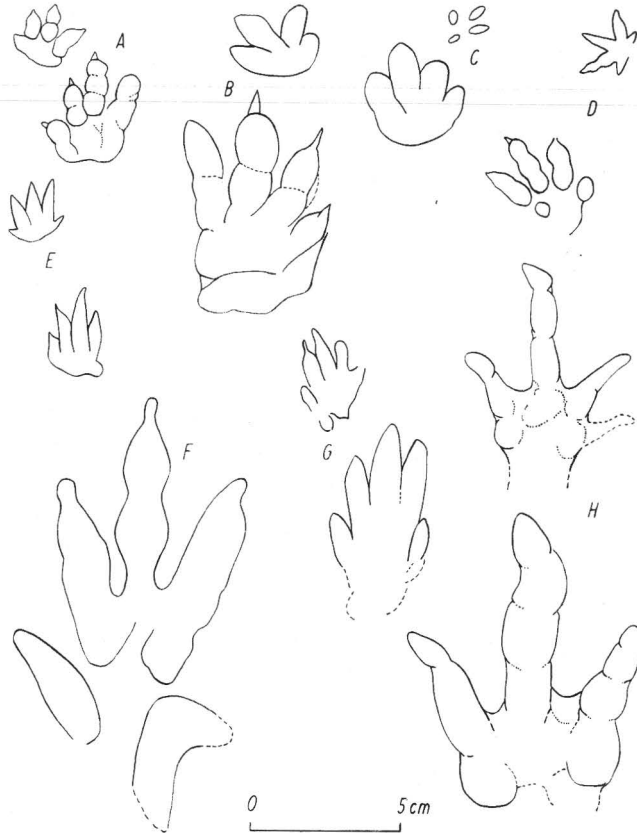


Abb. 7. Batrachopodidae: A - *Batrachopus deweyi*, B - *Batrachopus dispar*; C - *Compitichnus obesus*; D - *Cheirotheroides pilulatus*; E - *Shepardia palmipes*, alle nach Lull. Parachirotheriidae: F - *Parachirotherium postchirotherioides*, nach Rehnelt; G - *Thecodontichnus verrucae*, nach Huene; H - *Agialopous wyomingensis*, nach Branson and Mehl

Die wenigen bekannten Eindrücke veranschaulichen den Übergang von pentadactylen Pseudosuchiern – *Chirotherium* – zu tridactylen Saurischiern. In geringen Anfängen ist die Rückverlagerung des I. Fußzehes auch bei einigen Chirotherien zu beobachten (*C. barthii* und verschiedene Klein-Hand Chirotherien). Vergleichbar sind diesbezüglich Fußskelette von *Hesperosuchus* und *Ornithosuchus* (Abb. 6 C und D).

Saurischia, Carnosauria

EUBRONTIDAE Lull 1904 (Ob. Trias bis Infralias, Nordamerika, Europa und Südafrika) (Abb. 9 B)

Eubrontes E. Hitchcock 1845, Syn.: *Brontozoum* E. Hitchcock 1847

Diagnose, nach Lull: Biped Fährten großer Tiere, Fuß tridactyl, Zehen breit mit deutlichen Phalangenpolstern, Klauen scharf bis abgestumpft; ohne „Hallux“ (mit einer möglichen Ausnahme) und ohne Schwanzschleifspur. Hand nie eingedrückt. Fußlängen 20 cm bis über 40 cm, Stride 2 m bis 3 m, der Schrittwinkel kann 180° erreichen.

GIGANDIPODIDAE Lull 1904 (Ob. Trias, Nordamerika) (Abb. 9 A)

Diagnose, erweitert nach Lull: Typische, z. T. große Formen, biped, Fuß flach digitigrad, tetradactyl, I. Zeh („Hallux“) seitlich bis rückwärts gebogen und noch ganz aufliegend, Klauen je nach Überlieferung sichtbar; Schwanzschleifspur bogenförmig fortlaufend.

