

Chirotherien und Grallatoriden aus der Unteren bis Oberen Trias Mitteleuropas und die Entstehung der Dinosauria

Chirotherians and Grallatorids from Lower through Upper Triassic Deposits in Central Europe and the Origin of Dinosaurs

Mit 12 Abbildungen

HARTMUT HAUBOLD & HENDRIK KLEIN

Zusammenfassung

In der Trias von Thüringen und Nordbayern ist die frühe Evolution und Diversifikation der Archosaurier in Richtung Dinosaurier mit den Fährtenformen *Chirotherium*, *Rotodactylus*, *Sphingopus*, *Parachirotherium*, *Atreipus* und *Grallator* in einer vergleichsweise vollständigen Folge von mindestens 12 Fährtenhorizonten vom Mittleren Buntsandstein über die Randfazies des Muschelkalks bis in den Mittleren Keuper dokumentiert. Das entspricht dem Zeitabschnitt vom Olenek bis zum Nor. Dies und die paläogeographische Lage der Vorkommen am Rand des Böhmisches-Vindelizischen Massivs belegt eine kontinuierliche Faunenfolge. Mit den jeweiligen Fährtenassemblages können auch die zahlreichen weiteren in Europa und Nordamerika bekannten Vorkommen korreliert werden. In der Morphologie der Hand- und Fußindrücke sowie in dem Fährtenmuster sind im Verlauf der Trias signifikante Tendenzen zu Tridactylie und Bipedie reflektiert. Durch die enge Relation der Fährtenmerkmale zu den Synapomorphien der Ornithodira, Dinosauriformes und Dinosauromorpha erweisen sich die Ichnotaxa als Belege der sukzessiven Schwestergruppen der Dinosauria. Das Stadium früher Dinosauria ist im Karn mit *Grallator* erreicht. Die Taxonomie der Fährtenformen wird kritisch diskutiert. Einerseits gelten bisher bipede Fährten und tridactyle Eindrücke als ichnotaxonomische Kriterien, obwohl sie bis zu einem bestimmten Grade nur von der Gangart und nicht anatomisch kontrolliert sind. Andererseits sind gerade Bipedie und Tridactylie Schlüsselmerkmale bei der Entstehung der Dinosauria. In die Betrachtung sind auch Chirotherien einbezogen, weil bei diesen Fährten der Crurotarsi einige Merkmale der dinosauroiden Tridactylie und die Tendenz zu Bipedie konvergent herausgebildet worden sind. *Chirotherium barthii* erweist sich in diesem Kontext als ideale Basisform sowohl der Ornithodira als auch der Crurotarsi.

Abstract

The early evolution and diversification of archosaurs leading to dinosaurs is recorded from Triassic deposits of Southern Thuringia and Northern Bavaria with the ichnotaxa *Chirotherium*, *Rotodactylus*, *Sphingopus*, *Parachirotherium*, *Atreipus*, and *Grallator* in a comparatively complete sequence of 12 track horizons. The horizons extend from the Middle Buntsandstein through the border facies of the Muschelkalk up through the Middle Keuper, with age equivalents of Olenekian into the Norian. The stratigraphy documents, in combination with the palaeogeographic distribution along the Bohemian-Videlician High, a continuous faunal sequence. Significant track assemblages can be correlated to several ichnofaunas known from Europe and North America. Manus and pes print morphology and trackway patterns show significant tendencies towards tridactyly and bipedalism during the Triassic. Close correlation can be made between footprint and trackway morphology and synapomorphies of Ornithodira, Dinosauriformes, and Dinosauria. Therefore, ichnotaxa can be interpreted as documenting succeeding sister groups of the Dinosauria. The first stage of early dinosaurs is realized in the Carnian with *Grallator*. A critical concern is the taxonomy of the track morphs, because the degree to which bipedalism and tridactyly are expressed in the trackways is to some extent controlled by trackmaker gait, and bipedalism and tridactyly are key characters in the origin of the dinosaurs. Chirotherians are included in the analysis because in these prints and trackways, which were presumably made by Crurotarsi, several characters of dinosauroid tridactyly and tendencies toward bipedalism appear to be developed in a convergent or parallel manner. In particular *Chirotherium barthii* appears in this context as an ideal ancestor of both the Ornithodira and the Crurotarsi.

1 Einführung, Paläogeographie und Stratigraphie

Die Erforschung von Tetrapodenfährten hat in der Trias Mitteleuropas eine lange Tradition. Sie beginnt mit den Entdeckungen im Buntsandstein bei Hildburghausen in S-Thüringen und der ersten, heute noch gültigen wissenschaftlichen Benennung dieser Fährten als *Chirotherium barthii* (SICKLER 1834, 1835, 1836, KAUP 1835a, b). In der Folgezeit gelangen zahlreiche Funde in anderen Vorkommen und weiteren Abschnitten der Trias. Im Mittelpunkt der Studien stand von jeher auch die Deutung der Formen, welche seit Beginn des 20. Jahrhunderts auf Thecodontier, Pseudosuchier und Archosaurier eingeengt worden ist (WILLRUTH 1917, SOERGEL 1925, KREBS 1965, HAUBOLD 1967, 1971a, b). In die Deutung der Chirotherien und durch Entdeckungen tridactyler dinosauroider Formen, wie „*Coelurosaurichnus*“ und „*Dinosaurichnium*“ (WEISS 1934, 1976, 1981, BEURLIN 1950, REHNELT 1950, 1952, 1959, 1983, KUHN 1958a, b und HELLER 1952) im Keuper von N-Bayern, wurden immer wieder Überlegungen zu einer Beziehung der beobachteten Tetrapodenfährten zu frühen Dinosauriern angestellt. Mangels geeigneter Skelettfunde und wegen der lange unklaren Systematik der Archosaurier blieben alle näheren Deutungsversuche wider-

sprüchlich. Mit der kladistischen Merkmalsanalyse und durch erweiterte Belegsammlungen von Tetrapodenfährten ist gegenwärtig ein grundsätzlich günstigerer Ansatz für die Deutung der Fährten gegeben. Eine erste Darlegung dazu konnten Verf. (HAUBOLD & KLEIN 2000) bereits in dieser Zeitschrift publizieren. Die vorliegende Abhandlung ist erweitert auf die Befunde aus der gesamten Sequenz vom höheren Buntsandstein bis zum Mittelkeuper in S-Thüringen und N-Bayern. Für den betrachteten Zeitrahmen liegt in dieser Region der bisher vollständigste Befund von Assemblages mit Archosaurierfährten vor. Allgemein repräsentieren Flächen mit Fährten ein Teilbiotop terrestrischer Tetrapoden, welches im Übergangsbereich von Sedimentations- und Erosionsgebiet liegt. Letzteres war das von den Fährtentieren kontinuierlich besiedelte Hochgebiet. Von diesem sind die betreffenden Tetrapoden in das Sedimentationsgebiet vorgezogen, an dessen Rändern die subaquatischen Ichnozöosen, die sog. Fährten Sandsteine (HAUBOLD 1971a) entstanden sind. Paläogeographisch liegt das Gebiet der untersuchten Vorkommen mit Tetrapodenfährten am W-Rand des Böhmischo-Vindelischen Festlandes (Abb. 1). Dieses bildete die südöstliche Be-

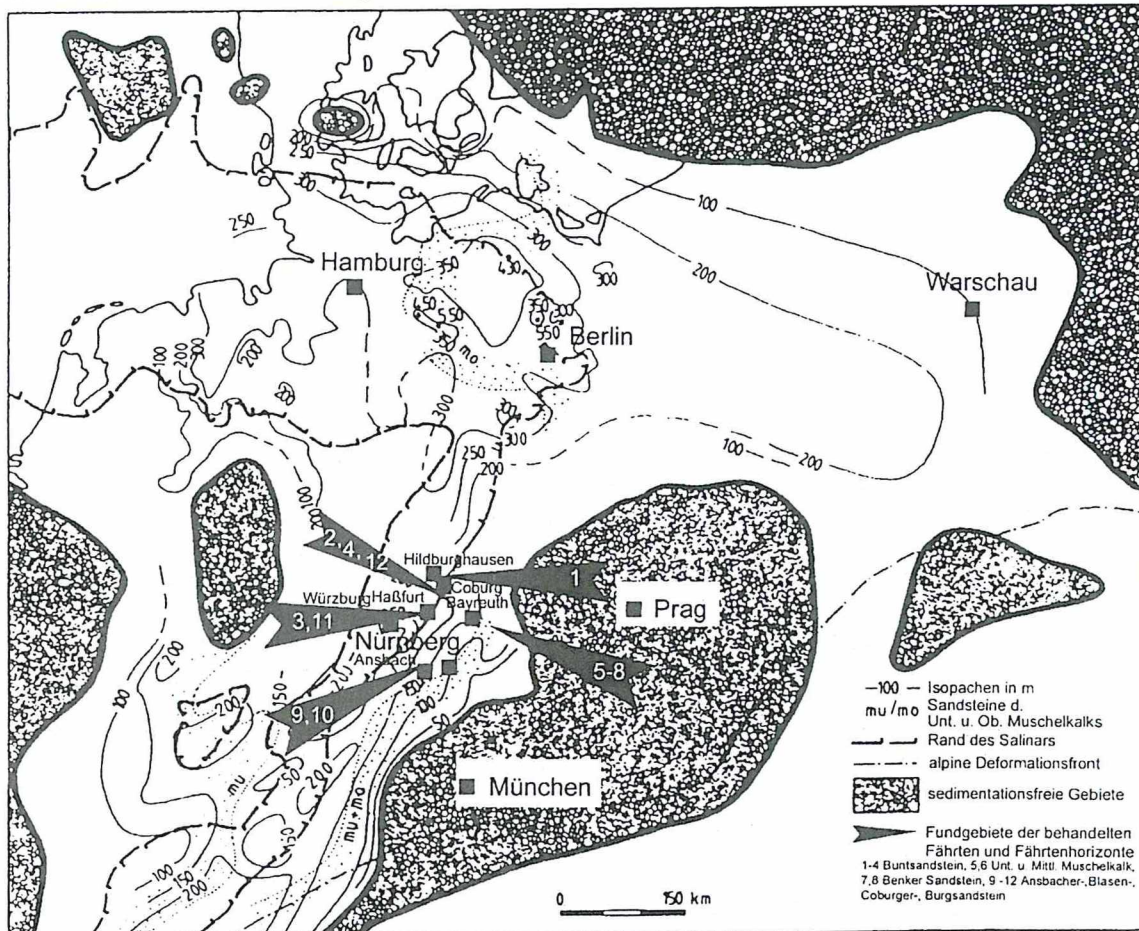


Abb. 1: Paläogeographie und Faziesverteilung im germanischen Becken für die Zeit der Mittleren Trias (nach SCHRÖDER 1982 und ZIEGLER 1982, aus HAGDORN 1991) mit den Fundgebieten der behandelten Fährten und Fährtenhorizonte der Unteren bis Oberen Trias.

grenzung des flach epikontinentalen Germanischen Beckens. Das Festland war zugleich Liefergebiet der fluvio-lakustrinen Sedimente, in denen im Verlauf der Trias wiederholt Fährtenflächen entstanden sind. Wesentlich gesteuert und kontrolliert wurde das sedimentäre Geschehen im Germanischen Becken und auch an seinen Rändern durch marine Transgressionen aus der Tethys, welche etwa in der frühen Mittleren Trias über die Schlesisch-Böhmische sowie die Ostkarpaten-Pforte, und später auch über die Burgundische Pforte erfolgten. So entstand in dem betrachteten Raum die traditionell dreigeteilte Abfolge der Trias, die in jeweils einen von siliziklastischen Sedimenten geprägten unteren und oberen Abschnitt, Buntsandstein und Keuper, sowie in einen von Karbonaten dominierten mittleren Abschnitt, den Muschelkalk, unterteilt wird.

Von der als Folge der mitteltriassischen Transgressionen beckenwärts einsetzenden intensiven Karbonat-sedimentation wurde der äußere Rand entlang des Böhmischo-Vindelizischen Festlandes nur wenig berührt. So ist die Fazies der Ablagerungen in diesem

Raum auch zur Bildungszeit des Muschelkalkes kontinuierlich von einem überwiegend siliziklastischen Sedimenteintrag geprägt. Seine randlichen Äquivalente liegen in sandiger Ausbildung vor (GEVERS 1927, LEITZ & SCHRÖDER 1985, SCHRÖDER 1964).

In den Aufschlüssen mehrerer Triasformationen finden sich im südlichen Thüringen und im nördlichen Bayern ausgedehnte Flächen mit Tetrapodenfährten, insbesondere solche von Archosauriern. Vom Buntsandstein bis zum Keuper kann man diesen Vorkommen rund 12 verschiedene Horizonte zuordnen. Bezogen auf die derzeit gebräuchliche lithostratigraphische Gliederung (BEUTLER 1998, LEPPER & RÖHLING 1998, HAGDORN et al. 1998) liegen die betreffenden Profilbereiche mit Fährtenflächen in der Solling-Formation (1 Horizont), Röt-Formation (3), Eschenbach-Formation (1), Hassberge-Formation (2) und Löwenstein-Formation (1). Ein Vorkommen von geringerer horizontaler Ausdehnung kennt man ferner in der Grafenwöhr-Formation (Abb. 2).

