

Tetrapodenfährten aus dem Perm – Kenntnisstand und Progress 2000

The tetrapod tracks of the Permian – state of knowledge and progress 2000

Mit 3 Tabellen

HARTMUT HAUBOLD

Zusammenfassung: Tetrapodenfährten aus kontinentalen Ablagerungen im Perm sind in der Literatur mit 150 Namen von Gattungen und 281 Arten repräsentiert. Durch spätere Kombinationen ist diese Zahl auf über 370 Binomen angewachsen. Diese große Zahl Ichnotaxa ist in Relation zu der Diversität terrestrischer Tetrapoden unrealistisch und davon abgeleitete faunistische und stratigraphische Bewertungen müssen entsprechend problematisch sein. Es werden die Hintergründe der Ichnotaxonomie am Beispiel ausgewählter Vorkommen diskutiert in denen die Bestimmung der Tetrapodenfährten extrem konträr ist. Das sind äolische Sandstein-Formationen in Nordamerika und Europa, die Robledo Formation in New Mexico, die Permbecken in Südfrankreich und die Val Gardena Formation in Norditalien. Im Ergebnis einer kritischen Analyse von Formen und Namen können für das gesamte Perm nur 18 signifikante Ichnogenera mit etwa 30 Ichnospezies anerkannt werden. Diese verteilen sich auf drei stratigraphische Bereiche. In diesem Rahmen wird der Ansatz für eine realistische anatomische Interpretation der Erzeuger der Fährten möglich. Aus der Konzentration auf angemessen fixierte Taxa resultiert ein realistischerer Beitrag der Fährten für faunistische und stratigraphische Studien. Die umfangreichsten Vorkommen mit etwa kosmopolitischer Verbreitung der Gattungen *Batrachichnus*, *Linnopus*, *Amphisauropus*, *Dromopus*, *Hyloidichnus*, *Erpetopus*, *Varanopus*, *Gilmoreichnus* und *Dimetropus* kennt man aus Formationen in Redbed-Fazies des Unterperms. Deutlich seltener sind Tetrapodenfährten bisher im hohen Unterperm bis Oberperm, entsprechend weniger etabliert ist der Status der nachgewiesenen Ichnotaxa.

Abstract: Tetrapod footprints from Permian terrestrial deposits are represented in the literature by 150 generic and 281 species names. This number was increased by later combination to more than 370 binomina. This large number of ichnotaxa is nonrealistic in relation to the diversity of terrestrial tetrapods. Therefore, earlier faunistic and stratigraphic evaluations from tracks must be problematic. This paper discusses the background of ichnotaxonomy for selected occurrences with extremely contradictory determinations: Eolian sandstone formations in North America and Europe, the Robledo Mountains Formation in New Mexico, the Permian basins of southern France, and the Val Gardena Formation in Northern Italy. As a result of the critical analysis of forms and names, only 18 significant ichnogenera and about 30 ichnospecies are accepted for the entire Permian. Within this framework, realistic anatomical interpretations of the trackmakers can be made. Moreover, from the concentration of adequate taxa a more realistic contribution of tracks to faunistic and stratigraphic studies may result. The most extensive occurrences of cosmopolitan ichnogenera *Batrachichnus*, *Linnopus*, *Amphisauropus*, *Dromopus*, *Hyloidichnus*, *Erpetopus*, *Varanopus*, *Gilmoreichnus*, and *Dimetropus* are known from the redbed-facies of the Lower Permian. Much rarer is the record from the high Lower to the Upper Permian, and the status of the known ichnotaxa is less well established.

1 Einleitung

Die erste wissenschaftliche Benennung einer Tetrapodenfährte aus permischen Ablagerungen geht auf OWEN (1842) zurück. Das Ichnotaxon *Testudo duncani* bezieht sich auf Eindrücke von Händen- und Füßen, welche auf Flächen der nach heutiger Interpretation äolisch gebildeten Sandsteine in Südwest-Schottland vorkommen. Ausgehend von der Beobachtung, dass lebende Landschildkröten der Gattung *Testudo* auf sandigem Substrat vergleichbare Eindrücke und Fährtenmuster hinterlassen, ist in dem

Gattungsnamen bereits die Deutung enthalten. Es wurde jedoch kurz darauf erkannt, dass diese direkte Relation nicht stichhaltig ist. In Anbetracht der allgemeinen Ähnlichkeit zu Spuren von Schildkröten hat dann JARDINE (1850) für die Fährten den Namen *Chelichnus* eingeführt. Deutlich wird darin die bewusst vollzogene Differenzierung zwischen Namen für Körper- und Spurenfossilien unter Beibehaltung einer Relation zu den Erzeugern. Diese Tendenz besteht bis in die Gegenwart und lässt erkennen, dass

die nähere anatomische Deutung ein Hauptziel des Studiums fossiler Tetrapodenfährten ist. Es hat sich aber immer wieder gezeigt, dass der direkte Weg in dieser Richtung nicht gangbar ist. Denn zunächst ist es wichtiger, die Daten beider Seiten unabhängig voneinander zu erfassen und zu analysieren und die Ergebnisse erst auf einer entwickelteren Ebene zu korrelieren. Vielleicht hätte dies in der Vergangenheit zur Vermeidung einiger Konfusion gedient. Zweifellos sind im Unterschied zu der Mehrzahl anderer Ichnofossilien bei Tetrapodenfährten die Erzeuger von vornherein eingegrenzt, so dass Vorstellungen über Entstehung und damit verbundene Variationen der Eindrücke und Fährten vergleichsweise klar sind. Damit soll verdeutlicht werden, dass eine für die Identifikation der Erzeuger geeignete Auswahl von Eindruckbildern und Fährten prinzipiell vorgegeben ist. Das bedeutet, die Grundlage der Analyse von Tetrapodenfährten können nur anatomisch signifikante Abbilder der Hände und Füße sein.

Aktualistisch ist nachvollziehbar, wie Substrat, Gangart, also äußere Einflüsse Fährten und Eindrücke verändern und die anatomischen Formen entstellen können. Obwohl viele Bearbeiter immer auch aktualistische Vergleichsstudien vorgenommen haben, entsteht der Eindruck, dass sie geneigt waren, diese Ergebnisse in einer ganz anderen Richtung anzuwenden, als zur Rekonstruktion der Erzeuger. Offenbar veranlassen Tetrapodenfährten dazu, Verhaltensmuster und anderweitige Einflüsse bei den Analysen in den Vordergrund zu stellen. Den Ansatz zu dieser Erkenntnis hatte Verf. bereits zu Beginn derartiger Untersuchungen vor beinahe 40 Jahren. Eine Bestätigung gab die Korrespondenz im Jahre 1969 mit DON BAIRD. Aus seinen zuvor gesammelten Erfahrungen resultierte die eindringliche Warnung vor dem Chaos der Formen und Namen sowie der Hinweis, dass nur eingehender Vergleich der Originale und erweiterte

Materialsammlungen ein weiterführendes Ergebnis hervorbringen können. Unter diesen Vorgaben hat Verf. in Folgezeit in Verbindung mit zunächst regional begrenzten Studien erste kompulatorische Bestandsaufnahmen versucht (HAUBOLD 1970, 1971, 1973). Von Anbeginn, wie z.B. in dem Titel „Versuch einer Revision der Amphibien-Fährten des Karbon und Perm“ formuliert (HAUBOLD 1970), war der Umfang und die Unabsehbarkeit der Thematik deutlich. Dabei war es stets das grundlegende Konzept, die offensichtlich durch Gangart, Verhalten und Substrat bedingten Variationen, für die PEABODY (1948) treffend den Begriff extramorphologisch eingeführt hatte, von den morphologisch-anatomischen Anteilen der Eindruckbilder zu separieren, da nur letztere als die sinnvolle Basis des Studiums der betreffenden Ichnofossilien akzeptiert werden. Es resultierte eine Reduktion beschriebener Taxa sowie im untergeordneten Maße die Aufstellung einiger neuer Taxa. Dieser Weg mußte mit traditionellen Ansichten und den andersartigen Konzepten einiger Bearbeiter kollidieren. Im Verlauf weiterer Untersuchungen und den dabei gesammelten Erfahrungen und Belegen konsolidierten sich die Erkenntnisse und unter diesen Vorgaben wird hier eine Übersicht zu den Taxa der Tetrapodenfährten aus dem Perm gegeben. Es kann keine abgeschlossene Abhandlung sein, sondern nur eine Aufnahme des erreichten Standes. Betont sei die relative Gültigkeit der Ergebnisse nach denen das taxonomische Inventar komprimiert werden konnte, um ausgehend davon das in den terrestrischen Ablagerungen des Perms vorliegende ichnologische Inventar anatomisch realistischer zu interpretieren. Wenn auch nicht unter allen Punkten formuliert, das Ergebnis besteht neben der vielleicht dramatisch erscheinenden Reduzierung der Ichnotaxa in den verbleibenden offenen Fragen, einigen neuen Fragen und vielleicht in Orientierungen für künftige Studien.

2 Hintergründe der Ichnotaxonomie permischer Tetrapodenfährten

Die etwa 150 Gattungsnamen sind mit Artnamen zu über 360 Binomen kombiniert, von *Acibates triassae* bis *Varanopus rigidus*. Außer Neubenennungen finden sich in Publikationen vielfache Kombinationen der verfügbaren Gattungs- und Artnamen, welche mitunter nur aus formalen nomenklatorischen Überlegungen, teilweise ohne Berücksichtigung und angemessene Kenntnis des Materials erfolgt sind. Deshalb ist es vielfach irreführend und sogar wenig sinnvoll, für alle Fälle die Synonym-Relationen aufzeigen zu wollen. Die Kriterien, nach denen die Namen zur Kennzeichnung von Taxa aufgestellt und die Kombinationen der Gattungs- und Artnamen vorgenommen worden sind, differieren mitunter grundsätzlich. Die konkrete Ursache der unterschiedlichen Namengebung sind extramorphologische Variationen innerhalb gleicher Fazies, Unterschiede zwischen den Ichnofazies und die mehrdeutigen Formen, sog. Phantom-Taxa. In vielen Fällen werden

den Autoren diese Aspekte kaum bewusst gewesen sein. Das gilt für kompulatorische Arbeiten (z.B. NOPCSA 1923, KUHN 1963 sowie SCHMIDT 1959) aber auch für Originalarbeiten und Revisionen. Die Konfusion geht z.T. so weit, dass sogar die Nennung des Autors der Art nicht immer aussagekräftig sein muss. Dies ist begründet in der Vieldeutigkeit der Phantom-Taxa und damit gleichbedeutend der prinzipiellen Nicht-Übertragbarkeit vieler Taxa von einer Fazies in die andere. Gerade diese Übertragungen waren aber immer wieder die Basis vieler Bestimmungen und Kombinationen von Gattungs- und Artnamen.

Geht man von dem Grundmuster der Morphologie jungpaläozoischer Tetrapoden aus, den 4- bis 5-zehigen Händen und 5-zehigen Füßen sowie den relativ ähnlichen Proportionen und Anordnungen der Zehen, so können unvollständige bis deformierte Eindrücke nahezu aller Formen dem Typus

Chelichnus und *Laoporus* nahekommen und sogar gleichen. Unter den Bedingungen der sog. *Chelichnus* (*Laoporus*)-Ichnofazies (LOCKLEY et al. 1994), die in den Formationen der permischen Äolianite vorliegt, sind die Bedingungen zur Erhaltung für Eindrücke und Fährten von Tetrapoden so einseitig und in einem Maße limitiert, dass auch die am besten erhaltene Form und die danach benannte Art von *Chelichnus* im Grunde ein Phantom-Taxon ist. Anatomische Details sind nur untergeordnet erkennbar, so dass aus den Eindrücken kaum taxonomische Kriterien abgeleitet werden können (MCKEEVER & HAUBOLD 1996). Alle quantifizierbaren Unterschiede der Fährten in den äolischen Horizonten beruhen lediglich auf Größenunterschieden oder extramorphologischen Einflüssen. Die Diagnose und Benennung von *Chelichnus* ist deshalb ichnotaxonomisch ein Grenzfall und ein Kompromiss zugleich. Weitere Verwechslungen durch extramorphologische Einflüsse betreffen *Limnopus* – *Ichniotherium* sowie Formen, die als *Batrachichnus* – *Limnopus* – *Amphisauropus* – *Gilmoreichnus* bestimmt worden sind.