Gigandipus E. Hitchcock 1855, Syn.: *Gigantitherium* E. Hitchcock 1858

Hyphepus E. Hitchcock 1858

Die Fährten der Eubrontiden und Gigandipodiden werden mit Recht allgemein den Carnosauria zugeschrieben, die schon aus der oberen Mitteltrias nachgewiesen sind (*Teratosaurus*), die genannten Fährten sind allerdings jünger. *Gigandipus* und *Hyphepus* erinnern teilweise auch an Fährten von Coelurosauriern.

Grundlegend zeigen die bipeden Fährten der tridactylen Archosaurier bis hinauf in die Kreide in ihren Fußindrücken nur sehr wenige systematisch näher deutbare Merkmale. Der tridactyle Grundtyp des Fußes ist bereits aus der oberen Mitteltrias funktionell nachgewiesen, *Coelurosaurichnus* (Ladin, England, nach Sarjeant 1967).

Saurischia, Coelurosauria

ANCHISAURIPODIDAE Lull 1904 (ob. Mittl. Trias bis Infralias, Europa, Nord- und Südamerika, Südafrika) (Abb. 8 A bis F)

Diagnose, nach Lull, emend.: Biped, Fährten schmal, Stridelänge relativ groß; tridactyl, nur *Anchisauripus* tetradactyl – mit punktförmigem I. Zeh rückwärts isoliert; Zehen in der Regel schlank, wenig gegeneinander divergierend, meist gut ausgebildete Phalangenpolster, Klauen scharf, Fußlängen durchschnittlich 5 cm bis 20 cm.

Anchisauripus Lull 1904, Syn.: *Eubrontes* part. E. Hitchcock 1845, *Brontozoum* part. E. Hitchcock 1847, *Otouphepus* Cushman 1904

Grallator E. Hitchcock 1858

Coelurosaurichnus Huene 1941

Stenonyx Lull 1904, Syn.: *Leptonyx* E. Hitchcock 1865

Saltopoides Lapparent & Montenat 1967

Talmontopus Lapparent & Montenat 1967

SELENICHNIDAE Lull 1904 (Ob. Trias, Nordamerika)

Diagnose, nach Lull: Biped, tridactyl, innerer Zeh (II) selten deutlich, Zehen ohne Polster oder Klauen; Schwanzschleifspur stets fortlaufend

vorhanden, gerade oder leicht bogenförmig. Eine sehr auffällige Fährte, die trotz verborgener Eindruckdetails leicht erkennbar ist.

Selenichnus E. Hitchcock 1858

Zu nennen sind besonders auch für die Anchisauripodiden so attraktive Erzeuger wie *Ammosaurus*, *Coelophysis*, *Podokesaurus* und *Halticosaurus*.

SAUROPODIDAE n. fam. (Ob. Trias, Nordamerika) (Abb. 9 D)