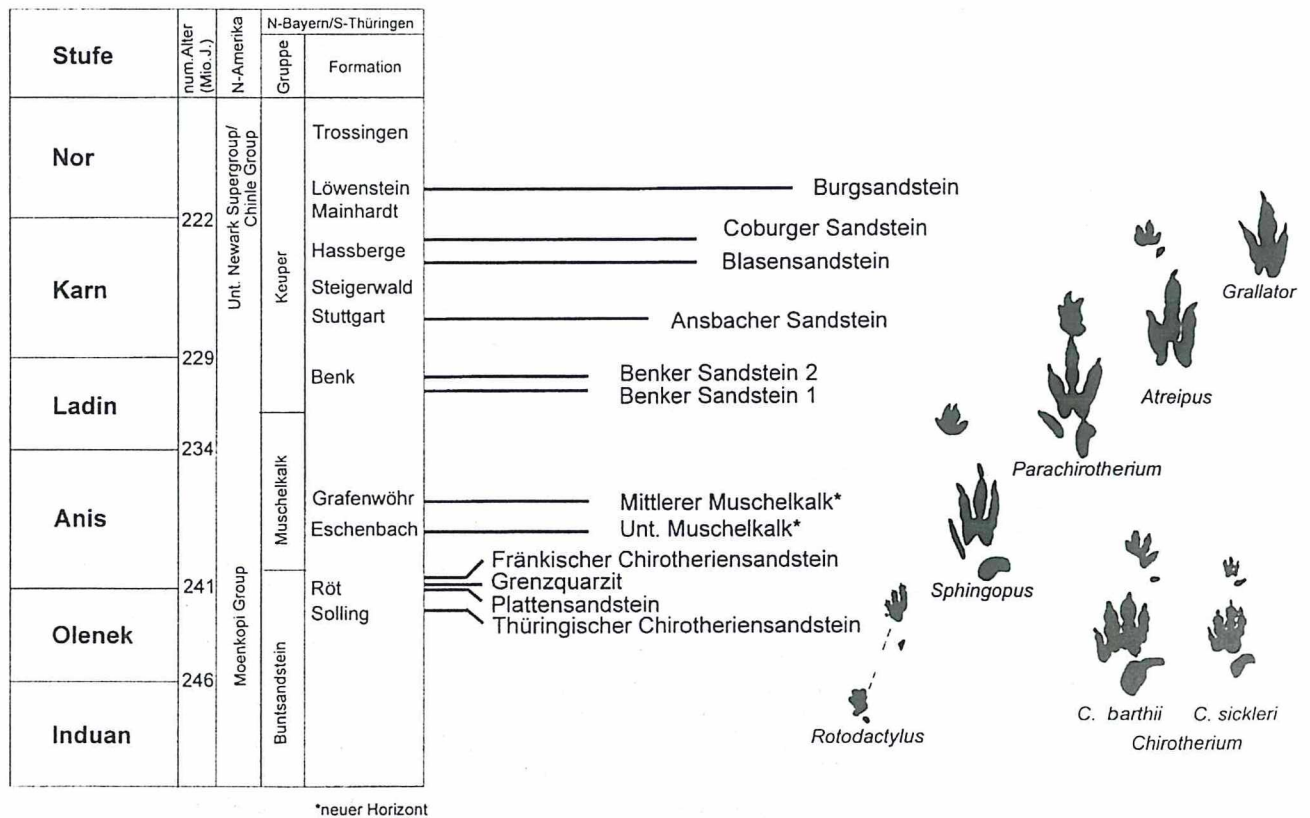


Abb. 2: Stratigraphische Position der 12 berücksichtigten Archosaurier-Fährtenhorizonte in der Trias (Buntsandstein bis Keuper) von N-Bayern und S-Thüringen. Zur Lage der Vorkommen vgl. Abb. 1. Die Eindrücke und Fährten belegen die Herausbildung von Tridactylie und Bipedie im Verlauf der Trias. Zu den Taxa vgl. Text. Stratigraphische Gliederung in Anlehnung an BEUTLER (1998), HAGDORN et al. (1998) und LEPPER & RÖHLING (1998). Fährtenzeichnungen aus HAUBOLD (1971b) und HAUBOLD & KLEIN (2000).

Insgesamt umfasst die vertikale Verbreitung der Fährtenhorizonte von der Solling-Formation bis zur Löwenstein-Formation den Zeitabschnitt vom Olenek bis zum Nor – das entspricht einer numerischen Dauer von ca. 25 Mio. Jahren. Chronostratigraphisch können die fährtenführenden Formationen im interkontinentalen Rahmen mit Formationen korreliert werden, die ähnliche Vorkommen enthalten. So entsprechen die genannten Abschnitte des Buntsandsteins und zwar Solling- und Röt-Formation der Moenkopi-Group in Arizona – Alter Olenek bis Anis. Höhere Teile des Keupers, die Hassberge- und Löwenstein-Formation, können mit Abschnitten der Chinle-Group und mit der unteren Newark-Supergroup in Nordamerika (Abb. 2) sowie mit den unteren Stormberg-Serien in Südafrika korreliert werden – Alter Karn bis Nor. Mit der fährtenführenden Muschelkalk-Randfazies im Anis,

und mit den Niveaus des tieferen Keupers im Ladin, also von der Eschenbach- bis zur Benk-Formation vergleichbare Vorkommen, gibt es in Frankreich und in Norditalien.

Das in den Abbildungen dokumentierte Originalmaterial stammt aus verschiedenen Sammlungen, die mit den nachfolgend aufgeführten Abkürzungen bezeichnet werden:

HF – Fährtenammlung Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum, Martin-Luther-Universität Halle;

HMM – Heimatmuseum Markt Erlbach;

ISTD – Institut de Science de la Terre, Université de Bourgogne, Dijon, Slg. Demathieu;

NHMS – Naturhistorisches Museum Schleusingen;

SKF – Sammlung H. Klein, Berg;

UMOB – Urweltmuseum Oberfranken Bayreuth.

2 Archosaurier-Fährtenflächen in der Trias von S-Thüringen und N-Bayern

2.1 Buntsandstein (Olenek - Anis)

Es waren Fährten aus dem höheren Buntsandstein bei Hildburghausen in Thüringen (Abb. 3), die nach ihrer Entdeckung im Jahre 1833 von SICKLER (1834) beschrieben worden sind. Im Jahr darauf hat KAUP (1835a, b) die Formen als *Chirotherium barthii* (Abb. 4 A) und *Chirotherium sickleri* benannt und damit erstmals eine binäre Benennung von Tetrapodenfährten vorgenommen. Das Vorkommen liegt nach der lithostratigraphischen Gliederung in der Solling-Formation, und für den betreffenden Horizont wurde bereits im 19. Jh. der Name „Thüringischer Chirotheriensandstein“ eingeführt. Von den ca. 30 Sandsteinplatten einer Fläche mit Chirotherien, die man in einem Steinbruch nahe Hessberg bei Hildburghausen geborgen hatte, sind heute viele weltweit in Museen vorhanden (HAUBOLD 1971b). Diese und weitere Fährtenflächen, die in den folgenden Jahrzehnten und teilweise bis heute in der näheren und weiteren Umgebung von Hildburghausen, sowie in zwei Horizonten der Röt-Formation bei Kronach (SCHREIBER 1956) und Kulmbach in Nordbayern entdeckt wurden, bilden einen Ansatzpunkt für das Verständnis der frühen Evolution der Archosaurier in der Trias mittels ihrer Fährten. Einige Autoren haben sich im 20. Jh. näher dem Studium dieser Fährten gewidmet (WILLRUTH 1917, SOERGEL 1925, RÜHLE v. LILIENSTERN 1939, HAUBOLD 1971b, DEMATHIEU & LEITZ 1982) und damit die Grundlagen für den heutigen Kenntnisstand aber auch weiterführende Diskussionen geschaffen. Die zentrale Aussage ist: Chirotherien stellen unmittelbare Zeugnisse der lokomotorischen Aktivität der Archosaurier dar. Sie belegen, dass dieselben den voll aufgerichteten Gang bei parasagittaler Haltung der Extremitäten bereits in der frühen Trias, im Olenek, erreicht hatten. Dies wird von unterschiedlichen Chirotherien repräsentiert. Das bedeutet, in den Ichnogenera *Chirotherium* (Abb. 3, 4 A, 5), *Isochirotherium*,

Synaptichnium, *Brachychirotherium* sowie *Rotodactylus* (Abb. 4 B, 5) ist bereits eine bemerkenswert breite Diversität von Archosauriern belegt. Das lässt sich auch mit der durch PEABODY (1948) beschriebenen Ichnofauna aus der Moenkopi Group in Arizona bestätigen, die mit der des Untersuchungsgebietes durch die Belege zu *Chirotherium* (*C. barthii* und *C. sickleri*), *Isochirotherium* und *Rotodactylus* weitgehend identisch ist.

Als vergleichsweise reichhaltig haben sich Befunde in S-Thüringen erwiesen, z. B. ein Fährtenassemblage, in dem *Rotodactylus* mit einer Konzentration von ca. 1000 Einrücken pro qm neben verschiedenen Chirotherien vertreten ist (Abb. 4 B). Das umfangreiche Material war eine der Grundlagen für die Differenzierung der Chirotherien in vier Ichnogenera: *Chirotherium*, *Isochirotherium*, *Synaptichnium* und *Brachychirotherium*, die im Mittleren Buntsandstein bzw. im Olenek einsetzen (HAUBOLD 1967, 1971a, 1983).

2.2 Muschelkalk (Anis - Ladin)

In der Zeit der Mittleren Trias standen weite Teile der betrachteten Region unter marinem Einfluss. Das bedeutet, die karbonatische Fazies des Muschelkalks prägt in der Regel auch die Entwicklung der sedimentären Folgen am Beckenrand. Im Sommer 2001 gelang es den Autoren auf Anregung von B. SCHRÖDER (Bochum) eine von Archosaurier-Fährten dominierte Ichnofauna in marginalen siliziklastischen Äquivalenten des Unteren Muschelkalkes (Eschenbach-Formation) in Nordbayern nachzuweisen. Diese Entdeckung schließt die bisherige Lücke in der Fährtenokumentation, die in Mitteleuropa zwischen den Vorkommen im Buntsandstein und denen im Keuper bestand. Die nunmehr vorliegenden Fährten und Eindruckformen (Abb. 6, 7) zeigen auffallende Ähnlichkeiten zu der



Abb. 3:
Chirotherium barthii.
Drei Platten aus der Typusfläche des Fundes von Hessberg bei Hildburghausen (S-Thüringen), die von 1833 bis 1835 geborgen wurden.
Thüringischer Chirotheriensandstein, Solling-Formation.
Die Exemplare befinden sich im Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin.
Die Länge der Fußindrücke beträgt ca. 20 bis 25 cm; Stridelänge (Doppelschrittdistanz) etwa 1 m.
Die auf den Flächen teilweise erkennbaren kleineren Eindrücke gehören zu *Chirotherium sickleri* und *Dicynodontipus*.

von DEMATHIEU (1966, 1970, 1971), DEMATHIEU & GAND (1972, 1973), COUREL & DEMATHIEU (1973, 1976), GAND (1976, 1977, 1978, 1980), sowie GAND & PELLIER (1976a, b) aus Frankreich beschriebenen mitteltriassischen Ichnofauna (Abb. 9).

Bisher sind in der Eschenbach-Formation folgende Ichnotaxa zu bestimmen: *Isochirotherium* cf. *I. coureli*, *Synaptichnium* sp., *Sphingopus* sp., *Brachy-chirotherium* sp., *Rotodactylus* sp. Hinzu kommen noch nicht näher identifizierte dinosauroide und chirotherioide Fährtenformen. Teilweise lassen einige bemerkenswert deutliche Hautstrukturen erkennen. Als einzige nicht-Archosaurier-Fährten fanden sich in der Fährtenassoziation vereinzelt Eindrücke von *Rhynchosauroides*. Die betreffenden Funde in N-Bayern bedeuten den Erstnachweis einer Archosaurier-Ichnofauna im post-rötischen Anis für Deutschland und die Entdeckung des Ichnotaxons *Sphingopus* außerhalb Frankreichs. Ähnlichkeiten bestehen auch zu Vorkommen der Mittleren Trias, die in Italien aus dem Anis (AVANZINI 1999, 2002, AVANZINI & LEONARDI 2002, AVANZINI & NERI 1998, AVANZINI et al. 2001), aus Großbritannien (SARJEANT 1967, 1970, 1996) und Spanien (DEMATHIEU et al. 1978) beschrieben worden sind. Von karbonatischen Tidenflächen vergleichbaren Alters kennt man im Muschelkalk bereits Ichnofaunen mit Formen wie *Rhynchosauroides* und *Procolophonichnium*, z. B. von Winterswijk, vom Rand des Rheinischen Massives und des Thüringer Beckens (DEMATHIEU & OOSTERINK 1983, 1988, DIEDRICH 1998, 2000, 2002a, b). Archosaurierfährten blieben in all diesen Vorkommen jedoch bislang die Ausnahme. Möglicherweise dominierten Archosaurier die mehr randnahen Bereiche des Germanischen Beckens, also jene Areale, die von den Fährtenflächen in die Erosionsbereiche übergehen. Da jedoch über die Situation in der kontinentalen Umrandung des Germanischen Beckens, also über terrestrische Faunen und Floren bislang so gut wie

keine Befunde vorliegen, erscheinen Schlussfolgerungen zu den Gründen für die unterschiedliche Zusammensetzung der Fährtenassemblages spekulativ.

2.3 Keuper (Ladinian - Norian)

Auf den Flächen der Benk- bis Löwenstein-Formation, diesen entsprechen in der Beckenfazies der Untere bis Obere Gipskeuper und der untere Steinmergelkeuper, enthalten die Fährtenassoziationen vielfach chirotherienhafte pentadactyle Fuß eindrücke und quadrupede Fährten, die unter dem Namen *Parachirotherium* geführt werden. Dazu kommen ab Benker Sandstein in den stratigraphisch jüngeren Horizonten vermehrt tridactyle Formen vom *Atreipus*- und *Grallator*-Typ (Abb. 8). All diese Formen sind je nach Überlieferung als *Parachirotherium-Atreipus-Grallator* bestimmbar und repräsentieren dinosauroide Erzeuger (HAUBOLD & KLEIN 2000; Abb. 6-8 dieser Arbeit zeigen bereits entsprechende Formen auf Flächen des Benker Sandsteins). Daneben gibt es weiterhin in allen Horizonten Vertreter der Chirotherien insbesondere *Brachy-chirotherium*. Sie sind aus der Hassberge- und Löwenstein-Formation näher beschrieben worden (BEURLEN 1950, KARL & HAUBOLD 1998, 2000). In der Stuttgart-Formation ist *Chirotherium wondrai* zusammen mit *Atreipus metzneri* (HELLER 1952, OLSEN & BAIRD 1986) bekannt (Abb. 8 C). Auf einigen Flächen der Horizonte dieses Abschnitts tritt *Rhynchosauroides* gehäuft auf. Erste substantielle Befunde von Dinosauriern, das sind Skelettreste, liegen im Keuper nach der Übersicht von RAUHUT & HUNGERBÜHLER (2000) ab Stubensandstein (Löwenstein-Formation) mit den Theropoden *Dolichosuchus cristatus*, *Halticosaurus longotarsus* und *Procompsognathus triassicus* vor. In den Fährten aus den geologisch älteren Formationen sind somit nach dem stratigraphischen Kontext Hinweise auf die Herausbildung der Dinosaurier, insbesondere die der Theropoden, zu erwarten.

3 Ein Problem der Ichnotaxonomie

An den dinosauroiden Fährten aus dem Keuper und teilweise schon an denen aus dem Muschelkalk lässt sich exemplarisch die potentielle Problematik der Ichnotaxonomie von Tetrapodenfährten demonstrieren. Es handelt sich um die Formen, die unter den folgenden Namen geführt werden: *Parachirotherium postchirotherioides* und *Atreipus-Grallator* aus dem Benker Sandstein der Benk-Formation des Ladin, *Atreipus (Coeluosaurichnus) metzneri* aus dem Ansbacher Sandstein der Stuttgart-Formation des tieferen Karn und *Grallator* sp. bzw. *Coeluosaurichnus* spp. aus dem Coburger Sandstein vermutlich des mittleren bis höheren Karn (Abb. 8 A - D).