Als mögliche Alternative für die Bestimmung und Systematisierung, nicht nur der permischen Tetrapodenfährten, verbleibt die Konzentration auf anatomisch optimale Überlieferung der Eindrücke und die an diese Formen gebundenen Namen. Prioritäten älterer Namen sind wegen des Phantom-Taxa Prinzips von nachgeordneter Bedeutung. Die praktische Seite dieser Auffassung wird seit 1995 schrittweise durch erweitertes Material immer deutlicher (HAUBOLD et al. 1995a). In Ansätzen zeichnete sich diese Position allerdings schon sehr viel früher ab. Insbesondere als Ergebnis aus der bereits erwähnten Korrespondenz mit DON BAIRD wurden die optimal erhaltenen und anatomisch kontrollierten Eindruckbilder in nachfolgenden Publikationen (HAUBOLD 1970, 1971, 1973, aber auch GAND & HAUBOLD 1984, 1988, GAND 1987) als taxonomisch allein ausschlaggebend bewertet. Neben diesem Konsens traten jedoch immer wieder Diskrepanzen zwischen den Bearbeitern und ihren Ergebnissen hervor. Das hatte Auswirkungen auf die Ichnotaxonomie, auf die faunistischen Interpretationen und schließlich auf die stratigraphische Bewertung der vertikalen Verteilung der benannten Formen. Um es deutlich zu sagen, die Stratigraphie entfernt sich beliebig von der Realität, weil darin nichts anderes als die Bestimmungen reflektiert werden. Beispiel ist die grundlegend modifizierte Benennung der Ichnotaxa bei FICHTER (1976 im Vergleich zu 1983a,b, 1984). Während FICHTER (1976) der Nomenklatur bei HAUBOLD (1971) folgte, wurde danach die vermeintliche Bedeutung älterer Namen in den Vordergrund gestellt und erheblich modifizierte Bestimmungen und Benennungen präsentiert. Offenbar war dies unter dem Eindruck angewachsener lokaler Funde erfolgt. Wie im Rahmen der partiellen Revision des Materials anhand überregionaler Vergleiche zu zeigen war (HAUBOLD & STAPF 1998), handelt es sich bei dem Material aus dem Saar-Nahe Gebiet aber in allen kritischen Fällen um extramorphologische und faziesbedingte Varianten

weniger grundlegender Ichnotaxa. Viele der Bestimmungen in FICHTER (1983a,b, 1984) beziehen sich auf Phantom-Taxa.

Generell ist festzustellen, die Ursachen der divergierenden Ergebnisse bei den Darstellungen über permische Fährten sind bedingt durch die unterschiedliche Materialbasis und subjektive Faktoren, wie Erfahrung und Methodik der Wissenschaftler. Beschreibungen basieren in der Regel nicht auf definierten Vergleichen. Das meint, die gleiche Beschreibung kann für die einzelnen Forscher unterschiedliche Aussage bzw. Bedeutung haben. Es handelt sich stets nur um a priori Identifikationen. Allometrische und extramorphologische, also gang- und substratbedingte Variationen werden entweder nicht als solche erkannt oder je nach Erfahrung und Auffassung anders bewertet. Nach der Ansicht einiger Autoren sind offenbar alle an Fährten und Eindrücken sichtbaren Merkmale ichnotaxonomisch relevant. Exponenten dieser Position, wenn auch in unterschiedlicher Weise, sind PABST (1900 und 1908, s. dazu HAUBOLD 1998), ELLENBERGER (1983, 1984) und mit der detaillierten Anwendung statistischer Methoden für die Differenzierung von Taxa GAND (1987). ELLENBERGER führte im wesentlichen konzentriert auf die von ihm im Perm von Lodève erstmals 1958 entdeckten und auch später selbst gesammelten Funde etwa 40 Ichnogenera und fast 100 Ichnospezies ein (Tab. 1). Eine nähere Diskussion dieser und anderer Bestimmungen permischer Tetrapodenfährten soll hier unterbleiben, denn die Darlegungen jedes Forschers haben eine spezielle aber damit eben jeweils auch nur bedingt übertragbare methodisch-ichnotaxonomische Begründung.

Anstelle diffiziler kritischer Diskussionen kann Verf. auf die in der Abo Formation nachgewiesenen Übergänge diverser extramorphologischer Variationen verweisen. Durch diese Befunde werden viele Ichnotaxa aufgehoben bzw. bedeutungslos, formal sind es nomina dubia und oft auch noch nomina nuda. Analog negativ ist die Bewertung von Ichnotaxa, bei deren Beschreibung vorhergehende Publikationen nicht beachtet worden sind. Es liegen dann subjektive Synonyme vor. Diese subjektive Synonymie erweist sich jedoch, wie so oft in der Paläontologie, als Barriere konstruktiver Vergleiche. Geologisch regionale bis lokale Aspekte sowie vorgegebene stratigraphische Positionierungen sind mitunter der Hintergrund für die Wahl der Namen im Rahmen der Bestimmungen. Die darauf oder dadurch begründeten faunistischen und stratigraphischen Interpretationen können jedoch höchst widersprüchlich sein. Einerseits erscheinen die Ichnofaunen der nach Fazies und Stratigraphie prinzipiell vergleichbarer Vorkommen inkompatibel, andererseits können durch die Wahl gleicher Gattungsnamen Relationen vorgetäuscht werden, welche faziell, stratigraphisch und faunistisch irrelevant sind, das belegen die folgenden Beispiele.

Äolische Sandstein-Formationen

Die Beschreibungen der Formen um *Chelichnus* (= *Acibates*, *Agostopus*, *Akropus*, *Allopus*, *Amblyopus*,

Anomalopus, *Baropezia*, *Barypodus*, *Batrachichnus*, *Chelaspodos*, *Dolichopodus*, *Harpagichnus*, *Herpetichnus*, *Labyrinthodon*, *Laoporus*, *Nanopus*, *Palaeopus*, *Palmichnus* und *Phalangichnus*). Erst durch das Konzept der Tetrapoden-Ichnofazies (LOCKLEY et al. 1994) als theoretische Grundlage wurden die Besonderheiten der Fährten und Eindrücke sowie ihre extreme Variabilität praktisch erkennbar und interpretierbar. Basierend darauf konnte der uniforme Charakter von *Chelichnus* und die außerordentlich umfangreiche Synonymie im Zuge der Revision der Ichnofaunen aus den äolisch gebildeten Sandstein-Formationen Coconino, DeChelly, Cornberg, Corncockle und Locharbriggs (HAUBOLD et al. 1995b, LOCKLEY et al. 1995, MORALES & HAUBOLD 1995, MCKEEVER & HAUBOLD 1996) dargelegt werden.

Robledo Mountain Formation

Im Jahre 1987 gelang bei Las Cruces im Süden von New Mexico in der Hueco Formation bzw. in der Robledo Mountain Formation der Hueco Group die Entdeckung eines bedeutsamen Vorkommens (MACDONALD 1994, 1995), dessen Untersuchung erstmals in LUCAS & HECKERT (1995) dargelegt werden konnte. In den Robledo Mountains kennt man auf 20 km² 30 Lokalitäten. An der von J. MACDONALD extensiv erschlossenen Lokalität kommen Fährten auf wenige Meter Mächtigkeit in 25 Niveaus vor. Diese Ichnofauna wurde unabhängig voneinander in zwei Arbeiten dokumentiert (SCHULT 1995, HAUBOLD et al. 1995a). Nach den gleichen Exemplaren des Vorkommens, alle in der Sammlung des New Mexico Museum of Natural History aufbewahrt, hat SCHULT 23 Ichnogenera identifiziert, während HAUBOLD et al. nicht mehr als 6 Ichnogenera bestimmt haben. Diese 6 Ichnogenera sind auch bei SCHULT genannt, dennoch ist ein einfacher Vergleich kaum möglich. Denn die wesentliche Seite des Unterschieds liegt in dem jeweiligen ichnotaxonomischen Konzept begründet. Auf der einen Seite steht die Differenzierung und separate Benennung jeder beobachteten ichnologischen Erscheinungsform, welche nach ähnlichen Formen aus dem Oberkarbon und Perm bestimmt worden sind (SCHULT). Auf der anderen Seite steht die Konzentration auf die anatomisch kontrollierten, diagnostischen morphologischen Merkmale der Fährten bei kritischer Analyse äusserer Einflüsse (HAUBOLD et al.). Weniger gravierend als der Unterschied in der Ichnodiversität erscheinen die Differenzen in der Interpretation. In beiden Arbeiten sind etwa die gleichen Reptilien als potentielle Erzeuger genannt, sehr viel breiter bewertet Schult jedoch die Diversität der Amphibien, es soll sich um Edopoiden, Dissorophiden, Microsaurier und andere handeln. Ein Vergleich der Bestimmungen (HUNT et al. 1995) zeigt: Das von den anderen Autoren als *Batrachichnus* bestimmte Material ist von SCHULT 10 Gattungen zugeordnet worden, neben *Batrachichnus* sind das *Anthracosopus*, *Cursipes*, *Dromillopus*, *Foliipes*, *Laoporus*, *Nanopus*, *Quadropedia*, *Salichnium* und *Varanopus*. Nur zwei Formen, *Dromopus* und *Limnopus*, haben eine übereinstimmende Bestimmung erfahren.

Das beruht auf der markanten Morphologie von *Dromopus* und *Limnopus*, die in Verbindung mit der Größe ihrer Eindrücke, über 30 mm, durch äußere Einflüsse vergleichsweise weniger verändert worden sind. Ganz im Gegensatz zu den generell kleineren Eindrücken von *Batrachichnus*.

In den letzten Jahren konnten in Erweiterung der Kenntnisse aus den Robledo Mountains zahlreiche äquivalente Vorkommen in New Mexico in der Abo und Sangre de Cristo Formation erschlossen werden, danach ist die Ichnofauna der im Wolfcampian zusammengefassten Red Beds im Südwesten der USA durch die Nachweise von *Batrachichnus*, *Limnopus*, *Amphisauropus*, *Dromopus*, *Hyloidichnus*, *Gilmoreichnus*, *Varanopus* und *Dimetropus* charakterisiert (HAUBOLD & LUCAS 1999a,b, 2000a,b).

Permbecken in Südfrankreich

Divergenzen zeigen sich in der Bestimmung und Interpretation der Ichnofaunen in den Permbecken Südfrankreichs. Mit 62 Gattungen und 125 Arten, welche mit einer Ausnahme (*Permomegatherium* DELAGE 1912) erst seit den 1960er Jahren benannt worden sind, zeichnen sich erhebliche methodische Widersprüche sowohl im Vergleich zum Kenntnisstand in anderen Permorkommen, als auch zwischen den einzelnen regional aktiven Forschern ab. HEYLER & LESSERTISSEUR (1963) haben das Material aus Lodève publiziert, ohne andere Arbeiten zu dieser Thematik zu berücksichtigen oder zur Kenntnis zu nehmen. ELLENBERGER (1983, 1984) hat das gleiche Material nach dem Prinzip der taxonomischen Berücksichtigung aller an den Fährten und Eindrücken sichtbaren Merkmale analysiert und bestimmt. Das Resultat ist eine unverhältnismäßig große Anzahl Taxa. Allein für *Dromopus* führte ELLENBERGER 12 weitere Ichnospezies ein, hinzu kommen 5 Ichnospezies von der im Prinzip identischen Gattung *Dromicopezus*. Die von ELLENBERGER für die Redbed-Horizonte von Lodève ausgewiesene Ichnodiversität ist somit in keiner Weise faunistisch relevant. Es ist die Dokumentation einer formalen Spurenvelfalt permischer Tetrapoden an sich.