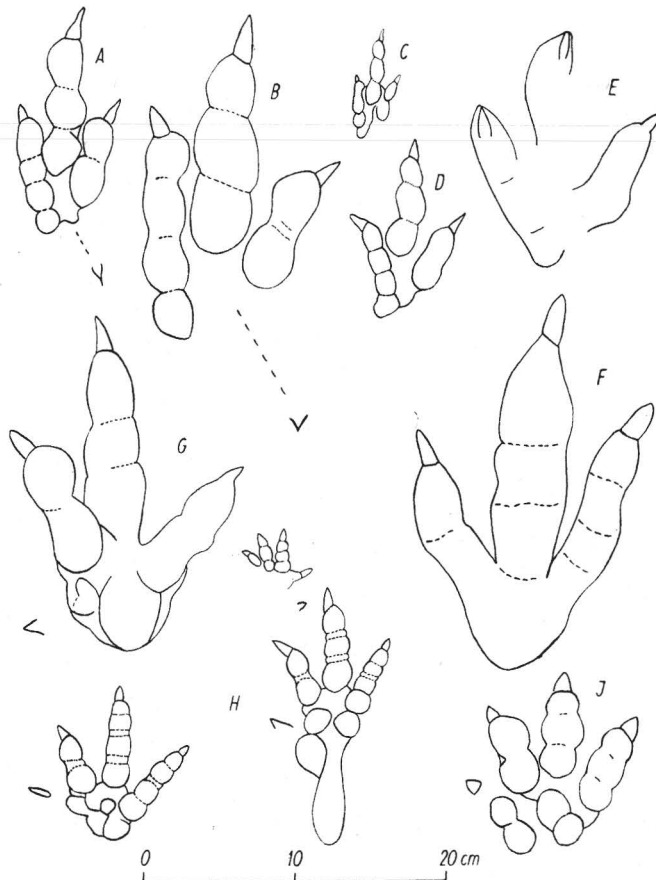


Abb. 8. Anchisauripodidae: A - *Anchisauripus sillimani*; B - *Anchisauripus exsertus*; C - *Grallator cursorius*; D - *Grallator cuneatus*, alle nach Lull; E - *Saltopoides igalensis*, nach Lapparent et Monténat; F - *Coelurosaurichnus sassendorfensis*, nach O. Kuhn. Anomoepodidae: G - *Apatichnus minor*; H - *Anomoepus intermedius* (sitzend und stehend); J - *Anomoepus isodactylus*, alle nach Lull

Sauropus E. Hitchcock 1845, Syn.: *Anomoepus* part. E. Hitchcock 1848, *Aethyopus* part. E. Hitchcock 1848, *Amblyonyx* E. Hitchcock 1858, *Chimaera* E. Hitchcock 1858, *Chimaerichnus* C. H. Hitchcock 1871

Diagnose, erweitert nach Lull: Bipedale Fortbewegung, Ruhestellung quadriped; Fuß im wesentlichen tridactyl und digitigrad, Ferseneindruck

(nur in Ruhe) weit hinter der Zehnergruppe II–IV, so daß die Fußlänge von 20 cm auf 40 cm ansteigt, Zehen II–IV nahezu parallel mit gut ausgeprägten Phalangenpolstern. Hand viel kleiner als der Fuß, pentadactyl ohne sichtbare Phalangenpolster oder Klauen.

Die stark verlängerte Tarsalregion, die der Ferseneindruck in Ruhestellung anzeigt (s. a. Rekonstruktion bei Lull, 1953, Fig. 75 und 161), kommt den Proportionen der Coelurosaurier *Saltopus* oder *Procompsognathus* gleich, auch die kleinen pentadactylen Handeindrücke sind diesbezüglich markant. Eine Beziehung zu Hypsolophodontiden (Ornithopod, ab Ob. Jura) ist sicher abwegig.

Saurischia, Prosauropoda

ANEMOEOPODIDAE Lull 1904 (Ob. Trias, Nordamerika und Südafrika)
(Abb. 8 G bis J)

Diagnose, erweitert nach Lull: Relativ breite Fährten bei bipeder Fortbewegung, in Ruhe quadruped; verhältnismäßig kleine Tiere, Fußlängen etwa 10 cm bis 20 cm. Fuß tetradactyl, digitigrad, mit verlängertem Metatarsalsegment, Zeh I möglich, jedoch unbedeutend und selten eingedrückt; Zehenwinkel II–IV 50° bis 80°. Hand klein, pentadactyl.

Anomoepus E. Hitchcock 1848

Apatichnus E. Hitchcock 1858

Bisher sah man wie in *Sauropus* so auch in *Anomoepus* und *Apatichnus* Fährten von Ornithopoden. Da jedoch einerseits aus der Trias Ornithopoden kaum hinreichend bekannt sind und zum anderen die Fuß- und Handeindrücke auffällig mit den Proportionen und Details von *Yaleosaurus* und *Thecodontosaurus* übereinstimmen, funktionell tetradactyler Fuß und etwas verlängerte Metatarsalregion, sollten die Fährten wohl besser als prosauropod bewertet werden. Eine Differenzierung zur Deutung des ähnlichen *Sauropus* (Coelurosauria) ist naturgemäß nur relativ, sie wird begründet mit der stärkeren Tridactylie und der noch längeren Metatarsalregion der Füße.