Die drei Taxa, bzw. Ichnogenera *Parachirotherium*, *Atreipus* und *Grallator* sind primär jeweils aus bestimmten Horizonten und Vorkommen beschrieben worden. Die betreffenden Exemplare sind formal unterscheidbar nach Anzahl der eingedrückten Fußzehen

und dem Fehlen oder Vorhandensein von Handeindrücken. Da an den meisten Vorkommen des Keupers über viele Jahrzehnte meist nur isolierte Eindrücke beobachtet und geborgen worden sind, war eine unterschiedliche Benennung sinnvoll und diese erschien verständlicher Weise sogar gut begründet. Im Ergebnis weiterer Studien wird aber nun deutlich, dass alle Formen in der Ausbildung der Fuß-Zehengruppe II-IV übereinstimmen. Alle Eindrücke zeigen in Morphologie und Zehenproportionen das grallatoride Grundmuster, wie es für das Ichnogenus *Grallator* signifikant ist. Die Unterschiede zu dem tridactylen und bipeden *Grallator* sp. reduzieren sich bei den anderen beiden Formen auf folgende Merkmale: An *Parachirotherium postchirotherioides* erscheinen im Fuß eindrück die Zehen I und V und es sind Handeindrücke vorhanden, d.h. die Fährten sind quadruped. Bei *Atreipus* bzw. bei *Atreipus metzneri*

sind die Handeindrücke regelmäßig vorhanden (Abb. 11).

Einerseits haben diese Morpho-Ichnotaxa unterschiedliche stratigraphische Herkunft und nach den Typus-Exemplaren erscheint eine Differenzierung begründet. Andererseits können aber im Verlauf von Fährten die als *Parachirotherium*, *Atreipus* oder *Grallator* bestimmbaren Formen nacheinander auftreten (HAUBOLD & KLEIN 2000). Dies bedeutet, ein und derselbe Erzeuger hat in Abhängigkeit von Gangart und Substrat unterschiedliche Eindruckbilder hinterlassen. Hinzu kommt die Beobachtung, dass in stratigraphisch aufsteigender Folge der Anteil der *Parachirotherium*-Überlieferung abnimmt und jener der *Grallator*-Überlieferung zunimmt. Die *Atreipus*-Überlieferung erweist sich in diesem Kontext ichnomorphologisch und auch stratigraphisch als Übergang zwischen beiden (Abb. 2, 11).

Aus der stratigraphisch sukzessiven Herkunft der Typus-Originale dieser Taxa könnte man folgern, dass bestimmte Stadien einer phylogenetischen Entwicklung dinosauriformer Erzeuger vorliegen, die den Übergang von quadruped zu biped und tridactyl anzeigen. Allerdings wird aus den Befunden deutlich, dass es sich bei dieser prinzipiellen Veränderung der Bewegungsweise offenbar um einen kontinuierlichen Übergang gehandelt hat. Das bedeutet, die bipede Gangart ist an den Fährten vom Ladin bis zum Nor zunehmend festzustellen. Die betreffenden Erzeuger haben ihre Bewegungsweise über eine geologisch längere Zeit von fakultativ biped zu obligatorisch biped umgestellt. Mit dem Beleg dieser Übergänge im Verlauf von einzelnen Fährten ist nunmehr der Zusammenhang bisher scheinbar separater Ichnotaxa angezeigt. In Anbetracht dessen haben Verf. vorgeschlagen (HAUBOLD & KLEIN 2000), derartige Formen von Fährtenflächen des Ladin bis Karn und teilweise des Nor generell, also nicht nur solche im Keuper, als PAG-Komplex, *Parachirotherium-Atreipus-Grallator*, zusammenzufassen. Daraus resultiert das bereits ange-deutete ichnotaxonomische Problem.

Formal wäre die Benennung aller im Zusammenhang erkannten Formen mit dem ältesten verfügbaren Namen möglich, das ist *Grallator*. Dies wird aber den an den Eindrücken und Fährten beobachteten Formen und Mustern nicht gerecht. Denn *Grallator* ist nach Befunden in vielen Fährtenassemblages durchaus treffend als tridactyl und biped charakterisiert. Das genügt aber nicht dem Formenspektrum von *Grallator* an den Fährten in den Assemblages im Ladin bis Nor. Es liegt ein spezieller und zugleich exemplarischer Fall vor, dessen Diskussion für die Taxonomie und Benennung von Tetrapodenfährten von allgemeiner Bedeutung ist. Da Verf. eine taxonomische Lösung zur Diskussion stellen, werden vorerst alle drei Namen beibehalten, unter der Berücksichtigung des Umstandes, dass sie im ichnologischen Kontext miteinander verknüpft sind.

Es ist zu vermuten, dass sich diese Problematik auch bei anderen Trias-Fährten stellt, und bislang in

weiteren Fällen nur noch nicht beachtet worden ist. Einen konkreten Ansatz dazu bilden die oben bereits erwähnten Fährtenflächen in sandigen Äquivalenten des Unteren Muschelkalks (Anis) N-Bayerns. Diese enthalten teilweise Konzentrationen von über hundert dinosauriformen Fuß-/Handeindrücken pro qm, an denen sich bemerkenswerte morphologische Details aufzeigen lassen (Abb. 6 B, C, 7). Die offenbar juvenilen Formen von etwa identischer Größe (Fußlänge 50 mm inkl. Zeh V) liegen sowohl in pentadactyler als auch in tridactyler Überlieferung vor und erinnern entweder an *Sphingopus* oder an dinosauriforme Formen, wie sie von DEMATHIEU und GAND (1966, 1972, 1973, 1976, 1989) aus der französischen Mitteltrias beschrieben wurden (Abb. 9). Der Vergleich mit dem betreffenden Material erlaubt eine Bestimmung als *Sphingopus* sp., die Möglichkeit einer Identifikation als *Sphingopus ferox* bleibt offen. Im Gegensatz zu der Form aus der französischen Mitteltrias liegt *Sphingopus* sp. aus N-Bayern in überwiegend schlanker „grallatorider“ Überlieferung vor. Bei *S. ferox* ist der Fußzeh I nur durch einen isolierten Klaueneindruck angezeigt. Dieser Zeh kann aber in einigen Fällen auch komplett und stark rückversetzt vorliegen, wie bei *Parachirotherium* aus der Benk-Formation im Ladin (vgl. Abb. 6 A, 8 A). Danach erweist sich *Sphingopus* sp. stratigraphisch und morphologisch potentiell als ein Vorläufer von *Parachirotherium*. Die kleinen tridactylen bis pentadactylen Handeindrücke liegen häufig, aber nicht immer vor, so dass *Sphingopus* sp. in dieser Hinsicht progressiver als *Parachirotherium* zu bewerten wäre. Betrachtet man die Fläche in Abb. 6 B, 6 C und Abb. 7, so zeigt sich, dass die zentrale Fußzehengruppe II-IV in ihrer Morphologie und in den Proportionen der Zehen bei allen Eindrücken identisch ist. Unterschiede bestehen nur in der Präsenz bzw. Abwesenheit von Zeh V und der Hand. Dies dürfte lediglich durch das Substrat und/oder die Gangart bedingt sein, wie man es auch bei *Parachirotherium* beobachten kann. Gleiche Längen der Fußindrücke auf dieser Fläche unterstreichen die Annahme, dass es sich zumindest um verwandte Erzeuger handelt. In die ichnotaxonomische Problematik des PAG-Komplexes ist also auch *Sphingopus* einzubeziehen.

Konsequenzen aus diesen Beobachtungen für die Bewertung von Ichnotaxa tridactyler Formen anderer Vorkommen liegen nahe. Das betrifft die unter *Coelurosaurichnus* und *Anchisauripus* beschriebenen Formen aus der Mitteltrias in Frankreich, die man als tridactyle „Versionen“ des pentadactylen *Sphingopus* bewerten kann. Nach statistischen Erhebungen zur Morphologie und den Daten aus dem Fährtenverlauf ergeben sich nach DEMATHIEU (1970) und GAND (1980) zwar hinreichende Unterschiede, jedoch erscheinen mit dem erweiterten Belegmaterial zu *Sphingopus* und in Verbindung mit näherem Materialvergleich vertiefende Diskussionen vorgegeben.

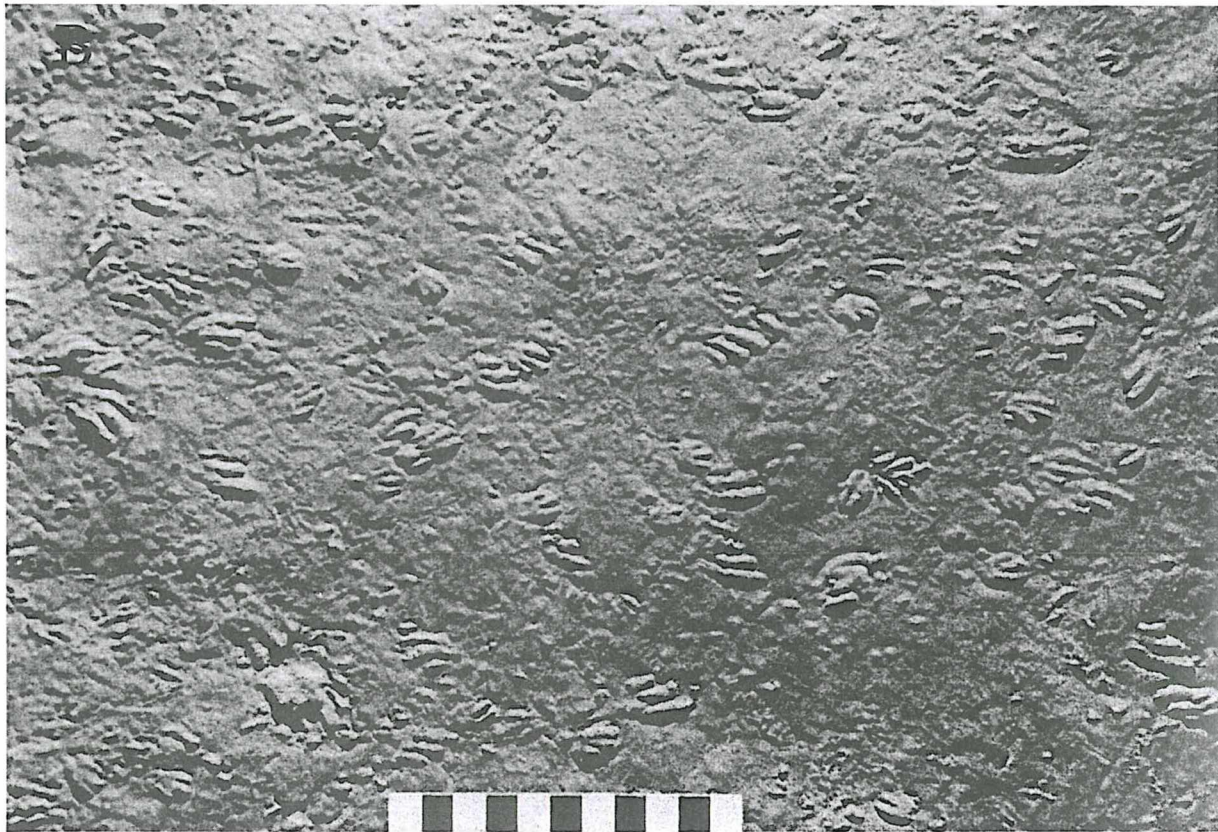


Abb. 4:

Eindruckformen der wichtigsten Archosaurierfährten aus dem Thüringischen Chirotheriensandstein von Heßberg und Harras bei Hildburghausen.

A - *Chirotherium barthii*. In der Fußstruktur ist mit der Dominanz der Zehen II-IV die dinosauroide Tridactylie präformiert. HF 22 (vgl. Abb. 3). Untere Bildkante im Original 33 cm lang.

B - *Rotodactylus matthesi*. Fläche mit tridactylen Hand- und Fußindrücken (ca. 1000 Eindrücke pro m²).

HF 8. Maßstab in cm.



Abb. 5:
Chirotherium barthii und zahlreiche Eindrücke zumeist von *Rotodactylus* auf einer Fläche der unteren Röt-Formation bei Kronach (ca. 400 Eindrücke je m²). UMOB. Originalgröße des Ausschnitts ca. 52 x 70 cm.

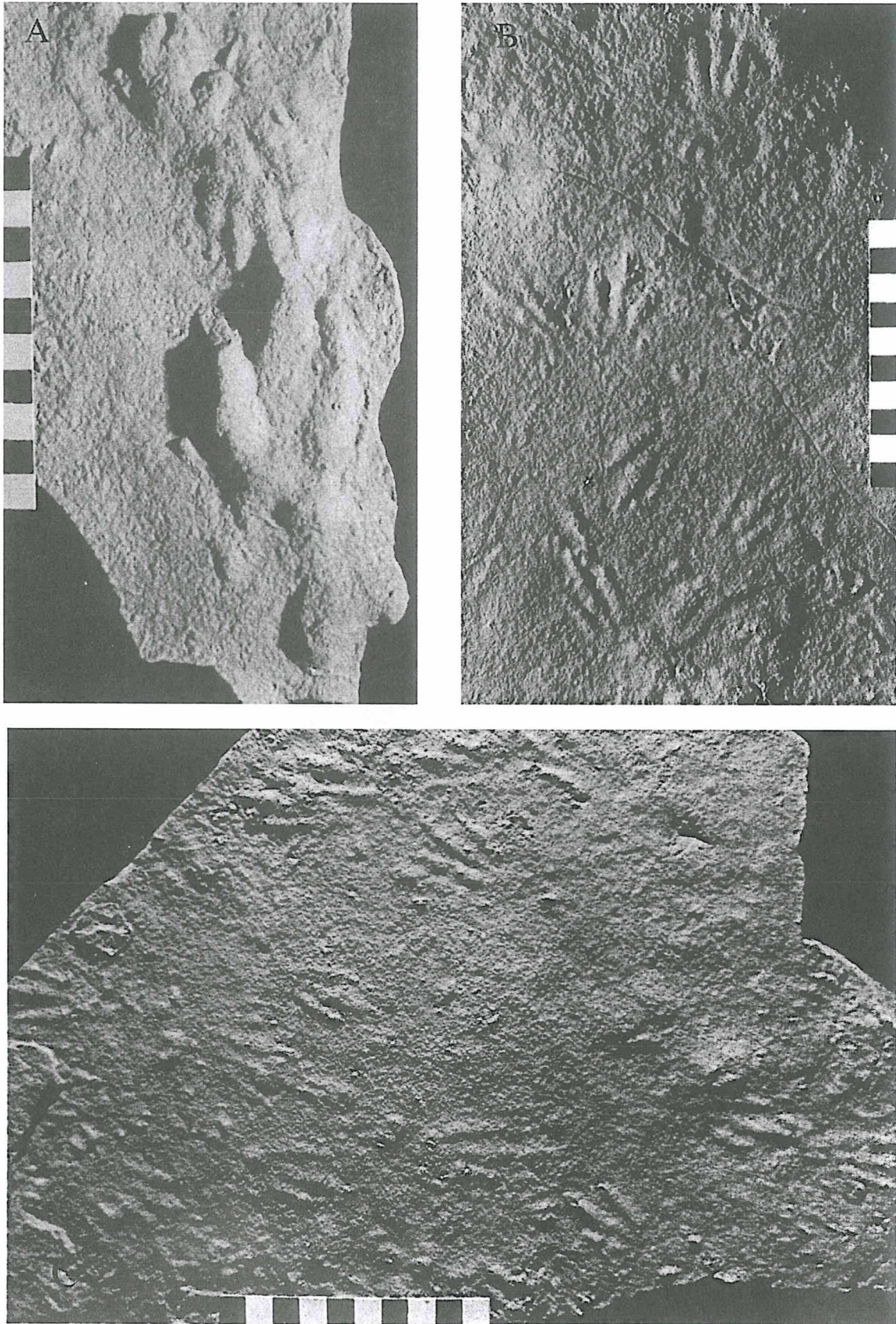


Abb. 6:
 Fuß- und Handeindrücke von *Sphingopus* sp. aus der sandigen Randfazies des Unteren Muschelkalks, SE Bayreuth.
 A - größere Form. SKF 132.
 B und C - Fläche mit zahlreichen Fuß- und Handeindrücken in pentadactyler bis tridactyler Überlieferung von kleineren, juvenilen Formen. B - SKF 131, C - SKF 133. Maßstab in cm.