Ein mehr konservatives Konzept zeigen die Analysen bei GAND (1985-1993): Die unterschiedenen Ichnotaxa sind im Prinzip mit den Beschreibungen aus anderen Permorkommen kompatibel, ausgenommen einige Ergebnisse über die Ichnofaunen in den Permbecken der Provence. Bedarf zur vergleichenden Klärung besteht bei der Bestimmung einiger Formen als *Varanopus curvidactylus*, *V. rigidus* und *Dromopus didactylus*. In dem methodischen und stratigraphischen Konzept der Bearbeiter der Fährten aus den Permbecken in Südfrankreich liegen die Differenzen und Widersprüche zu anderen Ergebnissen begründet. Hinzu kommen ichnofazielle Besonderheiten bei Vorkommen in den Mitau und Pradineaux Formationen im Estèrel Becken. Die Funde einiger Horizonte entsprechen nach Studien des Verfassers den bekanntesten Assemblages mit *Batrachichnus*, *Limnopus*, *Hyloidichnus*, *Erpetopus* und *Dromopus*. Als etwas

aberrant erweist sich das Vorkommen St. Sebastien in Saint Raffael (Pradineaux Formation) nach den Formen *Luneapes*, *Chelichnus*, *Tambachichnium* und *Pseudosynaptichnium*. Durch die Erhaltung der Fährten auf Tufflagen liegt ein fazieller Sonderfall vor, welcher die faunistischen und stratigraphischen Schlussfolgerungen bei GAND et al. (1995) als Thuring und den Vergleich mit Cornberg und Val Gardena Sandstein erklärt, aber nicht rechtfertigt. Die Tetrapodenfährten aller Formationen in den Permbecken der Provence entsprechen vielmehr den global bekannten Unterperm-Faunen, deren Einstufung im Sinne von HAUBOLD & LUCAS (2000a,b) etwa bis Artinsk und Kungur vertretbar erscheint.

Val Gardena Formation, Nord-Italien

Die Ichnofauna der Val Gardena Formation repräsentiert das einzige umfangreiche Vorkommen im Oberperm. Bedeutsame Nachweise stammen aus 12 Niveaus, verteilt auf 180 m Mächtigkeit, in der Butterloch-Bletterbach Sektion bei Radein nahe Bozen in Südtirol (CONTI et al. 1977, CEOLONI et al. 1986, 1988). Die betreffende Assoziation von Tetrapodenfährten wird nach ihrem evolutiven Stadium als sehr progressives charakterisiert. Von den zahlreichen bisher beschriebenen Taxa liegt nach AVANZINI et al. (2000) aber nur für *Pachypes dolomiticus*, *Ichniotherium accordii*, *Rhynchosauroides pallini* und *Dicynodontipus* sp. eine konfidente Datenbasis vor. In den letzten vollständigen Übersichten nennen CEOLONI et al. (1986, 1988) für die Val Gardena

Formation 20 Ichnogenera. Diese sind ein *mixtum compositum* unterpermischer bis triassischer Taxa. Die meisten Bestimmungen sind offenbar zu modifizieren und zu korrigieren. Nach Kenntnis des Materials liegen im wesentlichen die für das Obere Perm charakteristischen Gattungen *Pachypes*, *Paradoxichnium*, *Rhynchosauroides* und cf. *Dicynodontipus* vor. Alle anderen Formen, die z.B. als *Ichniotherium*, *Chirotherium*, *Chelichnus*, *Hyloidichnus*, *Janusichnus* und *Phalangichnus* benannt oder bestimmt worden sind, bedürfen der Revision.

In allen genannten Beispielen kann eine konstruktive Klärung durch das Konzept der erweiterten Materialbasis in Verbindung mit dem Studium der Typen bis hin zu Aufsammlungen an ergänzenden Vorkommen erreicht werden. Das bildet den Ansatz zu einer neuen Erkenntnisstufe, in welcher anatomisch kontrollierte Eindrücke als optimale Ichnotaxobasis dienen (HAUBOLD 1996). Unter diesen Voraussetzungen besteht in der Tendenz die Möglichkeit, in der Zukunft eine breitere Akzeptanz von Studien über die Ichnologie permischer Tetrapoden zu erreichen. Das Urteil der kommenden Forscher-Generation bleibt jedoch abzuwarten. Noch könnte es nach dem etwas provokanten Motto zum Workshop 1997 in Nierstein/Rhein, Rotenburg/Fulda, Cornberg, Tambach, Gotha und Halle lauten: „Die Palichnologie permischer Tetrapoden kann bedeutsam sein, wenn diese in der Vergangenheit nicht von Palichnologen studiert worden wäre.“ (HAUBOLD 1997).

3 Der Stand, das ichnotaxonomische bzw. nomenklatorische Volumen der Perm-fährten

Die eingangs bezifferte Anzahl von 150 Gattungsnamen und 380 Binomen, also potentiell Arten, sind das Resultat relativ diskontinuierlicher Forschungen und, wie bereits dargelegt, sehr divergierender Verfahrensweisen. Das kann zunächst in einer Auflistung der nomenklatorisch kreativen Aktivitäten, also der Einführung neuer Namen für Gattungen und Arten gezeigt werden, gegliedert nach bestimmten Perioden und geographischen Regionen (Tab. 1). In dieser Übersicht sind nicht die Bearbeitungen von Material erfasst, wie sie beispielsweise in dem letzten Jahrzehnt im Vordergrund standen. Die Ausnahme bilden Neubenennungen bei GAND et al. (1995, 2000). Abgesehen von den durch Beschreibungen von Fährten aus Südfrankreich bedingten Extremwerten in der 1960er und 1980er Jahren, ergeben sich für die anderen Regionen bei wechselndem Fortgang der Forschungen gleich-bleibend moderate Zuwachsraten neuer Taxa. Über alle Perioden hinweg waren in Mitteleuropa die Aktivitäten relativ kontinuierlich. Das betrifft Neubenennungen von Fährten aus intramontanen Rotliegendbecken im Thüringer Wald, in den Sudeten und dem Saar-Nahe-Becken. Im

Südwesten der USA gab es eine besonders aktive Phase von 1918 bis 1935 durch die Erstbeschreibungen der Fährten aus den Choza, Supai, Hermit und Coconino Formationen in Texas und Arizona. Zum ergänzenden Verständnis von Tab. 1 sollen jene Autoren aufgelistet werden, die neue Namen eingeführt haben. Diese sind geordnet nach der Anzahl aufgestellter **Ichnogenera/ Ichnospezies**:

1. ELLENBERGER (1983, 1984): **39/98**
2. HEYLER & LESSERTISSEUR (1963), HEYLER & MONTENAT (1980), HEYLER (1984): **17/19**
3. GILMORE (1926-1928): **11/23**
4. NOPCSA (1923): **7/8**
5. HAUBOLD (1970, 1971, 1973), ANDREAS & HAUBOLD (1975): **6/10**
6. MOODIE (1929, 1930): **4/12**
7. GAND et al. (1995, 2000): **4/8**
8. CEOLONI et al. (1986, 1987) und CONTI et al. (1977): **3/15**
9. PABST (1895 – 1905): **3/13**
10. SCHMIDT (1959): **3/9**
11. JARDINE (1850, 1853): **3/6**.

Tab. 1:

Übersicht zur Einführung neuer Ichnotaxa, Ichnogenera und Ichnospezies aus dem Perm seit 1842 nach Funden in den 5 wichtigen Regionen und unterteilt nach Forschungsperioden. Nur zwei Taxa, *Procolophonichnium* und *Broomichnium*, beschrieben nach Funden aus dem Perm Südafrikas, sind nicht enthalten.

Zeitraum	Mitteleuropa	S. Frankreich	N. Italien	UK	SW USA
1842-1894	3 genera 5 spezies			7 genera 16 spezies	
1895-1912	3 genera 21 spezies	1 genus 1 spezies			
1918-1935	3 genera 8 spezies		2 genera 2 spezies	1 genus 2 spezies	17 genera 43 spezies
1950-1959	5 genera 11 spezies		1 genera 3 spezies		
1960-1969	1 genera 1 spezies	14 genera 17 spezies	1 genus 1 spezies	1 genus 4 spezies	
1970-1979	4 genera 8 spezies		2 genera 9 spezies		1 genus 1 spezies
1980-1989	2 genera 7 spezies	44 genera 103 spezies	2 genera 5 spezies		
1990-2000		4 genera 8 spezies		1 spezies	

Seit dem letzten Jahrzehnt ist ein Rückgang in der Einführung neuer Namen zu verzeichnen. In den ichnologischen Studien ist eine Konzentration auf die Reflexion realer faunistischer Diversität erkennbar. Dazu gehört im Rahmen von Neubearbeitungen die Revision des bisherigen Bestandes, also auch die Auseinandersetzung mit den Namen und der Nomenklatur. Um welchen Umfang es sich im Detail handelt, soll anschließend dargestellt werden. Dazu wird eine differenzierte Form gewählt, in welcher die Vielschichtigkeit von nomenklatorischen Ursprüngen über die nachfolgenden Perioden bis hin zu den derzeitigen Resultaten am ehesten transparent wird.

3.1 Die Ichnogenera

Seit der ersten Benennung in der Mitte des 19. Jahrhunderts wurden insgesamt 150 Gattungsnamen für die Bestimmung von Tetrapodenfährten aus permischen Ablagerungen verwendet. Davon wurden 120 Namen nach Funden im Perm neu eingeführt. Die restlichen sind aufgrund gewisser Übereinstimmungen von bereits aus dem Karbon und der Trias beschriebenen Formen übernommen worden.

3.1.1 Originale Ichnogenera Perm

Als Gattungen, bzw. Ichnogenera, also Namen, denen nach den Regeln der Nomenklatur der Rang von Gattungen formal zukommt, sind aus Erstbeschreibungen 120 Namen zu nennen. Die 120 Namen sind alphabetisch aufgelistet: (In allen Übersichten sind die Namen einiger Autoren bei wiederholter Nennung abgekürzt.)

Acibates JARDINE 1853

Acrodactylchnium PABST 1895

Acutipes HEYLER & LESSERTISSEUR 1963

Agostopus GILMORE 1926

Amblyopus GILM. 1927

Ammobatrachus GILM. 1928

Amphisauroides HAUBOLD 1970

Amphisauropus HAUB. 1970

Anhomoiichnium DOZY 1935

Anomalopus GILM. 1927

Antianhomopus ELLENBERGER 1983

Anthichnium NOPCSA 1923

Archaeotheriopus ELLENB. 1983

Arctopus ELLENB. 1983

Asteipodiscus ELLENB. 1984

Auxipes HEY. & LESS. 1963

Barypodus GILM. 1926

Batrachnis HARKNESS 1851

Brontopus HEY. & LESS. 1963

Broomichnium KUHN 1963

Camunipes CEOLONI et al. 198

Cardiodactylum DELAIR 1966

Caseipus ELLENB. 1983

Chelaspodus HARKNESS 1851

Chelichnus JARD. 1850

Crenipes HEY. & LESS. 1963

Cyclopus HEY. & LESS. 1963

Cyrtopus HEY. & LESS. 1963

Devipes HEY. & LESS. 1963

Distopus HEY. & LESS. 1963

Diversipes HEY. & LESS. 1963

Dolichopodus GILM. 1926

Dromicopezus ELLENB. 1983

Dromopezus ELLENB. 1983

Edaphopus ELLENB. 1983

Eobatrachidopus ELLENB. 1984

Eocercopithecopus ELLENB. 1983

Eocynodontipus ELLENB. 1983
Eodicynodontipus ELLENB. 1983
Eomacrophichnus ELLENB. 1984
Eootokosaurus ELLENB. 1983
Eotheriopodiscus ELLENB. 1983
Erpetopus MOODIE 1929
Eulaoporoides ELLENB. 1984
Eulaoporus ELLENB. 1983
Eumekichnium NOPCSA 1923
Exocampe LULL 1918
Exopodiscus ELLENB. 1984
Fichterichnus HOLUB & KOZUR 1981
Foliipes HEY. & LESS. 1963

