

Die Tetrapodenfährten der Choza Formation (Texas) und das Artinsk-Alter der Redbed-Ichnofaunen des Unteren Perm

The Tetrapod footprints of the Choza Formation (Texas) and the Artinskian age of the Lower Permian ichnofaunas

Mit 15 Abbildungen

HARTMUT HAUBOLD & SPENCER G. LUCAS

Zusammenfassung:

Mittels mariner Horizonte in der Choza Formation, Texas, und in der Robledo Mountains Formation, New Mexico, kann das Alter der eingeschalteten Red Beds mit Tetrapodenfährten stratigraphisch eingegrenzt werden. Alle äquivalenten Vorkommen von Tetrapodenfährten sind danach nicht jünger als Artinsk. Die Ichnofauna der Choza Formation vom Castle Peak, Texas, gehört in das späte Artinsk bzw. in das Leonard. Nach der Revision sind für dieses Niveau die vergleichsweise progressiven Formen *Erpetopus willistoni*, *Varanopus curvidactylus* und *Dromopus plamatus* (= *D. didactylus*) charakteristisch. Die Ichnofauna der Robledo Mountains Formation liegt im frühen Artinsk und enthält etwas ursprünglichere Formen, die denen aus der Abo, Sangre de Cristo und Hermit Formation des Wolfcamp gleichen, häufig sind *Batrachichnus*, *Amphisauropus*, *Dromopus agilis/lacertoides* und *Dimetropus*. Eine identische Zusammensetzung auch in der vertikalen Entwicklung zeigen die Ichnofaunen in den Rotformationen des europäischen Unterperm. Das gleiche geologische Alter, oberes Artinsk, resultiert beispielsweise für die Rabejac, Pradineaux-Mitan und Collio Formation in Permbecken Südeuropas. Im Rahmen der Revision der Fährten aus der Choza Formation werden die Prinzipien der Ichnotaxonomie von Tetrapoden diskutiert. Die angewendete Taxonomie orientiert auf die anatomisch kontrollierten Merkmale der Eindrücke und Fährten. Allein darin wird eine realistische Basis für eine überregional vergleichbare faunistische Analyse von fossilen Tetrapodenfährten gesehen.

Abstract:

In the Choza Formation in Texas, and the Robledo Mountains Formation in New Mexico, red beds with tetrapod footprints are interbedded with and can be correlated stratigraphically to marine horizons. As a result, these and all equivalent occurrences of tetrapod footprints are no younger than Artinskian. The tetrapod ichnofauna of the Choza Formation of Castle Peak, Texas, is of late Artinskian (Leonardian) age. A revision of the footprints assigns them to the comparatively progressive track forms *Erpetopus willistoni*, *Varanopus curvidactylus* and *Dromopus palmatus* (= *D. didactylus*), characteristic of this age. The ichnofauna of the Robledo Mountains Formation is of early Artinskian age and contains somewhat more primitive forms, which resemble those of the Abo, Sangre de Cristo and Hermit formations of the Wolfcampian; common are *Batrachichnus*, *Amphisauropus*, *Dromopus agilis/lacertoides* and *Dimetropus*. An identical composition and vertical succession are shown by the ichnofaunas of the red bed formations of the Lower Permian in Europe. The same geological age, late Artinskian, is evident, e.g., for the Rabejac, Pradineaux-Mitan and Collio formations of some Permian basins in southern Europe. Together with the revision of the tetrapod tracks of the Choza Formation, the principles of tetrapod ichnotaxonomy are discussed. The taxonomy presented is based on the anatomically controlled characters recorded in the tracks and trackways. This alone can be justified as a realistic basis for interregionally comparable faunal analysis of fossil tetrapod tracks.

1 Einführung

Hermit Shale und Coconino Sandstone am Grand Canyon in Arizona sowie die Choza Formation am Castle Peak in Texas sind die drei wichtigen Formationen bzw. Vorkommen, aus denen von permischen Ablagerungen im Südwesten Nordamerikas erstmals Tetrapodenfährten in größerem Umfang bekannt und beschrieben worden sind. Während GILMORE (1926, 1927 und 1928) das Material vom Grand Canyon in Arizona sehr ausführlich mit Berücksichtigung anderer Vorkommen bearbeitet und publiziert hat, ist das Material vom Castle Peak, Taylor County, Texas, durch MOODIE (1929 und 1930) vergleichsweise weniger eingehend dokumentiert worden. Wie sich im Rahmen des Studiums der neueren Entdeckungen von Tetrapodenfährten in der Abo Formation und der äquivalenten Robledo Mountains Formation in New Mexico gezeigt hat (HAUBOLD et al. 1995a), ist Castle Peak jedoch in vergleichende Untersuchungen einzu beziehen, die weit über Nordamerika hinausgehen.

Zusammen mit dem Vorkommen der Robledo Mountains Formation bei Las Cruces (LUCAS et al. 1998) hat Castle Peak durch datierbare marine Einschaltungen Schlüsselstellung für die stratigraphische Position der Fährten-schichten und damit für die Bewertung aller vergleichbaren Ichnofaunen von Tetrapoden im Unteren Perm. So hat MOODIE erstmals unter *Erpetopus* und *Varanopus* Ichnotaxa eingeführt, denen Formen entsprechen, die in einigen Red Beds bzw. im Rotliegend Europas charakteristisch sind. Bisher wurden diese teilweise verkannt, widersprüchlich benannt und interpretiert. Als entscheidend für eine Klärung erwies sich sowohl die Kenntnis des Originalmaterials als auch die Kenntnis des Vorkommens in Verbindung mit ergänzenden Aufsammlungen. Diese realisierten die Verfasser im April 1999. Eine erste Revision begründet den Nachweis von nur drei Ichnotaxa

- *Erpetopus willistoni* MOODIE 1929

- *Varanopus curvidactylus* MOODIE 1929 und

- *Dromopus palmatus* (MOODIE 1929)

für die Ichnofauna von Castle Peak (HAUBOLD & LUCAS 2002). Aufgrund der Bedeutung des Vorkommens sowie durch den Umfang und die Signifikanz des Materials soll hier eine etwas nähere Darstellung erfolgen, welche auch Material weiterer Geländearbeiten von C. und H. HAUBOLD im Mai 2001 berücksichtigt.

Bedeutsam ist, dass die Belege der extramorphologischen Variabilität der bestimmbareren Formen von allgemeiner demonstrativer Bedeutung für taxonomische Fragen permischer Tetrapodenfährten sind. Begünstigt durch die Herkunft aller Exemplare aus einem geringmächtigen Horizont handelt es sich um eine abgegrenzte Ichnozönose. Alle Exemplare gehören damit gleichsam zu der Typussequenz der drei differenzierbaren Ichnotaxa. Diese können somit repräsentativ analysiert und dokumentiert werden. Ferner gehören *Erpetopus*, *Varanopus* und *Dromopus*

zu den in unterpermischen Red Beds global nachweisbaren Formen, und das vorliegende Assemblage ist stratigraphisch außerordentlich markant. Dieses kann durch die nach mariner Fauna gesicherte Position der Choza Formation in der Abfolge des Perm fixiert werden. Damit bietet sich ein Ansatz, die zeitliche Position vergleichbarer Ichnofaunen etwa auf den Abschnitt Artinsk einzugrenzen.

Aus vielen vorangehenden Untersuchungen diverser Vorkommen in Europa und Nordamerika resultieren seit längerem Hinweise auf eine kosmopolitische Ichnofauna der Tetrapoden im Perm, näher formuliert erstmals bei HUNT & LUCAS (1998). Die Analyse der Fährten von Castle Peak ergänzt nunmehr diese Implikationen und präzisiert die fixierbare stratigraphische Reichweite der charakteristischen und in Redbed-Fazies häufigen Ichnogenera *Amphisauropus*, *Batrachichnus*, *Dromopus*, *Erpetopus*, *Limnopus*, *Gilmoreichnus*, *Dimetropus* und *Varanopus*.

1.1 Das Vorkommen am Castle Peak Geologie und Stratigraphie

Castle Peak liegt etwa 16 km südlich Merkel, Taylor County, in Texas (Abb. 1). Es ist ein rundlicher Tafelberg, dessen Form an eine Festung erinnert (Abb. 2). Die Oberkante bilden Schichten der Unterkreide, Antlers Sand und Edwards Group. An den Abhängen und in den nördlich gelegenen Ebenen sind siliziklastische Red Beds der permischen Choza Formation aufgeschlossen, die oberste Formation der Clear Fork Group (BROWN & GODSON 1972, EIFLER 1974). Der Fährtenhorizont ist eine etwa 20 cm mächtige Bank (Abb. 2) eines rippelgeschichteten kalkigen Siltsteins, welcher in einer breiten Erosionsrinne, einem sog. Arroyo, an dem Fuß des Nordhanges vom Castle Peak in einer Ausdehnung von etwa 1000 m² aufgeschlossen ist. Der Fährtenhorizont zeigt im Ansatz eine gewisse Dreigliederung. Den oberen Abschnitt bilden 7 cm untergeordnet rippelgeschichtete Siltsteine, in denen die höchste Konzentration von Fährten zu beobachten ist. In der Summe besteht jedoch kein Unterschied in dem nachweisbaren Fährtenbestand.

Die Choza-Ablagerungen entstanden in dem östlichen Schelf des marinen Midland Beckens (PRESLEY & MCGILLIS 1982). Es sind fluviale und lakustrine Red Beds mit einer Einschaltung geringmächtiger, mariner Dolomite. Der Horizont mit den Fährten wird als lakustriner (Playa-) Sandstein innerhalb einer Überflutungsfläche interpretiert.

1.2 Bisherige Studien der Tetrapodenfährten

Nach einem kurzen Fundbericht von WILLISTON (1908) folgte eine Beschreibung durch MOODIE (1929, 1930) mit 14 Ichnospecies der 6 Ichnogenera *Erpetopus*, *Microsauropus*, *Varanopus*, *Hyloidichnus*, *Laoporus* und *Solidopus*. Die meisten der Taxa waren neu, nur mit *Hyloidichnus* und *Laoporus* gab es einen Bezug zu bereits aus dem Hermit Shale und Coconino

Sandstone in Arizona beschriebenen Formen. Eine weitere Untersuchung hat SARJEANT (1971) publiziert, allerdings ohne Berücksichtigung des Typus- und Originalmaterials. Mit wenigen Modifikationen bestätigte SARJEANT die von MOODIE eingeführten *Microsauropus*, *Erpetopus* und *Varanopus*, zusätzlich wurde *Moodieichnus* als neue Gattung für *Varanopus didactylus* MOODIE, 1929, eingeführt.

Zu dieser Zeit (1968-1970) hatte einer der Autoren (H.H.) die Möglichkeit, durch Vermittlung von E. C. OLSON Abgüsse einiger Typusexemplare zu untersuchen und erhielt ferner Informationen von DON BAIRD über unveröffentlichte Untersuchungen an weiterem Material (vgl. auch HAUBOLD 2000: 3). Daraus ergab sich eine reduzierte Anzahl Ichnotaxa für das Vorkommen. Diese Kenntnis wurde bereits bei HAUBOLD (1971) dargelegt und nur drei Taxa für das Assemblage der Choza Formation in Texas genannt:

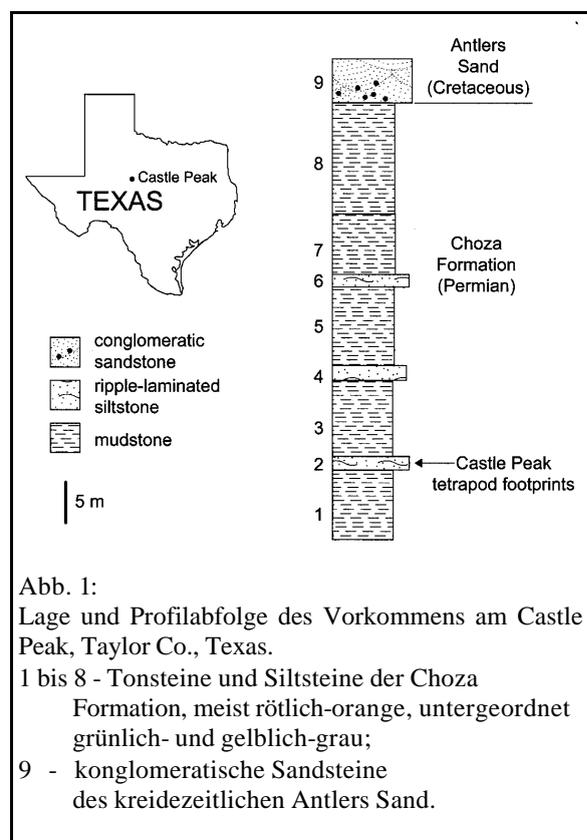
- *Erpetopus willistoni* MOODIE
- *Varanopus curvidactylus* MOODIE und
- *Dromopus palmatus* (MOODIE).

Diese Bestimmungen bzw. Revision haben andere Bearbeiter permischer Fährten nur teilweise übernommen. Es resultierten Widersprüche in mehrfacher Hinsicht, indem die falschen Versionen von *Varanopus curvidactylus* und *Moodieichnus* auf andere permische Fährtenassemblages übertragen wurden. Möglich war dies 1. weil das Originalmaterial nicht untersucht und berücksichtigt worden und 2. keine komplexen Vergleiche der Fährtenvorkommen in Nordamerika und Europa erfolgt waren. Auf dieser Grundlage werden sogar bis in die Gegenwart die von MOODIE benannten Taxa auf andere Ichnofaunen übertragen.

Mit der Entdeckung der Vorkommen in der Robledo Mountains Formation im Süden von New Mexico durch J. MACDONALD lag Material vor, mit dem die seit Jahrzehnten bestehende Konfusion in der Taxonomie von Tetrapodenfährten aufzuklären war. Verfasser sahen sich in die Lage versetzt, eine grundlegende Revision der permischen Tetrapodenfährten aufzunehmen (HAUBOLD et al. 1995a, HAUBOLD 1996, MCKEEVER & HAUBOLD 1996, HUNT & LUCAS 1998: 55, HAUBOLD & LUCAS 2001).

Der Anteil der Choza-Fährten bei der nomenklatorischen Konfusion besteht vor allem in dem Missverständnis der Relation zwischen zwei Gruppen von Ichnogenera, (1) *Erpetopus*, *Microsauropus* und *Varanopus* sowie (2) *Varanopus* und *Dromopus*. Dies betrifft weit mehr als nur die Choza-Formen. Denn *Varanopus* ist ohne angemessene Bezugnahme auf das Typusmaterial vom Castle Peak für Exemplare anderer Vorkommen im Perm verwendet worden. Das kritische Problem bestand in der fehlenden Kenntnis des Status von *Erpetopus* (= *Microsauropus*), *Varanopus* und *Dromopus*. Es bleibt festzuhalten, dass die ersten zwei Gattungen sich auf Funde vom Castle Peak gründen, und damit sind die Typusexemplare und das Material der Typusserien für diese Ichnogenera massgebend.

Ohne Einbeziehung der Typusexemplare und ergänzender Informationen von der Typuslokalität war bislang jede Bestimmung als *Varanopus* fraglich. Das zeigte bereits die Untersuchung von Abgüssen (HAUBOLD 1971). Nunmehr ist den Autoren mit Aufsammlungen am Castle Peak (Abb. 2) eine Fortführung möglich geworden. Die Ergebnisse deuten in zwei Richtungen. Zum einen ergibt sich eine prinzipielle Orientierung zu Ichnotaxonomie und Nomenklatur permischer Ichnotaxa. In Fortsetzung einer Neubewertung (HAUBOLD 1996) können *Erpetopus* und *Varanopus* im Rahmen der insgesamt 18 validen Ichnogenera fixiert werden (HAUBOLD 2000). Zum anderen ist mit der Ichnofauna von Castle Peak ein weiterer Anhaltspunkt für die stratigraphische Bewertung permischer Tetrapodenfährten gegeben.



1.3 Abkürzungen des verwendeten Materials

- UC – University of Chicago, Field Museum (Abgüsse 1969 von DAVID TECHTER erhalten);
- YPM – Yale Peabody Museum, New Haven, CT (von HAUBOLD 1994 untersuchte Exemplare);
- MCZ – Museum Comparative Zoology, Harvard University (von DON BAIRD 1952 untersuchte Exemplare);
- NMMNH – New Mexico Museum of Natural History, Paleontology;
- HF – HAUBOLDs Fährtenammlung im Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum der Martin Luther-Universität Halle;
- UM – Université Montpellier II, Laboratoire de Paléontologie, Collection PAUL ELLENBERGER.



Abb. 2 A:
Das Vorkommen am Castle
Peak, Taylor Co., Texas.
Blick zum Castle Peak.



Abb. 2 B:
Bei der Fährtenuche im April
1999 in der Fundlage.



Abb. 2 C:
Die ca. 20 cm mächtige
Fundlage.

2 Ichnotaxonomie – generelle Bemerkungen

Aus der vergleichenden Analyse der Typen unter Einbeziehung ergänzender Aufsammlungen an dem Typusvorkommen resultieren nur drei Taxa. Das führt angesichts der Synonymie der von MOODIE (1929, 1930) und dann von SARJEANT (1971) genannten Taxa zu der Frage: Wie stehen die so unterschiedlich benannten Formen innerhalb des Vorkommens miteinander in Beziehung? Die Antwort darauf lautet: Es handelt sich um diverse, von der Überlieferung bedingte Varianten von Eindrücken und Fährten, welche auf nur drei Typen von Erzeugern zurückgehen. Danach ist das gesamte Assemblage in drei Ichnospezies hinreichend dokumentiert.

Extramorphologie und Phantom-Taxa

Bei den so verschieden benannten Variationen handelt es sich um multiple Bildungen, extramorphologische Variationen von Eindrücken und Fährtenmustern. Diese nunmehr auf ein bestimmtes Vorkommen konzentrierte Beobachtung entspricht der inzwischen wiederholt dargelegten Erkenntnis, dass es bei der Fährtenentstehung in einer bestimmten Fazies immer wieder zu charakteristischen extramorphologischen Phänomenen kommt. Sie sind scheinbar grundverschieden, gehen aber real auf gleiche Erzeuger zurück. Mit den Aufsammlungen der Verfasser von 1999 und 2001 (NMMNH und HF) liegen drei ichnotaxonomisch repräsentative Sequenzen vor, in die sich die Typen der von MOODIE und SARJEANT benannten Taxa einordnen lassen. Das Spektrum reicht von optimaler Überlieferung (vergleichsweise vollständige Hand- und Füsseindrücke sind anatomisch etwa repräsentativ für den Erzeuger) bis hin zu mehreren Möglichkeiten der Veränderung und des Ausfalls von Details. Das betrifft Entstellungen der Eindruckform und des Fährtenmusters. Einige der häufigeren Variationen sind von MOODIE separat benannt worden. Es handelt sich um sog. Phantom-Taxa (HAUBOLD 1996: 35). SARJEANT (1971) hat dann die von MOODIE beschriebenen Ichnotaxa beliebig und teilweise unkontrolliert fortgeschrieben oder modifiziert.