OTOZOIDAE Lull 1904 (Ob. Trias, Nordamerika, Europa, Südafrika)

Otozoum E. Hitchcock 1847 (Abb. 9 C)

Diagnose, erweitert nach Lull: Relativ breite Fährten, biped, Hand nur selten eingedrückt; Fuß plantigrad, ausgeprägt tetradactyl, I. Zeh nicht rotiert, Zehen breit mit auffallenden Zehenpolstern, Klauen mehr oder weniger gerundet; Fußlänge bis 50 cm, Stride dagegen nur etwa dreimal länger. Hand offenbar pentadactyl und recht klein; Schwanzschleifspur gelegentlich vorhanden.

Die aus den Fährten ersichtliche Größe und Schwerfälligkeit der Erzeuger sowie der grundsätzlich noch tetradactyle, plantigrade Fuß erinnern nach Lull eindeutig an Plateosauriden.

Ornithischia

Fährten der Ornithischier sind aus der Trias m. E. bisher noch nicht überzeugend nachgewiesen worden, alle bisher als solche bewerteten Formen

gehören wahrscheinlicher zu den Saurischiern. Die Hauptschwierigkeit liegt hierbei ganz besonders im Mangel an zeitlich äquivalenten Skeletten. Wie aus dem Bauplan der wohl ursprünglichen Ornithopoden folgt, sind auch sie im Prinzip biped und tridactyl, eine generelle Parallelität des Stammes der Archosaurier. So können auch die Fährten vorerst keine nähere Auskunft über den Ursprung der Ornithischier geben.

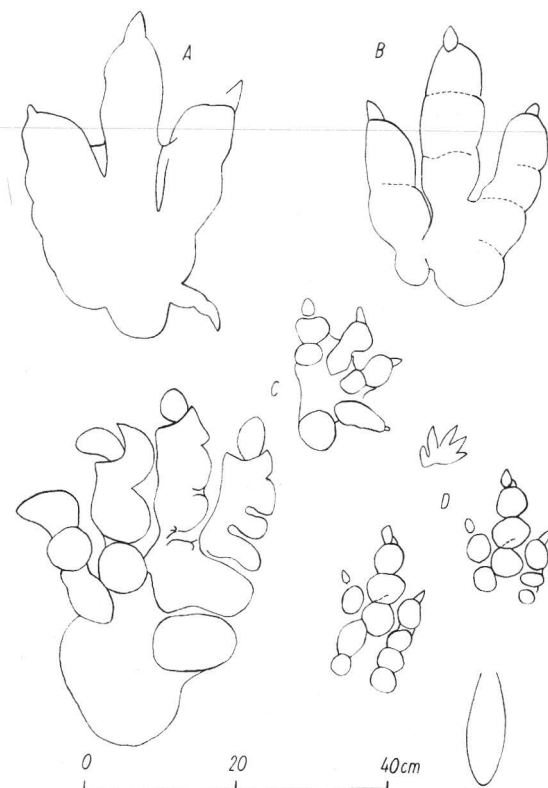


Abb. 9. A - *Gigandipus caudatus*; B - *Eubrontes giganteus* (carnosaurid); C - *Otozoum moodii* (prosauropod); D - *Sauropus barrattii* (coelurosaurid), alle nach Lull

Schlußfolgerungen

Die außerordentlich spärliche fossile Überlieferung am Beginn der Trias erschwert uns den Einblick in die frühe Entfaltung einiger wichtiger mesozoischer Organismengruppen, namentlich auch der Tetrapoden. Da fast während der gesamten Trias vorzugsweise im terrestrischen Sedimentationsbereich vielfach günstige Bedingungen für die Konservierung von Lebensspuren vorhanden waren, gebührt den Tetrapodenfährten aus diesen Schichten einiges Interesse.