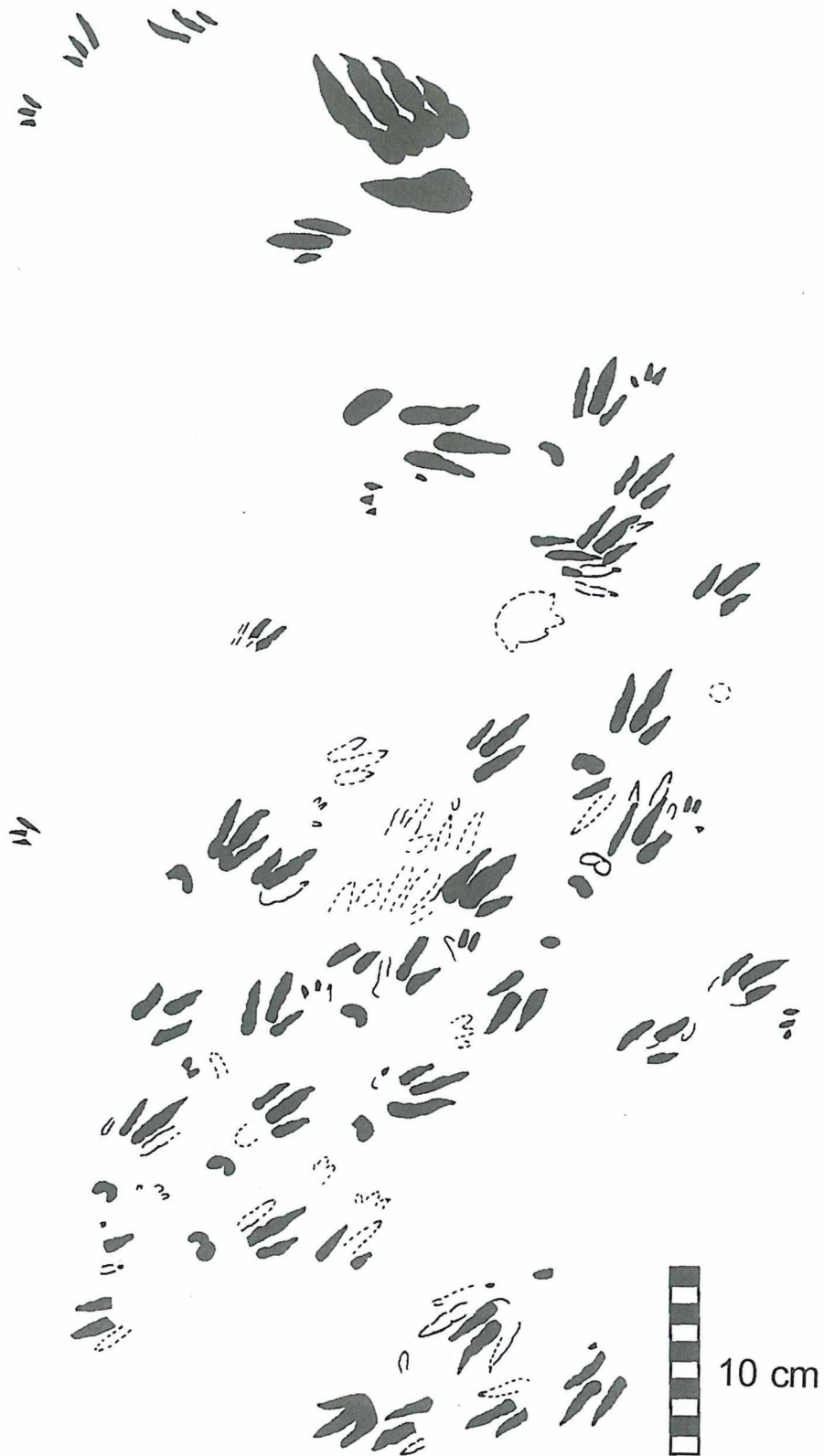


Abb. 7:

Ausschnitt der Fläche mit Fuß- und Handeindrücken von *Sphingopus* sp. (juvenile Form), *Synaptichnium* sp. und *Rhynchosauroides*, sandige Randfazies des Unteren Muschelkalks, SE Bayreuth. SK F 131.

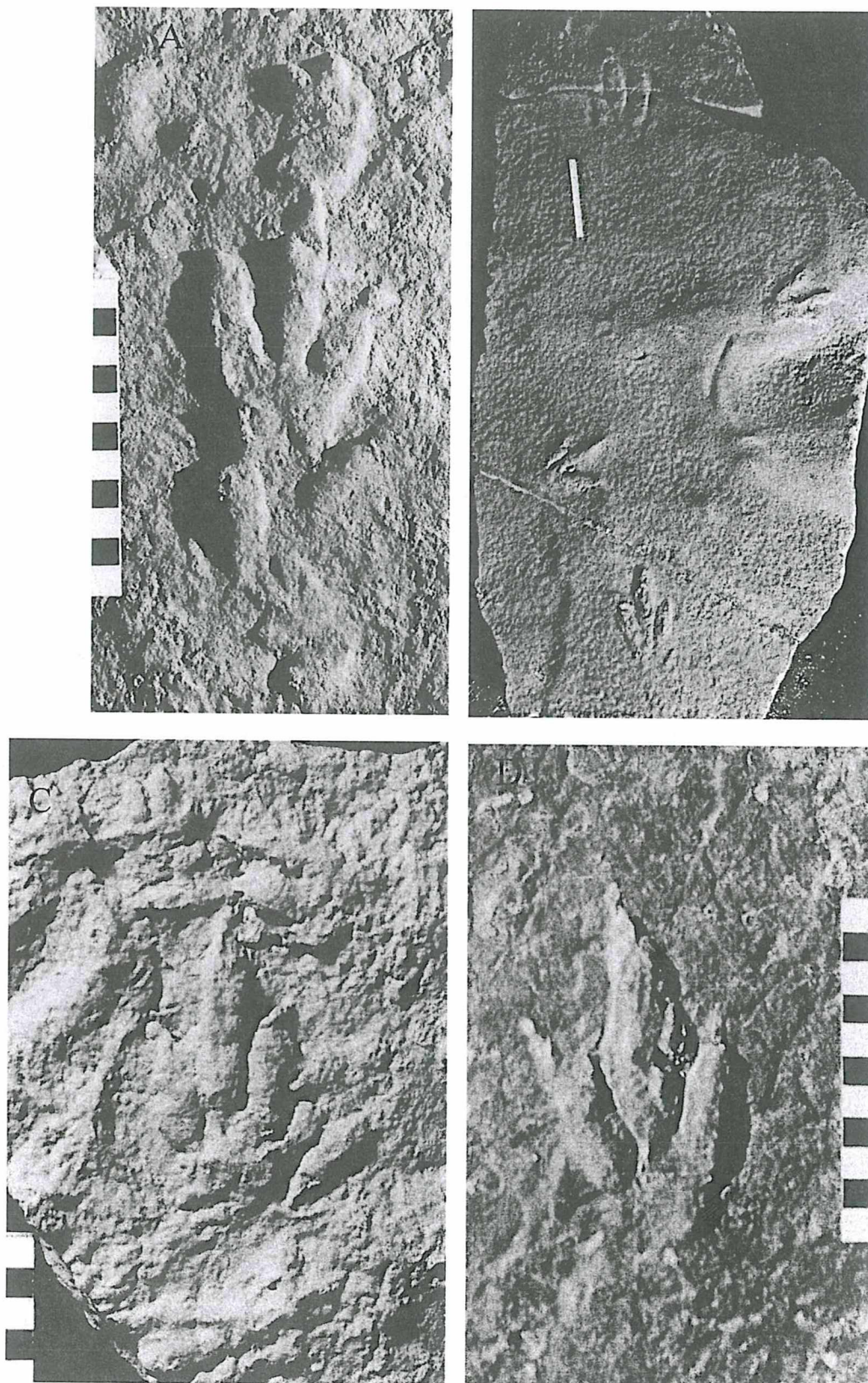


Abb. 8:

Parachirotherium-Atreipus-Grallator aus dem tiefen Mittelkeuper von N-Bayern. Maßstab in cm.

A - *Parachirotherium postchirotherioides* (Typus), Fuß- und Handeindruck, Benker Sandstein, SE Bayreuth. UMOB.

B - *Atreipus-Grallator*, Fläche mit zwei Fährtensegmenten aus dem Benker Sandstein, NE Bayreuth. nach einem Originalfoto von W. Weiss.

C - *Atreipus metzneri*, Fuß- und Handeindrücke, Ansbacher Sandstein, Altselingsbach bei Fürth. Original zu HELLER 1952. HMM,

D - *Grallator* sp. linker Fußeindruck, Coburger Sandstein, Hassberge. NHMS VT 99/100.

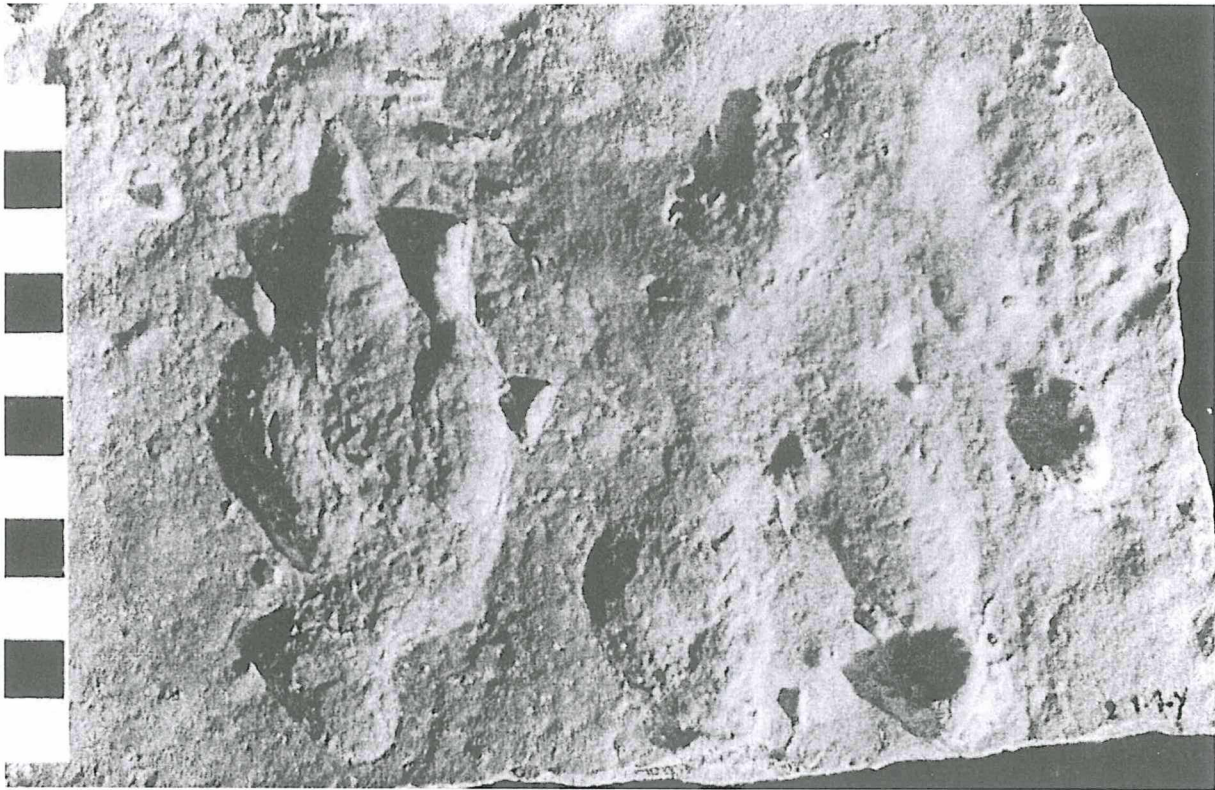


Abb. 9:

Sphingopus ferox DEMATHIEU 1966, Fährten sandstein des Anis/Ladin, Mont d'Or Lyonnais (Rhône), Fundort Chasselay, Frankreich (Typus). Der kleinere Handeindruck liegt rechts neben dem Fuß. Der größere, nach unten gerichtete Eindruck gehört zu *Isochirotherium coureli*. ISTD 21.1 Y. Maßstab in cm.

4 Fährten und Fährtenenerzeuger

4.1 Zu den Methoden der Interpretation

In der Vergangenheit wurden in vergleichenden Studien Fährten vielfach den bekannten Fußskeletten ihrer mutmaßlichen Erzeuger mit dem Ziel gegenübergestellt, auf Grund von Ähnlichkeiten bestimmte Beziehungen herzustellen und zu demonstrieren (SOERGEL 1925, KREBS 1965, 1966, HAUBOLD 1969a, DEMATHIEU & HAUBOLD 1974). Ergänzende Argumente bildeten stratigraphische und biogeographische Daten sowie Zusammensetzung von Faunen und deren Entwicklungsstufe, aus welchen sich eine zeitlich-räumliche Relation osteologischer und ichnologischer Befunde vermuten ließ (HAUBOLD 1969b, 1971a, DEMATHIEU & HAUBOLD 1972). Einen weiterführenden Ansatz bietet der nähere Bezug auf Synapomorphien des Fuß- bzw. Handskelettes und der Proportionen der Extremitäten, wie sie im Rahmen kladistisch-phylogenetischer Analysen der Archosauria bis Dinosauria fixiert worden sind (GAUTHIER 1986, SERENO 1991, 1999, SERENO & ARCUCCI 1993, 1994). Dabei wird transparent, ob Synapomorphien bzw. Autapomorphien bestimmter osteologischer Gruppen in den anatomisch kontrollierten morphologischen Merkmalen der Eindrücke und Fährten erkennbar sind. Auf diese Weise lässt sich im Vergleich zu allen bisherigen Verfahren der Kreis der Fährtenenerzeuger

sehr viel konkreter eingrenzen. Studien in dieser Richtung wurden bisher von OLSEN & BAIRD (1986), OLSEN et al. (1998), WILSON & CARRANO (1999), CARRANO & WILSON (2001) sowie HAUBOLD & KLEIN (2000) publiziert. Auf diesen Grundlagen soll die Deutung triassischer Archosaurierfährten nachstehend diskutiert werden.