Gampsodactylum NOPCSA 1923
Gargalonipes HEYLER & MONTENAT 1980
Gilmoreichnus HAUB. 1971
Gnamptonycopus ELLENB. 1984
Gonfaronipes HEY. & MONT. 1980
Gracilichnium HAUB. 1970

Hardakichnium NOPCSA 1923
Harpagichnus SCHMIDT 1959
Herpetichnus JARD. 1850
Hueneichnium KUHN 1958
Hyloidichnus GILM. 1927

Ichniotherium POHLIG 1892
Ichnium PABST 1895

Jacobiichnus ANDREAS & HAUB. 1975
Janusichnius CEOLONI et al. 1986

Keraunopus ELLENB. 1983
Korynichnium NOPCSA 1923

Labyrinthodon HARKNESS 1851
Laodromus ELLENB. 1983
Laopezus ELLENB. 1983
Laoporoides ELLENB. 1983
Laoporus LULL 1918
Leptotheriopodiscus ELLENB. 1984
Luneapes GAND et al. 1995

Macrochelichnus ELLENB. 1983
Margennipes HEY. 1984
Merifontichnus GAND et al. 2000
Microphalangichnus ELLENB. 1983
Micropodiscus ELLENB. 1984
Microsauropus MOODIE 1929
Moodieichnus SARJEANT 1971
Moschopopus ELLENB. 1983

Nanipes HEY. & LESS. 1963

Okypus ELLENB. 1983
Onychichnium DOZY 1935
Opistopus HEY. & LESS. 1963

Pachypes LEONARDI et al. 1974
Palaeopus GILM. 1926
Palmichnus SCHMIDT 1959
Parabaropus GILM. 1927
Paradoxichnium MÜLLER 1959
Paranomodontipus ELLENB. 1983
Permomegatherium DELAGE 1912
Phalangichnus SCHMIDT 1959
Plagionycopus ELLENB. 1984
Planipes GAND et al. 1995

Praefoliipes ELLENB. 1984
Prochirotherium LEONARDI 1951
Protritonichnites POHLIG 1892
Pseudoanthropopus ELLENB. 1984
Pseudopithecopus ELLENB. 1983
Pseudosynaptichnium GAND et al. 1995
Psilolaoporus ELLENB. 1984

Saurichnis HARKNESS 1851
Saurichnites GEINITZ 1861
Serripes HEY. & LESS. 1963
Solidopus MOODIE 1930
Sphaerodactylchnium PABST 1895
Stenichnus GILM. 1927
Strictipes HEY. & LESS. 1963
Sphenacopus ELLENB. 1984

Tambachichnium MÜLLER 1954
Telichnus HOLUB & KOZUR 1981
Theribematistes ELLENB. 1983
Theriopezus ELLENB. 1983
Theriodiscus ELLENB. 1984
Therocephalopus ELLENB. 1983
Tridactylchnium CONTI et al. 1977
Tridentichnus GILM. 1927

Varanopus MOODIE 1929

3.1.2 Karbon-Gattungen

Folgende Ichnogenera, welche primär für Tetrapodenfährten aus dem Karbon aufgestellt worden sind, finden sich in Verbindung mit Bestimmungen von Fährten aus dem Perm: *Allopus* MARSH 1894, *Anthracopus* LEIDY 1880, *Attenosaurus* ALDRICH 1930, *Baropezia* MATTHEW 1904, *Baropus* MARSH 1894, *Batrachichnus* WOODWORTH 1900, *Colletosaurus* COX 1874, *Cursipes* MATTHEW 1903, *Dimetropus* ROMER & PRICE 1941, *Dromillopus* MATTHEW 1905, *Dromopus* MARSH 1894, *Hylopus* DAWSON 1895, *Limnopus* MARSH 1894, *Megapaezia* MATTHEW 1903, *Nanopus* MARSH 1894, *Notalacerta* BUTTS 1891, *Ornithoidipus* STERNBERG 1933, *Pseudobradypus* ALDRICH 1930, *Quadropedia* ALDRICH 1930, *Salichnium* MÜLLER 1962.

3.1.3 Trias-Gattungen

Einige Funde aus dem Perm wurden triassischen Ichnogenera zugeordnet: *Akropus* RÜHLE v. LILIENSTERN 1939, *Chirotherium* KAUP 1835, *Dicynodontipus* RÜHLE v. LILIENSTERN 1944, *Eurichnus* LULL 1942, *Rhynchosauroides* MAIDWELL 1911, *Synaptichnium* NOPCSA 1923, *Tetrapodichnus* HAUB. 1970, *Thecodontichnus* HUENE 1941.

3.2 Ichnospezies

Ichnogenera mit besonders zahlreichen Ichnospezies sind *Chelichnus* mit 18, *Dromopus* mit 17, *Laoporus* mit 14, *Saurichnites* mit 13, *Dimetropus* mit 10, *Ichnium* mit 10, *Gilmoreichnus* mit 9, *Herpetichnus* mit 9, *Limnopus* mit 8, *Theriopezus* mit 8, *Varanopus* mit 8, *Hyloidichnus* mit 7 Arten. Bisher wurden insgesamt 370 Ichnospezies unterschieden, davon wurden 281 neu nach Perm-Funden benannt. In

nachfolgenden Publikationen wurden etwa 80 Kombinationen dieser Arten mit anderen Gattungsnamen vorgeschlagen, in 4 Fällen wurden triassische und in 9 Fällen karbonische Arten bestimmt.

3.2.1 Originale Ichnospezies

Arten und artähnliche Bionomen sowie offene Bestimmungen die primär für permische Tetrapodenfährten eingeführt wurden, insgesamt 281, sind nachstehend aufgelistet:

- Acibates traissae* JARD. 1853
Acrodactylchium schaeferi PABST 1895
Acutipes decessus HEY. & LESS. 1963
Agostopus matheri GILM. 1926
A. medius GILM. 1927
Akropus diversus SCHMIDT 1959
Allopus? *arizonae* GILM. 1926
Ammobatrachus turbatans GILM. 1928
Amblyopus pachypodus GILM. 1927
Amphisauroides discessus HAUB. 1970
A. conrectus HAUB. 1970
A.? transitus HOLUB & KOZUR 1981
Amphisauropus latus HAUB. 1970
A. imminutus HAUB. 1970
Anhomoïchhium orobicum DOZY 1935
Anomalopus sturdevanti GILM. 1927
Antianhomopus paradoxus ELLENB. 1983
Archaeotheriopus dulcis ELLENB. 1983
A. sanctimartini ELLENB. 1984
A. profundus ELLENB. 1984
Arctopus fodiens ELLENB. 1983
Asteipodiscus pulcher ELLENB. 1984
A. caudatus ELLENB. 1984
Auxipes major HEY. & LESS. 1963
A. minor HEY. & LESS. 1963
A. extortus ELLENB. 1983
A. minutus ELLENB. 1984
- Baropezia eakini* GILM. 1926
B. coconinoensis GILM. 1927
Baropus coconinoensis GILM. 1927
B. haussei SCHMIDT 1959
B. waynesburgensis TILTON 1931
Barypodus palmatus GILM. 1926
B. gravis SCHMIDT 1959
B. metszeri GILM. 1927
B. mildei SCHMIDT 1959
B. tridactylus GILM. 1927
Batrachnis stricklandi HARKNESS 1851
Batrachichnus hunecki HOLUB & KOZUR 1981
B. obscurus GILM. 1927
Brontopus giganteus HEY. & LESS. 1963
B. circagiganteus GAND et al. 2000
Broomichnium permianum KUHN 1963
- Camunipes cassinisi* CEOLONI et al. 1987
Cardiodactylum permicum DELAIR 1966
Caseipus curvus ELLENB. 1983
Chelaspodus jardini HARKNESS 1851
Chelichnus ambiguus JARD. 1853
C. gigas JARD. 1850
C. hicklingi NOPCSA 1923
C. incurvus GAND et al. 1995
C. locharbriggsensis McKeever 1994
C. lutevanus ELLENB. 1984
C. megacheirus Huxley 1877
- C. obliquus* HARKNESS 1851
C. plagiostopus JARD. 1853
C. plancus HARKNESS 1851
C. pricei DELAIR 1966
C. tazelwürmi Ceolini et al. 1986
C. titan JARD. 1853
C. tripodozon SCHMIDT 1959
Chirotherium sp. CONTI et al. 1977
C. pabsti NOPCSA 1923
C. rubrum NOPCSA 1923
Colletosaurus pentadactylus GILM. 1927
Crenipes obscurus HEY. & LESS. 1963
C. abrectus HEY. & LESS. 1963
Cursipes sp. GILM. 1927
Cyclopus aequalis HEY. & LESS. 1963
C. affricanus ELLENB. 1984,
Cyrtopus dissimilis HEY. & LESS. 1963
- Devipes caudatus* HEY. & LESS. 1963
Dimetropus nicolasi GAND & HAUB. 1984
D. digitigradus ELLENB. 1983
D. agressus ELLENB. 1983
D. latus ELLENB. 1983
D. cabroli ELLENB. 1983
Distopus divergens HEY. & LESS. 1963
Diversipes proclivis HEY. & LESS. 1963
Dolichopodus tetradactylus GILM. 1926
Dromicopezus falculosus ELLENB. 1983
D. curvus ELLENB. 1983
D. humilis ELLENB. 1983
D. semirectus ELLENB. 1984
D. tridigitatus ELLENB. 1983
Dromillopus parvus GILM. 1927
Dromopezus pluvius ELLENB. 1983
Dromopus ? gracilis HOLUB & KOZUR 1981
D. neo-octavianensis ELLENB. 1984
D. brevidigitatus ELLENB. 1984
D. duidigitatus ELLENB. 1984
D. octavianensis ELLENB. 1983
D. bidigitatus ELLENB. 1983
D. curtigitus ELLENB. 1984
D. inversidigitulifer ELLENB. 1983
D. rabejacensis ELLENB. 1984
D. rectigitus ELLENB. 1984
D. rectangulus ELLENB. 1983
D. exsultans ELLENB. 1983
D. cursor ELLENB. 1984
- Ecercopithecopus elegans* ELLENB. 1983
E. ectaxonicus ELLENB. 1983,
Edaphopus angustus ELLENB. 1983
E. radians ELLENB. 1983
Eobatrachidopus saltator ELLENB. 1983
E. octavianensis ELLENB. 1984
E. aprinus ELLENB. 1984
Eocynodontipus antecessor ELLENB. 1983
E. sibleyrasi ELLENB. 1984
Eodicynodontipus couregei ELLENB. 1983
E. heyleri ELLENB. 1984
E. dispar ELLENB. 1983
Eomacrochelichnus augurans ELLENB. 1984
Eootokosaurus terrigenis ELLENB. 1983
Eotheriopodiscus lenis ELLENB. 1983
Erpetopus willistoni MOODIE 1929
Eulaoporoides quinquepar ELLENB. 1984
Eulaoporus caneti ELLENB. 1983
Eumekichnium longipollex NOPCSA 1923
Exocampe delicatula LULL 1918
Exopodiscus difficilis ELLENB. 1984