Wenn also, wie weiterhin erfolgt, die Erscheinungen und damit verbundene Namen unkontrolliert auf andere Vorkommen übertragen worden sind, nimmt das nomenklatorisch-taxonomische Chaos zu. Durch das breite Spektrum lithofazieller bis paläoökologischer Besonderheiten jeder Fährten führenden Formation erscheinen viele Variationen ähnlich, sie sind aber zunächst nicht grundsätzlich übertragbar. Erst für die Summe extramorphologischer Variationen ist ein Vergleich sinnvoll. Das zeigen Beobachtungen an der Variabilität der Eindruckmorphologie im Verlauf einzelner kontinuierlich überlieferter Fährten. Ungeachtet dieser Erkenntnisse sind aber Segmente und sogar nur einzelne Eindrücke immer wieder von vielen Vorkommen beschrieben und danach gesonderte Ichnotaxa eingeführt worden. Das heißt, ggf. handelt es sich um nichts anderes, als um mehrere

Ichnogenera und Ichnospezies für die Fährten eines Individuums. Wenn es sich um unvollständige, entstellte Eindrücke und Fährtenmuster handelt, mögen diese zwar charakteristisch erscheinen, für den Erzeuger, seine Gangart und Fußanatomie sind sie aber nicht hinreichend repräsentativ. Auf solche Formen begründete Taxa haben den Rang von Trugbildern – Phantom-Taxa. Diesen Sachverhalt gilt es für die Bewertung der Fährten innerhalb eines Vorkommens und darüber hinaus zu beachten. Nur im Rahmen vergleichbarer sedimentär-genetischer Bedingungen können Phantom-Taxa erkannt werden. Das ist die Voraussetzung für eine ichnotaxonomisch objektivierbare Synonymie.

Anatomie oder Verhalten

Taxonomie – Bestimmung, Benennung und Systematik – der Ichnofossilien von Tetrapoden, namentlich der Tetrapodenfährten, dient dem Nachweis osteologischer Äquivalente. Erst sie erlauben eine faunistische Bewertung der Befunde. In dieser Zielstellung liegt die Begründung für anatomisch relevante Ichnotaxa. Das bedeutet, Gegenstand der Taxonomie sind nicht durch Verhalten bedingte Formen. Das Verfahren steht im Kontrast zu ichnologischen Studien an Invertebraten. Bei Tetrapodenfährten stellen verhaltensbedingte Variabilitäten den immer wieder missverstandenen Grenzfall dar, welcher für die ichnotaxonomische Bewertung streng genommen nicht relevant ist. Es sei daran erinnert, paläontologische Arten werden für die Bewertung von Faunen morphologisch und nicht nach Verhaltensmustern charakterisiert. Somit ist die anatomisch kontrollierte optimale Überlieferung von Tetrapodenfährten bzw. Eindrücken das Richtmaß der hier fixierten Ichnotaxa. Das wird auch nicht dadurch eingeschränkt, dass Fährten keine Körperfossilien sind, sondern nur das Ergebnis der Aktivität eines Tieres. In den Eindrücken können Skelettstrukturen der Autopoden erkannt und deren Morphologie auf Synapomorphien bestimmter phylogenetischer Gruppen bezogen werden. Dieses Konzept wird für Fährten von Dinosauriern diskutiert und bereits angewendet (CARRANO & WILSON 2001, HAUBOLD & KLEIN 2000). Für permische Tetrapoden sind die Synapomorphien des Bewegungsapparates in Ansätzen fixiert.

Diese Feststellungen bilden die Prämisse der weiteren Analysen. Das bedeutet, wenn davon abweichende Voraussetzungen zugrunde gelegt werden, dann muss das Ergebnis davon geprägt sein. Die Anwendung oder gar Vermischung unterschiedlicher Grundprinzipien bei der Bestimmung, Benennung und Systematisierung identischer ichnologischer Befunde kann zu extrem divergierenden und inkompatiblen, geradezu konträren Aussagen führen. Die konsequente Anwendung der Prämisse auf die hier behandelten Fährten und das Ergebnis der taxonomischen Revision sollen dies begründen. Am gegebenen Beispiel wird doku-

mentiert, dass die von den Autoren akzeptierte Taxonomie ein sinnvolles Konzept für die faunistische Interpretation des Vorkommens in der Choza

Formation und permischer Tetrapodenfährten generell darstellt.

3 Die validen Ichnotaxa

MOODIE und SARJEANT haben bei ihren Beschreibungen die Besonderheiten an den Fährten der Choza Formation teils unterschiedlich bewertet und ihre Beobachtungen entsprechend taxonomisch fixiert. Das führte zur Differenzierung von mehreren sogar unterschiedlich benannten und nicht ohne weiteres vergleichbaren Ichnotaxa. Nach der Revision des Materials kann nunmehr jeder dieser Typen einer ichnotaxonomischen Sequenz zugeordnet werden, die zu einer von drei Ichnospezies gehört.

Wie sind diese drei Ichnotaxa zu differenzieren und zu benennen?

1. Maßgeblich für die Fixierung der Taxa sind Exemplare von repräsentativer und anatomisch relevanter Überlieferung.
2. Ausgehend von diesen Exemplaren ist das Spektrum der extramorphologischen Variation unter Einbeziehung der Typusexemplare zu erfassen.
3. Der gültige Name ergibt sich nach der Priorität der verfügbaren Namen, auch unter Berücksichtigung der Seiten-Priorität bei MOODIE (1929, 1930).

Die validen Ichnotaxa können somit wie folgt näher begründet werden.

3.1 *Erpetopus willistoni* MOODIE, 1929

Die erste abgebildete (WILLISTON 1908) und die erste benannte (MOODIE 1929) Form ist *E. willistoni*. Der Holotypus UC 443A (Abb. 3 A) ist morphologisch hinreichend informativ. Nach Eindruckmorphologie und Fährtenmuster können folgende Taxa angeschlossen bzw. synonymisiert werden:

Microsauropus clarki,
M. acutipes (Abb. 3 C-D),
M. parvus (Abb. 3 B) und
M. orthodactylus.

Alle zugehörigen Exemplare (Typen bzw. das Material jeder Typuserie) bilden eine ichnologische Sequenz. Die bisher unterschiedenen Ichnotaxa sind folglich Modifikationen und extramorphologische Varianten, deren Zusammenhang mit dem Material gegeben ist (Abb. 4 A). Die extramorphologische Variabilität erweist sich dabei als recht groß (s. auch Abb. 7 und 8). Dies folgt der Erfahrung, dass die Eindrücke und Fährten von Tetrapoden, deren Fußlänge unter der kritischen Größe von 20 mm liegt, sehr intensiv von den Bedingungen des Substrats beeinflusst worden sein können. Das ist für *Batrachichnus* zunächst aus der Robledo Mountains Formation (HAUBOLD et al. 1995a: 137 ff.) sowie in permischen Red Beds generell (HAUBOLD 1996: 38) dokumentiert. Eine anatomisch und damit diagnostisch repräsentative bzw. charakteristische Morphologie lässt sich jeweils aus dem Material ermitteln.

Keiner der Holotypen entspricht dem Optimum, da den früheren Bearbeitern nur limitiertes Material vorlag. Mit den neuen Exemplaren kann eine Ergänzung in Richtung der Optimalform von *Erpetopus willistoni* präsentiert werden, eine Kombination aus der Form der Eindrücke auf Abb. 7 A und B. Diese zeigen die vollständige Zehenzahl, die Zehenproportionen und -anordnung sowie das variable und zugleich repräsentative Fährtenmuster.

3.2 *Varanopus curvidactylus* MOODIE, 1929

Neben den *Erpetopus*-Formen gibt es Eindrücke mit recht ähnlicher Morphologie, allerdings ist Fußzeh V auffällig länger. Innerhalb des Assemblages betrachtet, könnte man darin lediglich grössere Eindrücke von *Erpetopus* sehen. Aber bereits MOODIE hat diese Formen als *Varanopus curvidactylus* von *Erpetopus* und *Microsauropus* unterschieden. SARJEANT hat dann aber *Varanopus* falsch diagnostiziert und unter *V. curvidactylus* Formen dargestellt, welche zu *Erpetopus* und *Microsauropus* gehören. Diese Verwechslung ist nach Prüfung des Holotypus von *V. curvidactylus* (YPM 1106) geklärt. MOODIE (1929: Fig. 8) bildete davon nur die Skizze eines Hand-Fuß-Sets ab. In der Beschreibung ist der Fuß Eindruck mit 20 mm Länge angegeben. Das Exemplar (Abb. 4 B) zeigt den relativ langen Zeh V, welcher etwas ausserhalb liegt, aber in gleicher Weise ausgerichtet ist wie die Zehen I – IV. Die auswärtige Biegung von Zeh V (wie in der emendierten Diagnose bei SARJEANT 1971 genannt) trifft nicht zu. Das ist vielmehr ein Merkmal von *Erpetopus* (= *Microsauropus*) und somit wichtig für die Unterscheidung zwischen *Erpetopus* und *Varanopus*.

Die taxonomische Abgrenzung von *Varanopus* gegenüber *Erpetopus* basiert also auf den Proportionen und der Anordnung der Zehen im Eindruck, insbesondere von Fußzeh V. Der geringe Unterschied in der Größe der Eindrücke, den größeren von *Varanopus* gegenüber den kleineren bei *Erpetopus*, ist diagnostisch belanglos. Warum MOODIE „*Laoporus wyldi*“ neben *V. curvidactylus* aufgestellt hat, ist nicht nachvollziehbar. Eindrücke von *V. curvidactylus* sind recht selten auf den observierten Flächen. MOODIE lagen nur vier fragmentarische Exemplare vor. Diese zeigen jedoch alle Details. Da die Größe der Eindrücke oberhalb der für die Erhaltung kritischen Länge von 20 mm liegt, waren sie im Vergleich zu *Erpetopus* weniger von extramorphologischen Einflüssen betroffen.

Würde man nur von den Befunden der Choza Formation ausgehen, könnte eine separate Ichnospezies *curvidactylus* innerhalb der Gattung *Erpetopus* den

Unterschied hinreichend erfassen. Unter Berücksichtigung vergleichbarer Formen in anderen Vorkommen wird aber die von MOODIE vorgegebene Trennung der Gattungen sinnvoll. Taxonomisch sind Zehenproportionen und Phalangenformeln bei permischen Reptilien wichtig. In der Konsequenz haben deshalb die Proportionen der Zehen und die davon geprägte Eindruckmorphologie bei Tetrapodenfährten ichnotaxonomischen Gattungsrang.

3.3 *Dromopus palmatus* (MOODIE, 1929)

Bei der dritten, wiederum umfangreicher überlieferten Sequenz steht der Name *Varanopus palmatus* an erster Stelle. Es folgen bei MOODIE (1929 und 1930) *V. impressus*, *V. elrodi* und *V. didactylus*. Alle Typen und Paratypen dieser Taxa liegen auf kleinen Bruchstücken mit isolierten Hand-Fuß-Sets vor. Die Auswahl und Verwendung des zuletzt von MOODIE genannten Namens „*didactylus*“ – mit der Begründung, „*palmatus*“ wäre undeutlich (GAND 1987: 204) – ist durch den Kontext der Typuserie aufgehoben. Aus Mangel an Material haben weder MOODIE noch SARJEANT die Eindrücke als solche von *Dromopus* erkannt. Nur so lässt sich die Umbenennung von *V. didactylus* in *Moodieichnus* und die Einführung von *V. langstoni* durch SARJEANT erklären. An dem Material wird jedoch die anatomisch-relevante Morphologie des Ichnotaxon *Dromopus* deutlich. Bereits 1952 hatte D. BAIRD (pers. Mitteilung und Manuskript) für die Exemplare MCZ eine Bestimmung als *Dromopus* (*Varanopus*) *palmatus* (MOODIE) und als *Dromopus* sp. notiert. Die an vielen Eindrücken gegebene Dominanz der Zehen III und IV, also das didactyle Erscheinungsbild, gehört generell zu den signifikanten Variationen von *Dromopus*. An den meisten Belegstücken sind überdies aber Eindrücke der Zehen V und II an Händen und Füßen sichtbar.

Ausgehend von SARJEANT (1971) haben Bearbeiter anderer Vorkommen (GAND 1987, CONTI et al. 1997) *D. didactylus* als separate Art gegenüber *D. lacertoides* differenziert und dies als stratigraphischen Hinweis interpretiert. In der betonten Digitigradie bei zugleich größerem Abstand von Zeh V zur Basis der Zehen III und IV wird u.a. von GAND ein evolutiv progressives Stadium von *Dromopus*, bzw. der betreffenden Erzeuger, im Vergleich zu denen von *D. lacertoides* gesehen. Allerdings zeigen bereits die *Dromopus*-Formen im Pennsylvanian Didactylie (Typusmaterial zu MARSH 1894, vgl. HAUBOLD et al. 1995a: 149). In Vorkommen der Abo bzw. Robledo Mountains Formation und im europäischen Rotliegenden gibt es Hinweise auf alle Übergänge von pentadactylen zu didactylen Eindrücken (HAUBOLD 1996). Der Fußbauplan des Erzeugers von *Dromopus* scheint eine größere Flexibilität im Metatarsalbereich gehabt zu haben. Je nach Gangart war die Position des Eindrucks von Zeh V gegenüber der Basis von III und IV variabel. Funde am Castle Peak von 2001 erlauben nun eine weitere Klärung. An den pentadactyl überlieferten Fußindrücken (Abb. 6 B) von *D. palmatus*

(=*D. didactylus*) ist der Abstand der Basis der Zehen III-IV zur Basis von Zeh V deutlich größer als bei *D. lacertoides*. Damit erweist sich *D. palmatus*, in der von GAND (1987) für „*D. didactylus*“ dargelegten Form, als progressiv. Die strukturelle Veränderung der allerdings nach wie vor strukturell pentadactylen Füße besteht in einer verlängerten Metatarsalregion. Bei schnellerer Gangart und relativ konsistentem Substrat führt das in noch ausgeprägterem Maße als bei *D. lacertoides* zu den „didactyl“ überlieferten Eindrücken. Diese sind aber meist tridactyl, da Zeh V oft übersehen wird (Abb. 6).

3.4 Osteologisch-systematische Interpretation

Die Interpretation der behandelten Fährten kann sich an osteologischen Befunden aus Ablagerungen des Leonard orientieren, dazu bilden Übersichten bei BERMAN et al. 1997 und LUCAS 1998 eine aktuelle Grundlage. Für die Deutung von *Erpetopus* und *Varanopus* liegt eine Beziehung zu Reptilien nahe, wie Protorothyriden und vor allem Captorhiniden, wobei letztere aus der Choza Formation selbst nachgewiesen sind (OLSON 1958, MURRY & JOHNSON 1987). Ferner kann man Parareptilien in die Überlegungen einbeziehen, die im Unteren Perm vereinzelt mit Bolosauriden und *Aclestorhinus*, sowie neuerdings mit *Colobomycter* und *Dibamus* belegt sind (MODESTO 1999, BERMAN et al. 2000). Eine nähere Beziehung zu den mit Skeletten bekannten Formen lässt sich jedoch noch nicht aufzeigen. Der Unterschied in der Länge von Fußzeh V ist systematisch nicht zuzuordnen. *Erpetopus* und *Varanopus* korrelieren mit der konservativen Ausbildung pentadactyler Autopoden und zeigen eine Fährtenanordnung, wie sie bei frühen Amniota generell vorgegeben ist.

Für *Dromopus* gilt die Beziehung zu Araeosceliden als allgemein akzeptiert. Diese Gruppe ist zwar relativ selten in unterpermischen Ablagerungen, aber dennoch gut belegt. Die von *Petrolacosaurus* und *Araeoscelis* bekannten Skelettproportionen und die Anatomie der Hände und Füße korrelieren mit dem lacertoiden Muster von *Dromopus*. Es ist einer der ersten abgeleiteten Fährtentypen. Seit dem geologischen Nachweis bereits im Virgil, Oberkarbon, erweist sich *Dromopus* strukturell als bemerkenswert stabil. Es liegt nahe, in dieser Form eine optimale lokomotorische Adaption zu sehen, die danach kaum eine weitere Entwicklung zeigt. Deshalb konnte auch eine ichnotaxonomische Differenzierung der häufigen und weit verbreiteten Fährten bisher kaum begründet werden. Die nunmehr von der Typuslokalität von *D. palmatus* (= *D. didactylus*) ausgehende Unterscheidung von *D. lacertoides* zielt auf die Morphologie des Metatarsalbereichs ab. Araeosceliden zeigen allgemein einen progressiven Fußtyp mit verlängerten Metatarsalia. Das Ausmaß dieser Verlängerung bei den Erzeugern von *D. palmatus* wie *Araeoscelis* im Vergleich zu dem vielleicht etwas ursprünglicheren *Petrolacosaurus* ist an Fußskeletten wegen deren Seltenheit noch nicht nachvollziehbar.