4.2 Die Synapomorphien und ihr Nachweis in den Fährten

Taxonomisch relevante Merkmale der Extremitäten bzw. Hand- und Fußskelette der Dinosaurier und einiger ihnen nahestehender Nebengruppen wurden bezüglich der Überlieferung und Erkennbarkeit der Merkmale in den Fährten der Ichnotaxa *Parachirotherium*, *Atreipus* und *Grallator* von den Autoren bereits diskutiert (HAUBOLD & KLEIN 2000). Einige der Merkmale werden hier erneut aufgeführt. Ferner werden weitere osteologische und ichnologische Taxa vergleichend gegenübergestellt und einer ähnlichen Analyse unterzogen. Abb. 10 zeigt eine Zusammenfassung der Synapomorphien im Fuß- und Handskelett verschiedener Archosaurier-Gruppen der Trias und ihre Abbildung in den Fährten der hier untersuchten Flächen.

| Merkmale | Manus | | | | Pes | | | | | |
|--------------------------------------|------------------------------|--------------|-----------------------|--|------------------------------------|--------------------------------------|--------------|--|-----------------------------------|----------------------------------|
| | Reduktion der Zehen IV und V | Zeh II > III | Zeh I massiv (pollex) | Phalangen bleistiftförmig, Greiffunktion | Metatarsalia eng aneinanderliegend | Metatarsalia II/IV > 50% Tibia-Länge | Zeh IV > III | symmetrisch tridactyl, Zeh III am längsten | Zeh I Klauenphalangen am längsten | Zeh V basal noch Phalangenrelikt |
| Taxa | | | | | | | | | | |
| Therozoa | | | | ● | | | | | | ○ |
| Sauropodomorpha | | | | | | | | | ● | ○ |
| Saurischia | | ● | ● | | | | | | | ○ |
| Ornithischia | | | | | | | | | | ○ |
| Dinosauria | | | | | | | | ● | | ○ |
| Marasuchus (Lagosuchus) | | | | | | | | | | |
| Lagerpeton | | | | | | | ● | ○ | | |
| Ornithodira | | | | | ● | | | | | ○ |
| Grallator sp. | | | | | ▲ | | | | | |
| Atreipus metzneri | | | | | ▲ | | | | | |
| Parachirotherium postchirotherioides | | | | | ▲ | | | | | ▲ |
| Sphingopus sp. | | | | | ▲ | | | | | ▲ |
| Rotodactylus matthesi | | | | | ▲ | | | | | ▲ |
| Chirotherium barthii | | | | | ▲ | | | | | ▲ |
| Chirotherium sickleri | | | | | ▲ | | | | | ▲ |

● Synapomorphien nach GAUTHIER, SERENO, SERENO & ARCUCCI
 ○ sonstige Merkmale und Merkmalsverteilungen
 ▲ erkennbar in Hand-/Fußeindrücken
 () prinzipiell, jedoch Zehen I + V präsent

Abb. 10: Übersicht zentraler Synapomorphien bzw. Autapomorphien des Hand-Fuß-Komplexes bei Ornithodira bis Theropoda nach GAUTHIER (1986), SERENO (1991, 1999) und SERENO & ARCUCCI (1993) sowie die Nachweise dieser Merkmale bei den relevanten Ichnotaxa.

Handskelett von Ornithischia und Sauropodomorpha nach PADIAN & CHIAPPE (1997); von *Herrerasaurus* nach SERENO (1993); Metatarsus und Hinterextremität von *Lagerpeton* nach ARCUCCI (1997) sowie SERENO & ARCUCCI (1993); Fußskelett von *Lagosuchus* nach PADIAN (1997) und von *Plateosaurus* nach HUENE (1926) aus GALTON (1990); Eindruckbilder nach HAUBOLD (1971a) sowie HAUBOLD & KLEIN (2000).

Die gesicherten Synapomorphien der osteologischen Gruppen sind durch ausgefüllte Kreise markiert. Sie wurden Arbeiten von GAUTHIER (1986), SERENO (1991, 1999) und SERENO & ARCUCCI (1993) entnommen. Dreiecke zeigen an, an welchen Fährten bzw. Eindrücken diese Synapomorphien zu erkennen sind. Zusätzlich und ergänzend zu diesen Synapomorphien werden Merkmale der Fußzehen berücksichtigt (offene Kreise).

Die quantitative Differenzierung von Merkmalen, z. B. Zahl der Phalangen von Fußzeh V (multistate character) erfolgt hier nicht, da selbst optimal überlieferte Eindrücke keine eindeutige Festlegung der Phalangenformel zulassen. Deshalb werden nur die Präsenz oder das Fehlen von Zeh V und die Reduktion oder die Nicht-Reduktion einzelner Zehen registriert. Zu einer Reihe weiterer bei GAUTHIER und SERENO als Synapomorphien fixierten anatomischen Merkmale der Fußmorphologie enthalten die untersuchten Fährteneindrücke keine Anhaltspunkte. Dieser Einschränkung der Fährten im Vergleich zu osteologischen Befunden auf der einen Seite stehen auf der anderen Seite aber auch einige Merkmale in der Morphologie verbreiteter Ichnotaxa gegenüber, für die es bisher keine osteologischen Äquivalente oder Interpretationen gibt, da die osteologischen Befunde in der kritischen Zeit noch recht fragmentarisch sind oder sogar fehlen. Die Entwicklungsstufen der Archosaurier von Ornithodira bis Dinosauria werden nachstehend in ihrer osteologischen und ichnologischen Repräsentanz in der Trias behandelt.

4.2.1 Ornithodira

Die Ornithodira sind nach der Definition von SERENO (1991) der letzte gemeinsame Ahne von Pterosauria, *Scleromochlus* und Dinosauromorpha (einschließlich Aves) und alle seine Nachfahren. Zwei wesentliche, den Fußkomplex betreffende Synapomorphien der Ornithodira beziehen sich auf die eng aneinanderliegenden Metatarsalia I-IV, sowie die Länge der Metatarsalia II-IV. Letztere erreichen über 50 % der Tibia-Länge (SERENO 1991). Verknüpft sind mit diesen Merkmalen in der Regel funktionelle Tridactylie und eine semidigitigrade bis digitigrade Fußhaltung und cursorische Bewegung. Diesen Merkmalen entsprechende Fährten bzw. Fußindrücke sollten erwartungsgemäß auf der Höhe der Metatarsal-Phalangen-Verbindung II-IV schmal sein und eine reduzierte Beteiligung der Zehen I und V am Eindruck aufweisen. Diese Bedingung erfüllen in der untersuchten Triasfolge die Fußindrücke der Ichnotaxa *Rotodactylus*, *Sphingopus*, *Parachirotherium*, *Atreipus* und *Grallator*, so dass sie als Ornithodira usw. gedeutet werden können.

Die Schwestergruppe der Ornithodira im Rahmen der Archosauria, das sind die Crurotarsi (sensu SERENO & ARCUCCI 1990), haben nicht diese schmale und langgestreckte Metatarsalregion. Bei ihnen findet man dagegen relativ kurze, distal divergierende Metatarsalia und die Länge der Metatarsalia II-IV beträgt weniger als 50 % der Länge der Tibia. *Chirotherium barthii* und *Chirotherium sickleri* erfüllen etwa diese

Bedingungen. Zugleich zeigen aber die Fußindrücke mit den Proportionen der Zehen II, III, IV eine Tendenz zur Tridactylie. Darin ist die für *Chirotherium* charakteristische „progressive“ Morphologie zu sehen. Unterschieden davon sind in der Unteren und Mittleren Trias die relativ konservativen Formen *Synaptichnium* und *Brachychirotherium*, bei denen ein kräftiger Zeh I in eine konsolidierte vordere Zehengruppe I-IV integriert ist und eine plantigrade bis semiplantigrade Fußhaltung vorliegt (Abb. 11). Einige der späteren Formen von *Brachychirotherium* aus der Oberen Trias zeigen im Ansatz ebenfalls tridactyle Fußindrücke bei im Vergleich zu *Chirotherium* allerdings anders proportionierten, kürzeren Zehen, wodurch die Fußhaltung in besonderer Weise zunehmend digitigrad ist. Die Reduktion der Fußstruktur auf drei Zehen und eine gewisse Digitigradie standen wohl in Verbindung mit einer Effektivierung des Lokomotionsapparates. Offenbar wurde das entsprechende Eindruckmuster in der Evolution der Archosaurier mehrfach parallel ausgebildet.

In diesem Kontext ist die nahezu grallatoride Dominanz der Fußzehengruppe II-IV bei *Chirotherium barthii* (s. Abb. 4 A) zu nennen. Vermutlich ist hierin eine Konvergenz oder Homoplasie der Crurotarsi im Vergleich zu den Entwicklungen innerhalb der Ornithodira zu sehen. So findet man Eindrücke von *C. barthii* auf manchen Flächen sogar in einer nahezu „dinosauroiden“ Morphologie. Es handelt sich in diesen Fällen um substratbedingt unvollständige, relativ flache Eindrücke, welche abhängig von der Überlieferung, also extramorphologisch Tridactylie und Bipedie vortäuschen. Bei diesen Formen bleibt der Fußdruck aber auf der Ebene der Metatarsal-Phalangenverbindung II-IV stets wesentlich breiter und erreicht nicht die Verhältnisse jener Ichnotaxa, die als Ornithodira interpretiert werden können. *Chirotherium barthii* ist dabei mit den Zehen II-IV am meisten grallatorid, jedoch weniger cursorisch als *Rotodactylus*, *Sphingopus* und *Parachirotherium*. Die Eindrücke weisen auf eine kürzere Metatarsalregion im Vergleich zur Tibia hin und die geringere cursorische Bewegung wird in den kurzen Schritten relativ zur Fußlänge deutlich. *C. barthii*-Fährten sind niemals biped. Solche Angaben, zuletzt von DEMATHIEU & LEITZ (1982) über die Flächen aus dem Platten sandstein, Röt von Kronach (Abb. 5), sind nach den Originalen im Urweltmuseum Bayreuth nicht zu bestätigen. Vielmehr sind die Handeindrücke von den folgenden Füßen infolge einer relativ großen Schrittlänge übertreten. Nach der Form der Fußindrücke erweist sich *C. barthii* in einigen Merkmalen als möglicher Vorläufer der Reihe *Sphingopus* - *Grallator* und könnte damit als prae-oronithodire Form gedeutet werden. Darin liegen auch die Unterschiede zu den anderen Arten von *Chirotherium*.

Chirotherium sickleri ist in der Fußmorphologie im Vergleich zu *C. barthii* etwas weniger abgeleitet. Bei *C. sickleri* ist Zeh I noch mehr in den Verband der Zehengruppe I-IV integriert, während Zeh I bei *C. barthii* mehr isoliert und zurückversetzt liegt. Außerdem ist Zeh IV bei *C. sickleri* wesentlich länger

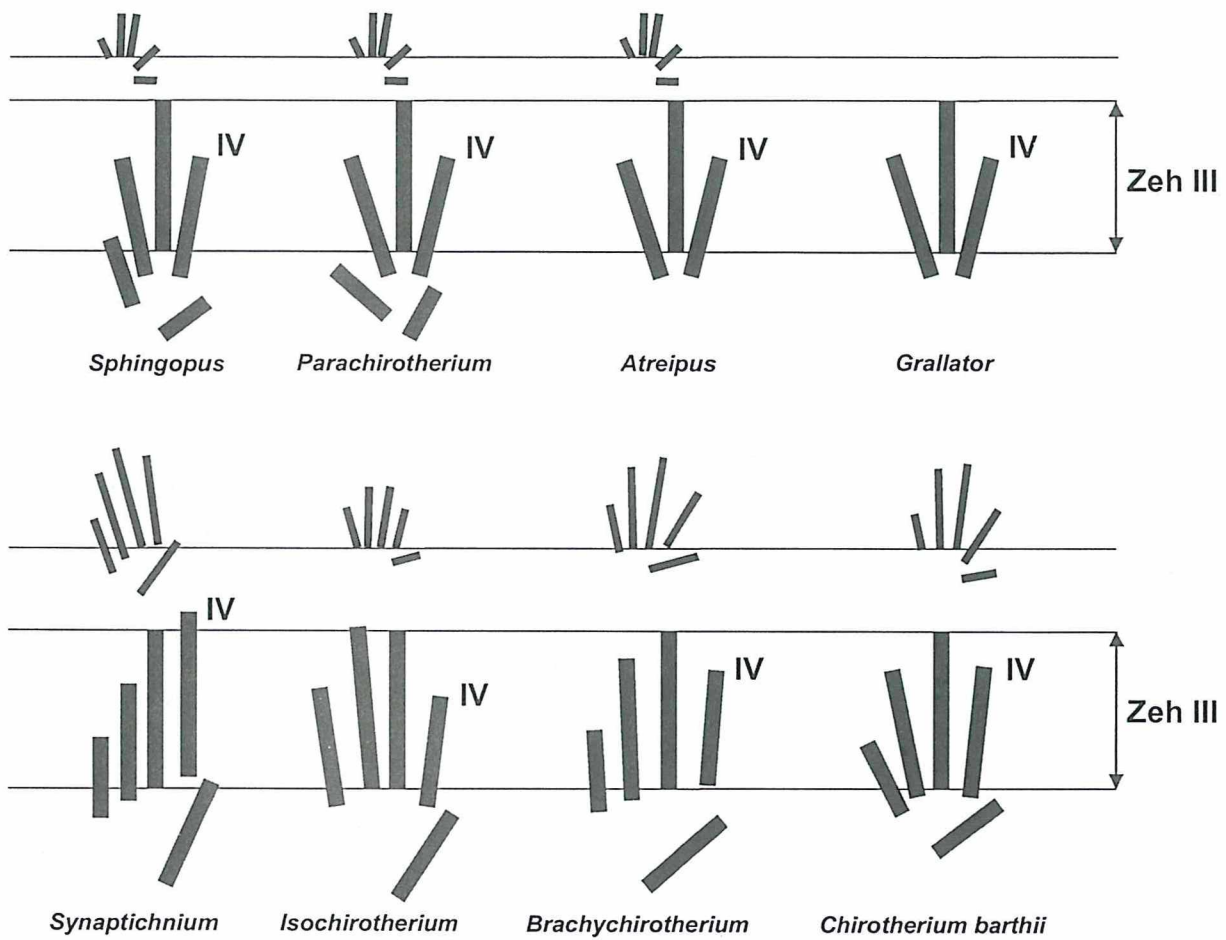


Abb. 11:

Schematisierte Darstellung rechter Fuß- und Handeindrücke von Chirotherien und Grallatoriden der Unteren bis Oberen Trias. In den Proportionen der Zehen von *Synaptichnium* bis *Grallator* wird die Entwicklung vom pentadactyl-lacertoiden zum tridactyl-dinosauriden Fußstyp transparent. Die dinosauride Tridactylie ist bei *C. barthii* präformiert und wird in *Sphingopus* und *Parachirotherium* weiter ausgestaltet, *Atreipus* und *Grallator* sind prinzipiell tridactyl. Auch die Handeindrücke reflektieren die Transformation in Richtung Dinosaurier: Betonung der Zehen II und III, Reduktion der Größe und vollendete Bipedie bei *Grallator*, s. auch Text. und Abb. 11/12.

als II, so dass die Fußzengruppe II-IV weniger symmetrisch erscheint, dennoch ist eine betont tridactyle Form der Zengruppe II-IV zumindest vorgeprägt. Ohne dass dies in der Taxonomie von *Chirotherium* schon einen Niederschlag finden muss, könnten die Erzeuger der verschiedenen Ichnospezies basale Crurotarsi und Ornithodira (Prae-Ornithodira) sein. Die anderen Ichnogenera, *Isochirotherium* und *Brachychotherium*, erscheinen dagegen ausschließlich als Crurotarsi. *Synaptichnium* ist nach seinem primitiven Zehenmuster (Zeh IV am längsten) vermutlich eine Prae-Archosaurier Form.