- Fichterichnus pulcher** HOLUB & KOZUR 1981
Foliipes abscisus HEY. & LESS. 1963
F. longus ELLENB. 1983
- Gampsodactylum albandorfense** NOPCSA 1923
G. friedrichrodanum NOPCSA 1923
G. kabarzense NOPCSA 1923
- Gargalonipes ballestrai** HEY. & MONT. 1980
Gilmoreichnus minimus HAUB. 1973
G. pomaredi ELLENB. 1983
G. extravertus ELLENB. 1983
G. extrinecus ELLENB. 1983
G. rector ELLENB. 1983
- Gnamptonycopus celer** ELLENB. 1984
Gonfaronipes talus HEY. & MONT. 1980
Gracilichnium jacobii HAUB. 1970
G. berrutii CEOLONI et al. 1987
- Harpagichnus acutum** SCHMIDT 1959
Herpetichnus bucklandi JARD. 1850
H. sauroplesius JARD. 1850
H. loxodactylus DUDGEON 1878
H. robustus DELAIR 1966
- Hueneichnium permicum** KUHN 1958
Hyloidichnus bifurcatus GILM. 1927
H. whitei GILM. 1928
H. arnhardi HAUB. 1973
H. tirolensis CEOLONI et al. 1986
- Hylopus hermitanus** GILM. 1927
- Ichniotherium accordii** CEOLONI et al. 1986
I. schaeferi PABST 1895
- Ichnium acrodactylum** PABST 1895
I. anakolodactylum PABST 1900
I. brachydactylum PABST 1900
I. dolichodactylum PABST 1900
I. dolloi SCHMIDTGEN 1928
I. gampsodactylum PABST 1900
I. microdactylum PABST 1896
I. pachydactylum PABST 1900
I. rhopalodactylum PABST 1905
I. sphaerodactylum PABST 1895
I. tanydactylum PABST 1900
I. tetradactylum PABST 1897
- Janusichnius bifrons** CEOLONI et al. 1986
- Keraunopus littoralis** ELLENB. 1983
K. lutevensis ELLENB. 1983
- Korynichnium hardakeri** NOPCSA 1923
K. celer KORN 1933
K. minor KUHN 1963
- Labyrinthodon lyelli** HARKNESS 1851
Laodromus levis ELLENB. 1983
Laopezus aquaticus ELLENB. 1983
L. pulcher ELLENB. 1983
- Laoporoides curvidigitus** ELLENB. 1983
Laoporus nobeli LULL 1918
L. schucherti LULL 1918
L. agilis ELLENB. 1983
L. acruniger ELLENB. 1983
L. wyldei MOODIE 1930
- Leptotheriopodiscus antecursor** ELLENB. 1984
Limnopus cutlerensis BAIRD 1965
L. (?) coloradensis HENDERSON 1924
L. neffiensis ELLENB. 1983
L. palatinus FICHTER 1983
- Luneapes fragilis** GAND et al. 1995
L. ollierorum GAND et al. 2000
- Macrochelichnus thaleri** ELLENB. 1983
Margennipes pansioti HEYLER 1984
Megapezia ? coloradensis LULL 1918
Merifontichnus thalerius GAND et al. 2000
Microphalangichnus vermivorus ELLENB. 1983
Micropodiscus alcatarae ELLENB. 1984
Microsauropus clarki MOODIE 1929
M. acutipes MOODIE 1929
M. parvus MOODIE 1930
M. orthodactylus MOODIE 1930
- Moschopopus enormis** ELLENB. 1983
- Nanopus. merriami** GILM. 1926
N. maximus GILM. 1927
- Nanipes minutus** HEY. & LESS. 1963
Nanopus grimmi LEONARDI 1951
Notalacerta sp. CONTI et al. 1977
- Okypus bipes** ELLENB. 1983
O. levimanus ELLENB. 1983
- Onychichnium escheri** DOZY 1935
Opistopus ELLENBERGERI HEY. & LESS. 1963
Ornithoidipus (?) perwangeri LEONARDI 1951
- Pachypes dolomiticus** LEONARDI et al. 1974
Palaeopus regularis GILM. 1926
Palmichnus renisus SCHMIDT 1959
P. kalnaensis HOLUB & KOZUR 1981
P. tambachensis HAUB. 1971
- Paranomodontipus ollieri** ELLENB. 1983
Paradoxichnium problematicum MÜLLER 1959
?P. radeinensis CEOLONI et al. 1986
- Permomegatherium zeilleri** DELAGE 1912
Phalangichnus alternans SCHMIDT 1959
P. perwangeri CONTI et al. 1977
P. schmidti HOLUB & KOZUR 1981
P. simulans SCHMIDT 1959
- Plagionycopus calcar** ELLENB. 1984
Planipes caudatus GAND et al. 1995
P. brachydactylus GAND et al. 2000
- Praefoliipes usclasensis** ELLENB. 1984
Prochirotherium permicum LEONARDI 1951
P. truckelli DELAIR 1966
- Pseudanthropopus egregius** ELLENB. 1983
P. insolitus ELLENB. 1983
P. primus ELLENB. 1983
- Pseudobradypus teste** CONTI et al. 1977
Pseudopithecopus recurvidigitatus ELLENB. 1983
P. arborarius ELLENB. 1983
- Pseudosynaptichnium esterelense** GAND et al. 1995
Psilolaoporus tenuiunguis ELLENB. 1984
P. minimus ELLENB. 1984
- Rhynchosauroides pallini** CONTI et al. 1977
Saurichnis acutus HARKNESS 1851
Saurichnites salamandroides GEIN. 1861
S. comaeformis FRITSCH 1895
S. calcaratus FRITSCH 1901
S. caudifer FRITSCH 1895
S. leisnerianus GEIN. 1863
S. cottae POHLIG 1885
S. lacertoides GEIN. 1861
S. incurvatus FRITSCH 1901
S. intermedius FRITSCH 1895
S. kablikae GEIN. & DEICHM. 1882
S. perlatus FRITSCH 1895

S. rittlerianus HOCHSTETTER 1868
S. stenodactylus FRITSCH 1912
Serripes pectinatus HEY. & LESS. 1963
Sphenacopus ferox ELLENB. 1983
S. bessieri ELLENB. 1983
S. flexipalmatus ELLENB. 1983
S. frischi ELLENB. 1984
Solidopus perissodactylus MOODIE 1930
Stenichnus yakiensis GILM. 1927
Strictipes regularis HEY. & LESS. 1963
 ***Synaptichnium** sp. CONTI et al. 1977

Tambachichnium schmidti MÜLLER 1954
Testudo duncani OWEN 1842
Thecodontichnus(?) sp. LEONARDI 1951
Therobematistes insolens ELLENB. 1983
Theriopezus tractabilis ELLENB. 1983
T. exicatus ELLENB. 1983
T. aequalis ELLENB. 1983
T. levis ELLENB. 1983
T. levior ELLENB. 1984
T. compactus ELLENB. 1984
T. minimus ELLENB. 1983
T. minusculus ELLENB. 1983
Theriodiscus lieudensis ELLENB. 1984
Therocephalopus leonardii CONTI et al. 1977
Tridactylchnium leonardii CONTI et al. 1977
Tridentichnus supaiensis GILM. 1927

Varanopus curvidactylus MOODIE 1929
V. didactylus MOODIE 1930
V. elrodi MOODIE 1929
V. impressus MOODIE 1929
V. langstoni SARJEANT 1971
V. palmatus MOODIE 1929
V. rigidus GAND 1987/89

3.2.2 Spätere Kombinationen

Die verfügbaren Namen der Gattungen und Arten wurden in weiteren Publikationen zu 82 Binomen kombiniert. Dabei handelte es sich neben begründeten Revisionen mitunter auch nur um formale Umgruppierungen.

Acibates sphaerodactylum (PABST 1895)
Amphisauroides minor (HEY. & LESS. 1963)
Anhomoichnium diversum (SCHMIDT 1959)
A. staigeri (SCHMIDTGEN 1927)
Anomalopus supaiensis (GILM. 1927)
A. kablikae (GEIN. & DEICHM. 1882)
Anthichnium salamandroides (GEIN. 1861)
A. tetradactylum (PABST 1897)
A. proclivis (HEY. & LESS. 1963)
Baropezia arizonae (GILM. 1926)
Batrachichnus delicatulus (LULL 1918)
B. salamandroides (GEIN. 1861)
Batrachichnus lyelli (HARKNESS 1851)
Chelichnus duncani (OWEN 1842)
C. bucklandi (JARD. 1850)
C. kablikae (GEIN. & DEICHM. 1882)
C. lyelli (HARKNESS 1851)
C. robustus (DELAIR 1966)
Devipes abrectus (HEY. & LESS. 1963)
Dimetropus leisnerianus (GEIN. 1863)
D. hicklingi (NOPCSA 1923)
D. antecursor (ELLENB. 1983)
D. talus (HEY. & MONT. 1980)

D. recurvidigitus (ELLENB. 1983)
Dromopus lacertoides (GEIN. 1861)
D. didactylus (MOODIE 1930)
D. plamatus (MOODIE 1929)
Eumekichnium gampsodactylum (PABST 1903)
E. lacertoides (GEIN. 1861)
E. pachydactylum (PABST 1900)
E. staigeri (SCHMIDTGEN 1927)
Folüpes caudatus (HEY. & LESS. 1963)
F. caudifer (FRITSCH 1895)
Gilmoreichnus hermitanus (GILM. 1927)
G. brachydactylus (PABST 1900)
G. kablikae (GEIN. & DEICHM. 1882)
Hardakichnium microdactylum (PABST 1897)
H. dolichodactylum (PABST 1900)
Herpetichnus acrodactylus (PABST 1895)
H. alternans (PABST 1900)
H. pabsti (NOPCSA 1923)
H. rubrum (NOPCSA 1923)
H. unguatus (PABST 1905)
Hyloidichnus. major (HEY. & LESS. 1963)
H. minor (HEY. & LESS. 1963)
H. microdactylus (PABST 1896)
Ichniotherium cottae (POHLIG 1885)
I. aequalis (HEY. & LESS. 1963)
I. leisnerianus (GEIN. 1863)
I. giganteum (HEY. & LESS. 1963)
Jacobiichnus caudifer (FRITSCH 1895)
Korynichnium sphaerodactylum (PABST 1895)
Laoporus ambiguus (JARD. 1853)
L. coloradensis (HENDERSON 1924)
L. dissimilis (HEY. & LESS. 1963)
L. dolloi (SCHMIDTGEN 1928)
L. gravis (SCHMIDT 1959)
L. merriami (GILM. 1926)
L. mildei (SCHMIDT 1959)
L. ollieri (ELLENB. 1983)
L. robustus (DELAIR 1966)
Limnopus haussei (SCHMIDT 1959)
L. regularis (HEY. & LESS. 1963)
L. waynesburgensis (TILTON 1931)
L. zeilleri (DELAGÉ 1912)
Moodieichnus didactylus (MOODIE 1930)
Nanipes delicatula (LULL 1918)
Notalacerta pentadactyla (GILM. 1927)
Palmichnus alternans (SCHMIDT 1959)
Parabaropus coloradensis (LULL 1918)
Pradoxichnium pallini (CONTI et al. 1977)
Procolophonichnium microdactylum (PABST 1896)
Protritonichnites lacertoides (GEIN. 1861)
Salichnium pectinatus (HEY. & LESS. 1963)
S. decessus (HEY. & LESS. 1963)
Serripes dolloi (SCHMIDTGEN 1928)
Sphaerodactylchnium cottae (POHLIG 1885)
Telichnus kablikae (GEIN. & DEICHM. 1882)
T. brachydactylus (PABST 1900)
Tetrapodichnus gigas (JARD. 1850)
T. pachypodus (GILM. 1927)
Varanopus microdactylus (PABST 1896)

3.2.3 Karbon-Arten

Arten, die primär aus dem Oberkarbon bzw. Pennsylvanian beschrieben worden waren, wurden im Perm in 9 Fällen bestimmt: *Anthracopus ellangowensis* LEIDY 1880, *Attenosaurus subulensis* ALDRICH 1930, *Cursipes dawsoni* MATTHEW 1903, *Dromillopus quadrifidus* MATTHEW 1905, *Dromopus*

agilis Marsh 1894, *Nanopus caudatus* MARSH 1894, *Pseudobradypus ortonii* MATTHEW 1903, *Quadropedia prima* ALDRICH 1930, *Salichnium becki* HAUB. 1970.

3.2.4 Trias-Arten

Arten, die primär aus der Trias beschrieben worden waren, wurden im Perm in 4 Fällen bestimmt: *Collettosaurus palmatus* (LULL 1942), *Dicynodontipus geinitzi* (HORNSTEIN 1876), *Eurichnus jenseni* LULL 1942, *Rhynchosauroides palmatus* LULL 1942 teste CONTI et al. 1977.