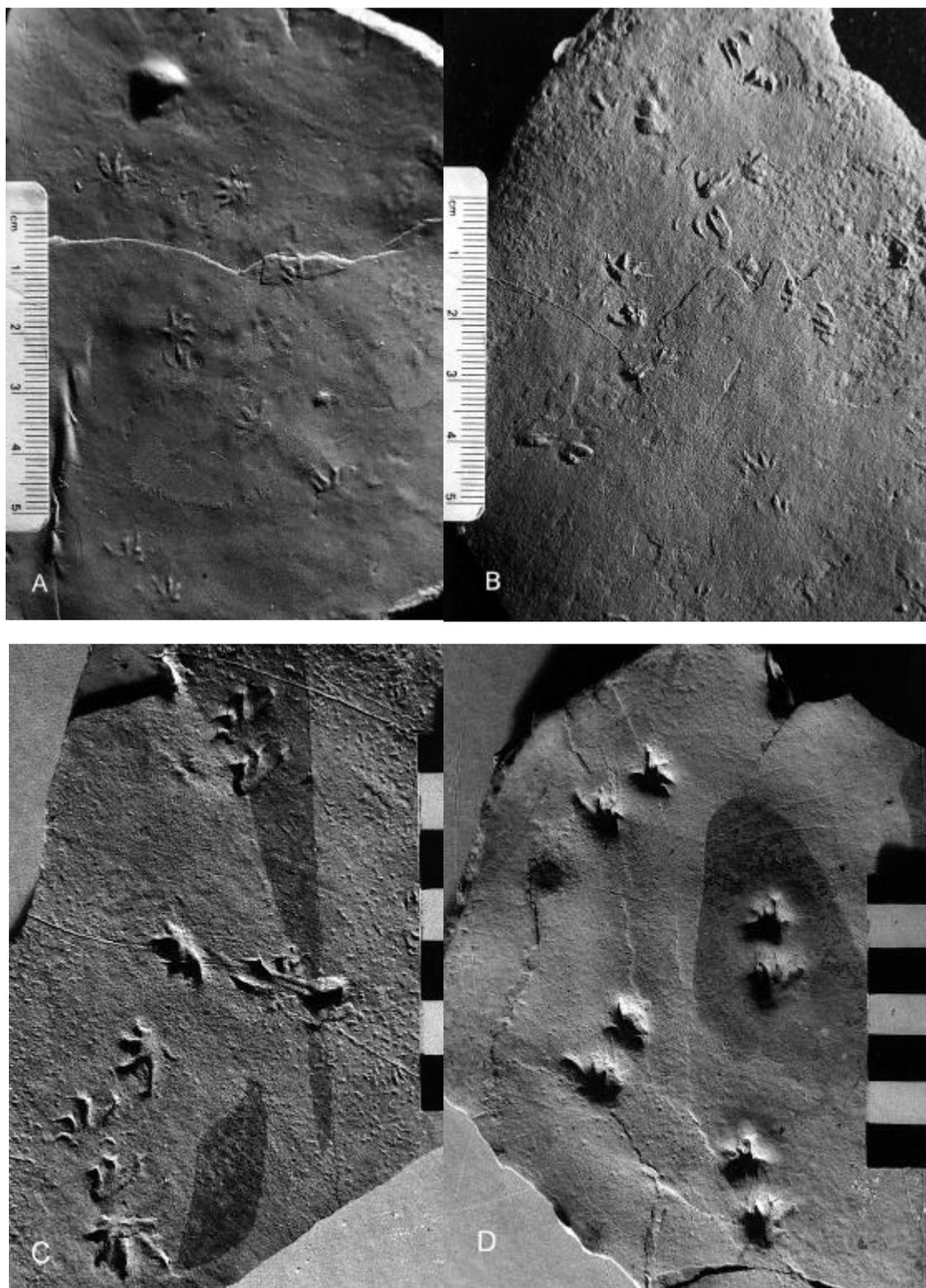


Abb. 3:
Erpetopus willistoni, Typen und Originale zu MOODIE vom Castle Peak. Maßstab in cm.
 A – *E. willistoni*, Holotypus UC 443 A;
 B – *Microsauropus parvus*, UC 2313;
 C – *M. acutipes* Holotypus YPM 1102;
 D – *M. acutipes* YPM 1124.

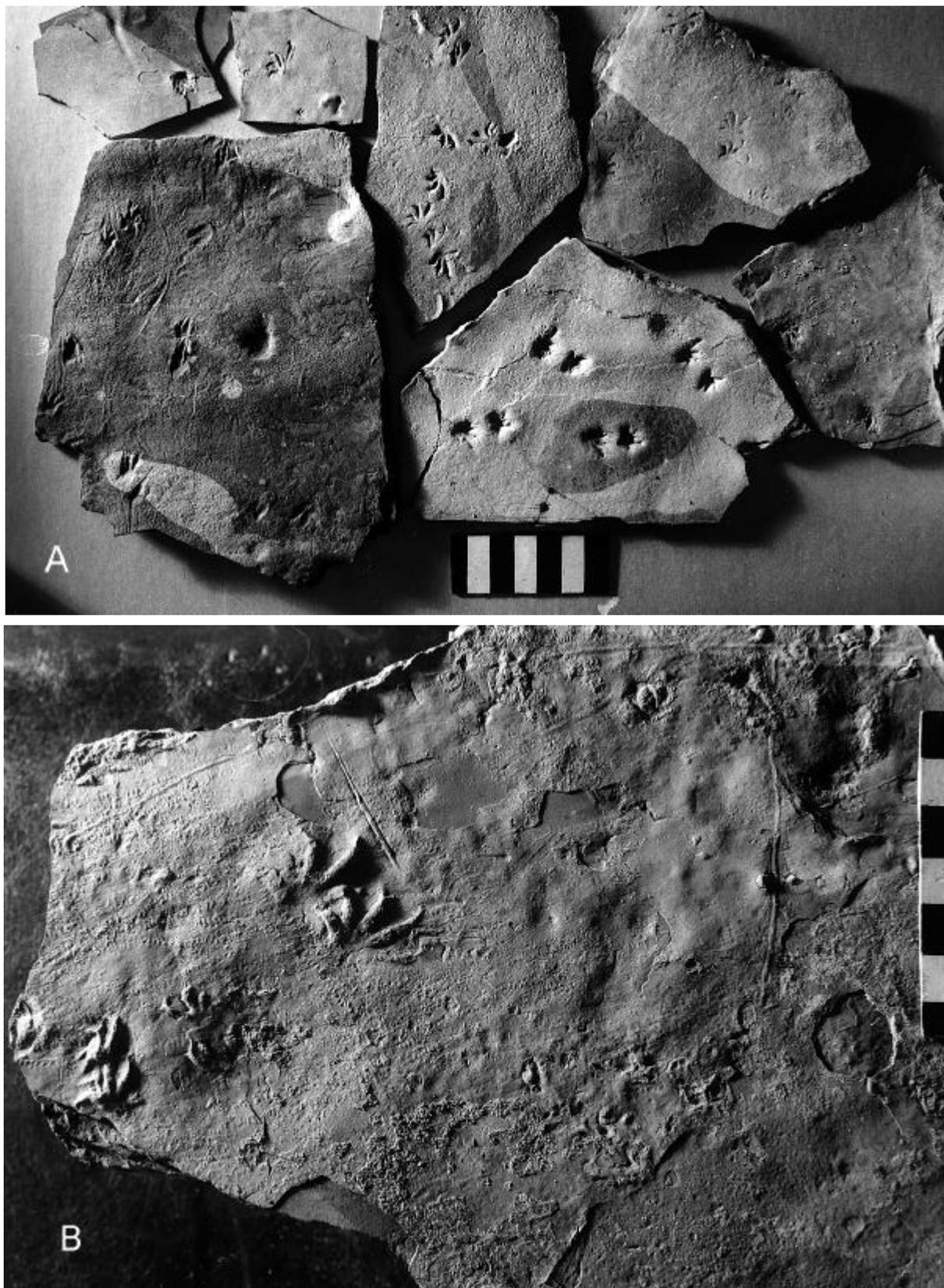


Abb. 4: *Erpetopus willistoni* und *Varanopus curvidactylus* vom Castle Peak. Maßstab in cm.

A - *Erpetopus willistoni*, diverse Originale zu MOODIE vom Castle Peak.

Übersichtsfoto der Exemplare YPM 1102, 1119, 1124, 1132, 1134, 1135.

B - *Varanopus curvidactylus*, vom Castle Peak. Das Hand-Fuß-Set etwa in der Bildmitte ist der Holotypus. Die kleineren Eindrücke am unteren Bildrand gehören zu *Erpetopus willistoni*. Exemplar YPM 1106.



Abb. 5: *Varanopus curvidactylus* vom Castle Peak – Zwei Hand-Fuß-Sets einer Fährte. Maßstab in cm. Am rechten Fußabdruck sind alle 5 Zehen sichtbar. Zeh V ist etwa so lang wie Zeh III. An den Handabdrücken ist der V. Zeh deutlich kürzer. Exemplar NMMNH P-32390/91.

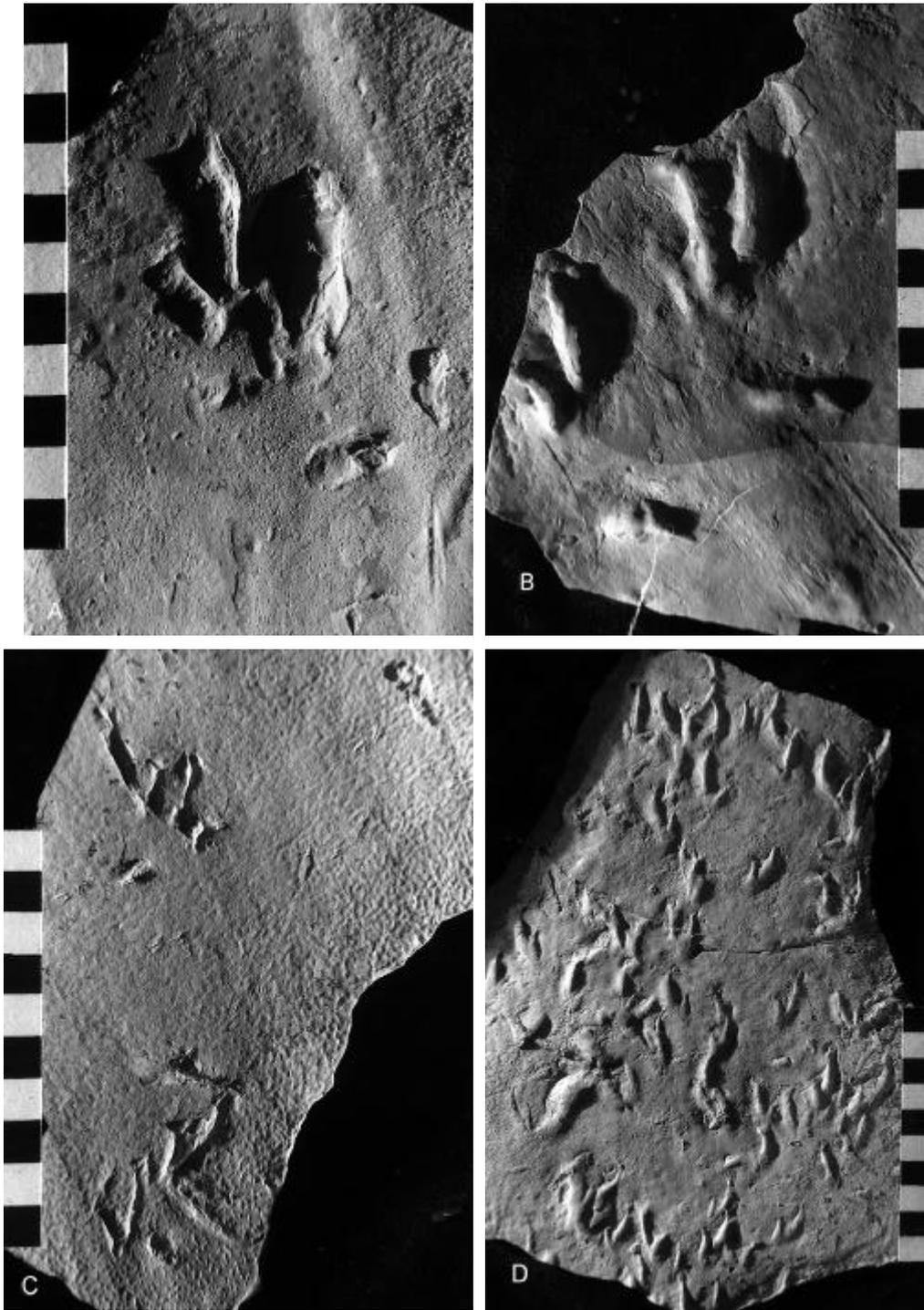


Abb. 6: *Dromopus palmatus*, ergänzende Exemplare vom Castle Peak. Maßstab in cm.

A – Hand- und Fußeindruck dicht beieinander; es treten jeweils Zehen III und IV hervor; vom Fuß in ca. 2 cm Distanz Zeh V. HF 177.

B – Hand-Fuß-Set; der Fuß liegt rechts außen vor der Hand; Handeindruck mit Zehen III, IV und in 3 cm Distanz Zeh V. Fußeindruck mit punktförmigem Zeh I, gefolgt von der Gruppe II bis IV und Zeh V in 2 cm Distanz hinter der Basis der Zehen III-IV. HF 187.

C – Zwei Hand-Fuß-Sets einer Fährte. Zum Fuß gehört der jeweils in 1,5 cm Distanz zurückliegende Eindruck von Zeh V. Diagonal verläuft unterhalb des linken Eindruckpaares eine winzige *Erpetopus*-Fährte. HF 178.

D – Fläche mit zahlreichen, zumeist didactylen Eindrücken.

Die entsprechenden Fährten verlaufen etwa in der gleichen Richtung. HF 184.

4 Systematische Palichnologie

Diagnose vs. Charakteristik

Bei einer Beschreibung wird in der Regel zusammen mit der Synonymie und begleitenden Diskussionen eine Diagnose für jedes Taxa formuliert. Dieses Prinzip ist bei der Einführung neuer Taxa obligatorisch und somit auch bei Ichnotaxa zu fordern. Bei realistischer Betrachtung vieler Diagnosen erweist sich jedoch deren Aussage als mehrdeutig. Der Inhalt reduziert sich auf die qualitative Beschreibung von Merkmalen. Da diese nicht auf definierten Vergleichen basieren, sind Unterschiede gegenüber anderen Diagnosen nur schwer zu erkennen, da nicht quantifizierbar. Selbst standardisierte Messungen wichtiger Parameter beruhen auf erfahrungsbedingten Identifikationen und sind nicht generell übertragbar (dazu auch RASSKIN-GUTMAN et al. 1997). Aus diesen Gründen resultieren sogar aus der zunächst vielversprechenden Analyse der Standardmessungen mittels Statistik am Ende keine befriedigenden taxonomischen Hinweise. Angesichts dieser Situation hat der Erstautor den Begriff Diagnose seit jeher vermieden (bereits HAUBOLD 1971), ausgenommen formale Gründe, wie Neubenennungen. Angemessener erscheint deshalb der Begriff Charakteristik (HAUBOLD et al. 1995a, HAUBOLD 1996). In der für jedes Ichnotaxon formulierten Charakteristik steht das optimale Eindruckbild im Mittelpunkt. Das folgt der Erfahrung, dass sich jeder Bearbeiter bei der Bewertung und Bestimmung von Tetrapodenfährten auf die originalen Formen, das Typusmaterial bzw. Material vom Typusvorkommen oder aus der betreffenden Formation (stratum typicum) konzentrieren sollte. So lange keine objektiveren, quantitativen Methoden bei der Fixierung von Ichnotaxa realisiert werden, und dazu besteht nicht nur bei permischen Tetrapodenfährten noch eine erhebliche Diskrepanz, erscheint eine ausführliche Charakterisierung angemessen. Die verbleibende Unsicherheit wird dadurch kompensiert, dass jeder optimal überlieferte Eindruck, der im Rahmen einer Typussequenz zu einem Ichnotaxon gestellt werden kann, die objektive vergleichbare Basis des Taxons darstellt. Dokumentiert ist dies zur Kontrolle und Nachvollziehbarkeit der Ausführungen anhand von Fotos. Nach dieser Grundlage wird auch hier verfahren. Dabei resultiert notwendig eine gewisse Relativierung der Bedeutung des Typus-Exemplars. Es besteht bei Ichnofossilien immer die Möglichkeit, dass weitere Aufsammlungen die Information zu einer Eindruck- und Fährtenform optimieren. Ergänzungen sollten danach in die Charakteristik der Typuserie einfließen.

Ichnotaxa und Diversität

Die Distanzierung von dem formalen Diagnoseverfahren folgt schließlich der Erkenntnis, dass der qualitativ-deskriptive Inhalt der bisherigen Diagnosen eine der Ursachen für die 150 benannten Tetrapoden-Ichnogenera bilden, die bis dato aus permischen

Formationen benannt worden sind (HAUBOLD 2000, HAUBOLD & LUCAS 2001). Diese Anzahl ist faunistisch und evolutiv für Tetrapoden des Permokarbon unreal.

Eine logische Konsequenz ist in diesem Kontext die Forderung, nur solche Ichnotaxa anzuerkennen, deren Typusmaterial hinreichend signifikant ist. Ichnotaxa, die sich auf vereinzelte unvollständige und somit mehrdeutige Eindruckformen beziehen, bleiben nach dem Prinzip Phantom-Taxon unberücksichtigt. Am Beispiel der Castle-Peak Funde kann mit der Ergiebigkeit des Vorkommens und der engen lithostratigraphischen und lokalen Ausdehnung der Übergang zwischen optimal und unvollständig überlieferten Formen und den Typen der Ichnotaxa demonstriert werden. Das erfolgt mit der fotografischen Abbildung der Formen, welche die jeweilige Charakteristik objektivieren.

Im Kontrast zu dem geschilderten Verfahren hätte eine Beschränkung auf weniger Material und der Verzicht auf ergänzende Aufsammlungen dazu geführt, dass sehr viel mehr Ichnotaxa beibehalten und bestätigt worden wären. Das hätte aber den Bestand der untersuchten Ichnofauna unrealistisch divers erscheinen lassen. Von dem Beispiel Castle Peak können Verf. im Prinzip folgende generelle Regel ableiten: Jede unterpermische Tetrapoden-Ichnofauna eines faziell uniformen Schichtgliedes besteht aus wenigen Ichnotaxa, etwa fünf bei repräsentativer Überlieferung. Eine geringere Anzahl Taxa ist potentiell ein Hinweis auf faziell selektive Faktoren. Mit der lakustrinen Playa-Fazies der Fährten-schichten am Castle Peak ist vermutlich die geringere Diversität zu erklären. Allerdings muss mit den drei derzeit fixierten Taxa die Diversität des Vorkommens nicht erschöpft sein. Jede faunistische Dokumentation und Analyse der Tetrapodenfährten in einer geologischen Formation kann immer nur ein limitierter Ausschnitt sein, der sich durch weitere Aufschlüsse und Aktivitäten ergänzen lässt. Das bedeutet, der einmal festgelegte Typus ist statisch, aber nicht die Typuserie.

In diesem Kontext sind die von MOODIE (1930) unter *Solidopus* beschriebenen Formen ein Hinweis darauf, dass durch intensivere Aufsammlungen noch weitere Nachweise möglich sind (vgl. 4.4). Die vorliegenden Originale zu MOODIE erlauben keine nähere Interpretation, als dass es sich um Tetrapodenfährten handelt. Die Affinität zu irgendeiner anderen bekannten Form wie *Batrachichnus* kann nicht begründet werden. *Solidopus* ist ein Phantom-Taxon. Zu einem solchen Phantom kann es in anderen Formationen durchaus vergleichbare, sehr ähnliche Formen geben, gebildet unter analogen extramorphologischen Einflüssen. Daraus könnte man formal ein Taxon ableiten, das es zu beschreiben und zu benennen Wert erscheinen mag. Da an diesen Formen signifikante anatomische Merkmale der Autopoden der Erzeuger fehlen, macht dies keinen Sinn. Jedenfalls nicht im

Vergleich mit solchen Taxa, die sich auf anatomisch geprägte Formen beziehen.