Die ältesten triadischen Fährtenfaunen des Deutschen Buntsandsteins, der Moenkopi Formation Arizonas und des „Keuper Sandstone“ der englischen Trias (Cheshire)¹, dokumentieren eine mit zeitgleichen Skelettresten noch nicht belegbare Vielfalt der Pseudosuchier. Speziell die *Chirotherium*-Fährten und ihre Deszendenten bis hinauf in die Obere Trias beweisen ein vielgestaltiges Evolutionsgeschehen der Archosaurier seit Beginn des Mesozoikums. Bis in die Untere Trias sind etwa die Linien der höheren Pseudosuchier, der Krokodilier und wohl auch der Saurischier zurückzuverfolgen, nach wie vor ungeklärt ist die Herkunft der Ornithischier (Abb. 10).

Auf breiter Ebene scheinen sich die Archosaurier aus unbekanntenen Jungpaläozoischen Ahnen zu entwickeln, wobei die Pseudosuchier ein Durchgangsstadium darstellen könnten, dessen vorliegende Skala in der Unteren Trias nunmehr von den Proterosuchiden über drei verschiedene Gruppen der Chirotherien bis zu *Rotodactylus* reicht.

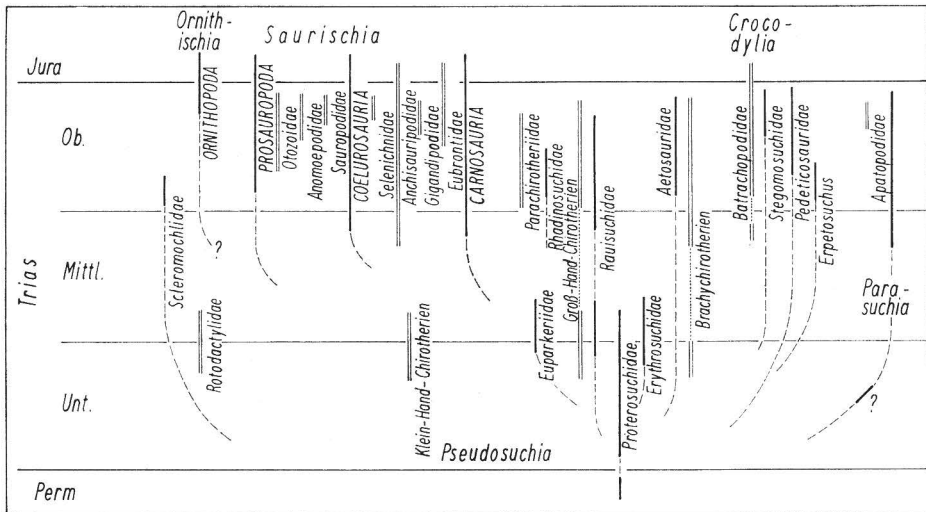


Abb. 10. Phylogenetisches Diagramm der Archosauria in der Trias und seine Ergänzung mit den bekannten Fährtengruppen. Einfache Linien – durch fossile Skelette belegt; doppelte Linien – durch fossile Fährten belegt (vgl. auch Colbert 1964, Fig. 6, und Kuhn 1965, Fig. 10)

Conclusions

The thoroughly search into the early development of some important mesozoic organism groups, especially of the tetrapods, is impeded by the very

¹ Nach Warrington (1967) sind die sogenannten „Keuper-Sandsteine“ der englischen Trias, besonders Cheshire, älter als Keuper. Ihr Alter ist Ob. Scyth und Anis. Daraus folgt ein bemerkenswerter Leitwert der Pseudosuchierfährten. *Chirotherium barthii* Kaup (= *C. storetonense* Morton), *Chirotherium sickleri* Kaup (= *C. minus* Sickler und *C. beasleyi* Nopcsa), zahlreiche Klein-Hand Chirotherien und *Rotodactylus* kommen in Deutschland, Frankreich, England und in Arizona in Schichten gleichen Alters vor.

scarcely fossil record at the beginning of Triassic age. Almost during the whole Triassic — preferable in the terrestrial sedimentation environ — frequently having been good conditions for the conservation of tracks and traces, accordingly to the footprints of tetrapods out of this formations is du some interest.