4 Bestandsaufnahme – Zwischenbilanz

Nach dem bisherigen Untersuchungsstand sind unter der Prämisse der anatomischen Relevanz an angemessen begründeten Ichnotaxa nur eine sehr geringe Anzahl zu nennen. Dieses limitierte Spektrum ist das Ergebnis der Studien des Verf. Diese Einschränkung ist hervorzuheben mit dem Hinweis darauf, dass jede Taxonomie subjektiv geprägt ist, nicht zuletzt durch individuelle Erfahrungen. Eine Begründung des jeweiligen Standpunktes und damit der Ergebnisse besteht in der behandelten Thematik in dem Ansatz und den Methoden der Untersuchungen. Diese sind im einzelnen das bereits diskutierte taxonomische Konzept und die Materialstudien. Letztere sind gerichtet auf das Studium beschriebener Typen und Originale, ergänzende Materialsammlung an publizierten Vorkommen und auf neue Entdeckungen. Die Aktivitäten sind damit selbst nach Jahrzehnten durchaus nicht als abgeschlossen anzusehen. So gibt es unbeantwortete Fragen, unklare Taxa und aus beiden resultieren weitere Aufgabenstellungen. Neben verbleibenden Revisionen sind das vor allem wünschenswerte Prospektionen in noch weniger Bereichen. Welche Bedeutung gerade diese Aufgaben haben, zeigen die bereits unter Punkt 2 erwähnten Arbeiten in den permischen Redbeds von New Mexico. Davon ging in den 1990er Jahren der Ansatz zu einem Umbruch in der Ichnologie der Tetrapoden aus (LUCAS & HECKERT 1995, LUCAS et al. 1998).

4.1 Die signifikanten Taxa

Für die Tetrapoden-Ichnofaunen des Perms werden die folgenden Taxa als signifikant angesehen. Zu den betreffenden Ichnogenera und -spezies werden Angaben zu den Vorkommen und zur Herkunft des jeweiligen Typus-Materials sowie von weiteren repräsentativen Nachweisen, mit knappen Erläuterungen zur Differenzierung gegeben, ergänzt mit Zitaten von neueren Beschreibungen und Abbildungen.

Amphisauropus latus und *A. imminutus* HAUBOLD 1970, Goldlauter und Oberhof Formation, Thüringer Wald, sowie in nahezu allen Vorkommen des Unteren Perm. Die fünfzehige Hand ist neben den Eindruckproportionen der entscheidende Unterschied zu *Batrachichnus-Limnopus*. GAND 1987: 115-122, Fig.

In vier problematischen Fällen erfolgte lediglich eine offene Bestimmung unter einer karbonischen und drei triassischen Ichnogenera: *Pseudobradypus* teste CONTI et al. 1977, *Thecodontichnus*(?) sp. LEONARDI 1951, *Synaptichnium* sp. CONTI et al. 1977 und *Chirotherium* sp. CONTI et al. 1977. In der Summe tritt eine etwas grössere Affinität zu Ichnofaunen des Oberkarbons hervor. Die Ursache ist in der Verteilung der bislang bekannten Vorkommen vorgegeben. Die überwiegende Mehrzahl liegt im Unteren Perm.

32-33; HAUBOLD 1996: 50-53, Abb. 12, 13; HAUBOLD & STAPF 1998; Fig. 3-4.

***Batrachichnus*:** *B. salamandroides* (GEINITZ 1861) und *B. delicatulus* (LULL 1918). Zusammen mit *Dromopus* ist *Batrachichnus* eine der häufigsten Fährten im Obersten Karbon und Unterperm. Eine artliche Unterscheidung ist nicht zu begründen. Vielschichtig ist die Synonymie wegen der außerordentlich hohen extramorphologischen Variabilität. *Batrachichnus* repräsentiert Fährten juveniler Temnospondylen, die größeren *Limnopus*-Formen repräsentieren sehr wahrscheinlich die adulten Stadien. GAND 1987: 74-98, Fig. 20-27; HAUBOLD et al. 1995a: 137-143, Fig. 1-6; 1996: 37-48, Abb. 4-10.

***Brontopus*:** *B. giganteus* HEY. & LESS. 1963 und *B. circagiganteus* GAND et al. 2000, Salagou Formation, La Lieude, Becken von Lodève. GAND 1987: 193; GAND et al. 2000: 33-38, Fig. 17-19.

***Chelichnus*:** *C. duncani* (OWEN 1842) *C. bucklandi* (JARDINE 1850) *C. gigas* JARDINE 1850 *C. titan* JARDINE 1853, Locharbriggs Sandstone, SW Schottland. In der Typusformation sind die primär beschriebenen Arten nur nach der Größe unterscheidbar. Das gilt ebenso für alle faziell gleichen Permorkommen. MORALES & HAUBOLD 1995; HAUBOLD 1996: 66-83, Abb. 3, 23-36; MCKEEVER & HAUBOLD 1996.

Dimetropus leisnerianus (GEINITZ 1863), Walchia-Schiefer, nördliches Sudeten-Becken, Tambach Formation, Thüringer Wald.

D. nicolasi GAND & HAUBOLD 1984, Tulieres-Lorais bis Rabejac Formation, Becken von Lodève, Robledo Mountain Formation, New Mexico. *D. antecursor* (ELLENBERGER 1983) und *D. recurvidigitus* (ELLENB. 1983), beide objektive Synonyme von *Planipes brachydactylus* GAND et al. 2000, Salagou Formation, La Lieude, Becken von Lodève. GAND 1987: 167-181, 190-191, Fig. 47-52; HAUBOLD et al. 1995a: 154, Fig. 23-24; HAUBOLD 1996: 53-54, Abb. 14-16; GAND et al. 2000: 33-39, Fig. 17-19.

Dromopus: *D. lacertoides* (GEINITZ 1861) und *D. agilis* MARSH 1894, eine artliche Differenzierung dieser häufigsten Form der Tetrapodenfährten im höchsten Oberkarbon und Unterperm sowie die Abgrenzung von *D. palmatus* (MOODIE 1929) = *D. didactylus* (MOODIE 1930), beide primär beschrieben aus der Choza Formation, Clear Fork Group, Texas, darf als widerlegt gelten (HAUBOLD & LUCAS 2000b). GAND 1987: 194-208, Fig. 59-63; HAUBOLD et al. 1995a: 145, Fig.11-16; 1996: 54-56, Abb. 18-22.

Erpetopus willistoni MOODIE 1929, Choza Formation, Clear Fork Group, Castle Peak, Texas. Die meisten in anderen Vorkommen als *Varanopus curvidactylus* bestimmten Formen sind subjektive Synonyme von *Erpetopus*. HAUBOLD & LUCAS 2000b.

Gilmoreichnus hermitensis (GILMORE 1927), Hermit Formation, Grand Canyon, Arizona, eine Unterscheidung weiterer Arten von *Gilmoreichnus* ist unklar. HAUBOLD et al. 1995a: 149, Fig. 16-21.

Hyloidichnus bifurcatus (GILMORE 1927), Hermit Formation, Grand Canyon, Arizona. *Hyloidichnus major* (HEY. & LESS. 1963), Rabejac Formation, Becken von Lodève. GAND 1987: 140-155, Fig. 38-42; HAUBOLD et al. 1995a: 145, Fig.8-10.

Ichniotherium cottae (POHLIG 1885), Tambach und Goldlauter Formation, Thüringer Wald, die meisten Nachweise dieser charakteristischen Form außerhalb des Thüringer Waldes sind fraglich. HAUBOLD 1996: Abb. 2; 1998: 7, Fig. 2-4; VOIGT & HAUBOLD 2000.

Limnopus: *L. cutlerensis* BAIRD 1965, Cutler Formation, Colorado und *L. zeileri* (DELAGE 1912), Tulières-Loiras und Viala Formation, Becken von Lodève. Die im Untereperm verbreiteten Formen von *Limnopus* sind spezifisch nicht befriedigend zu unterscheiden, vgl. *Batrachichnus*. BAIRD 1952; GAND 1985, 1987: 98-113, Fig. 28-30; HAUBOLD 1996: 48-50.

Macrochelichnus thaleri ELLENB. 1983, objektives Synonym *Merifontichnus thalerius* GAND et al 2000, Salagou Formation, La Lieude, Becken von Lodève. GAND 1987: 193; GAND et al 2000 : 24-33, Fig. 12-14.

Pachypes dolomiticus LEONARDI et al. 1974, Val Gardena Formation, Dolomiten, N Italien, CONTI et al. 1977: 21, Fig. 12, Pl. 3.

Paradoxichnium problematicum MÜLLER 1959, Zechstein, Randfazies, bei Ronneburg, Thüringen. *P. radeinensis* CEOLONI et al. 1986: 54, Fig. 11-14, Val Gardena Formation, N-Italien.

Paranomodontipus ollieri ELLENB. 1983, objektives Synonym *Lunapes ollierorum* GAND et al. 2000, Salagou Formation, La Lieude, Becken von Lodève. GAND 1987: 193, GAND et al 2000: 12-23, Fig. 6-9.

Rhynchosauroides pallini CONTI et al. 1977: 27, Fig. 16, Pl. 4, Val Gardena Formation, N Italien.

Tambachichnium schmidtii MÜLLER 1954, Tambach Formation, Thüringen. HAUBOLD 1998: 13, Fig.7.

Varanopus curvidactylus MOODIE 1929, Choza Formation, Clear Fork Group, Castle Peak, Texas. *Varanopus microdactylus* (PABST 1896), Tambach und Oberhof Formation, Thüringer Wald. HAUBOLD 1998: 11, Fig. 6; HAUBOLD & LUCAS 2000b.

4.2 Ichnofaunen stratigraphischer Komplexe, Vorkommen und Formationen

Die nach regionalen und stratigraphischen Gesichtspunkten zu Komplexen zusammengefassten permischen Ichnofaunen weisen nach hinreichend charakterisierbarem Fundmaterial von den zuvor genannten Taxa folgenden Bestand auf (Tab. 2).

Unteres Perm - Rotliegend, Wolfcamp, Leonard

Das Alter dieser Ichnofaunen kann durch marine Begleithorizonte in New Mexico und Texas als Artinsk und Kungur belegt werden, (LUCAS et al. 1995, 1998, HAUBOLD & LUCAS 2000a,b).

Charakteristische Vorkommen: Thüringer Wald bis Tambach Formation; Saar-Nahe-Becken bis Standenbühl Formation; Becken von Lodève bis Rabejac Formation; Permbecken in der Provence bis Pradineaux, Mitau und Motte Formation; in den Südalpen die Collio Formation; in New Mexico, Arizona, Colorado die Abo, Robledo Mountain, Sangre de Cristo, Hermit und Cutler Formation; im westlichen Zentral-Texas die Choza Formation; mit dem Nachweis der Ichnogenera *Batrachichnus*, *Limnopus*, *Amphisauropus*, *Dromopus*, *Hyloidichnus*, *Erpetopus*, *Varanopus*, *Gilmoreichnus*, *Dimetropus*.

Teilweise liegen in diesem stratigraphischen Abschnitt auch die Coconino, DeChelly, Cornberg, Locharbriggs und Hopeman Sandstein-formationen. Allerdings sind die *Chelichnus*-Fährten aufgrund der faziellen Besonderheiten anatomisch und stratigraphisch nicht signifikant. Ausnahmen sind Befunde von *Dromopus* im DeChelly Sandstone und ein mit *Paradoxichnium* vergleichbarer Eindruck im Hopeman Sandstone. Das zeigt die horizontal und vertikal weite Verbreitung der *Chelichnus*-Ichnofazies ist im Perm.

Hohes Unterperm bis basales Oberperm, Alter Ufa – Kazan

Das einzige Vorkommen, welches sich in diesen stratigraphischen Bereich einstuft lässt, ist La Lieude im Becken von Lodève, Salagou Formation. Auf einer ausgedehnten Fläche liegen in Playa Fazies Formen vor, die mit denen anderer Ichnofaunen im Perm kaum verglichen werden können. In Anlehnung an ELLENBERGER (1983) und GAND et al. (1997, 2000) handelt es sich um vier bislang problematische Ichnogenera *Brontopus*, *Dimetropus* (*Eocynodontipus*, *Pseudopithecopus* = *Planipes*), *Macrochelichnus* = *Merifontichnus* und *Paranomodontipus* = *Lunapes*.