4.1 Ichnogenus *Erpetopus* MOODIE, 1929

Erpetopus willistoni MOODIE, 1929

Abb. 3, 4 A, 7 und 8

-- WILLISTON, 1908: 238, Fig. 4

Erpetopus willistoni MOODIE, 1929: 359, Fig. 4, Holotypus UC 443 A.

Microsauropus clarki MOODIE, 1929: 361, Fig. 5; Holotypus YPM 1101.

Microsauropus acutipes MOODIE, 1929: 362, Fig. 6 und 7; Holotypus YPM 1102.

Microsauropus parvus MOODIE, 1930: 554, Fig. 7, Holotypus UC 2301, Fig. 8 UC 2306, Fig. 9 UC 2313.

Microsauropus orthodactylus MOODIE: 1930, 557, Fig. 10, Holotypus UC 2308, Fig. 11 UC 2315A.

Microsauropus acutipes MOODIE - SARJEANT 1971: 351, Figuren.

Microsauropus parvus MOODIE - SARJEANT 1971: 355, Figuren.

Erpetopus willistoni MOODIE - SARJEANT 1971: 356, Figuren.

Varanopus curvidactylus MOODIE - SARJEANT 1971: 359, Figuren.

Erpetopus willistoni MOODIE - HAUBOLD 1971: 29, Abb. 18.6

Holotypus: UC 443 A, Abb. 3 A

Weitere Exemplare der Typuserie: UC 2313 Abb. 3 B; YPM 1101, 1102 Abb. 3 C, 1106, 1107, 1119, 1124 (Abb. 3 D), 1132, 1134, 1135 (Abb. 4 A), 1246, 1249; NMMNH P-32394, P-32395, P-32396/397, P-32399/400, P-32401/403, P-32402/412, P-32404, P-32408/409, P-32410/411, P-32417-422, P-32425-429, P-32432/433, P-32443/435, P-32438, P-32441/442, P-32443/444, P-32445/446, P-32449, P-32451-457, P-32458/459, P-32460-464, P-32466, P-32467/468, P-32469-471, P-32473, P-32475-481; HF 170, 172 (Abb. 7 A, B), 173, 174, 178 (Abb. 6 C), 179 (Abb. 7 C), 181, 182, 183, 185, 186 (Abb. 8 A, B, C, D), 190, 196 - 206.

Charakteristik: Kleine bis sehr kleine Eindrücke, Länge von Hand und Fuß beträgt 5 bis 10 mm im Durchschnitt. Soweit real messbar, sind minimal etwa 3 mm Länge belegt. Hand und Fuß liegen in der Regel im Verlauf quadrupeder Fährten paarweise dicht beieinander. Je nach der individuellen Größe und in Relation zur Stridelänge, die 28 bis 110 mm beträgt, liegt der Schrittwinkel (pace angulation) etwa bei 90°. Maximal sind Schrittwinkel etwa bis 120° bekannt (Exemplare NMMNH P-32408, 32410). In diesem Falle ist die Hand partiell vom Fuß übertreten. Bei winzigen Formen, Fußlänge <5 mm, ist das Fährtenmuster zunehmend irregulär, z. B. beim Holotypus (UC443 A, Abb. 3 A). Wenn die Eindrücke auf einem konsistenten Substrat optimal überliefert

sind, zeigen Hände und Füße jeweils 5 Zehen. Die Länge nimmt von Zeh I bis IV zu. Zeh V ist etwa nur so lang wie die Zehen I oder II, liegt außerhalb der Zehengruppe IV und ist nach außen gerichtet. Alle Zehen enden in spitzen Klaueneindrücken, diese erscheinen gekrümmt und einwärts gerichtet. Diese Orientierung ist jedoch durch Einflüsse der Bewegung hervorgerufen. In einigen Fällen sind die Eindrücke der Zehenenden auch bifurkat. Der Eindruck der Spitze von Zeh V kann rückwärts gekrümmt sein. In relativ weichem Substrat können vor allem die Spitzen der Zehen II bis IV in verlängerte Schleifspuren übergehen (NMMNH P32399-400, HF 182 – Abb. 8 A).

Diese extramorphologischen Ausbildungen sind der Hintergrund für die Synonyme *Microsauropus acutipes*, *M. orthodactylus*, und die winzige Ausbildung von *M. parvus*. *Erpetopus* zeigt die Eindruckmorphologie und das Fährtenmuster, wie sie für kleine Reptilien generell bezeichnend und somit taxonomisch nicht bedeutsam sind. Als signifikant für diesen Ichnotyp erweisen sich das Arrangement und die Proportionen der Zehen.

Kommentare zu den Diagnosen und Bemerkungen bei SARJEANT (1971) erfolgen hier nicht. Die Kriterien des Autors für die Differenzierung der Taxa erscheinen willkürlich und für den Vergleich der Formen im Sinne der hier verfolgten faunistischen Analyse ungeeignet. SARJEANT grenzt bei der Wahl der Merkmale die anatomisch kontrollierte Eindruckmorphologie nicht gegen Erscheinungen von extramorphologischer Variabilität ab. Entsprechend werden alle Unterschiede beliebig für eine Differenzierung berücksichtigt. Die nach SARJEANT resultierenden Taxa sind somit nicht biologisch-morphologisch und liegen außerhalb der hier zugrunde gelegten Prämissen.

Subjektive Synonyme

Einige der aus den Becken von Saint Affrique, Lodève und Bas-Argens im Süden Frankreichs von GAND & HAUBOLD (1984), GAND (1987, 1993) und DEMATHIEU et al. (1991) unter *V. curvidactylus* beschriebenen Formen sind subjektive Synonyme von *E. willistoni*. Teilweise trifft die Bestimmung als *V. curvidactylus* zu. Erhaltungsbedingt ist die Entscheidung nach dem relativ geringen Material nicht immer klar. Das gilt auch für die von ELLENBERGER (1983) informell aus dem Becken von Lodève, Rabecac Formation, unter *Microphalangichnus vermivorus* genannte Form (Abb. 12 A, 13 A und B).

Aus der Collio Formation im Orobic bzw. Collio Becken in N-Italien haben CEOLONI et al. (1987) *Camunipes cassinisi* (Abb. 10 A) und *Gracilichnium berrutii* beschrieben, beides sind subjektive Synonyme von *E. willistoni*.

Die Zitate der potentiellen subjektiven Synonyme im einzelnen:

cf.: *Microphalangichnus vermivorus* – Ellenberger 1983: 557, ichnotype 28 (Fig.)

part.: *Varanopus curvidactylus* – GAND & HAUBOLD 1984: 329, Fig. 6 (Becken von Lodève, St. Affrique)
 part.: *Varanopus curvidactylus* – GAND 1987: 157, Fig. 44 A-G, Pl. 4E (Lodève und St. Affrique)
 part.: *Varanopus curvidactylus* – DEMATHIEU et al. 1991: 31, Fig. 8 C.L (Coulet Redon, Bas-Argens Becken)
 part.: *Varanopus curvidactylus* – GAND 1993: Fig. 9 C-D (Pelite von St. Pierre, St. Affrique Becken)
 - BERRUTI 1969: Fig. 7 (Collio Formation)
Camunipes cassinisi – CEOLONI et al. 1987: 220, Fig. 8, Pl. I 6+7, Pl. III 3+4
Gracilichnium berrutii - CEOLONI et al. 1987: 216, Fig. 4, Pl. I 3-5

4.2 Ichnogenus *Varanopus Moodie*, 1929

Varanopus curvidactylus MOODIE, 1929

Abb. 4 B und 5

Varanopus curvidactylus MOODIE, 1929, 365, Fig. 8, Holotypus YPM 1106
Laoporus wyldei MOODIE, 1930: 561, Fig. 13 left Holotypus UC 2300, Fig. 13 right UC 2305
 non *Varanopus curvidactylus* MOODIE. – SARJEANT, 1971, 359
Varanopus curvidactylus MOODIE. - HAUBOLD 1971, 30, Abb. 19.2

Holotypus: YPM 1106 (Abb. 4 B)

Weitere Exemplare der Typuserie: UC 2300, 2305; NMMNH P 32390/391/392 (Abb. 5), HF 180, 188, 190, 196.

Charakteristik: Die signifikanten Merkmale von *Varanopus* gehen aus einem der 1999 gesammelten Exemplare hervor (NMMNH P-32390-392, Abb. 5). Fuß und Hand messen im Durchschnitt 20 mm in der Länge und 25 mm in der Breite, parallel bzw. rechtwinklig zur Erstreckung von Zeh III. Ein Fußabdruck erreicht 32 mm Länge. Das Muster der Eindrücke gleicht dem von *Erpetopus*. Allerdings ist Fußzeh V so lang wie Zeh III. Der Winkel zwischen den Achsen von Zeh I und V beträgt 90° und Zeh V ist in den Fußabdruck integriert, welcher als geschlossene Gruppe aller fünf Zehen strukturiert ist. Die Hand zeigt die gleiche Anordnung, jedoch ist Zeh V nur so lang wie Zeh II, liegt aber dicht neben Zeh IV. Die vorliegende Integration von Zeh V an Hand und Fuß mit dem Ursprung aller Zehen aus dem Sohlenabdruck zeigt, dass die Länge von Zeh V anatomisch kontrolliert ist und nicht auf einer Deformation, einer extramorphologischen Verschiebung oder der Gangart beruht.

Vergleichbare Formen

Ein zentrales Ergebnis der Reexamination von *Varanopus* in der Choza Formation für die Kenntnis der permischen Fährtenfauna ist die nomenklatorische Klärung dieses Ichnogenus. Zusammen mit dem

anatomisch signifikant erhaltenen Exemplar von *V. microdactylus* aus der Tambach Formation (MÜLLER 1962, HAUBOLD 1998: Fig. 8) kann nunmehr ein weiterer charakteristischer Typ formal eingeordnet werden. Bemerkenswert ist der bisher relativ seltene Beleg von *Varanopus curvidactylus* und *V. microdactylus*. Eine Ergänzung gibt es aus der Abo Formation von New Mexico (NMMNH P 31346 und 31347). Bezüglich der Seltenheit ist ein ähnlicher Fall mit *Ichniotherium cottae* gegeben. Dieses ebenso optimal überlieferte Ichnotaxon ist in der Tambach Formation zwar außerordentlich häufig (HAUBOLD 1998, VOIGT & HAUBOLD 2000), dafür kennt man es aber in keinem anderen Permbecken in vergleichbarem Umfang. Viele der bisherigen Nachweise außerhalb des Thüringer Rotliegend lassen sich nicht mit letzter Sicherheit bestätigen. Die Unsicherheit der meisten Nachweise von *Ichniotherium* ist nach den zahlreichen Überprüfungen des so bestimmten Originalmaterials in vielen Sammlungen zu betonen. Fährten welche *V. curvidactylus* morphologisch nahe stehen und zum Ichnogenus *Varanopus* gehören, sind als *V. microdactylus* (= *Palmichnus tambachensis*) aus der Oberhof und Tambach Formation im Rotliegend des Thüringer Waldes bekannt (HAUBOLD 1971, 1973, 1998).

Wie bereits unter den subjektiven Synonymen zu *E. willistoni* erwähnt, trifft für einige Formen aus den Permbecken in S-Frankreich die Bestimmung als *V. curvidactylus* zu (Abb. 10 B). Nahezu identisch mit *V. curvidactylus* aus der Choza Formation erweisen sich die von ELLENBERGER (1983) von Rabejac *Dromicopezus* genannten Stücke (Abb. 12 A).

Weniger gesichert ist dagegen der Status von *Varanopus rigidus*. Nach GAND (1987, 1989, 1993) gibt es Nachweise in Südfrankreich in den Becken Luc und St. Affrique. Primär wurden einige der Formen auch als *V. microdactylus* beschrieben. Generell zeigt sich ein gewisser Unterschied zu *V. curvidactylus* und *V. microdactylus*. Für einige Exemplare ist aber eine Bestimmung als *V. curvidactylus* ebenso zu diskutieren wie für Exemplare aus der Collio Formation in N-Italien. Aus der Pradineaux-Mitan Formation des Estérel Beckens ist für eine unter *Antichnium salamandroides* von GAND et al. 1995 beschriebene Fährte auch eine Ähnlichkeit zu *Varanopus* gegeben (Abb. 13 C).

Die Zitate der mutmaßlichen subjektiven Synonyme lauten:

part.: *Varanopus microdactylus* – GAND 1980: 436, Fig. 1 (Gonfaron, Luc Becken)
Dromicopezus falculosus, *D. curvus*. ELLENBERGER 1983: 557, ichnotypes 29, 30 Fig. (Rabejac)
 part.: *Varanopus rigidus* – GAND 1987: 163, Fig. 46 B (Lodève Becken)
 part.: *Varanopus rigidus* – GAND 1989: 280, Fig. 4 und 5 (Becken St. Affrique, Lodève und Luc)
 part.: *Varanopus rigidus* – DEMATHIEU et al. 1991: 34, Fig. 6 N-P, Fig. 8 A-B (Gonfaron, Luc Becken)

cf.: *Antichnium salamandroides* – GAND et al. 1995: 103, Pl. II-A (St. Sebastien)

cf.: *Varanopus curvidactylus* – SANTI & KRIEGER 2001: 53, Pl. III c-d (Collio Formation)

4.3 Ichnogenus *Dromopus* Marsh, 1894 (part Ichnogenus *Varanopus* MOODIE, 1929)

Dromopus palmatus (MOODIE, 1929)

Abb. 6 A – D

Varanopus palmatus MOODIE, 1929: 365, Fig. 9, Holotypus YPM 1103

Varanopus impressus MOODIE, 1929: 366, Holotypus YPM 1104 (nicht verfügbar)

Varanopus elrodi MOODIE, 1929: 367, Holotypus YPM 1118

Varanopus impressus MOODIE. - MOODIE 1930: 551, Fig. 3-4, YPM 1224, Fig. 5, UC 2304

Varanopus palmatus MOODIE. - MOODIE 1930: 553

Hyloidichnus bifurcatus GILMORE. - MOODIE 1930: 553, Fig. 6, UC 2307

Varanopus didactylus MOODIE, 1930: 558, Fig. 12, Holotypus UC 2316, Paratypus UC 2310

Moodieichnus didactylus (MOODIE). - SARJEANT, 1971

Varanopus langstoni Sarjeant, 1971: 362, Figs.

Dromopus palmatus (MOODIE). - HAUBOLD 1971: 32, Abb. 18.5

Dromopus (= *Varanopus*). - HAUBOLD 1996: Abb. 20

Holotypus: YPM 1103

Weitere Exemplare der Typuserie: YPM 1247, 1248, 1249, 1118; UC 2310 Paratypus, 2316; MCZ 17, 23, 27, 45, 52, 54, 61, 62, 73, 74, 99, 108, 112, 120, 126, 127; NMMHN P-32394, P-32401, P-32403, P-32413/414, P-32415, P-32416, P-32418, P-32419, P-32422, P-32423, P-32428, P-32430, P-32436/437, P-32443/444, P-32445/446, P-32447/448, P-32457, P-32458/459, P-32460, P-32467/468, P-32473, P-32474, P-32482/483; HF 173/174, 175/176, 177 (Abb. 6 A), 178 (Abb. 6 C), 184 (Abb. 6 D), 187 (Abb. 6 B), 189, 192–195, 205, 206.

Charakteristik: *Dromopus* ist die häufigste Form in der Fährten-schicht am Castle Peak. Wegen der Größe der Fuß-eindrücke von 30 mm bis 80 mm und Stridelängen über 200 mm sind ausgedehntere Flächen für eine umfassende Dokumentation erforderlich. MOODIE lagen dafür zu kleine Flächen vor. Überdies zeigen die Eindrücke größerer Tiere im Verlauf der Fährten gang- und substratbedingte Modifikationen, welche die signifikante Standard-Morphologie der lacertoiden (Eidechsen ähnlichen) *Dromopus* Eindrücke verschleiern können. Das betrifft die auffällige Zunahme der Längen der Zehen von I nach IV, welche distal leicht nach innen gekrümmt sind, Zeh V liegt seitlich rückwärts zu den Eindrücken der anderen Zehen und weist nach außen. Viele Eindrücke sind reduziert auf die der Zehen III, IV und, isoliert davon,

Zeh V. Die Zehen I und II sind dann nicht sichtbar (Holotypus von *palmatus*, YPM 1103, Holotypus und Paratypus von *didactylus*, UC 2316 und UC 2310). Solche Formen entstanden offenbar bei sehr digitigrader Haltung der Hände und Füße. Die Distanz zwischen dem Eindruck der Basis der Zehen III und IV zur Basis vom Eindruck des Zehs V variiert bei 65 mm langen Fuß-eindrücken von 15 mm bis 25 mm (Abb. 6 A-C). Die didactylen Eindrücke (Abb. 6 D) werden auch mit dem Phänomen der sog. Unterfährten (undertracks) erklärt. Im Fall dieser zweizehigen *Dromopus*-Formen wären danach die anderen Zehen auf der Originalfläche also im Hangenden der Unterfährtenfläche zu erwarten. Zum Zeitpunkt der Entstehung der Fährten im Castle Peak Horizont war das originäre Substrat aber bereits relativ konsistent. Denn auch große *Dromopus*-Eindrücke sind nur wenige mm tief, und in Lagen weniger als 10 mm darunter findet sich keine Spur einer Unterfährte. Alle beobachteten Eindrücke liegen also auf der Originalfläche vor. Diese Beobachtung könnte nun das Argument für die anatomisch kontrollierte Didactylie und für eine separate Ichnospezies sein. Stattdessen erweist sich dies auf den Flächen am Castle Peak als gangbedingt und ist ichnotaxonomisch nicht entscheidend. In den Fällen, bei denen die Zehen I und II vorliegen, werden die Eindrücke kompakter und Zeh V ist weniger separiert (Abb. 6 B) von den anderen. MOODIE benannte einzelne Eindrücke mit wenigen Zehen *palmatus*, *elrodi* und *didactylus*, vollständige Eindrücke mit fünf Zehen *impressus* (YPM 1248). Alle diese Formen vom Castle Peak entsprechen *Dromopus*. Gleiche Beobachtungen solcher Überlieferungen sind an allen äquivalenten Formen im Unterperm bekannt.