The earliest Triassic footprint faunas, of the German Bunter, of the Moenkopi formation of Arizona, and of the „Keuper Sandstone“¹ of the English Triassic (Cheshire) — see also mark at page 103, document a variety of pseudosuchians, not yet provable till to-day with equivalents of skeletal remains of this time. Especially the footprints of *Chirotherium* and their descendants till to the Upper Triassic will show a multiform evolution of the archosaurs since the beginning of the Mesozoic era. Nearly the lineage of the higher pseudosuchians, of the crocodylians, and also these of the saurischians may be pursued till to the Lower Triassic, the origin of ornithischians is doubtful now as before (Fig. 10).

It is suggested the archosaurs having been evolved from unknown late Paleozoic ancestors in a broad level. The pseudosuchians may represent a paleostationary stage, the present scale of which in the Lower Triassic now is extending from the Proterosuchidae over three different groups of the Chirotheriidae till to *Rotodactylus*.

S c h r i f t t u m (Auswahl)

- Baird, D.: Triassic reptile footprint faunules from Milford, New Jersey. Bull. Mus. Comp. Zool. **117** (1957) 449—520.
- Bonaparte, J. F.: New vertebrate evidence for southern transatlantic connexion during the Lower and Middle Triassic. Palaeontology **10** (1967) 554—563.
- Charig, A. J., J. Attridge, and A. W. Crompton: On the origin of the Sauropods and the classification of Saurischia. Proc. Linn. Soc. **176** (1965) 197—221.
- Colbert, E. H.: Fossils of the Connecticut Valley, the age of Dinosaurs begins. State geol. natur. Hist. Surv. Connecticut, Bul. **96** (1963) IV + 31.
- Colbert, E. H.: Relationship of the Saurischian Dinosaurs. Amer. Mus. Novit. **2181** (1964).
- Colbert, E. H.: The appearance of new. adaptions in Triassic tetrapods. Israel. J. Zool. **14** (1965) 49—62.
- Demathieu, G.: Des empreintes de pas sur les gres triassiques du Mont d'Orlyonnais. Bull. mens. Soc. Linn. Lyon **33** (1964) 24—36.
- Demathieu, G.: *Rhynchosauroides petri* et *Sphingopus ferox*, nouvelles empreintes de reptiles de gres Triasiques. C. R. Acad. Sci. Paris **263**, ser. D (1966) 483—486.
- Ellenberger, F., et P., J. Fabre et C. Mendrez: Deux nouvelles a pistes de vertebres fossiles decouvertes au Basoutouland (Afrique du Sud). C. R. Somm. Seanc. Soc. Geol. France, fasc. **9** (1964) 315—317.
- Ewer, R. F.: The anatomy of the theodont reptile *Euparkeria capensis* Broom. Phil. Trans. Roy. Soc. London B **248** (1965) 379—435.
- Haubold, H.: Eine Pseudosuchier-Fährtenfauna aus dem Buntsandstein Südtüringens. Hall. Jb. Mitteldt. Erdgesch. **8** (1967) 12—48.
- Hoffstetter, R.: Thecodontia. In: Piveteau, Traite de Paleontologie **5** (1955) 665—694.