Tab. 2: Übersicht zur Verbreitung der 19 signifikanten Gattungen permischer Tetrapodenfährten.

Geologisches Alter	Weit verbreitete Formen	Nachweise regional begrenzt
Oberes Perm etwa Tatar		<i>Pachypes</i> , <i>Paradoxichnium</i> , <i>Rhynchosauroides</i> , cf. <i>Dicynodontipus</i>
Ufa - Kazan	<i>Chelichnus</i>	<i>Brontopus</i> , <i>Dimetropus/Planipes</i> , <i>Macrochelichnus/Merifontichnus</i> , <i>Paranomodontipus/Luneapes</i> ,
Unteres Perm bis Artinsk/Kungur	<i>Chelichnus</i> , <i>Batrachichnus</i> , <i>Limnopus</i> , <i>Amphisauropus</i> , <i>Dromopus</i> , <i>Hyloidichnus</i> , <i>Erpetopus</i> , <i>Varanopus</i> , <i>Gilmoreichnus</i> , <i>Dimetropus</i>	<i>Ichniotherium</i> <i>Tambachichnium</i>

Oberes Perm, Alter Tatar

Die Ichnofauna der Val Gardena Formation in den Südalpen und ein Ausnahmenvorkommen in der Zechsteinrandfazies bei Ronneburg in Ostthüringen enthalten als markante Formen *Pachypes*, *Paradoxichnium*, *Rhynchosauroides* und cf. *Dicynodontipus*.

4.3 Zur anatomischen Interpretation, die Fährtentiere

Die Korrelation der Ichnofaunen, bzw. der einzelnen Ichnotaxa mit den nach Skelettresten bekannten Tetrapoden sollte eine weitere wesentliche Seite der Untersuchung und Analyse von Fährten sein. Tatsächlich steht dieser Aspekt aber wegen vielseitiger Unsicherheiten stets etwas im Hintergrund. Grundsätzlich handelt es sich bei Skeletten und Fährten auch um zwei unterschiedliche Potentiale des Fossilbelegs und zwei, auch taxonomisch separate Felder. Die Kombination von skelettanatomischen und ichnologischen Daten ist gleichsam eine dritte Ebene der paläontologischen Forschung. Diese kann hier nur anhangsweise behandelt werden. Die Basis der Interpretation bilden seitens der Fährten optimale, anatomisch repräsentative, komplette Eindrucksbilder der Autopoden und die Fährtenmuster. Seitens der Skelette sind es die Anatomie der Hände und Füße sowie die Körperproportionen, bei letzteren Rumpf und Extremitäten. Auf die bekannten Skelettdaten der in Tab. 3 genannten Gruppen kann hier verwiesen werden. Dabei ist eine weitgehende Einheitlichkeit in den Körperproportionen sowie den Hand- und Fußskeletten im Rahmen jeder Gruppe, also innerhalb der Ordnungen bis Familien vorgegeben (vgl. SUMIDA 1997). Auch wenn real der anatomische Beleg primär auf einer bestimmten Gattung und Art beruht, ist dieser bei der Relation zu den Ichnofossilien durch die größere Gruppe repräsentiert. Im Perm könnte eine direkte Relation Ichnotaxon – anatomische Spezies zwar in Grenzfällen denkbar sein, diese hat aber in der Realität nachgeordnete Bedeutung. Denn Ichnofossilien und Skelettfunde von Tetrapoden weisen im Perm eine wechselnde aber meist deutliche räumliche sowie fazielle und oft auch eine zeitliche Distanz auf.

Das bedeutet, zusammen mit der Fixierung morphologischer Ähnlichkeiten sind auch stratigraphische und paläogeographische Relationen wichtig. Für die nach Skeletten bekannten Gruppen liegen aus dem Perm grundlegende Daten zu den potentiellen Fährtenenerzeugern mit den Übersichten von BERMAN et al. (1997) und LUCAS (1998) vor. Im Unteren Perm sind etwa bis zum Leonard bzw. Artinsk die in Tab. 3 als Erzeuger der Fährten genannten Gruppen terrestrischer Tetrapoden belegt. Von den Temnospondylen kommen *Eryops* und zugehörige juvenile Stadien für *Limnopus* und *Batrachichnus* in Betracht. *Seymouria* und *Diadectes* sind wahrscheinlich die Äquivalente von *Amphisauropus* und *Ichniotherium*. Sehr überzeugend erweist sich die Korrelation der frühen Diapsida, Araeoscelidae, zu *Dromopus* und *Tambachichnium*. Dagegen kann nur allgemein eine Beziehung der „Pelycosauria“ wie Eothyridae, Ophiacodontidae und vielleicht Haptodontiden sowie der Protorothyrididae und Captorhinidae zu *Hyloidichnus*, *Gilmoreichnus*, *Erpetopus* und *Varanopus* fixiert werden, da für alle diese Gruppen recht ähnliche Proportionen der Autopoden vorgegeben sind. Zu den anderen Pelycosauriern und Eupelycosauriern (Caseidae, Edaphosauridae und Sphenacodontidae) sollte man eigentlich gut erkennbare Fährten erwarten. Doch ist nur mit *Dimetropus* ein Vertreter der Sphenacodontiden gesichert. Ob und welche Pelycosaurier oder Synapsiden in *Chelichnus* zu sehen sind, kann wegen der ichnofaziell bedingten extramorphologischen Einflüsse auf die Überlieferung der Eindrücke nicht entschieden werden.

Im höheren Unterperm bis zum basalen Oberperm sind entwickelte Synapsiden, und bereits Therapsiden in zunehmendem Maße die wichtigen Elemente, auch in den Ichnofaunen. Im Oberen Perm liegen vor allem weiter entwickelte Synapsiden und Diapsiden vor, ferner Parareptilien, deutlich reduziert ist der Anteil von „Amphibien“. Eine detailliertere Zuordnung, wie sie im Unteren Perm möglich ist, kann wegen der seltenen Vorkommen von Fährten nicht erfolgen.

Tab. 3:

Interpretation der taxonomisch signifikanten Tetrapoden-Fährten aus dem Perm: die 18 Gattungen, mit wichtigen Arten. Die Autoren der Arten sind nur genannt, wenn sie vom Autor der Gattung abweichen.

Ichnotaxon (Gattung , Art)	Anatomische Interpretation
<i>Batrachichnus</i> WOODWORTH 1900 <i>B. salamandroides</i> (GEINITZ 1861) <i>Limnopus</i> MARSH 1894 <i>L. zeilleri</i> (DELAGE 1912) <i>L. cutlerensis</i> BAIRD 1965	Temnospondyli
<i>Amphisauropus</i> HAUBOLD 1970 <i>A. latus</i> , <i>A. imminutus</i>	Seymouriamorpha
<i>Ichniotherium</i> POHLIG 1895 <i>I. cottae</i> (POHLIG 1892)	Diadectidae
<i>Dromopus</i> MARSH 1894 <i>D. lacertoides</i> (GEINITZ 1861) <i>Tambachichnium</i> MÜLLER 1954 <i>T. schmidti</i>	Araeoscelidia
<i>Erpetopus</i> MOODIE 1929 <i>E. willistoni</i> <i>Varanopus</i> MOODIE 1929 <i>V. curvidactylus</i> , <i>V. microdactylus</i> (PABST 1896) <i>Hyloidichnus</i> GILMORE 1927 <i>H. bifurcatus</i> , <i>H. major</i> (HEY. & LESS. 1963) <i>Gilmoreichnus</i> HAUBOLD 1970 <i>G. hermitensis</i> (GILMORE 1927)	Captorhinomorpha – Pelycosauria (Protorothyrididae und Captorhinidae - Eothyridae, Ophiacodontidae, ? Haptodontidae)
<i>Dimetropus</i> ROMER & PRICE 1941 <i>D. leisnerianus</i> (GEINITZ 1863) <i>D. nicolasi</i> (GAND & HAUBOLD 1984)	Eupelycosauria, Sphenacodontidae
<i>Chelichnus</i> JARDINE 1850 <i>C. duncani</i> (OWEN 1842)	Synapsida
<i>Brontopus</i> HEY. & LESS. 1963 <i>Macrochelichnus</i> ELLENB.1983/ <i>Merifontichnus</i> GAND et al.2000 <i>Paranomodontipus</i> ELLENB.1983/ <i>Luneapes</i> GAND et al.1995	Therapsida
<i>Paradoxichnium</i> MÜLLER 1959 <i>P. problematicum</i> , <i>P. radeinense</i> CEOLONI et al 1986 <i>Rhynchosauroides</i> MAIDWELL 1911 <i>R. pallini</i> CONTI et al. 1977	Eosuchia -Neodiapsida
<i>Pachypes</i> LEONARDI et al. 1974 <i>P. dolomiticus</i>	Pareiasauria

In den Tetrapoden-Ichnofaunen ist bei dem hier dargelegten taxonomischen Stand ein ausgeprägt kosmopolitischer Charakter erkennbar (HUNT & LUCAS 1998, HAUBOLD & LUCAS 2000a,b), wie dies in vergleichbarem und zunehmendem Maße auch die Skelettfunde der für die Entstehung der Fährten in Betracht gezogenen Gruppen erkennen lassen. Die Deutung der Fährten bietet sogar umgekehrt ergänzende Informationen zur Verbreitung bestimmter Ordnungen bis Familien terrestrischer Tetrapoden. Das betrifft in besonders breitem Umfang die Redbeds des Unteren Perm. Für Europa und Nordamerika kann durch den Nachweis identischer Ichnotaxa von New Mexico bis Süd-, Mittel- und vielleicht sogar bis Osteuropa und darüber hinaus bis Südamerika von einer weitgehend identischen Tetrapodenfauna ausgegangen werden.

Dank

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft hat die Studien an permischen Tetrapodenfährten seit den 1990er Jahren gefördert. Für Diskussionen, auch in Verbindung mit Materialstudien und Geländearbeiten dankt Verf. P. ELLENBERGER, Montpellier, G. GAND, Dijon, S. G. LUCAS, Albuquerque, N. MARIOTTI und U. NICOSIA, Rom.