Der Abstand zwischen der Basis der Zehen III/IV zur Basis von Zeh V beträgt etwa 25 % bis 40 % der Fuß-eindruckslänge. In keinem Fall ist der Eindruck durchgehend geschlossen wie bei *D. lacertoides*. Es sind aber auch in dieser Hinsicht Übergänge zwischen beiden Ichnospezies vorhanden, die z.B. in der Collio Formation und in der Standenbühl Formation eine Bestimmung offen lassen. *Dromopus* bedarf im Grunde einer umfassenden Studie zum Vergleich der Typuserien von *D. agilis* MARSH, 1894, *D. lacertoides* (GEINITZ, 1863) und *D. palmatus* (MOODIE, 1929).

Subjektive Synonyme

Dromopus bidigitatus, *D. inversitigitulifer* – ELLENBEREGR 1983: 557, ichnotypes 25, 26, Fig. (Rabejac)

Dromopus didactylus – GAND & HAUBOLD 1984: 335, Fig. 9 (Rabejac, Lodève Becken)

Dromopus didactylus (Moodie). – GAND 1987: 197, Fig. 59, 60, Pl. 6 E-F (Rabejac, Lodève Becken; Gonfaron und Mitau, Bas-Argens Becken)

Dromopus didactylus – DEMATHIEU et al. 1991: 34, Fig. 8 MQ (Mitau und Coulet Redon, Bas-Argens Becken)

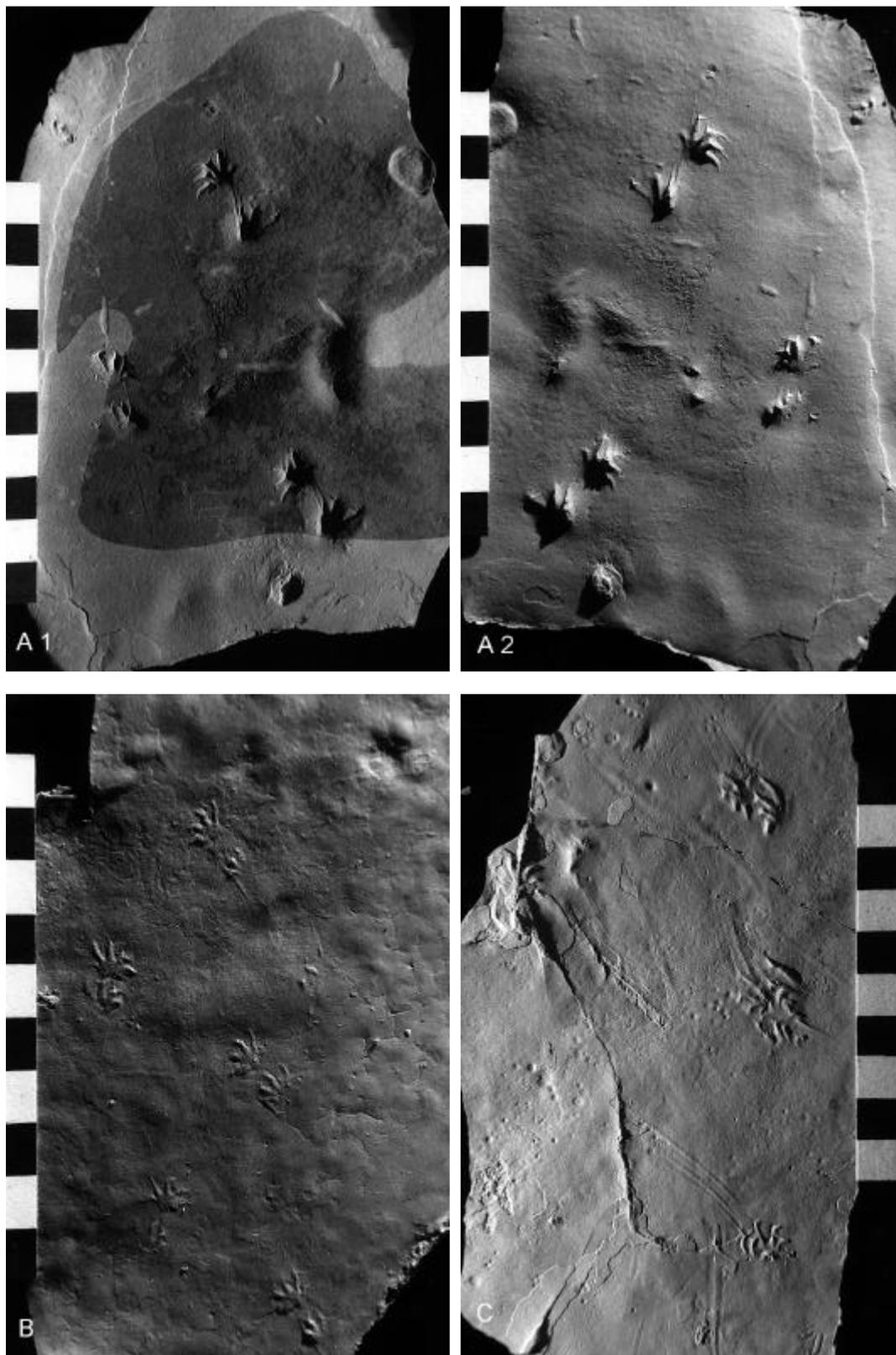


Abb. 7: *Erpetopus willistoni*, ergänzende Exemplare vom Castle Peak. Maßstab in cm.
 A – Fährtensegment in Epi- (A 1) und Hyporelief (A 2). HF 171.
 B – Die Erhaltung gleicht der des Holotypus (s. Abb. 3 A). HF 172.
 C – Eindrücke von zwei Fährtensegmenten mit längeren Zehenschleifspuren. HF 179.

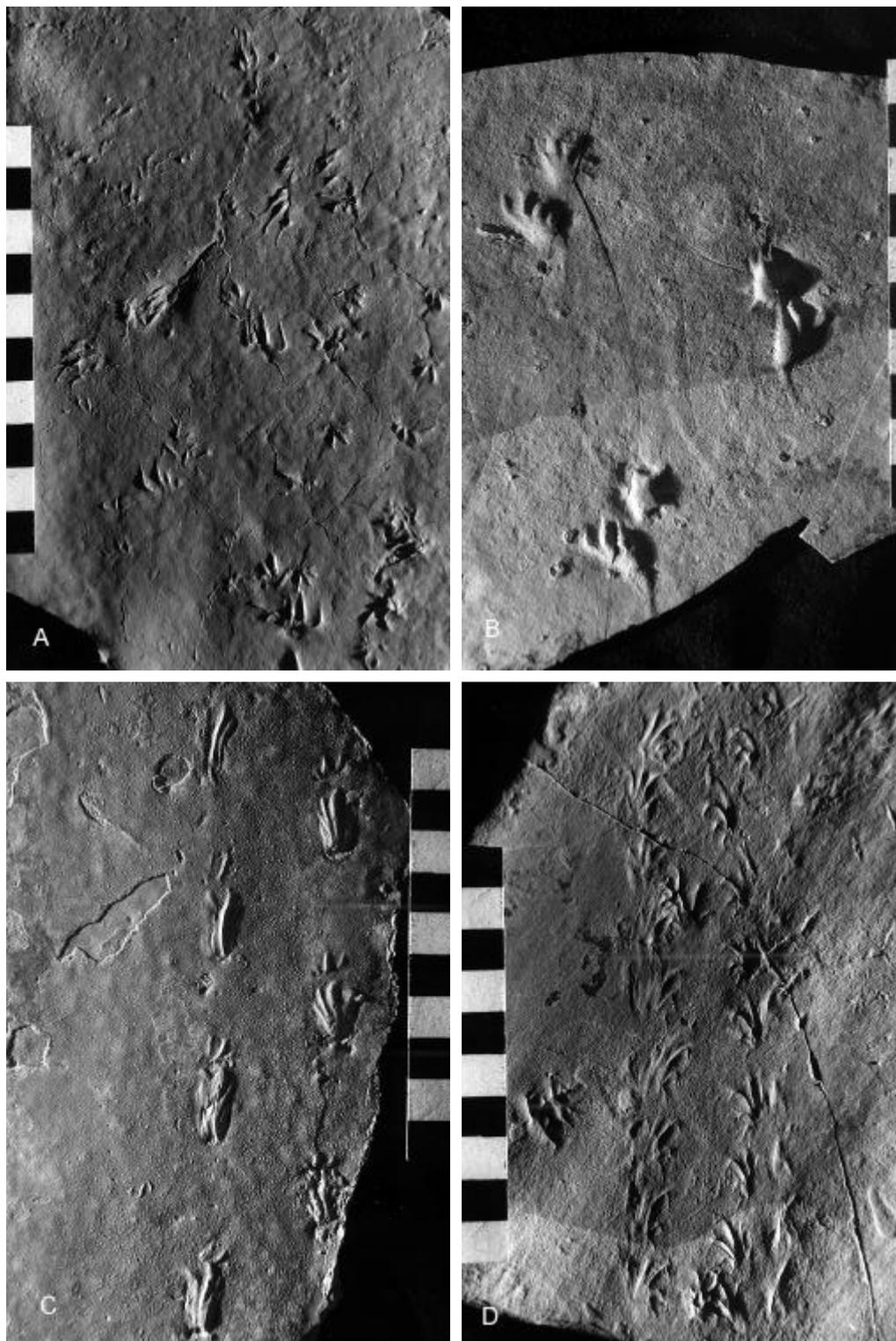


Abb. 8: Flächen mit extramorphologisch modifizierten Eindrücken vom Castle Peak. Maßstab in cm. Vermutlich gehören alle zur Typusequenz von *Erpetopus willistoni*.

- A – Die Fährte einer größeren Form in der oberen Bildhälfte zeigt verlängerte Schleifmarken der Fußzehen. An den Fährten von kleineren Individuen sind Eindrücke der einzelnen Zehen teilweise nur noch punktförmig ausgebildet. HF 182.
- B – Die Eindrücke sind im medialen Bereich der Sohle relativ tief, und die Zehenproportionen werden durch Schleifspuren unklar. HF 183.
- C – Die Fußindrücke liegen nur als verlängerte Schleifmarken vor. Handeindrücke sind dagegen kurz und nur zwei- bis dreizehig überliefert. HF 185.
- D – Aberrantes Fährtenmuster, die Eindrücke gleichen der Form „*M. acutipes*“. HF 186.

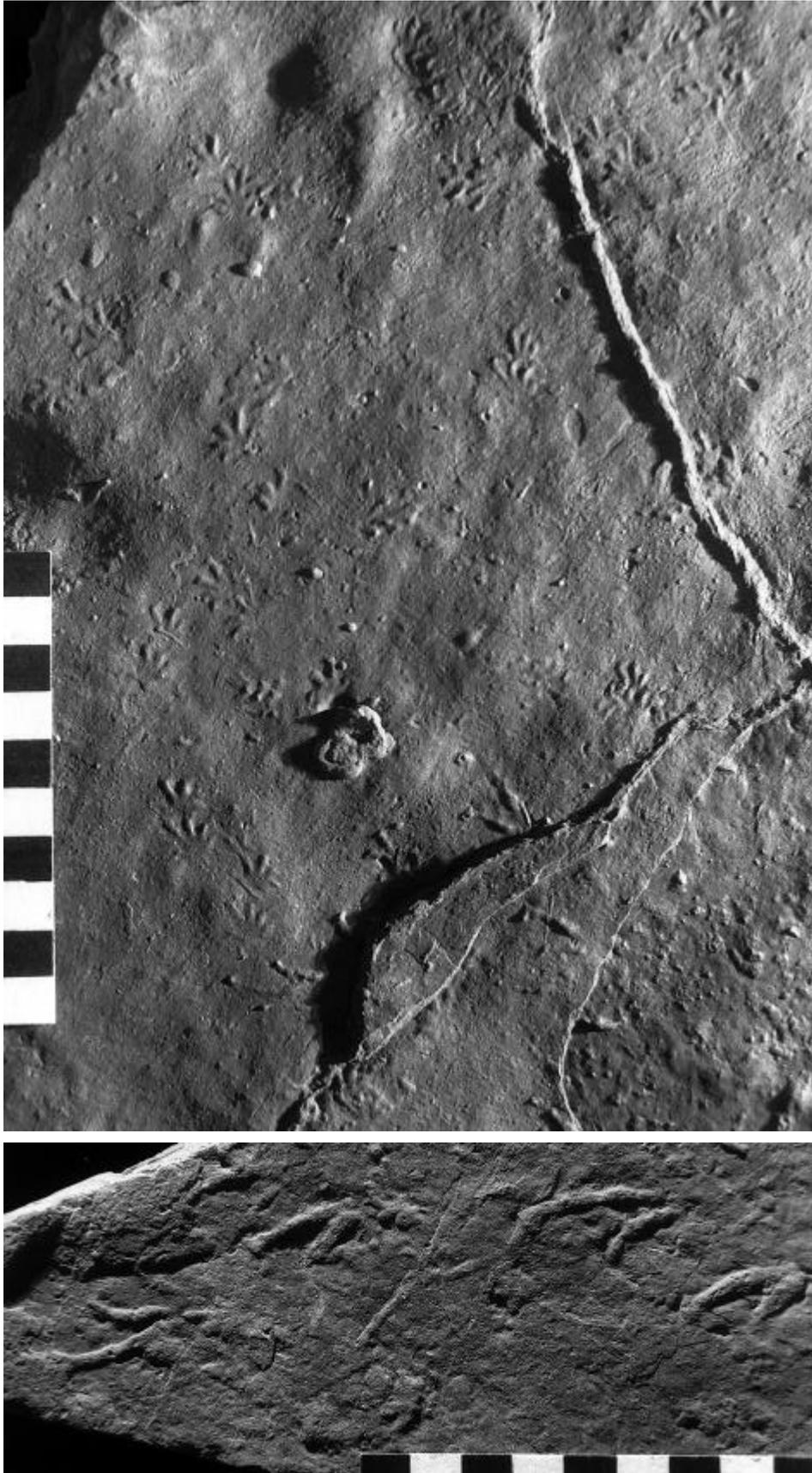


Abb. 9: *Erpetopus willistoni* - Fläche aus der Pradineaux Formation, Estérel Becken bei St. Raphael, mit Eindrücken mehrerer Fährtenfolgen. Die Erhaltungsform gleicht der des Holotypus aus der Choza Formation. In der unteren Bildhälfte wie auch im unteren kleinen Bild existieren Eindrücke von *Dromopus palmatus*. HF 144. Maßstab in cm.

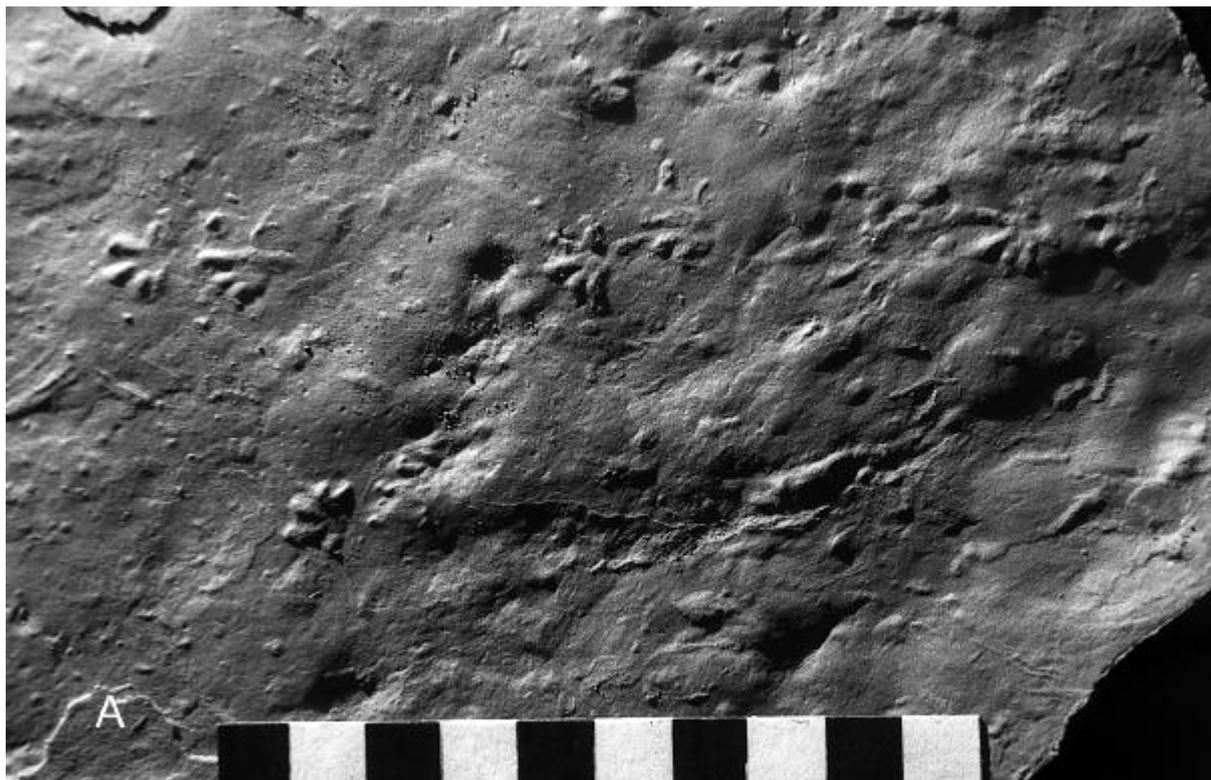


Abb. 10:

A – *Erpetopus willistoni*, Collio Formation, Orobic Becken (Holotypus zu *Camunipes cassinisi*, Mus. Civ. Sci. Brescia 10 Pal. 67).

B – *Dromopus palmatus* und cf. *Varanopus curvidactylus*, Rabejac Formation, Lodève Becken (UM Lod 170). Maßstab in cm.