4.2.2 Dinosauriomorpha

Die Definition der Dinosauriomorpha lautet nach SERENO (1991): Ornithodira, die dem Dinosaurier-Aves-Clade näher stehen als den Pterosauriern. Dazu gehören Formen wie *Lagerpeton* aus der späten Mitteltrias. Sie weisen mit Fußzeh IV > III ein Merk-

mal auf (SERENO & ARCUCCI 1993), das man prinzipiell in den Eindrücken vom *Rotodactylus*-Typ wiederfindet (HAUBOLD 1999). Die gleichen Proportionen sind bei *Scleromochlus* vorhanden (HUENE 1914, BENTON 1999), wenn auch die Situation erhaltungsbedingt hier nicht so ganz deutlich erscheint. *Scleromochlus* war übrigens ein erster Anhaltspunkt für die Deutung von *Rotodactylus* und dessen extrem cursorische Fußhaltung (HAUBOLD 1967). Bereits PEABODY (1948) sah in den Fährten von *Rotodactylus* Hinweise auf eine agile, dinosaurierähnliche Form, für deren Deutung die Wahl zwischen einem primitiven Dinosaurier oder einem entwickelten Typ der Pseudosuchier, wie dem ornithosuchiden bzw. crocodylomorphen *Saltoposuchus* stand. In der unteren Moenkopi-Group ist übrigens der Fußzeh IV in den Eindrücken von *R. cursorius* noch deutlich länger als III, während bei *R. bradyi* aus der oberen Moenkopi-Group bereits eine Reduktion erkennbar ist. Aus diesen Befunden

ergeben sich Fragestellungen bezüglich der Entstehung des von Zeh III dominierten Fußes innerhalb der Archosauriformes (sensu SERENO 1991).

Nach SERENO (1991: 6) sind Archosauria und ihre beiden nächsten Nebengruppen, *Euparkeria* und Proterochampsidae, unter anderem durch folgende Synapomorphie vereint: Fußzehl IV erheblich kürzer als III. Das bedeutet, dieses Merkmal ist entweder bei dem letzten gemeinsamen Ahnen bereits vorhanden und damit plesiomorph für Archosauria, oder es wurde dreimal unabhängig erworben. Das ist aber so detailliert nicht belegt. Aus den Proportionen der Zehen bei Ligosuchiern und *Rotodactylus* könnte man schließen, dass diese auf der Entwicklungslinie zu den Dinosauria erst später erreicht worden ist. Für Archosauria wäre damit basal III < IV anzusetzen, und III > IV wäre dann bei abgeleiteten Formen mehrfach, konvergent parallel entwickelt worden. Für *Lagerpeton* bzw. *Rotodactylus* könnte man unter dieser Annahme die Beibehaltung des ursprünglichen Zustandes postulieren. Allerdings sehen SERENO & ARCUCCI (1993) in dem Merkmal IV > III eine Apomorphie von *Lagerpeton*, da nach diesen Autoren für alle nächststehenden Nebengruppen von *Lagerpeton* („*Lagosuchus*“, Dinosauria, Pterosauria, Crurotarsi und *Euparkeria*) die Bedingung III > IV gilt. Eine Klärung dieser Frage scheint zum gegenwärtigen Zeitpunkt noch nicht möglich.

Lagerpeton und *Scleromochlus* scheinen darüber hinaus keine Phalangen an Zeh V mehr aufzuweisen. Die betreffende Reduktion erfolgte allerdings bei den verschiedenen Taxa, sowohl innerhalb der Ornithodira als auch innerhalb der Crurotarsi, unabhängig voneinander. Bei dem Erzeuger von *Rotodactylus matthesi* sollte nach dem punktförmigen Eindruck von Zeh V in extrem proximaler Position zur Zehengruppe I-IV wenigstens noch eine Phalange vorhanden gewesen sein. Im Verlauf des Anis darf man generell für Dinosauriomorpha eine weitere morphologische Differenzierung der Fußanatomie ansetzen. *Rotodactylus matthesi* aus dem Olenek bis Anis ist somit als Angehöriger der Dinosauriomorpha zu deuten, dessen Zehenproportionen weniger abgeleitet waren als jene von *Lagerpeton*.

4.2.3 Dinosauriformes

Eine weitere Stufe der Entwicklung repräsentieren die Dinosauriformes. Nach der Definition von NOVAS (1992) sind das *Lagosuchus*, *Pseudolagosuchus* und Dinosauria. Der symmetrische, tridactyle Fuß, den bereits GAUTHIER (1986) als Synapomorphie für Dinosauria nennt („the foot is tridactyl in typical dinosaurian condition“), war entweder bei den Dinosauriformes schon vorhanden, oder dieser ist bei *Lagosuchus* - *Marasuchus* (SERENO & ARCUCCI 1994) parallel zu den Dinosauria entstanden.

Das Ichnotaxon *Sphingopus* DEMATHIEU, 1966, erfüllt bereits das Merkmal eines symmetrischen tridactylen Fußes und könnte danach von Dinosauriformes stammen (Abb. 6, 7, 9). Und zwar könnten die Erzeuger basale Dinosauriformes gewesen sein oder solche, die entweder in Richtung *Marasuchus* oder in

Richtung Dinosauria abgeleitet waren. DEMATHIEU (1989) zog Ornithosuchidae als Verursacher in Betracht. Nach heutiger Kenntnis ist für die Deutung aber zu bedenken, dass *Sphingopus* sp. auf den Fährtenflächen der Muschelkalkrandfazies in N-Bayern in einer schlanken und „grallatoriden“ Überlieferung vorliegt. Die Zehengruppe II-IV ist hierbei symmetrisch und gelegentlich sind Eindrücke der Zehen I und V sichtbar (Abb. 6). Letzterer erscheint dabei stets in einer extrem zurückliegenden, also proximalen Position. Die Erzeuger hatten somit einen funktionell tridactylen, symmetrischen Fuß mit langen, schlanken und distal eng verbundenen Metatarsalia. Dies entspricht nicht der Bedingung, die man bei Ornithosuchidae oder nahestehenden Crurotarsi vorfindet. *Sphingopus* kann danach vielmehr als Angehöriger der Ornithodira und wahrscheinlich bereits als Form der Dinosauriformes interpretiert werden.

4.2.4 Dinosauria

Diagnostisch für Dinosauria ist nach GAUTHIER (1986) eine Reduktion der Handzehen IV und V als gemeinsam abgeleitetes Merkmal. Etwas unklar bleibt die Situation allerdings wegen der weitgehend fehlenden Erhaltung vollständiger Hände bei Skeletten von Dinosauriomorpha und Dinosauriformes. Eine bessere Information über dieses Merkmal bietet sich nach den Fährten. An den Handeindrücken von *Sphingopus* sp., *Parachirotherium postchirotherioides*, *Atreipus metzneri* und im Prinzip auch von *Chirotherium barthii* kann eine Reduktion der Zehen IV und V der Hand (Abb. 11) wie bei Dinosauria aufgezeigt werden. Bei den Erzeugern von *C. barthii*, vermutlich Crurotarsi, ist dieses Merkmal wohl als parallel bzw. konvergent entstanden zu deuten. Die anderen Ichnotaxa gehören dagegen, wie oben ausgeführt, zu sukzessiven Nebengruppen der Dinosauria. Sie vermitteln also Hinweise auf den Übergang Dinosauriformes - Dinosauria. Daraus lässt sich postulieren, dass bestimmte Fährten Erzeuger bereits das Niveau der Dinosauria erreicht haben.

An den genannten Fährtenformen kann man außerdem die Tendenz zur Herausbildung einer funktionell tridactylen Hand, gebildet von den Zehen II, III und IV, nachweisen. Der stärker verkürzte Zeh IV liegt zu den Zehen II und III etwas lateral abgespreizt. Die Zehen I und V sind in den Eindrücken seltener aber potentiell vorhanden, das trifft entgegen den Angaben bei OLSEN & BAIRD (1986) auch für *Atreipus metzneri* zu. *Chirotherium sickleri* zeigt ebenfalls eine in der Tendenz funktionell tridactyle Hand, allerdings ist der Handzehl IV nicht verkürzt, *C. sickleri* war offenbar auch in dieser Handmorphologie weniger abgeleitet, als das diesem prinzipiell nahe stehende *C. barthii*.

Hinweise auf Ornithischia können nach den gegenwärtig bekannten Merkmalen, sowohl den anatomischen als denen der Eindrücke, bei keiner der untersuchten Fährten begründet werden. Deutungen von Fährten als solche der Ornithischier, wie sie sich auf Handeindrücke bei *Atreipus* (OLSEN & BAIRD 1986) oder eine größere Divergenz der Zehen tridactyler Fußindrücke stützen (GAND & PELLIER 1976; LOCK-

LEY 2000), sind unzureichende Kriterien. Auch Synapomorphien der Saurischia, wie der abgespreizte Handzeh I (Pollex), oder das Längenverhältnis $II > III$ der Handzehen, sind bei keiner der Formen zu erkennen, obwohl solche Merkmale für eine Abbildung in Fährten generell günstig erscheinen. Auch die im Verhältnis zu den anderen Phalangen des Fußes längere Klauenphalange I, eine Synapomorphie der Sauropodomorpha, ist in keinem Falle an Eindrücken sichtbar. An den bis zum Ladin und tiefen Nor bekannten Fährten ist grundsätzlich die Herausbildung des Stadiums der Dinosauria zu begründen. Darüber hinaus gehende Deutungen, nach denen Fährtenformen einer bestimmten Gruppe der Dinosaurier angehören, bleiben spekulativ.

Theropoda können potentiell in den Fährten von obligatorisch bipeden Formen gesehen werden. Denn die nach SERENO (1997, 1999) aus den langen, stiftförmigen distalen Phalangen abgeleitete Greif- und Stöberfunktion der Hand triassischer Theropoden, schließt eine Nutzung für lokomotorische Zwecke, also Bodenkontakt beim Laufen, weitgehend aus. Ein gelegentliches Aufsetzen der Hände würde vermutlich sehr charakteristisch geformte Eindrücke hinterlassen haben, davon ist auf den untersuchten Flächen nichts zu sehen. Somit bleibt *Grallator* sp. (Abb. 8 D) als gesicherter Kandidat für Fährten von Theropoden bestehen. Das trifft aber streng genommen nur im Falle der Abwesenheit von Handeindrücken zu (vgl. unten). Synapomorphien des Fußbereiches sind z. B. bei SERENO (1999) für basale Theropoden nicht aufgelistet. Das bedeutet: Das bereits bei den Dinosauriformes erreichte tridactyle Grundmuster ist von basalen Theropoden und wohl auch von den basalen Ornithischiern und Sauropodomorphen im Ladin und bis zum frühen Nor unverändert beibehalten worden.

4.3 Zur Gangart – Bipédie und Quadrupédie nach Skeletten und Fährten

Relativ widersprüchlich erweist sich die Bewertung der Gangart, wenn man die Annahmen nach Skelettfunden mit den tatsächlichen Befunden zu Bipédie oder Quadrupédie an den Fährten vergleicht.

Die Deutung als Theropoden erscheint dann relativ eindeutig, wenn bipede Fährten z. B. aus dem Coburger Sandstein vorliegen, bestimmt als *Grallator* sp. (Abb. 8 D). Sind aber im Verlauf der Fährten von *Grallator* sp. Handeindrücke vorhanden, sind die Fährten also quadruped, dann steht dies bei dinosauriden Fährten zunächst einer Interpretation als Dinosauriomorpha bis basale Dinosauria entgegen, denn für Dinosauriomorpha wie *Lagerpeton* und ebenso für *Marasuchus* wird ein Verhältnis der Länge von Vorder- zu Hinterextremität von weniger als 50 %,

von fast allen Autoren (SERENO 1991, SERENO & ARCUCCI 1993, 1994, PADIAN 1997) als Nachweis einer bipeden Gangart gesehen, die bereits zu einem frühen Zeitpunkt in der Entwicklung in Richtung Dinosauriern herausgebildet worden sein soll. Dennoch ist nach den Skelettresten und den Skelett-rekonstruktionen der frühen Dinosauriomorpha quadrupede Gangart nicht ganz auszuschließen. Die Proportionen des Körpers und auch die erwähnte Relation der Extremitäten von *Lagerpeton* und *Marasuchus* entsprechen nahezu perfekt einem Bewegungsablauf, der mit dem Fährtenmuster von *Rotodactylus* korreliert ist: Die innen positionierten Handeindrücke sind in der Regel von den mehr auswärts gelegenen Fußeindrücken extrem übertreten. Ein derartiges Übertreten, verbunden mit agiler Gangart ist nur bei relativ kurzen Armen und sehr viel längeren Beinen möglich, das sind die Proportionen von Ligosuchiern. Die Interpretation der *Rotodactylus*-Fährten wurde bereits vor bekannt werden der ersten Skelette von Ligosuchiern, in Anlehnung an die Proportionen von *Scleromochlus* in dieser Richtung gesehen (HAUBOLD 1967), das später bestätigt werden konnte (HAUBOLD 1974 bzw. 1984, 1999). Die Hände der Ligosuchier bzw. Dinosauriomorpha - Dinosauriformes zeigen alle anatomischen Voraussetzungen für tetrapode lokomotorische Funktionen. Warum sollten sie dann nicht für eine quadrupede Lokomotion genutzt worden sein? Erst die spezialisierte Greifhand der Theropoden war schließlich eindeutig frei davon.

Im Ergebnis ist davon auszugehen, dass in den überlieferten Fährten ein Formenspektrum vorliegen kann, welches sich in vielen Details mit den bisher aus der Trias bekannten Skeletten als kongruent erweist. Damit ist jedoch keine nähere Deutung der Fährten-erzeuger, also der Bezug auf eine Familie oder Gattung, möglich. Die Übereinstimmung ist lediglich auf Ebene allgemeiner Taxa zu begründen. Folgende Zuordnungen lassen sich fixieren:

- 1) Die Erzeuger von Fährten der Ichnotaxa *Chirotherium barthii* und *C. sickleri* werden als abgeleitete Vertreter der Crurotarsi interpretiert, wobei einige morphologische Übereinstimmungen zu den Dinosauriomorpha auf konvergenter Entwicklung beruhen. *C. barthii* steht strukturell und auch wegen seines stratigraphischen Vorkommens den Ornithodira bemerkenswert nah.
- 2) *Rotodactylus matthesi* steht für basale Dinosauriomorpha.
- 3) *Sphingopus* sp. wird Angehörigen der Dinosauriformes zugeschrieben.
- 4) *Parachirotherium postchirotherioides*, *Atreipus metzneri* und *Grallator* sp. belegen den Übergang von Dinosauriformes zu Dinosauria.