- Huene, F. v.: Die Entstehung der Ornithischia schon früh in der Trias. N. Jb. Geol. Paläont. Mh. B (1950) 53—58.
- Huene, F. v.: Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. Jena 1956 und 1959.
- Huene, F. v.: Die Pseudosuchier als Wurzelgruppe der meisten Landtiere der Jura- und Kreide-Zeit. N. Jb. Geol. Paläont. Mh. (1962) 1—6.
- Huges, B.: The earliest archosaurian reptiles. South African J. Sci. **59** (1963) 221—241.
- Krebs, B.: *Ticinosuchus ferox* n. g. n. sp. Ein neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio. Schweiz. Paläont. Abh. **81** (1965) 1—141.
- Krebs, B.: Zur Deutung der *Chirotherium*-Fährten. Nat. u. Mus. **96** (1966) 389—396.
- Kuhn, O.: Die Fährten der vorzeitlichen Amphibien und Reptilien. Bamberg 1958.
- Kuhn, O.: *Ichnia tetrapodorum*. Foss. Catal. I Animalia **101** (1963) 1—176.
- Kuhn, O.: Der Stammbaum der Wirbeltiere und die Makrorevolution. Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg **120** (1965) 268—290.
- Kuhn, O.: Die Reptilien, System und Stammesgeschichte. Krailling b. München
- Kuhn, O.: Amphibien und Reptilien. Katalog der Subfamilien und höheren Taxa mit Nachweis des ersten Auftretens. Stuttgart 1967.
- Kuhn-Schnyder, E.: Wege der Reptiliensystematik. Paläont. Z. **37** (1963) 61—87.
- Lapparent, A. F. de, et C. Montecat: Les empreintes des pas de Reptiles de l'Infralias du Veillon (Vendee). Mem. Soc. geol. France, n. ser. **46**, 2, Mem. 107 (1967) 1—44.
- Lull, R. S.: Triassic life of the Connecticut Valley. Revised. State geol. nat. Hist. Surv. Connecticut, Bull. **81** (1953) 1—331.
- Newman, B. H.: The Jurassic dinosaur *Scelidosaurus harrisoni* Owen. Palaeontology **11** (1968) 40—43.
- Orlov, J. A.: Grundlagen der Paläontologie. Band: Amphibien, Reptilien und Vögel. Von Roshbestenko, B. B., und L. P. Tatarinov. Moskau 1964 (Russ.).
- Peabody, F. E.: Reptile and amphibian trackways from the Moenkopi formation of Arizona and Utah. Bull. Dept. Geol. Sci. Univ. Calif. Publ. **27**, 8 (1948) 295—468.
- Peabody, F. E.: Taxonomy and the footprints of tetrapods. J. Paleont. **29** (1955) 915—918.
- Romer, A. S.: The osteology of the reptiles. Chicago 1956.
- Romer, A. S.: Vertebrate paleontology. Chicago and London 1966.
- Sarjeant, W. A. S.: Fossil footprints from the Middle Triassic of Nottinghamshire and Derbyshire. The Mercian Geologist **2**, 3 (1967) 327—341.
- Schmidt, H.: Die Cornberger Fährten im Rahmen der Vierfüßler-Entwicklung. Abh. hess. L.-A. Bodenforsch. **28** (1959) 1—137.
- Shiskin, M. A., und W. G. Ochev: Die Fauna der Landwirbeltiere als Grundlage der Stratigraphie der kontinentalen Triasablagerungen in der UdSSR. Moskau (1967) 74—82 (Russ.).
- Sill, W. D.: *Proterochampsia barrioneuvoi* and the early evolution of the Crocodilia. Bull. Mus. Comp. Zool. **135**, 8 (1967) 415—446.
- Swinton, W. E.: The history of *Chirotherium*. Liverpool and Manchester Geol. J. **2** (1960) 443—473.
- Walker, A. D.: Triassic reptiles from the Elgin area: *Stagonolepis*, *Dasygnathus* and their allies. Phil. Trans. roy. Soc. London B **244** (1961) 103—204.

- Walker, A. D.: Triassic reptiles from the Elgin area: *Ornithosuchus* and the origin of Carnosaurs. Phil. Trans. roy. Soc. London B **248** (1964) 53—134.
- Walker, A. D.: *Protosuchus*, *Proterochampsa*, and the origin of phytosaurs and crocodiles. Geol. Magazine **105** (1968) 1—14.
- Warrington, G.: Correlation of the Keuper series of the Triassic by miospores. Nature **214**, 5095 (1967) 1323—1324.
- Young, C. C.: The pseudosuchians in China. Palaeontologia Sinica **151**, n. ser. C 19 (1964) 1—205.

Dr. Hartmut Haubold,
Museum für Erdgeschichte,
DDR - 402 Halle (Saale), Domstraße 5