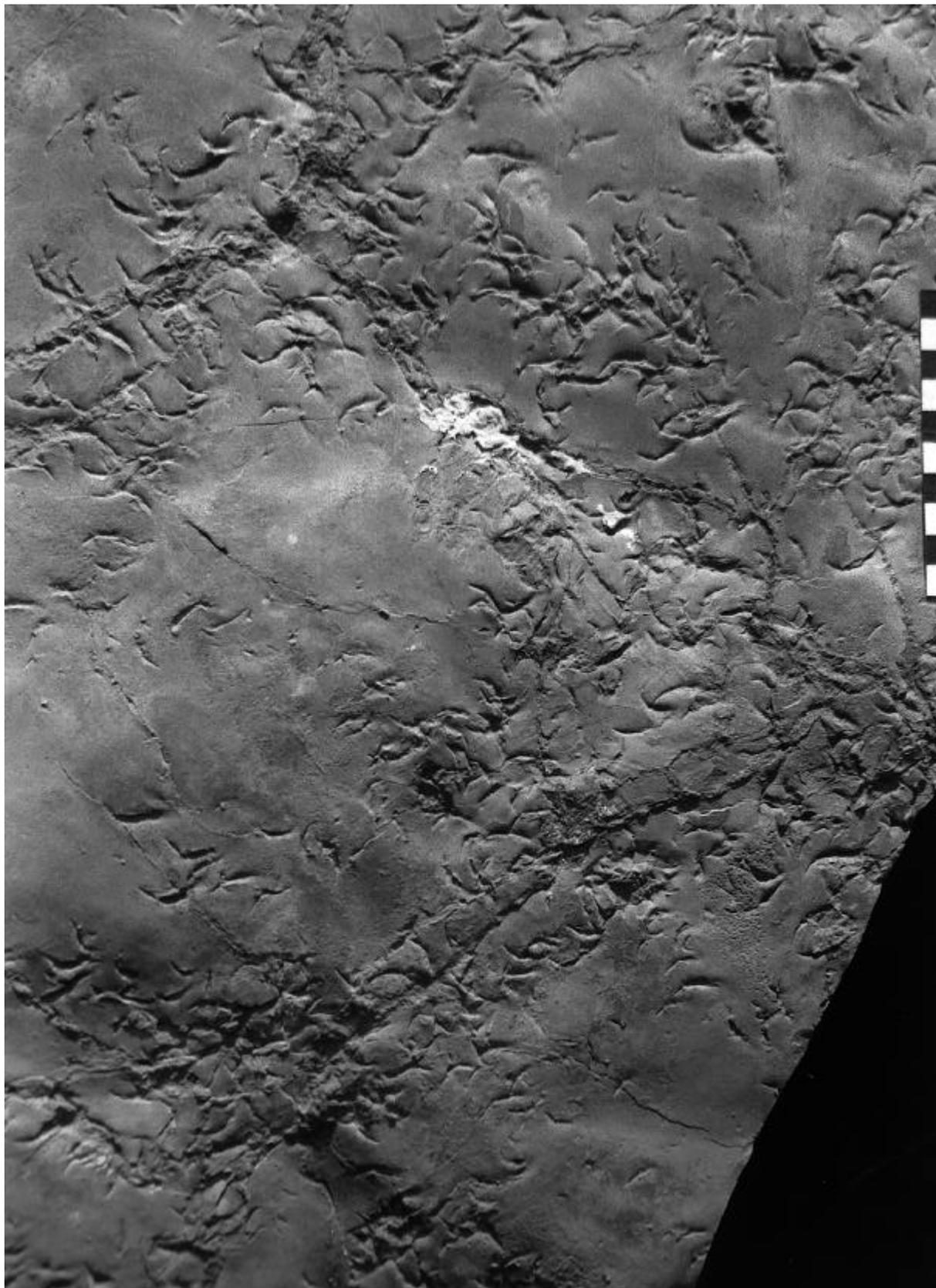


Abb. 11:
Fläche mit *Dromopus agilis/lacertoides* in überwiegend didactyler Überlieferung. Abo Formation bei Socorro, New Mexico. NMMNH P-B5. Maßstab in cm.

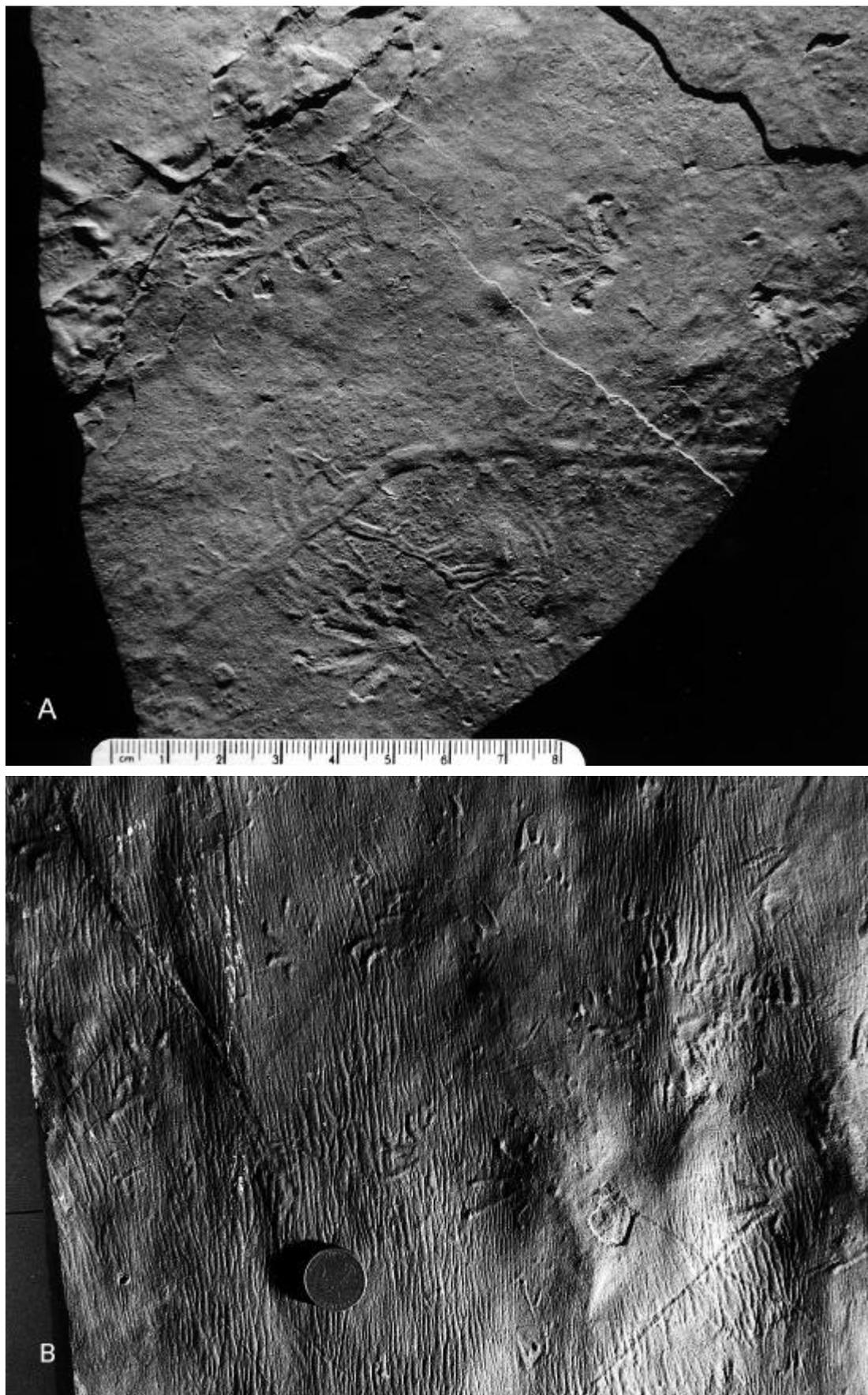


Abb. 12: Formen aus der Rabejac Formation, Lodève Becken.
 A – cf. *Varanopus curvidactylus* („*Dromicopezus falculosus*“ ELLENBERGER), UM Lod 190; Maßstab in cm.
 B – cf. *Erpetopus willistoni*, Original Musee Fleury Lodève. Münze = 2 cm.

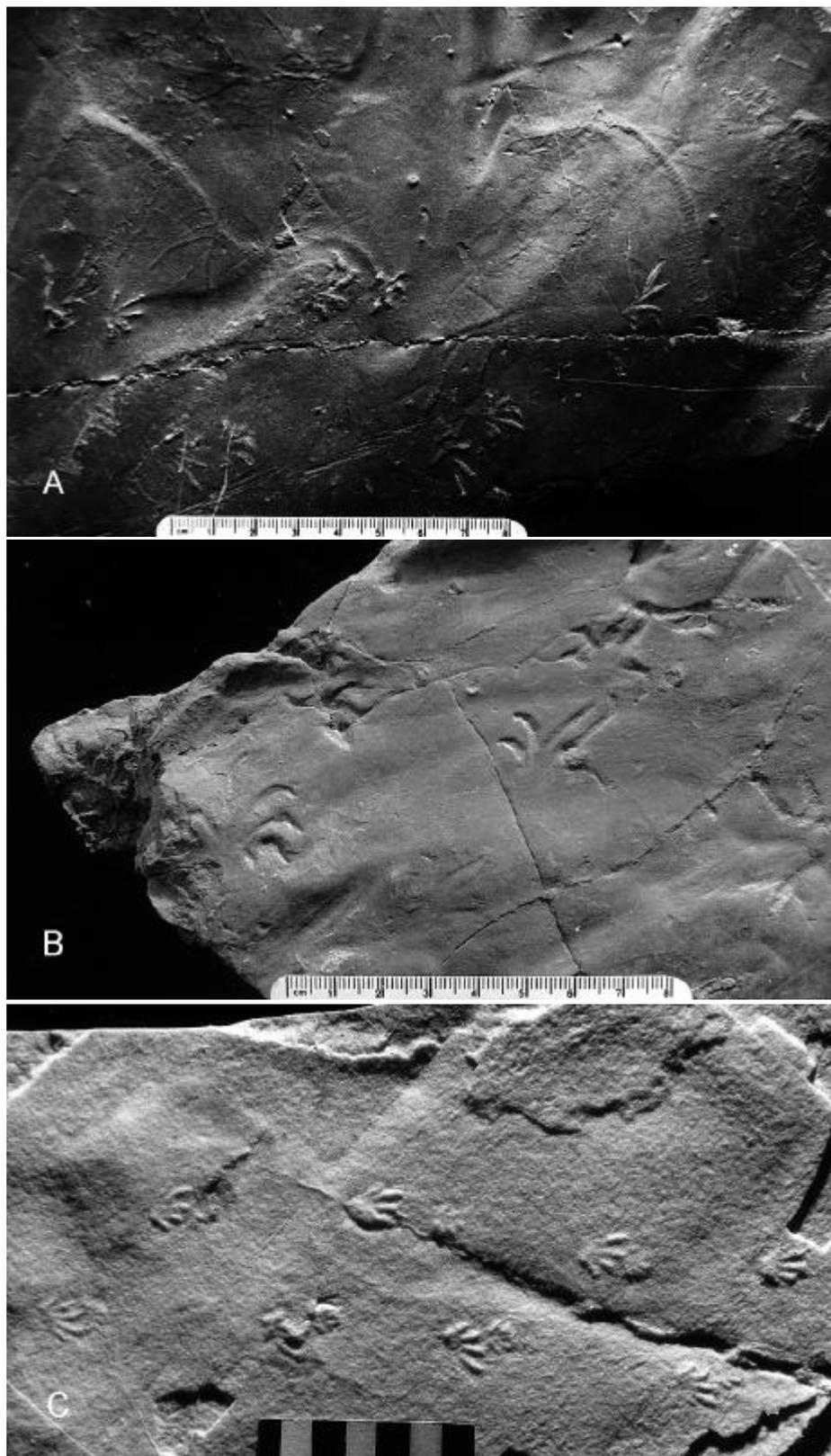


Abb. 13:

A – cf. *Erpetopus willistoni* („*Microphalangichnus vermivorus*“ ELLENBERGER), Rabejac Formation, Lodève Becken.

B – cf. *Erpetopus willistoni*, Briols, Pelite von St. Pierre, St. Afrique Becken, Original Deb 346 Sammlung GAND in Dijon.

C – cf. *Varanopus curvidactylus*, St. Sebastien, Pradineaux-Mitan Formation, Estérel Becken, Foto nach Abguss, Sammlung GAND in Dijon.

Maßstab in cm.

Dromopus didactylus – GAND 1993: Fig. 9 (Pelite von St. Pierre, St. Affrique Becken)
 - BERRUTI 1969: Fig. 4 (Collio Formation)
 part. *Dromopus lacertoides* – CEOLONI et al. 1987: 221, Pl. II 1-7 (Collio Formation)

4.4 „Solidopus“ MOODIE 1930

Die von MOODIE (1930) unter *Solidopus perissodactylus* beschriebene Form kann nicht geklärt werden.

Die Exemplare, darunter der Typus (UC 2314 und UC 2303), zeigen sechs etwa 20 mm große Eindrücke in einer Fährtenfolge. Da an den Eindrücken Ähnlichkeiten zu bekannten Fährtentypen nicht klar erkennbar sind, wird *Solidopus* als *nomen dubium*, als Phantom-Taxon bewertet. Unter dem 2001 gesammelten Material fanden sich wenige potentielle Äquivalente (HF 191).

5 Stratigraphische Position permischer Fährtenfaunen

5.1 Zur Korrelation des Vorkommens am Castle Peak

Die Choza Formation ist die jüngste Einheit der Clear Fork Group, welche in das Leonard gestellt wird. Die 365 m bis 457 m mächtigen Folgen der Clear Fork Group sind im westlichen Texas aufgeschlossen. Die basale Arroyo Formation führt im oberen Abschnitt einen marinen Kalkstein mit Ammonoideen der *Perrinites kempae* Zone (PLUMMER & SCOTT 1937, MILLER & FURNISH 1940), s. Abb. 14, Hinweis 2. Ein weiterer Horizont mit Ammonoideen liegt 18 m unter dem Top der Choza Formation (Abb. 14, Hinweis 3), welcher der *Medlicottia chozaensis* Zone angehört (SELLARDS et al. 1932, PLUMMER & SCOTT 1937). In

der Blaine Formation (Abb. 14, Hinweis 4) der Double Mountain Group kennt man mit *Perrinites hilli* Ammonoideen aus dem Bereich der *Medlicottia burckhardti* Zone, wonach allgemein spätes Leonard folgt (MILLER & FURNISH 1940, KING 1942, CLIFTON 1942, THARALSON 1984). Einige Autoren nehmen auch frühes Guadalupe bzw. Road an (ROSS & ROSS 1988). Eine Korrelation der Blaine Formation mit dem späten Leonard scheint sehr wahrscheinlich. Diese und die liegende San Angelo Formation gehören der selben Transgression an wie der Glorieta Sandstone und die San Andres Formation in New Mexiko, für die spätes Leonard belegt ist (KING 1942).

Glass Mountains	north-central Texas	regional series/stages	SPS
Road Canyon Fm.	Whitehorse Formation	Guadalupian	Guadalupian
Cathedral Mountain Formation	Blaine Formation 4 ④	Cathedralian	Kungurian
	San Angelo Ss.		
Skinner Ranch Formation	Choza Formation 3 ③	Leonardian	Aktastinian
	Vale Formation		
	Arroyo Formation 2 ②		
	Wichita Group 1 ①		
Hess Formation			

Abb. 14: Korrelation der Choza Formation mit regionalen und globalen Gliederungen (SPS: Subkommission Perm Stratigraphie).

Marine Horizonte im Leonard im Norden von Zentral-Texas: 1 – *Medlicottia copei* Zone, 2 – *Perrinites kempae* Zone, 3 – *Medlicottia chozaensis* Zone, 4 – *Medlicottia burckhardti* Zone, vgl. Text und Abb. 15.

Nach den Ammonoiten und den regionalen stratigraphischen Beziehungen kann die Choza Formation mit Teilen der Skinner Ranch und Hess Formation korreliert werden und liegt somit im Leonard (DUNBAR et al. 1960, ROSS 1987). Traditionell wird das späte Leonard in das obere Artinsk gestellt (FURNISH 1973, WATERHOUSE 1976, ROSS & ROSS 1979, 1988). In den 1990er Jahren hat jedoch die Subkommission für Perm-Stratigraphie das Artinsk auf die Zeit vor dem Cathedral beschränkt und das Cathedral mit dem Kungur gleichgestellt (z.B. ROSS & ROSS 1995: Fig. 3). Für das Vorkommen am Castle Peak ergibt sich spätes Artinsk-Alter innerhalb der globalen chronostratigraphischen Standardskala (Abb. 14 und 15).

Aus der Revision der Fährten der Choza Formation resultiert eine Situation, welche in mehrfacher Hinsicht für das Verständnis permischer Tetrapodenfährten bedeutsam ist. Vom Castle Peak stammen die Typusarten der zwei bislang unklar fixierten Gattungen *Erpetopus* und *Varanopus*. Ferner ist es die Typuslokalität einer *Dromopus*-Art. Die formal verfügbaren und gültigen Namen der drei Ichnotaxa sind *Erpetopus* mit der Art *E. willistoni*, *Varanopus* mit der Art *V. curvidactylus* sowie *Dromopus* mit *D. palmatus*. Im weiteren bleibt zu prüfen, welche Konsequenzen sich aus einem Vergleich dieser ichnotaxonomischen Sequenzen mit dem Material anderer Vorkommen des Unterperms und Permokarbons ergeben. Das betrifft den Ansatz für die Bestimmung bzw. systematische Zuordnung bisher anderweitig oder auch ähnlich benannter Formen und die stratigraphische Position der Vorkommen.

5.2 Die Fährten-Faunen in Arizona, New Mexico und Texas

Durch die Lagerungsverhältnisse und optimale Aufschlussbedingungen haben die Redbed-Vorkommen im Südwesten der USA eine Schlüsselstellung für Studien an permischen Tetrapodenfährten. Dies ist durch Arbeiten in den vergangenen 10 Jahren deutlich geworden. Mit der Untersuchung der Choza Formation ist ein gewisser Abschluss erreicht, so dass hier eine Übersicht der Ichnofaunen des Unteren Perm auch in stratigraphischer Hinsicht möglich ist. Die stratigraphische Position und die geographische Lage der Fundkomplexe veranschaulichen Abb. 14 und 15.

Hermit Shale, Grand Canyon (Abb. 15 - 1)

In dieser Formation kennt man (ergänzt mit Exemplaren aus der Organ Rock Formation und Schnebbly Hill Formation (Abb. 15 - 3) aus Arizona):

Batrachichnus delicatulus, *Hyloidichnus bifurcatus*, *Dromopus agilis/lacertoides*, *Gilmoreichnus hermitensis*, *Dimetropus* sp. (HAUBOLD et al. 1995a).