Literatur

- ANDREAS, D. & HAUBOLD, H. (1975): Die biostratigraphische Untergliederung des Autun (Unteres Perm) im mittleren Thüringer Wald.- *Schriftenr. geol. Wiss.*, **3**: 5-86; Berlin.
- AVANZINI, M., CEOLONI, P., CONTI, M. A., LEONARDI, G., MANNI, R., MARIOTTI, N., MIETTO, P., MURADO, C., NICOSIA, U., SACCI, E., SANTI, G. & SPEZZAMONTE, M. (2000): Tetrapod footprints as key elements of the Permo-Triassic continental biochronology.- Special Issue Brescia Mus. Nat. Sci. (Contrib. Internat. Congr. „The Continental Permian.“ Sept. 1999, Brescia, Italy).
- BAIRD, D. (1952): Revision of the Pennsylvanian and Permian footprints *Limnopus*, *Allopus* and *Baropus*.- *J. Paleont.*, **26**: 832-840; Tulsa, Okl.
- BAIRD, D. (1965): Footprints from the Cutler Formation.- *U.S. Geol. Surv. Prof. Pap.*, **503**: 47-50; Washington.
- BERMAN, D. S., SUMIDA, 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).
- CEOLONI, P., CONTI, M.A., MARIOTTI, N. & NICOSIA, U. (1986): New Late Permian tetrapod footprints from southern Alps.- *Mem. Soc. Geol. Ital.*, **34**: 45-65; Roma.
- CEOLONI, P., CONTI, M. A., MARIOTTI, N., MIETTO, P. & NICOSIA, U. (1988): Tetrapod footprint faunas from southern and central Europe.- *Z. geol. Wiss.*, **16**: 895-906; Berlin.
- CONTI, M. A., LEONARDI, G., MARIOTTI, N. & NICOSIA, U. (1977): Tetrapod footprints of the Val Gardena Sandstone (North Italy). Their paleontological, stratigraphic and paleoenvironmental meaning.- *Palaeontogr. Italica*, **70**, n.ser. 40: 1-79; Roma.
- ELLENBERGER, P. (1983): Sur la zonation ichnologique du Permien moyen (Saxonien) et du Permien inferieur (Autunien) du bassin de Lodève (Hérault).- *Compt. Rend. Acad. Sci.*, **297**, ser.2: 553-558; Paris.
- ELLENBERGER, P. (1984): Donnees complementaires sur la zonation ichnologique du Permien du Midi de la France (Bassins de Lodève, Saint-Affrique et Rodez).- *Compt. Rend. Acad. Sci.*, **299**, ser. 2: 581-586; Paris.
- FICHTER, J. (1976): Tetrapodenfährten aus dem Unterrotliegenden (Autun, Unter-Perm) von Odernheim/Glan.- *Mainzer geowiss. Mitt.*, **5**: 87-109; Mainz.
- FICHTER, J. (1983a): Tetrapodenfährten aus dem saarpfälzischen Rotliegenden (?Ober-Karbon-Unter-Perm; Südwest-Deutschland) 1.- *Mainzer geowiss. Mitt.*, **12**: 9-121; Mainz.
- FICHTER, J. (1983b): Tetrapodenfährten aus dem saarpfälzischen Rotliegenden (?Ober-Karbon-Unter-Perm; Südwest-Deutschland) 2.- *Mainzer naturwiss. Archiv*, **21**: 125-186; Mainz.
- FICHTER, J. (1984): Neue Tetrapodenfährten aus den saarpfälzischen Standenbühl-Schichten (Unter-Perm; SW-Deutschland).- *Mainzer naturwiss. Archiv*, **22**: 211-229; Mainz.
- GAND, G. (1985): Significations paléobiologique et stratigraphique de *Limnopus zeilleri* dans la partie nord du bassin Permien de Saint-Affrique (Aveyron, France).- *Geobios*, **18**: 215-227; Lyon.
- GAND, G. (1987): Les traces de vertébrés tétrapodes du Permien francais.- Thèse de Doctorat d etat ès Sciences Naturelles, Université de Bourgogne, Edition Centre des Ciencias de la Terre, 341 S.; Dijon.
- GAND, G. (1993): La palichnofaune de vertébrés tétrapodes du bassin permien de Saint-Affrique (Aveyron): comparaisons et conséquences stratigraphiques.- *Geologie de la France* 1, 1993: 41-56; Paris.
- GAND, G., DEMATHIEU, G. & BALLESTRA, F. (1995): La palichnofaune de vertébrés tétrapodes du Permien Supérieur de l'Estérel (Provence, France).- *Palaeontographica*, **A 235**: 97-139; Stuttgart.
- GAND, G., GARRIC, J., DEMATHIEU, G. & ELLENBERGER, P. (2000): La palichnofaune de vertebres tetrapodes du Permien Superieur du Bassin de Lodève (Languedoc – France). - *Palaeovertebr.*, **29**: 1-81; Montpellier.
- GAND, G. & HAUBOLD, H. (1984): Traces de vertébrés du Permien du bassin de Saint-Affrique (Description, datation, comparaison avec celles du bassin de Lodève).- *Rev. Géol. méditerranéenne*, **11** (4): 321-348; Marseille.
- GAND, G. & HAUBOLD, H. (1988): Permian tetrapod footprints in Central Europe, stratigraphical and palaeontological aspects.- *Z. geol. Wiss.*, **16**: 885-894; Berlin.
- GAND, G., KERP, H., PARSONS, C. & MARTINZ-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**: 295-318; Villeubanne.
- GILMORE, C. W. (1926): Fossil footprints from the Grand Canyon.- *Smithson. Miscell. Coll.*, **77** (9): 1-41; Washington.
- GILMORE, C. W. (1927): Fossil footprints from the Grand Canyon. II.- *Smithson. Miscell. Coll.*, **80** (3): 1-78; Washington.
- GILMORE, C. W. (1928): Fossil footprints from the Grand Canyon. III.- *Smithson. Miscell. Coll.*, **80** (8): 1-16; Washington.
- HAUBOLD, H. (1970): Versuch der Revision der Amphibien-Fährten des Karbon und Perm.- *Freiberger Forsch.-Hefte*, **C 260**: 83-117; Leipzig.
- HAUBOLD, H. (1971): Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium.- *Encyclopedia of Paleoherpitology*, **18**: 1-124; Stuttgart.
- HAUBOLD, H. (1973): Die Tetrapodenfährten aus dem Perm Europas.- *Freiberger Forsch.-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 (Saale).
- HAUBOLD, H. [ed.] (1997): Workshop - Ichnofacies and Ichnotaxonomy of the Terrestrial Permian.- Abstracts and Papers. (21 Beiträge, 61 S., Zusammengestellt in Vorbereitung des Workshops als Diskussionsgrundlage)
- HAUBOLD, H. (1998): The Early Permian tetrapod ichnofauna of Tambach, the changing concepts in ichnotaxonomy.- *Hallesches Jahrb. Geowiss.*, **B 20**: 1-16; Halle (Saale).
- 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., LOCKLEY, M. G., HUNT, A. P. & LUCAS, S. G. (1995b): Lacertoid footprints from Permian dune sandstones, Cornberg and DeChelly Sandstones.- *New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.*, **6**: 235-244; Albuquerque.
- HAUBOLD, H. & LUCAS, S. G. (1999a): Early Permian tetrapod tracks: Preservation, taxonomy and euramerican distribution.- *Int. Congress „The Continental Permian of the Southern Alps and Sardinia (Italy). Regional Reports and general Correlations“*, 15.-25. Sept. 1999, Abstracts: 36-37; Brescia.

- HAUBOLD, H. & LUCAS, S. G. (1999b): The Lower Permian tetrapod track fauna of New Mexico: Stratigraphic equivalent of comparable red-bed tracks.- Abstracts, J. Vertebr. Paleont., **19** (3): A49-A50.
- HAUBOLD, H. & LUCAS, S. G. (2000a): Early Permian tetrapod tracks: Preservation, taxonomy and eurasian distribution.- Special Issue Brescia Mus. Nat. Sci. (Contrib. to Int. Congress „The Continental Permian“ September 1999 in Brescia, Italy)
- HAUBOLD, H. & LUCAS, S. G. (2000b): Tetrapod footprints of the Choza Formation, Clear Fork Group, Lower Permian, Texas.- J. Paleont., **75**: Tulsa, Okl.
- 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 (Saale).
- HEYLER, D. (1984): *Margennipes pansioti*, n.g. n.sp.; empreinte d und vertébré tétrapode dans l Autunien supérieur du bassin d Autun.- Bull. Soc. Hist Nat. d Autun, **111**: 27-36; Autun.
- HEYLER, D. & MONTENAT, C. (1980): Traces de pas de vertebres du Permien du Var. Interet biostratigraphique.- Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., ser. 4, C. **4**: 407-451; Paris.
- HEYLER, D. & LESSERTISSEUR, J. (1963): Pistes de tétrapodes Permians dans la région de Lodève (Hérault).- Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., ser. C, Sci. de la Terre, **11**: 125-220; Paris.
- 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.
- HUNT, A. P., LUCAS, S. G., HAUBOLD, H. & LOCKLEY, M. G. (1995): Early Permian (late Wolfcampian) tetrapod tracks from the Robledo Mountains, south-central New Mexico.- New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull., **6**: 167-180; Albuquerque.
- JARDINE, W. (1850): Note to Mr. Harkness paper „On the position of the impressions of footsteps in the Bunter Sandstone of Dumfriesshire“.- Ann. Mag. Nat. Hist., **6**: 208-209; London.
- JARDINE, W. (1853): The Ichnology of Annandale.- 17 p.; Edinburgh.
- KUHN, O. (1963): Ichnia Tetrapodorum.- Foss. Catal. I, **101**: 1-176; s-Gravenhage.
- LOCKLEY, M., HUNT, A. & MEYER, C. A. (1994): Vertebrate tracks and the ichnofacies concept: implications for palaeoecology and palichnostratigraphy.- In: DONOVAN, S. K. [ed.]: The Palaeobiology of Trace Fossils.- 241-268; Chichester (Wiley).
- LOCKLEY, M. G., HUNT, A. P., HAUBOLD, H. & LUCAS, S. G. (1995): Fossil footprints in the DeChelly Sandstone of Arizona: with paleoecological observations on the ichnology of dune facies.- New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull., **6**: 225-233; Albuquerque.
- LUCAS, S. G. & HECKERT, A. B. [eds.] (1995): Early Permian footprints and facies.- New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull., **6**: II + 1-301; Albuquerque.
- LUCAS, S. G., ANDERSON, O. J., HECKERT, A. B. & HUNT, A. P. (1995): Geology of Early Permian tracksites, Robledo Mountains, south-central New Mexico.- New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull., **6**: 13-38; Albuquerque.
- LUCAS, S. G., ESTEP, J. W. & HOFFER, J. M. [eds.] (1998): Permian Stratigraphy and Paleontology of the Robledo Mountains, New Mexico.- New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull., **12**: 1-98; Albuquerque.
- MACDONALD, J. P. (1984): Earth's First Steps.- XIV + 290 p.; Boulder, Co. (Johnson Printing).
- MACDONALD, J. P. (1985): History of the discovery of fossil footprints in southern New Mexico, USA.- New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull., **6**: 1-11; Albuquerque.
- MCKEEVER, P. M. & HAUBOLD, H. (1996): The reclassification of vertebrate trackways from the Permian of Scotland and related forms from Arizona and Germany.- J. Paleont., **70** (6): 1011-1022; Tulsa, Okl.
- MOODIE, R. L. (1929): Vertebrate footprints from the Red Beds of Texas.- Amer. J. Sci., **97**: 352-368.
- MOODIE, R. L. (1930): Vertebrate footprints from the Red Beds of Texas II.- J. Geol., **38**: 548-565.
- 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.
- NOPCSA, F. (1923): Die fossilen Reptilien.- Fortschr. Geol. Paläont., **2**: 1-210; Berlin
- OWEN, R. (1842): Report on British fossil reptiles. 2.- Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci., **1841**: 60-204; London.
- PABST, W. (1895): Thierfährten aus dem Rotliegenden.- Z. deutsche geol. Ges., **47**: 570-576; Berlin.
- PABST, W. (1896): Thierfährten aus dem Oberrotliegenden.- Z. deutsche geol. Ges., **48**: 638-643, 808-820; Berlin.
- PABST, W. (1897): Thierfährten aus dem Oberrotliegenden.- Z. deutsche geol. Ges., **49**: 701-712; Berlin.
- PABST, W. (1900): Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten in dem Rotliegenden Deutschlands.I.- Z. deutsche geol. Ges., **52**: 48-63; Berlin.
- PABST, W. (1905): Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten in dem Rotliegenden Deutschlands.II.- Z. deutsche geol. Ges., **57**: 1-14 und 361-379; Berlin.
- PABST, W. (1908): Die Tierfährten in dem Rotliegenden Deutschlands.- Nova Acta Leopoldina, **89**: 315-480; Halle.
- 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.
- SCHMIDT, H. (1959): Die Cornberger Fährten im Rahmen der Vierfüßler-Entwicklung.- Abh. Hessisches LA Bodenforsch., **28**: 1-137; Wiesbaden.
- SCHULT, M. F. (1995): Vertebrate trackways from the Robledo Mountains Member of the Hueco Formation, south-central New Mexico.- New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull., **6**: 115-126; Albuquerque.
- SUMIDA, S. S. (1997): Locomotor features of taxa spanning the origin of amniotes.- In: SUMIDA, S. S. & MARTIN, K. L. M. [eds.]: Amniote Origins: Completing the Transition to Land.- 353-398; San Diego (Academic Press).
- VOIGT, S. & HAUBOLD, H. (2000): Analyse zur Variabilität der Tetrapodenfährte *Ichniotherium cottaie* aus dem Tambacher Sandstein (Rotliegend, Unterperm, Thüringen).- Hallesches Jahrb. Geowiss., **B 22**: 17-58; Halle.

Anschrift des Autors:

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