5 Archosaurier-Evolution und die Entwicklung dinosauriformer Formen Schlussfolgerungen aus den Fährten der Trias von Thüringen und Bayern

Die vertikale Abfolge von mindestens 12 Fährtenhorizonten in dem zeitlichen Intervall vom Olenek bis zum Karn/Nor bietet in einem einheitlichen und engeren paläogeographischen und geologischen Rahmen einen Einblick in die quantitativen und qualitativen Veränderungen der Archosaurier in den Faunen der Trias. An den Fährten und Eindrücken, die im weiteren Sinne als solche von Archosauriern gedeutet werden können, ist zu zeigen, dass die Herausbildung eines funktionell tridactylen Fußes in Kombination mit langen, schmalen, eng miteinander verbundenen bzw. dicht nebeneinander liegenden Metatarsalia beispielsweise nach *Chirotherium barthii* bereits im Olenek eingeleitet war. Die Fährten von *Rotodactylus matthesi* und die vermuteten Erzeuger sind Hinweis auf ein deutlich früheres Erscheinen basaler Dinosauriomorpha, als es aus den vergleichbaren Skelette aus dem Ladin Südamerikas wie *Lagerpeton* folgt.

Im Anis repräsentiert dann *Sphingopus* sp. bereits einen weiteren Schritt hin zur typischen Fußmorphologie der Dinosaurier, und das Stadium dieser Fährten-tiere entspricht vermutlich den Anfängen der Stufe der Dinosauriformes.

Mit *Parachirotherium postchirotherioides* und *Atreipus - Grallator* wird im späten Ladin die Herausbildung weiterer Verbesserungen sichtbar. Zeh I (Hallux) erscheint im Fußdruck weiter rückverlagert und von der zentralen Zehengruppe II-IV isoliert (Abb. 11). In dieser Morphologie kann man Dinosauriformes, im Ansatz vielleicht sogar schon Dinosauria erkennen.

Atreipus metzneri und *Grallator* sp. zeigen im Karn (Ansbacher, Blasen- und Coburger Sandstein)

dann zum ersten Mal, dass Zeh V nicht mehr am Fußdruck beteiligt ist, und die ausschließlich bipeden Fährten, die als *Grallator* sp. zu bestimmen sind, könnten bereits basale Theropoda repräsentieren. Veränderungen in der Morphologie der Handeindrücke werden vor allem von der Reduktion der Zehen IV und V bei *Sphingopus* sp., *Parachirotherium postchirotherioides*, *Atreipus - Grallator* und *Atreipus metzneri* bestimmt, bei gleichzeitiger Tendenz zu funktioneller Tridactylie durch die Porportionen der Zehen II, III und IV. Damit verbunden ist eine zunehmend digitigrade Hand und eine Verkleinerung der aufgesetzten Handfläche (Abb. 10 u. 11).

Konvergent erscheinen vergleichbare Veränderungen der Handeindrücke auch bei *Chirotherium barthii*, gedeutet als Fährten der Crurotarsi. Die Fußstruktur blieb bei den Crurotarsi prinzipiell eher konservativ: relativ kurze, breite, distal divergierende Metatarsalia. *Synaptichnium* und basalere Vertreter der Brachychirotherien zeigen eine entsprechend konsolidierte vordere Zehengruppe I-IV. Allerdings gibt es bei den Crurotarsi nach den Fährten und Eindrücken sehr divergierende Entwicklungen: *Isochirotherium*, *I. soergeli*, *I. herculis*, zeigen ein Muster einer alternativen Herausbildung der Tridactylie, mit extremer Betonung der Fußzehen II und III im Verhältnis zu einem verkürzten Zeh IV (Abb. 11). Bei *Chirotherium sickleri* und noch deutlicher bei *C. barthii* fällt dagegen die Tendenz zu einem funktionell tridactylen Fußmuster auf, dessen Symmetrie Zeh III bestimmt. Darin ist eine Parallelität oder sehr nahestehende Präformation zu Entwicklungen bei den Dinosauriomorpha zu sehen.

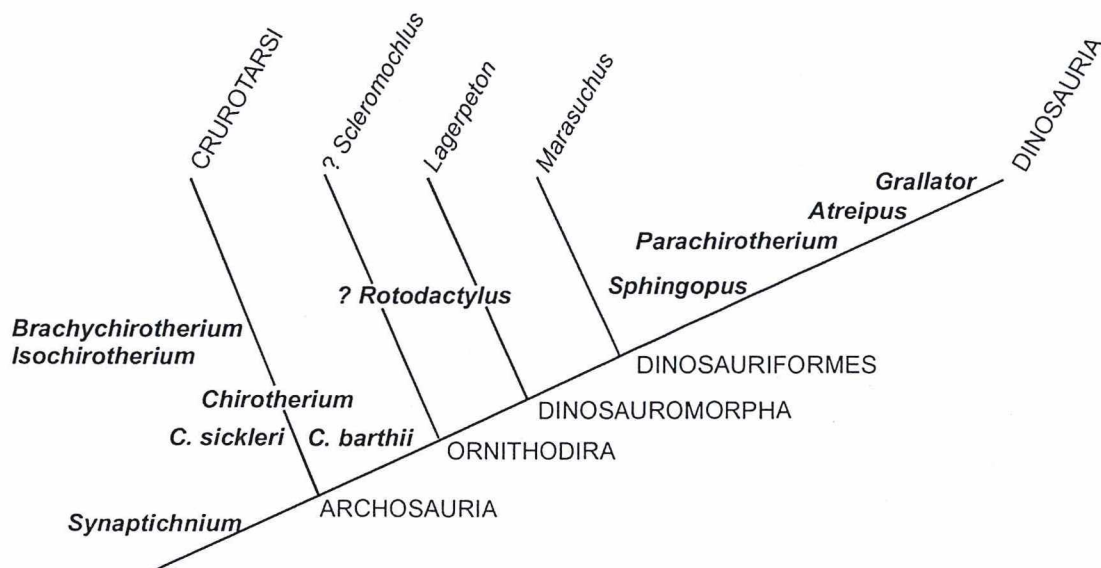


Abb. 12:

Hypothese zur Phylogenie der Archosaurier (Basis-Kladogramm nach SERENO & ARCUCCI 1993) mit der Position relevanter Ichnotaxa aus der Trias (erweitert nach Haubold & Klein 2000). Zur Merkmalsverteilung vgl. Abb. 10.

Die Fährten aus der Trias von S-Thüringen und N-Bayern lassen also die Annahme der Konsolidierung der frühen Dinosaurier bereits im Ladin als wahrscheinlich erscheinen. Dies korrespondiert mit Schlussfolgerungen von SERENO (1997, 1999), dass nach der zum Ende der Trias gegebenen breiten anatomischen Diversität der Clades Theropoda, Sauropodomorpha und Ornithischia, vor allem aber mit der Existenz der Schwestergruppe Ligosuchia erste Dinosauria im Ladin existiert haben, ohne dass es dazu bisher Skelettfunde gibt. In dieser Konstellation liegt die Bedeutung und zugleich die Problematik der Interpretation der untersuchten Fährten begründet, welche die kladistisch prognostizierte Lücke gleichsam ausfüllen.

Die mitunter diskutierte Frage, ob z. B. für bestimmte „dinosaurioide“ Fährten aus der Mitteltrias Frankreichs und Großbritanniens bereits Dinosaurier als Erzeuger in Betracht kommen (SARJEANT 1967, 1970, 1996, KING & BENTON 1996), ist nach unserer Auffassung in der von der Frage vorgegebenen einfachen Form nicht zu beantworten. In diesem Kontext ist ein mehr dynamisches Modell des Übergangs Dinosauriomorpha - Dinosauriformes - Dinosauria zu berücksichtigen, innerhalb dessen die Befunde aus der Mittleren bis Oberen Trias zu interpretieren sind. Wann und ob von einer vorliegenden Form ein be-

stimmtes Stadium erreicht wurde, das entscheidet sich allerdings letztlich nur mit dem Nachweis entsprechender anatomischer Befunde. Die für die Entwicklungsstufen formulierten Synapomorphien können an den Fährten zweifellos nur bedingt identifiziert werden. Da jedoch grundlegende evolutive Veränderungen in Richtung Dinosaurier auf den Bewegungsapparat konzentriert sind, also dessen Modifikation betroffen haben, hat der Wandel notwendig einen markanten Niederschlag in den Eindrücken und Fährten gefunden. Verf. möchten hervorheben, dass die triassische Entwicklung der Archosaurier über eine Kombination der osteologischen und ichnologischen Daten in ihren wesentlichen Zügen besser verstanden werden kann. In der gegebenen Konstellation führen die Beobachtungen zu der Erkenntnis, dass die Ichnotaxa wie *Chirotherium barthii* sowie *Rotodactylus matthesi* und vor allem *Sphingopus* sp., *Parachirotherium postchirotherioides*, *Atreipus-Grallator*, *Atreipus metzneri* und *Grallator* sp. Repräsentanten der sukzessiven Nebengruppen der Dinosaurier sind (Abb. 12). Mit den Veränderungen der Fährtenmuster und der Morphologie der Eindrücke kann die Herausbildung der Dinosaurier in der kritischen Frühphase von der höheren Untertrias (Olenek) bis zum Beginn der Obertrias (Karn) nachgezeichnet werden.

Literatur

- ARCUCCI, A. B. (1997): Dinosauriomorpha.- In: CURRIE, P. J. & PADIAN, K. [eds.]: *Encyclopedia of Dinosaurs*.- 179-183; San Diego (Academic Press).
- AVANZINI, M. (1999): New Anisian vertebrate tracks from the Southern Alps (Val d'Adige and Valle di Non - Italy).- *Riv. Mus. Civ. Sc. Nat. „E. Caffi“ Bergamo*, **20**: 17-21; Bergamo.
- AVANZINI, M. (2002): Dinosauriomorph tracks from the Middle Triassic (Anisian) of the Southern Alps I (Valle di Non - Italy).- *Boll. Soc. Paleontol. Ital.*, **41** (1): 37-40; Milano.
- AVANZINI, M. & LEONARDI, G. (2002): *Isochirotherium inferni* ichnosp. n. in the Illyrian (late Anisian, Middle Triassic) of Adige Valley.- *Boll. Soc. Paleontol. Ital.*, **41** (1): 41-50; Milano.
- AVANZINI, M. & NERI, C. (1998): Impronte di tetrapodi da sedimenti anisici della Valle di Non (Trentino occidentale - Italia): nota preliminare.- *Annali Museo Civico di Storia Naturale die Ferrara*, **1**: 5-19; Ferrara.
- AVANZINI, M., FERRETTI, P., SEPPI, R. & TOMASONI, R. (2001): Un grande esemplare di orma "dinosaurioide" *Parachirotherium* Kuhn 1958 sp. dall'Anisico superiore (Illirico) del Sudalpino (Italia).- *Studi Trent. Sci. Naturali, Acta Geol.*, **76**: 201-204; Trento.
- BENTON, M. J. (1999): *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs.- *Phil. Trans. R. Soc. London*, **B 354**: 1423-1446; London.
- BEURLIN, K. (1950): Neue Fährtenfunde aus der fränkischen Trias.- *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.* 1950: 308-320; Stuttgart.
- BEUTLER, G. (1998): Keuper.- *Hallesches Jahrb. Geowiss., Reihe B, Beih.* **6**: 45-58; Halle (Saale).
- CARRANO, M. T. & WILSON, J. A. (2001): Taxon distributions and the tetrapod track record.- *Paleobiology*, **27** (3): 564-582; Lawrence, Ks.
- COUREL, L. & DEMATHIEU, G. (1973): Données récentes sur les Trias du Mont d'Or Lyonnais dans les domaines de la stratigraphie et de l'ichnologie.- *Geobios*, **6**: 5-26; Lyon.
- COUREL, L. & DEMATHIEU, G. (1976): Une ichnofaune reptilienne remarquable dans les grès Triasique de Largentière (Ardèche, France).- *Palaeontographica, Abt. A*, **151**: 194-216; Stuttgart.
- DEMATHIEU, G. (1966): *Rhynchosauroides petri* et *Sphingopus ferox*, nouvelles empreintes de reptiles de grès triasiques de la bordure Nord-Est du Massif Central.- *C. R. Acad. Sci.*, **D 263**: 483-486; Paris.
- 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 (Centre National de la Recherche Scientifique).
- DEMATHIEU, G. (1971): Cinq nouvelles espèces d'empreintes de reptiles du Trias de la bordure N.E. du Massif Central.- *C. R. Acad. Sci.*, **D 272**: 812-814; Paris.