Coconino Sandstone

Der Coconino Sandstone am Grand Canyon und bei Seligman - Ash Fork (Abb. 15 - 1 und 2) und sein Äquivalent der DeChelly Sandstone in NE Arizona

sind überwiegend in Dünenfazies entwickelt. Auf Grund der gegenüber den Red Beds der anderen Vorkommen faziell deutlich differenzierten Gegebenheiten liegen die Tetrapodenfährten im Coconino und DeChelly Sandstone in einer speziellen extramorphologischen Erhaltung vor. Alle Formen sind aus Gründen der faziell kontrollierten Eindruckmorphologie unter *Chelichnus* zusammenfassen. Die kleineren Formen von *Chelichnus*, z.B. *C. bucklandi*, könnte man eventuell mit *Erpetopus* und *Varanopus* vergleichen. Das bleibt jedoch wegen der gravierenden Faziesdifferenz unbefriedigend und mehrdeutig. Nur in einer Ausnahme konnte auf einer Fläche im DeChelly Sandstone *Dromopus* sp. identifiziert werden (HAUBOLD et al. 1995b, MORALES & HAUBOLD 1995, HAUBOLD 1996).

Robledo Mountains Formation, New Mexico

In dem bedeutsamen Fundkomplex in den Robledo Mountains im Dona Ana County (Abb. 15 - 5) konnte JERRY MACDONALD aus Las Cruces seit 1987 die Belege zu folgenden Formen bergen:

Batrachichnus delicatulus, *Limnopus* sp., *?Hyloidichnus bifurcatus*, *Amphisauropus imminutus*, *Dromopus agilis/lacertoides*, *Gilmoreichnus hermitanus*, *Dimetropus nicolasi* (HAUBOLD et al. 1995a, z.T. ergänzt).

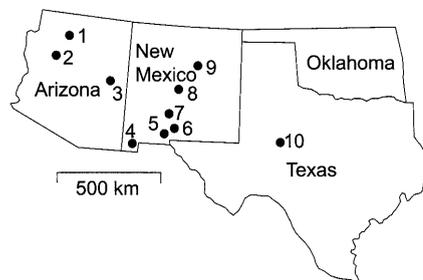
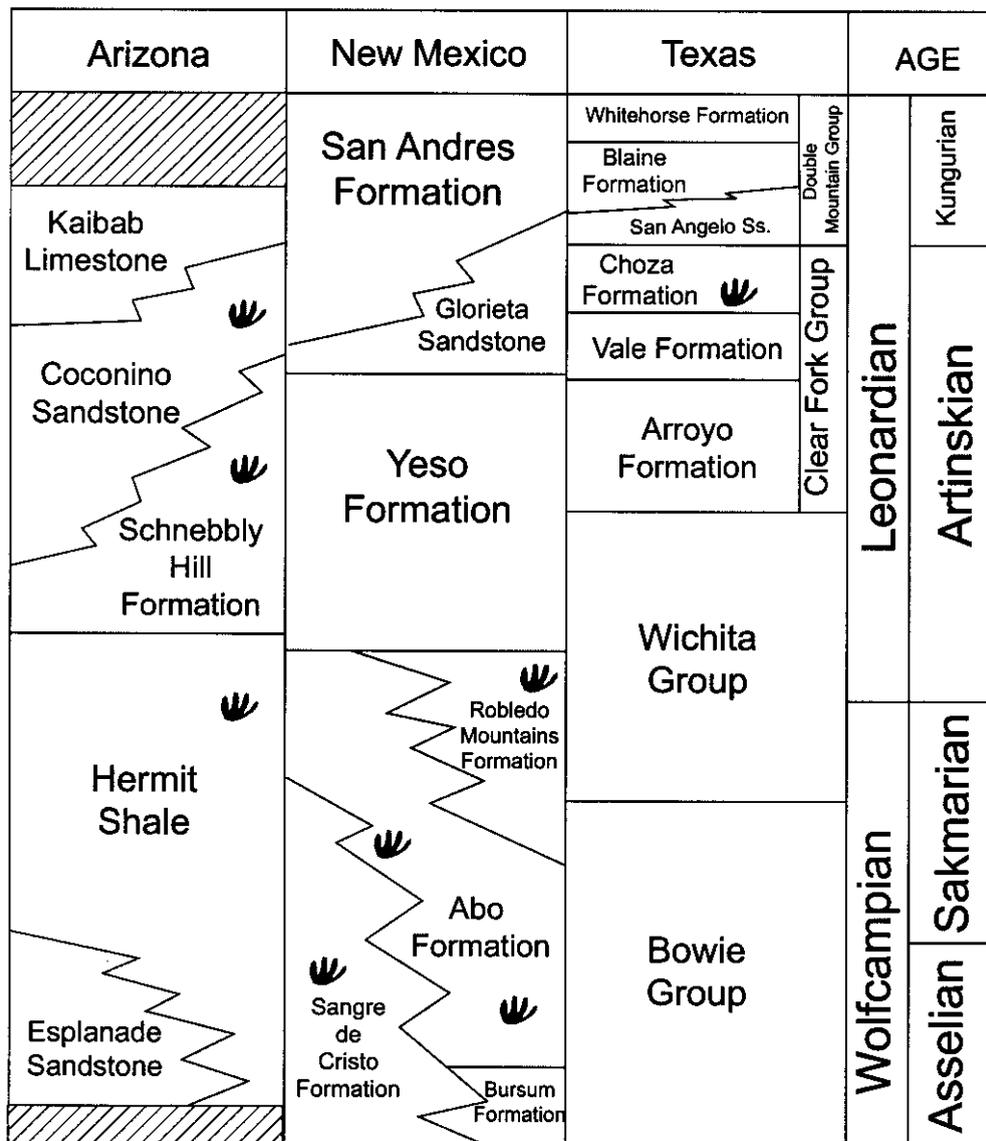
Die von MACDONALD entdeckte Megatracksite mit etwa 25 übereinander liegenden Fährtenflächen von großer lateraler Ausdehnung gehört zu Red Beds, die in eine marine Folge der Robledo Mountains Formation eingeschaltet sind. Das bedeutet, es handelt sich nicht um Tetrapodenfährten, die auf Tidenflächen, sondern auf küstennahen Red Beds überliefert sind. In der begleitenden Folge 100 m mächtiger mariner Kalke und Tonsteine fanden sich im Liegenden und Hangenden der Megatracksite Conodonten des Artinsk. Im obersten Teil der Formation ist mit den Ammonoiten *Properrinites bosei* (PLUMMER & SCOTT) und *Metalegoceras baylorense* (WHITE) ein Alter nahe der Grenze Wolfcamp-Leonard bzw. Artinsk nachgewiesen. Das gesamte Assemblage enthält über 70 Taxa makrofossiler Invertebraten, vorherrschend productide Brachiopoden, bellerophon-toide Gastropoden, Bivalven und Bryozoen (LUCAS et al. 1998: 4, 29, 49).

Abo Formation und Sangre de Cristo Formation, New Mexico

In teilweise sehr ausgedehnten Fundkomplexen gibt es von Süd- bis Zentral-New Mexico (Abb. 15: 4, 5 bis 9) zahlreiche Fährtenvorkommen in Red-Bed Fazies, welche stratigraphisch der Robledo Mountains Formation entsprechen oder etwas älter sind. In Ergänzung zu früheren Funden kommen nach Geländearbeiten in den letzten Jahren vor:

Batrachichnus delicatulus, *Limnopus* sp., *Hyloidichnus* sp., *H. bifurcatus*, *Amphisauropus latus*, *Dromopus agilis/lacertoides* (Abb. 11), *Gilmoreichnus hermitanus*, *Varanopus* sp., *Dimetropus* sp.

Die Tetrapodenfährten aus diesen Formationen in Redbed-Fazies repräsentieren in ihrer Zusammensetzung faunistisch eine Entwicklungsstufe, die als Vorstufe zu dem Assemblage der Choza Formation aus Texas zu erkennen ist.



- 1= Grand Canyon
- 2= Seligman/Ash Fork
- 3= Show Low
- 4= Big Hatchet Mountains
- 5= Robledo Mountains
- 6= Dona Ana Mountains
- 7= Caballo Mountains
- 8= Socorro
- 9= Villanueva
- 10= Castle Peak

Abb. 15:
 Geographische Lage und Korrelation der Fundkomplexe mit Tetrapodenfährten im SW von Nordamerika. Folgende Formationen enthalten Tetrapodenfährten in den 10 Fundkomplexen:
 1 – Hermit Shale und Coconino Sandstone; 2 – Coconino Sandstone; 3 – Schnebbly Hill Formation;
 5 – Robledo Mountains Formation; 4, 6 bis 8 – Abo Formation; 9 – Sangre de Cristo Formation;
 10 – Choza Formation.

5.3 Relation zu europäischen Fährten-Faunen

Nach vergleichenden Studien können *Erpetopus*, *Varanopus* und *Dromopus palmatus* in Formationen einiger europäischer Permbecken nachgewiesen werden. Nach der vorangehenden systematischen Darstellung betrifft das teilweise problematische oder angeblich endemische Formen. Diese wurden bisher als Hinweis auf ein bestimmtes stratigraphisches Alter gewertet, als Artinsk, Kungur und sogar als Kasan bis Tatar, teilweise auch als „Thuring“ (vgl. DEMATHIEU et al. 1991, GAND et al. 1995, 1997, CONTI et al. 1997).

Rabejac Formation, Becken von Lodève, S-Frankreich

Die Fährten aus der Rabejac Formation haben nach GAND eine stratigraphische Schlüsselstellung und werden überwiegend in das Artinsk, mitunter auch höher eingestuft. Relationen zur Choza Formation sind nach Kenntnis des Materials angezeigt mit spezifisch ähnlichen bis identischen Äquivalenten von *Dromopus palmatus*, *Varanopus curvidactylus* und *Erpetopus willistoni*. (Abb. 10 B, 12 und 13 A).

Collio Formation, Dasdana Tal und Orobic Becken in Südtirol, N-Italien

In Anlehnung an die Arbeiten von CEOLONI et al. (1987), AVANZINI et al. (2001), SANTI & KRIEGER (2001) und Originalstudien kommen in der Collio Formation Fährten vor, die als *Dromopus palmatus*, *Erpetopus willistoni* (Abb. 10 A) und *Varanopus curvidactylus* zu erkennen sind. In tieferen Niveaus der Formation gibt es *Amphisauropus latus* und *Dromopus lacertoides*. Nicht ganz gesichert sind Bestimmungen von *Batrachichnus salamandroides* und *Amphisauropus imminutus*. Diese Zusammensetzung der Ichnofauna weist auf eine Korrelation mit der höheren Abo Formation bis zur Choza Formation in Nordamerika hin.

Pradineaux bis Motte Formation, Becken in der Provence, S-Frankreich

In einem auffälligen Widerspruch zu allen vergleichbaren Fährtenfaunen in Red-Bed Fazies steht die stratigraphische Einstufung der Pradineaux bis Motte Formation in den Becken Bas Argens, Luc und Estérel. Die Folgen dieser Becken werden in das Obere Perm bzw. Thuring gestellt (z. B. DEMATHIEU et al. 1991, CASSINIS et al. 1995), und das, obwohl die in diesen Arbeiten aufgelisteten Taxa anderwärts für Unteres Perm bezeichnend sind. Dieser Widerspruch und seine Klärung sind an die Pradineaux Formation gebunden. Von der Lokalität Agay, östlich St. Raphael, hat VISSHER (1968) eine oberpermische Flora beschrieben. Das war das bisher unüberwindbare Argument für oberpermisches Alter, obwohl andere Beobachtungen wie die Lithofazies, Vulkanismus und Ichnofauna dagegen sprachen. Eine zwanglose Erklärung für das Alter der Flora gibt es inzwischen mit dem Nachweis vergleichbarer Oberperm-(„Thuring“-)

Elemente wie *Ulmannia*, *Pseudovoltzia*, *Podozamites* und *Taeniopteris* cf. *eckardti* im San Angelo Sandstone, oberstes Leonard (vgl. Abb. 14 und 15), aus dem nördlichen Zentral-Texas (DIMICHELE et al. 2001). In den provenzalischen Vorkommen Gonfaron und Mitau ist durch GAND (1987) *Dromopus palmatus* (= *didactylus*) bekannt und wurde primär als Hinweis auf eine enge stratigraphische Beziehung zur Rabejac Formation gedeutet. Das wurde dann durch die Beschreibung der Ichnofauna von St. Sebastien in der Pradineaux-Mitau Formation von GAND et al. (1995) und deren Einstufung als „Thuring“ in Frage gestellt (vgl. HAUBOLD 2000: 5). Mit eigenen Aufsammlungen in der Pradineaux-Mitau Formation in den Becken Bas Argens und Estérel war der Nachweis von *Dromopus palmatus* und *Erpetopus willistoni* möglich, die teilweise auf zahlreichen Flächen assoziiert vorliegen (Abb. 9). Hinzu kommen Hinweise auf *Varanopus* nach *V. rigidus* und speziell auf *V. curvidactylus* auf der Fläche von St. Sebastien (*Antichnium salamandroides* nach GAND et al. 1995, dazu unter den subjektiven Synonymen, Abb. 13 C). In der Summe bestätigt sich die frühere und stets zwanglosere Einstufung der Pradineaux-Mitau, Rabejac und Collio Formation in das Untere Perm und nunmehr deren Korrelation mit der Choza Formation.

5.4 Das Artinsk-Alter der Tetrapoden-Ichnofaunen im Unteren Perm

Neben dem Vorkommen in den Robledo Mountains ist Castle Peak der einzige Nachweis von Tetrapodenfährten im Unteren Perm, welcher eine direkte Korrelation mit der chronostratigraphischen globalen Standardgliederung des Perms ermöglicht. Nach Conodonten ist frühes Artinsk für die Robledo Mountains Formation gesichert (LUCAS et al. 1998). Das Artinsk-Alter der Choza Formation ist bereits zuvor diskutiert worden. In beiden Ichnofaunen kommt *Dromopus* vor. *Erpetopus* ist in den Robledo Mountains noch nicht nachgewiesen worden. Allerdings gibt es eine weitere Übereinstimmung mit *Varanopus* aus dem Vorkommen am Abo-Pass in der Abo Formation in Zentral-New Mexico (LERNER et al. 2001, LUCAS et al. 2001). Das Niveau kann etwa mit dem Fährtenhorizont in der Robledo Mountains Formation korreliert werden. Zunächst zeigen die Ichnofaunen der Abo/Robledo Mountains Formation einerseits und der Choza Formation andererseits nur wenige gemeinsame Elemente und der faunistische Unterschied scheint eine größere stratigraphische Distanz zu bestätigen. Dennoch kann der ichnologische Bestand beider Vorkommen auf geringe Unterschiede in der Fazies und die davon kontrollierte Überlieferung reduziert werden. Die Robledo Ablagerungen repräsentieren ein fluviales Redbed-Environment (LUCAS et al. 1998, vgl. oben), während der Fährtenhorizont am Castle Peak eine überwiegend lakustrine Playabildung ist. Die Gemeinsamkeiten werden deutlicher, wenn man die Kenntnisse aus den europäischen Vorkommen in der Collio, Pradineaux-Mitau und Rabejac Formation

im Rotliegend von Mitteleuropa sowie einige Fährtenhorizonte in Arizona hinzuzieht. Diese Ichnofaunen zeigen einen Bestand, welcher zwischen dem der Robledo/Abo- und Choza-Ichnofaunen vermittelt. Die übereinstimmenden Formen wurden bisher unter recht verschiedenen und sogar verwechselten Namen beschrieben. Nach vergleichenden Analysen enthalten die Ichnofaunen jedoch einen bemerkenswert uniformen Bestand.

Nach der eingehenden Untersuchung der Tetrapodenfährten werden über das Spektrum von Fazies, ichnologischem Inhalt und Lithostratigraphie die engen zeitlichen Beziehungen der genannten Red-Bed Formationen deutlich. Es handelt sich um einen relativ uniformen Komplex von Ichnoassemblages, aus deren Bestand eine geringe faunistische Distanz zwischen der Robledo Mountains und Choza Formation folgt. Diese Faunen liegen in dem Zeitintervall Artinsk. Eine Reihe von Irrtümern und daraus resultierenden Widersprüchen haben das weitgehend übereinstimmende Alter der Tetrapoden-Ichnofaunen des Unteren Perm bisher nur recht schwer transparent werden lassen. Ursachen dafür liegen in den regional isolierten Untersuchungen der terrestrischen Folgen und in dem Mangel an verlässlichen Korrelationen zu Standardskalen.

Das Problem kann auf folgenden Kern reduziert werden: Die Fährtenvorkommen der Abo Formation des späten Wolfcamp wurden bisher prinzipiell als stratigraphisch älter als Leonard bewertet. Dem widerspricht aber nun die Datierung der marinen Horizonte als Artinsk, welche die Fährtenhorizonte in der Robledo Mountains Formation begleiten. Ferner entspricht das Artinsk nach der allgemein akzeptierten Korrelation (ROSS & ROSS 1995) jedoch dem Guadalupe. Wolfcamp erweist sich somit im vorliegenden Fall als nicht ganz klarer stratigraphischer Bezug. Die Choza Formation, eingeschlossen das Fährtenvorkommen bei Castle Peak, liegt im späten Leonard. Das ist nach dem derzeitigen Verständnis der globalen chronostratigraphischen Gliederung des Perm nicht mit dem Kungur korreliert, sondern mit dem Artinsk.

Die zeitliche Distanz der Abo/Robledo Vorkommen zu dem Choza Vorkommen ist nicht so groß, wie dies nach der Einstufung in das späte Wolfcamp und in das späte Leonard erscheint. Nach den bisherigen Vergleichen der Tetrapoden-Ichnofaunen des Unteren Perm stehen die Formen der Choza Formation denen der Abo/Robledo Mountains Formation so nahe, dass

ihre Einstufung in dieselbe stratigraphische Serie naheliegt.

Die nach den Studien der Verf. repräsentativ belegten und analysierten Fährtenformen in Rotliegend bzw. Red-Bed Formationen des Unteren Perm sind:

Batrachichnus, *Limnopus*, *Amphisauropus*, *Ichniotherium*, *Dromopus*, *Dimetropus*, und *Chelichnus* (HAUBOLD et al. 1995, HAUBOLD 1996, HAUBOLD & LUCAS 2001).

Diese Reihe kann nun um *Erpetopus* und *Varanopus* ergänzt werden. Für *Gilmoreichnus*, *Hyloidichnus* und das sehr seltene *Tambachichnium* besteht noch Bedarf näherer Klärung.