- DEMATHIEU, G. (1989): Appearance of the first dinosaur tracks in the French Middle Triassic and their probable significance.- In: GILLETTE, D. D. & LOCKLEY, M. G. [eds.]: *Dinosaur Tracks and Traces*, 201-207; Cambridge (Cambridge Univ. Pr.).
- DEMATHIEU, G. & GAND, G. (1972): *Coelurosaurichnus perriauxi* – empreinte dinosauroïde du Trias nouvelle.- *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, **62**: 1-17; Autun.
- DEMATHIEU, G. & GAND, G. (1973): Deux espèces ichnologiques nouvelles de grès à Empreintes du Trias du Plateau d'Antully.- *Bull. Soc. Nat. Hist. Autun*, **67**: 11-27; Autun.
- DEMATHIEU, G. & HAUBOLD, H. (1972): Stratigraphische Aussagen der Tetrapodenfährten aus der terrestrischen Trias Europas.- *Geologie*, **21** (7): 802-836; Berlin.
- DEMATHIEU, G. & HAUBOLD, H. (1974): Evolution und Lebensgemeinschaft terrestrischer Tetrapoden nach ihren Fährten in der Trias.- *Freiberger Fösch.-Hefte*, **C 298**: 51-72; Leipzig.
- DEMATHIEU, G. & LEITZ, F. (1982): Wirbeltierfährten aus dem Röt von Kronach (Trias, Nordost-Bayern).- *Mitt. Bayerischen Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, **22**: 63-89; München.
- DEMATHIEU, G. & OOSTERINK, H. W. (1983): Die Wirbeltier-Ichnofauna aus dem Unteren Muschelkalk von Winterswijk (Die Reptilfährten aus der Mitteltrias der Niederlande).- *Staringia*, **7**: 1-51.
- DEMATHIEU, G. & OOSTERINK, H. W. (1988): New discoveries of ichnofossils from the Middle Triassic of Winterswijk (the Netherlands).- *Geol. en Mijnb.*, **67** (1): 3-17.
- DEMATHIEU, G., RAMOS, A. & SOPENA, A. (1978): Fauna icnológica del Triàsico del extremo Noroccidental de la Cordillera Iberica (Prov. de Guadalajara).- *Estudios geol.*, **34**: 175-186.
- DIEDRICH, C. (1998): Stratigraphische Untersuchungen der Ichnofaziestypen einer neuen Wirbeltierfährtenfundstelle aus dem Unteren Muschelkalk des Teutoburger Waldes, NW-Deutschland.- *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.* **1998**, **10**: 626-640; Stuttgart.
- DIEDRICH, C. (2000): Vertebrate track ichnofacies types of the Oolith member (Lower Muschelkalk, Middle Triassic) in the central Teutoburger Wald (NW-Germany) and their stratigraphical, facial and palaeogeographical significance.- *Zbl. Geol. Paläont., Teil I*, **1998** (9-10): 925-939; Stuttgart.
- DIEDRICH, C. (2002a): Die Wirbeltierfährtenfundstelle Borgholzhausen (Teutoburger Wald, NW-Deutschland) aus der Oolith-Zone (Unterer Muschelkalk, Mitteltrias).- *Paläont. Z.*, **76** (1): 35-56; Stuttgart.
- DIEDRICH, C. (2002b): Wirbeltierfährten aus dem Unteren Muschelkalk (Mitteltrias) von Thüringen (SE-Deutschland).- *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.* **2002**, **2**: 75-91; Stuttgart.
- GALTON, P. M. (1990): Basal Sauropodomorpha – Prosauropoda.- In: WEISHAMPEL, D. B., DODSON, P. & OSMÓLSKA, H. [eds.]: *The Dinosauria*.- 320-344; Berkeley (University of California Press).
- GAND, G. (1976): *Coelurosaurichnus palissyi*.- *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, **79**: 11-14; Autun.
- GAND, G. (1977): Sur le matériel ichnologique recolté dans le Muschelkalk de Culles-les Roches (Saone-et-Loire).- *Bull. Soc. Hist. Nat. Creusot*, **35** (2): 21-44.
- GAND, G. (1978): Interprétations paléontologique et paléoécologique d'un sixième assamblage à traces de reptiles des carrières triasiques de St.-Sernin-du Bois (Autunois, France). Conclusions générales à étude du gisement.- *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, **87**: 9-29; Autun.
- GAND, G. (1980): Note sur quelques nouvelles pistes de reptiles observées dans le Trias moyen du Plateau d'Antully (Saone-et-Loire – France).- *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, **89**: 7-20; Autun.
- GAND, G. & PELLIER J.-F. (1976a): Sur quelques traces ornithoides recoltées dans le Trias moyen De Bourgogne.- *Bull. Soc. Hist. Nat. Creusot*, **34** (1): 24-33.
- GAND, G., PELLIER, F. & PELLIER, J.-F. (1976b): *Coelurosaurichnus sabinensis*.- *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, **79**: 19-22; Autun.
- GAUTHIER, J. A. (1986): Saurischian monophyly and the origin of birds.- In: PADIAN, K. [ed.]: *The origin of birds and the evolution of flight*.- *Mem. California Acad. Sci.*, **8**: 1-55; Berkeley.
- GEVERS, T. W. (1927): Der Muschelkalk am Nordweststrand der Böhmischen Masse.- *N. Jb. Min. Geol. Pal.*, Beil.- Bd., **56**: 243-436; Stuttgart.
- HAGDORN, H. (1991): The Muschelkalk in Germany – an Introduction.- In: HAGDORN, H., SIMON, T. & SZULC, J. [eds.]: *Muschelkalk. A Field Guide*.- 7-21, Korb (Goldschneck).
- HAGDORN, H., HORN, M. & SIMON, T. (1998): Muschelkalk.- *Hallesches Jahrb. Geowiss., B, Beih.* **6**: 35-44; Halle (Saale).
- HAUBOLD, H. (1967): Eine Pseudosuchierfährtenfauna aus dem Buntsandstein Südthüringens.- *Hallesches Jb. mitteldt. Erdgesch.*, **8**: 12-48; Leipzig.
- HAUBOLD, H. (1969a): Die Evolution der Archosaurier in der Trias aus der Sicht ihrer Fährten.- *Hercynia*, **N. F.** **6** (1): 90-106; Leipzig.
- HAUBOLD, H. (1969b): Parallelisierung terrestrischer Ablagerungen der tieferen Trias mit Pseudosuchierfährten.- *Geologie*, **18** (7): 836-843; Berlin.
- HAUBOLD, H. (1971a): Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium.- *Encyclopedia of Paleoherpology*, **18**: 1-124; Stuttgart (Fischer).
- HAUBOLD, H. (1971b): Die Tetrapodenfährten des Buntsandsteins.- *Paläontol. Abh. A*, **IV**, **3**: 395-548; Berlin.
- HAUBOLD, H. (1983): Archosaur evidence in the Buntsandstein (Lower Triassic).- *Acta Palaeont. Polon.*, **28** (1-2): 123-132; Warszawa. (2nd Symp. Mesozoic Terrest. Ecosystems 1981).
- HAUBOLD, H. (1984): Saurierfährten.- 231 S., 2. Aufl., Die Neue Brehm-Bücherei **479**; Wittenberg (Ziemsen-Verlag).

- HAUBOLD, H. (1999): Tracks of the Dinosauromorpha from the Early Triassic.- In: BACHMANN, G. H. & LERCHE, I. [eds.]: Triassic.- Zentralbl. Geol. Paläont., Teil I, **1998** (7-8): 783-795; Stuttgart.
- HAUBOLD, H. & KLEIN, H. (2000): Die dinosauroiden Fährten *Parachirotherium* – *Atreipus* – *Grallator* aus dem unteren Mittelkeuper (Obere Trias: Ladin, Karn, ?Nor) in Franken.- Hallesches Jahrb. Geowiss., **B 22**: 59-85; Halle (Saale).
- HELLER, F. (1952): Reptilienfährten-Funde aus dem Ansbacher Sandstein des Mittleren Keupers von Franken.- Geol. Bl. NO-Bayern, **2**: 129-141; Erlangen.
- HUENE, F. von (1914): Beiträge zur Geschichte der Archosaurier.- Geol. Palaeont. Abh., NF **13**: 1-53.
- HUENE, F. von (1926): Vollständige Osteologie eines Plateosauriden aus der schwäbischen Trias.- Geol. Palaeont. Abh., N.F. **15**: 129-179.
- KARL, C. & HAUBOLD, H. (1998): *Brachychirotherium* aus dem Coburger Sandstein (Mittlerer Keuper, Karn/Nor) in Nordbayern.- Hallesches Jahrb. Geowiss., **B 20**: 33-58; Halle (Saale).
- KARL, C. & HAUBOLD, H. (2000): Saurierfährten im Keuper (Obere Trias) Frankens, die Typen von *Brachychirotherium*.- Berichte Naturwiss. Gesellschaft Bayreuth, **XXIV**: 91-120; Bayreuth.
- KAUP, J. J. (1835a): Über Thierfährten bei Hildburghausen.- N. Jb. Min. Geol. Paläont., **1835**: 227-228.
- KAUP, J. J. (1835b): Fährten von Beuteltieren.- In: Das Tierreich.- 246-248; Darmstadt.
- KING, M. J. & BENTON, M. J. (1996): Dinosaurs in the Early and Late Triassic? The footprint evidence from Britain.- Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol., **122**: 213-225; Amsterdam.
- KREBS, B. (1965): *Ticinosuchus ferox* n. g. n. sp., ein neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio.- Schweizer Paläont. Abh., **81**: 1-141; Basel.
- KREBS, B. (1966): Zur Deutung der *Chirotherium*-Fährten.- Natur u. Museum, **96** (10): 389-496; Frankfurt am Main.
- KUHN, O. (1958a): Zwei neue Arten von *Coelurosaurichnus* aus dem Keuper Frankens.- N. Jb. Geol. Pal., Mh. **1958**: 437-440; Stuttgart.
- KUHN, O. (1958b): Die Fährten der vorzeitlichen Amphibien und Reptilien.- 64 S.; Bamberg (Verl. Meisenbach).
- LEITZ, F. & SCHRÖDER, B. (1985): Die Randfazies der Trias im Bruchschollenland südöstlich Bayreuth.- Jber. Mitt. Oberrheinischer Geol. Ver., N. F. **67**: 51-63; Stuttgart.
- LEPPER, J. & RÖHLING, H.-G. (1998): Buntsandstein.- Hallesches Jahrb. Geowiss., B, Beih. **6**: 27-34; Halle (Saale).
- LOCKLEY, M. G. (2000): Philosophical perspectives on theropod track morphology: blending qualities and quantities in the science of ichnology.- Gaia, Revista de Geosciencias, Museu Nacional de Historia Natural, spec. vol. **15**: 279-300; Lisboa.
- NOVAS, F. E. (1992): Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae.- Palaeontol., **35**: 51-62; London.
- OLSEN, P. E. & BAIRD, D. (1986): The ichnogenus *Atreipus* and its significance for Triassic biostratigraphy.- In: PADIAN, K. [ed.]: The Beginning of the Age of Dinosaurs.- 61-87; Cambridge (Cambridge University Press).
- OLSEN, P. E., SMITH, J. B. & McDONALD, N. G. (1998): Type material of the type species of the classic theropod footprint genera *Eubrontes*, *Anchisauripus*, and *Grallator* (Early Jurassic, Hartford and Deerfield basins, Connecticut and Massachusetts, U.S.A.).- J. Vertebr. Paleont., **18** (3): 586-601; Lawrence, Ks.
- PADIAN, K. (1997): Bipedality.- In: CURRIE, P. J. & PADIAN, K. [eds.]: Encyclopedia of Dinosaurs, 68-70; San Diego (Academic Press).
- PADIAN, K. & CHIAPPE, L. M. (1997): Bird Origins.- In: CURRIE, P. J. & PADIAN, K. [eds.]: Encyclopedia of Dinosaurs.- 71-79; San Diego (Academic Press).
- 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.
- RAUHUT, O. W. M. & HUNGERBÜHLER, A. (2000): A review of European Triassic theropods.- Gaia, Revista de Geosciencias, Museu Nacional de Historia Natural, spec. vol., **15**: 75-88; Lisboa (1998).
- REHNELT, K. (1950): Ein Beitrag über Fährtenspuren im unteren Gipskeuper von Bayreuth.- Ber. Naturw. Ges., **1950**: 27-36; Bayreuth.
- REHNELT, K. (1952): Ein weiterer dinosauroider Fährtenrest aus dem Benker-Sandstein von Bayreuth.- Geol. Bl. NO-Bayern, **2**: 39-40; Erlangen.
- REHNELT, K. (1959): Neue Reptilfährten-Funde aus der germanischen Trias.- Jb. Staatl. Mus. Min. u. Geol., **1959**: 97-103; Dresden.
- REHNELT, K. (1983): Berichtigung einer Reptil-Fährtenspur aus dem Benker Sandstein (Keuper/Trias) Frankens. *Coelurosaurichnus arntzeniusi* n. sp. - Lößbecke Mus. u. Aquarium, Jahresber. **82**: 47-51; Düsseldorf.
- RÜHLE V. LILIENTERN, H. (1939): Fährten und Spuren im *Chirotherium*-Sandstein von Südthüringen.- Fortschr. Geol. Paläont., **12** (40): 293-387; Berlin.
- SARJEANT, W. A. S. (1967): Fossil footprints from the Middle Triassic of Nottinghamshire and Derbyshire. - Mercian Geol., **2**: 327-341.
- SARJEANT, W. A. S. (1970): Fossil footprints from the Middle Triassic of Nottingham and the Middle Jurassic of Yorkshire.- Mercian Geol., **3**: 269-282.
- SARJEANT, W. A. S. (1996): A re-appraisal of some supposed dinosaur footprints from the Triassic of the English Midlands. - Mercian Geol., **14**: 22-30.
- SCHREIBER, S. (1956): Faziesverhältnisse des Buntsandsteins und Keupers bei Kronach.- Erlanger geol. Abh., **22**: 1-71; Erlangen.

- SCHRÖDER, B. (1964): Gliederungsmöglichkeiten in Muschelkalk und Lettenkohle zwischen Bayreuth und Weiden.- *Geologica Bavarica*, **53**: 12-28; München.
- SCHRÖDER, B. (1982): Entwicklung des Sedimentbeckens und Stratigraphie der klassischen Germanischen Trias.- *Geol. Rundsch.*, **71**: 783-794; Stuttgart.
- SERENO, P. C. (1991): Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications.- *J. Vertebr. Paleont.*, **11** (Suppl.): 1-65; Lawrence, Ks.
- SERENO, P. C. (1993): The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*.- *J. Vertebr. Paleont.*, **13** (4): 425-450; Lawrence, Ks.
- SERENO, P. C. (1997): The origin and evolution of dinosaurs.- *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.*, **25**: 435-489.
- SERENO, P. C. (1999): The evolution of dinosaurs.- *Science*, **284**: 2137-2147.
- SERENO, P. C. & ARCUCCI, A. B. (1990): The monophyly of crurotarsal archosaurs and the origin of bird and crocodile ankle joints.- *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* **180**: 21-52; Stuttgart.
- SERENO, P. C. & ARCUCCI, A. B. (1993): Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Lagerpeton chanarensis*.- *J. Vertebr. Paleont.*, **13**: 385-399; Lawrence, Ks.
- SERENO, P. C. & ARCUCCI, A. B. (1994): Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Marasuchus lilloensis*, gen. nov.- *J. Vertebr. Paleont.*, **14**: 53-73; Lawrence, Ks.
- SICKLER, F. K. L. (1834): Sendschreiben an Dr. Blumenbach über die höchst merkwürdigen Reliefs der Fährten urweltlicher Tiere in den Hesseberger Steinbrüchen bei Hildburghausen.- Programm des herzogl. Gymnasiums zu Hildburghausen, 16 S.; Hildburghausen.
- SICKLER, F. K. L. (1835): Fährten bei Hildburghausen.- *N. Jb. Min. Geol. Paläont.*, **1835**: 230-232.
- SICKLER, F. K. L. (1836): Die vorzüglichen Fährtenabdrücke urweltlicher Tiere im bunten Sandstein.- 8 S.; Hildburghausen (Kesselring).
- SOERGEL, W. (1925): Die Fährten der Chirotheria.- 92 S.; Jena (Fischer).
- WEISS, W. (1934): Eine Fährten-schicht im Mittelfränkischen Blasensandstein.- *Jahresber. Mitt. Ober-rheinischer geol. Ver., N.F.* **23**: 5-11; Stuttgart.
- WEISS, W. (1976): Ein Reptilfährten-Typ aus dem Benker-Sandstein und untersten Blasensandstein des Keupers um Bayreuth.- *Geol. Bl. NO-Bayern*, **26**: 1-7; Erlangen.
- WEISS, W. (1981): Saurierfährten im Benker-Sandstein.- *Geol. Bl. NO-Bayern*, **31**: 440-447; Erlangen.
- WILLRUTH, K. (1917): Die Fährten von *Chirotherium*.- *Z. Naturwiss.*, **86**: 395-444; Halle.
- WILSON, J. A. & CARRANO, M. T. (1999): Titanosaurs and the origin of "wide-gauge" trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion.- *Paleobiology*, **25**: 252-267.
- ZIEGLER, P. A. (1982): Geological Atlas of Western and Central Europe.- 130 S.; The Hague (Elsevier & Shell Intern. Petrol. Maatschappij B.V.).

Anschriften der Verfasser:

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

Hendrik Klein
 Weinleite 4
 D-92348 Berg
 e-mail: klein.dinotracks@web.de