Diese Ergebnisse bieten vergleichsweise konkrete Anhaltspunkte, die zeitliche Verbreitung der global bekannten Tetrapoden-Ichnofaunen des Unteren Perm in Fortsetzung vorangehender Darlegungen präziser als bisher zu bewerten. Das variable Assemblage mit: *Batrachichnus*, *Limnopus*, *Amphisauropus*, *Dromopus*, *Dimetropus*, *Erpetopus*, *Varanopus*, und einigen anderen Taxa wie *Gilmoreichnus*, *Hyloidichnus* und *Ichniotherium* repräsentiert eine bestimmte evolutive Stufe terrestrischer Tetrapoden und ist Indikator für Artinsk-Alter. Ein zeitlich früherer Beginn dieses Assemblages im Assel bis Sakmara ist vorgegeben durch die Herleitung der prinzipiellen Form- bzw. Fährtentypen aus dem Permokarbon. Eine Reichweite des Assemblages bzw. der Fährten führenden Formationen über das Artinsk hinaus ist dagegen bislang nicht nachgewiesen. Die einzigen konkret gesicherten Belege für die zeitliche Verbreitung und Korrelation anhand von Tetrapodenfährten im Unteren Perm sind mit den Vorkommen Robledo Mountains und Castle Peak gegeben. Damit stellen sie globale Standards für das Verständnis der Interpretation der Fährtenfaunen des Unteren Perm in Redbed-Fazies dar.

Dank

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft hat die Studien an permischen Tetrapodenfährten seit den 1990er Jahren gefördert. Für Diskussionen, auch in Verbindung mit Materialstudien und Geländearbeiten, danken Verf. F. BALLESTRA, St. Raphael, P. ELLENBERGER, Montpellier, G. GAND, Dijon, N. MARIOTTI und U. NICOSIA, Rom. Für kritische Diskussionen am Material und bei der Endfassung des Manuskripts wird S. VOIGT, Halle, gedankt.

Literatur

- AVANZINI, M. et al. (2001): Permian and Triassic tetrapod ichnofaunal units of Northern Italy: their potential contribution to continental biochronology.- *Natura Bresciana, Ann. Mus. Civ. Sc. Nat., Monografia*, **25**: 89-107; Brescia.
- BERMAN, D. S., REISZ, R. R., SCOTT, D., HENRICI, A. C., SUMIDA, S. S. & MARTENS, T. (2000): Early Permian bipedal reptile.- *Science*, **290**: 969-972; Chicago.
- BERMAN, D. S., SHUMIDA, S. S., & LOMBARD, R. E. (1997): Biogeography of primitive amniotes.- In: SUMIDA, S. S. & MARTIN, K. L. M. [eds.]: *Amniote Origins: Completing the Transition to Land*.- 85-139; San Diego (Academic Press).
- BERRUTI, G. (1969): Osservazioni biostratigrafiche sulle formazioni continentali pre-quaternarie delle Valli Trompia e Sabbia.- *Natura Bresciana, Ann. Mus. Civic. Stor. Natur.*, **6**: 3-32; Brescia.
- BROWN, L. F., JR. & GODSON, J. L. (1972): Geologic atlas of Texas, Abilene sheet.- University of Texas at Austin, Bureau of Economic Geology, scale 1:250.000; Austin.
- CARRANO, M. T. & WILSON, J. A. (2001): Taxon distributions and the tetrapod track record.- *Paleobiol.*, **27** (3): 564-582; Lawrence, Ks.
- CASSINIS, G., TOUTIN-MORIN, N. & VIRGILI, C. (1995): A general outline of the Permian continental basins in Southwestern Europe.- In: SCHOLLE, P. A. et al. [eds.]: *The Permian of Northern Pangaea*.- **2**: 137-157; Berlin (Springer).
- CEOLONI, P., CONTI, M. A., MARIOTTI, N., MIETTO P. & NICOSIA, U. (1987): Tetrapod footprints from Collio Formation (Lombardy, Northern Italy).- *Mem. Scienze Geologiche*, **39**: 213-233; Padova.
- CLIFTON, R. L. (1942): Invertebrate faunas from the Blaine and the Dog Creek formations of the Permian Leonard Series.- *J. Paleont.*, **16**: 685-699; Tulsa.
- CONTI, M. A., MARIOTTI, N., NICOSIA, U. & PITTAU, P. (1997): Succession of selected bioevents in the continental Permian of the Southern Alps (Italy): Improvements in intrabasin and interregional correlation.- In: DICKINS, J. M. [ed.]: *Late Paleozoic and Early Mesozoic Circum-Pacific Events and Their Global Correlation*.- *World and Regional Geology*, **10**: 51-64; Cambridge Univ. Press.
- DEMATHIEU, G. R., GAND, G. & TOUTIN-MORIN, N. (1991): La palichnofaune des bassins permien provençaux.- *Geobios*, **25**: 19-54; Villeurbanne.
- DIMICHELE, W. A., MAMAY, S. H., CHANEY, D. S., HOOK, R. W. & NELSON, W. J. (2001): An Early Permian flora with Late Permian and Mesozoic affinities from North-Central Texas.- *J. Paleont.*, **75** (2): 449-460; Tulsa.
- DUNBAR, C. O., BAKER, A. A., COOPER, G. A., KING, P. B., MCKEE, E. D., MILLER, A. K., MOORE, R. C., NEWELL, N. D., ROMER, A. S., SELLARDS, E. H., SKINNER, J. W., THOMAS, H. D. & WHEELER, H. E. (1960): Correlation of the Permian formations of North America.- *Geol. Soc. America Bull.*, **71**: 1763-1806; Washington, D. C.
- EIFLER, G. K., JR. (1974): Geologic atlas of Texas, Big Spring sheet.- University of Texas at Austin, Bureau of Economic Geology, scale 1:250.000; Austin.
- ELLENBERGER, P. (1983): Sur la zonation ichnologique du Permien moyen (Saxonien) et du Permien inferieur (Autunien) du bassin de Lodève (Hérault).- *Compte Rendu Acad. Sci.*, **297**, ser.2: 553-558; Paris.
- FICHTER, J. (1983): Tetrapodenfährten aus dem saarpfälzischen Rotliegenden (? Ober-Karbon - Unter-Perm; Südwest-Deutschland) 2.- *Mainzer naturwiss. Archiv*, **21**: 125-186; Mainz.
- FICHTER, J. & KOWALCZYK, G. (1983): Tetrapodenfährten aus dem Rotliegenden der Wetterau und ihre stratigraphische Auswertung.- *Mainzer geowiss. Archiv*, **12**: 123-158; Mainz.
- FURNISH, W. M. (1973) Permian stage names.- *Canadian Soc. Petroleum Geologists Mem.*, **2**: 522-548; Ottawa.
- GAND, G. (1980): Description d'une piste de vertébré dans le Permien de l'Estérel, Var, France.- *Bull. Mus. national Hist. Nat.*, **4** (2): 436-440; Paris.
- GAND, G. (1987): Les traces de vertébrés tétrapodes du Permien français.- Thèse de Doctorat d'état ès Sciences Naturelles, Université de Bourgogne, Édition Centre des Sciences de la Terre, 341 S.; Dijon.
- GAND, G. (1989): *Varanopus rigidus*: une nouvelle ichnoespèce de vertébrés tétrapode du Permien français attribuable à des Captorhinomorphes ou à des Procolophonoidés.- *Geobios*, **2** (3): 277-291; Villeurbanne.
- GAND, G. (1993): La palichnofaune de vertébrés tétrapodes du bassin permien de Saint-Affrique (Aveyron): comparaisons et conséquences stratigraphiques.- *Geologie de la France*, **1993**, 1: 41-56; Paris.
- GAND, G. & HAUBOLD, H. (1984): Traces de vertébrés du Permien du bassin de Saint-Affrique (Description, datation, comparaison avec celles du bassin de Lodève).- *Revue Géologie méditerranéenne*, **11** (4): 321-348.
- GAND, G., DEMATHIEU, G. & BALLESTRA, F. (1995): La palichnofaune de vertébrés tétrapodes du Permien Supérieur de l'Estérel (Provence, France).- *Palaeontogr.*, **A 235**: 97-139; Stuttgart.
- GAND, G., KERP, H., PARSONS, C. & MARTINEZ-GARCIA, E. (1997): Palaeoenvironmental and stratigraphic aspects of animal traces and plant remains in Spanish Permian red beds (Pena Sagra, Cantabrian Mountains, Spain).- *Geobios*, **30** (2): 295-318; Villeurbanne.

- GILMORE, C. W. (1926): Fossil footprints from the Grand Canyon.- *Smithson. Miscell. Coll.*, **77** (9): 1-41; Washington, D. C.
- GILMORE, C. W. (1927): Fossil footprints from the Grand Canyon. II.- *Smithson. Miscell. Coll.*, **80** (3): 1-78; Washington, D. C.
- GILMORE, C. W. (1928): Fossil footprints from the Grand Canyon. III.- *Smithson. Miscell. Coll.*, **80** (8): 1-16; Washington, D. C.
- HAUBOLD, H. (1971): *Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium*.- In: KUHN, O. [ed.]: *Handbuch der Paläoherpétologie*.- **18**: 1-124; Stuttgart (Fischer-Verlag).
- HAUBOLD, H. (1973): Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas.- *Freiberger Forschungs-Hefte*, **C 285**: 5-55; Leipzig.
- HAUBOLD, H. (1996): Ichnotaxonomie und Klassifikation von Tetrapodenfährten aus dem Perm.- *Hallesches Jahrb. Geowiss.*, **B 18**: 23-88; Halle.
- HAUBOLD, H. (1998): The Early Permian tetrapod ichnofauna of Tambach, the changing concepts in ichnotaxonomy.- *Hallesches Jahrb. Geowiss.*, **B 20**: 1-16; Halle.
- HAUBOLD, H. (2000): Tetrapodenfährten aus dem Perm - Kenntnisstand und Progress 2000.- *Hallesches Jahrb. Geowiss.*, **B 22**: 1-16; Halle.
- HAUBOLD, H., HUNT, A. P., LUCAS, S. G. & LOCKLEY, M. G. (1995a): Wolfcampian (Early Permian) vertebrate tracks from Arizona and New Mexico.- *New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.*, **6**: 135-165; Albuquerque.
- 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.
- HAUBOLD, H., LOCKLEY, M. G., HUNT, A. P. & LUCAS, S. G. (1995b): Lacertoid footprints from Permian dune sandstone, Cornberg and DeChelly Sandstones.- *New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.*, **6**: 235-244; Albuquerque.
- HAUBOLD, H. & LUCAS, S. G. (2001): Early Permian tetrapod tracks – preservation, taxonomy, and Euramerican distribution.- *Natura Bresciana, Ann. Mus. Civ. Sc. Nat., Monografia*, **25**: 347-354; Brescia.
- HAUBOLD, H. & LUCAS, S. G. (2002): Tetrapod footprints of the Lower Permian Choza Formation at Castle Peak, Texas.- *Paläont. Z.*, **76**, Stuttgart (im Druck).
- HAUBOLD, H. & STAPF, H. (1998): The Early Permian tetrapod track assemblage of Nierstein, Standenbühl Beds, Rotliegend, Saar-Nahe Basin, SW-Germany.- *Hallesches Jahrb. Geowiss.*, **B 20**: 17-32; Halle.
- HENDERSON, J. (1924): Footprints in the Pennsylvanian sandstones of Colorado.- *J. Geol.*, **32**: 226-229; Chicago.
- HUNT, A. P. & LUCAS, S. G. (1998): Implications of the cosmopolitanism of Permian tetrapod ichnofaunas.- *New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.*, **12**: 55-57; Albuquerque.
- KING, P. B. (1942): Permian of West Texas and southeastern New Mexico.- *American Ass. Petrol. Geologists Bull.*, **26**: 535-763; Tulsa.
- LERNER, A. J., LUCAS, S. G. & HAUBOLD, H. (2001): The footprint ichnogenera *Amphisauropus* and *Varanopus* in the Lower Permian of New Mexico.- *J. Vertebr. Paleontol.* **21**, Suppl. of No.3, 72 A.
- LUCAS, S. G. (1998): Toward a tetrapod biochronology of the Permian.- *New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.*, **12**: 1-98; Albuquerque.
- LUCAS, S. G., ESTEP, J. W. & COOK, C. W. [eds.] (1998): *Permian Stratigraphy and Paleontology of the Robledo Mountains, New Mexico*.- *New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.*, **12**: 1-98; Albuquerque.
- LUCAS, S. G., LERNER, A. J. & HAUBOLD, H. (2001): First record of *Amphisauropus* and *Varanopus* in the Lower Permian Abo Formation, central New Mexico.- *Hallesches Jahrb. Geowiss.*, **B 23**: 69-78; Halle.
- LULL, R. S. (1918): Fossil footprints from the Grand Canyon of the Colorado.- *American J. Sci.*, **45**: 337-346; New Haven.
- MARSH, O. C. (1894): Footprints of vertebrates in the coal measures of Kansas.- *Am. J. Sci.*, **48**: 81-84; New Haven.
- MCKEEVER, P. J. & HAUBOLD, H. (1996): Reclassification of vertebrate trackways from the Permian of Scotland and related forms from Arizona and Germany.- *J. Paleont.*, **70**: 1011-1022; Athens.
- MILLER, A. K. & FURNISH, W. M. (1940): Permian ammonoids of the Guadalupe Mountain region and adjacent areas.- *Geol. Soc. Am. Special Paper*, **26**: 1-242; Baltimore.
- MODESTO, S. P. (1999): *Colobomycter pholeter* from the Lower Permian of Oklahoma: A parareptile, not a protorothyridid.- *J. Vertebr. Paleont.*, **19** (3): 466-427; Lawrence, Ks.
- MORALES, M. & HAUBOLD, H. (1995): Tetrapod tracks from the Lower Permian DeChelly Sandstone of Arizona: Systematic description.- *New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.*, **6**: 251-261; Albuquerque.
- MOODIE, R. L. (1929): Vertebrate footprints from the Red Beds of Texas.- *Am. J. Sci.*, **97**: 352-368; New Haven.
- MOODIE, R. L. (1930): Vertebrate footprints from the Red Beds of Texas II.- *J. Geol.*, **38**: 548-565; Chicago.
- MÜLLER, A. H. (1962): *Zur Ichnologie, Taxiologie und Ökologie fossiler Tiere. Teil I*.- *Freiberger Forschungs-Hefte*, **C 151**: 5-49; Leipzig.
- MURRY, P. A. & JOHNSON, G. D. (1987): Clear Fork vertebrates and environments from the Lower Permian of north-central Texas.- *Texas J. Sci.*, **39**: 253-266; Lubbock.
- MYERS, D. A. (1968): *Schwagerina crassitectoria* Dunbar and Skinner, 1937, a fusulinid from the

- upper part of the Wichita Group, Lower Permian, Coleman County, Texas.- U. S. Geol. Surv., Prof. Paper, **600-B**: 133-139; Washington, D.C.
- OLSON, E. C. (1958): Fauna of the Vale and Choza: 14. Summary, review, and integration of the geology and faunas.- *Fieldiana, Geology*, **10**: 397-448; Chicago.
- PLUMMER, F. B. & SCOTT, G. (1937): The geology of Texas.- Volume III. Part 1: Upper Paleozoic ammonites in Texas.- Univ. of Texas Bull., **3701**: 13-516; Austin.
- PRESLEY, M. W. & MCGILLIS, K. A. (1982): Coastal evaporite and tidal-flat sediments of the upper Clear Fork and Glorieta formations, Texas Panhandle.- University of Texas Bureau of Economic Geology Report of Investigations, **115**: 1-50; Austin.
- RASSKIN-GUTMAN, D., HUNT, G., CHAPMAN, R. E., SANZ, J. L. & MORATALLA, J. J. (1997): The shapes of tridactyl dinosaur footprints: procedures, problems and potentials.- In: WOLBERG, D. L. et al. [eds.]: *Dinofest.- Internat. Proceedings*, 377-383; Acad. Nat. Sci. Philadelphia.
- ROSS, C. A. (1987): Leonardian Series (Permian), Glass Mountains, West Texas.- In: CROMWELL, D. & MAZZULLO, L. [eds.]: *The Leonardian facies in W. Texas and S.E. New Mexico and guidebook to the Glass Mountains, West Texas.*- 25-33; Midland (SEPM Permian Basin Section).
- ROSS, C. A. & ROSS, J. P. (1979): Permian.- In: ROBISON, R. A. & TEICHERT, C. [eds.]: *Treatise in invertebrate paleontology.- Part A. Introduction.*: A291-A350, Boulder and Lawrence (Geological Society of America and University of Kansas).
- ROSS, C. A. & ROSS, J. P. (1988): Late Paleozoic transgressive-regressive deposition.- *SEPM Special Publication*, **42**: 227-247; Tulsa.
- ROSS, C. A. & ROSS, J. P. R. (1995): Permian sequence stratigraphy.- In: SCHOLLE, P. A. et al. [eds.]: *The Permian of Northern Pangaea.*- **1**: 98-123; Berlin (Springer).
- SANTI, G. & KRIEGER, C. (2001): Lower Permian tetrapod footprints from Brebana Valley – Oribic Basin – (Lombardy, Northern Italy).- *Revue Paléobiol.*, **20**: 45-68; Genève.
- SARJEANT, W. A. S. (1971): Vertebrate tracks from the Permian of Castle Peak, Texas.- *Texas J. Sci.*, **22**: 344-366; Lubbock.
- SELLARDS, E. H., ADKINS, W. S. & PLUMMER, F. B. (1932): The geology of Texas.- Volume I. Stratigraphy.- University of Texas Bull., **3232**: 1-1007; Austin.
- THARALSON, D. B. (1984): Revision of the Permian ammonoid family Perrinitidae.- *J. Paleont.*, **58**: 804-833; Tulsa.
- VISSCHER, H. (1968): On the Thuringian age of the Upper Palaeozoic sedimentary and volcanic deposits of the Estérel Southern France.- *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **6**: 71-83; Amsterdam.
- VOIGT, S. & HAUBOLD, H. (2001): Analyse zur Variabilität der Tetrapodenfährte *Ichniotherium cottae* aus dem Tambacher Sandstein (Rotliegend, Unterperm, Thüringen).- *Hallesches Jahrb. Geowiss.*, **B 22**: 17-58; Halle.
- WATERHOUSE, J. B. (1976): World correlations for Permian marine faunas.- *University of Queensland Papers, Dep. Geol.*, **7** (2): 1-232; Melbourne.
- WILLISTON, S. W. (1908): Salamander-like footprints from the Texas Red Beds.- *Biol. Bull.*, **15**: 237-239; Chicago.

Anschrift der Autoren:

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

Dr. Spencer G. Lucas
 New Mexico Museum of Natural History and Sciences
 1801 Mountain Road NW
 Albuquerque
 New Mexico 87104-1375
 U.S.A.