

## Die dinosauroiden Fährten *Parachirotherium* – *Atreipus* – *Grallator* aus dem unteren Mittelkeuper (Obere Trias: Ladin, Karn, ?Nor) in Franken

### *The dinosauroid trackways Parachirotherium – Atreipus – Grallator from the lower Middle Keuper (Upper Triassic: Ladinian, Carnian, ? Norian) of Frankonia (Germany)*

Mit 16 Abbildungen und 1 Tabelle

HARTMUT HAUBOLD & HENDRIK KLEIN

**Zusammenfassung:** Aus dem Benker, Ansbacher und Coburger Sandstein von Nord-Bayern wurden die im Grundmuster tridactylen Fußindrücke bzw. Fährten analysiert unter Berücksichtigung vergleichbarer Funde aus der unteren Newark Supergroup in Pennsylvania. Es ist nachzuweisen, dass die bipeden Fährten des tridactylen, mesaxonischen Fußtyps *Grallator* aus den quadrupeden Fährten mit pentadactylen Fußindrücken vom Typ *Parachirotherium* hervorgehen. Den Übergang zwischen beiden bildet der quadripede und tridactyle Typ *Atreipus*. In dem tiefsten Niveau, Benker Sandstein, kommen, kontrolliert von Gangart und Überlieferung, alle drei Typen im Verlauf gleicher Fährten vor. In den höheren Niveaus, Ansbacher und Coburger Sandstein sowie in der Newark Supergroup bis zur Passaic Formation, dominiert *Grallator*; im Verlauf der Fährten können aber immer noch Handindrücke beobachtet werden, die Übergänge zu *Atreipus* zeigen. *Parachirotherium* - *Atreipus* - *Grallator* erweisen sich als ichnologisch-evolutive Sequenz. Erzeuger dieser Fährten waren Dinosauriformes bis frühe Dinosauria. Ab Ladin (Benker Sandstein bzw. Land Vertebrate Faunachron Berdyankian) und besonders im Karn (Ansbacher und Coburger Sandstein bzw. Otischalkian) kann die Herausbildung von Bipedie und Tridactylie der Dinosauria dokumentiert werden. Aus den Übergängen ergeben sich grundlegende ichnotaxonomische Fragestellungen, welche der traditionellen Separation von Ichnoenera und -spezies entgegenstehen.

**Abstract:** Footprints and trackways of the tridactyl pattern from the Benker, Ansbacher and Coburger Sandstein of Northern Bavaria have been reinvestigated through reference to comparable specimens from the lower Newark Supergroup of Pennsylvania. It is evident that the bipedal trackways of the tridactyl mesaxonian track-type *Grallator* derives from quadrupedal trackways with tetradactyl pes imprints of the *Parachirotherium* Type. The transition between both is represented by the quadrupedal and pentadactyl type of *Atreipus*. In the lowest track-bearing horizon, the Benker Sandstein, all three types occur along the same trackways, controlled by gait and preservation. In the higher horizons, the Ansbacher and Coburger Sandstein, as well in the Newark Supergroup up to the Passaic Formation, *Grallator* becomes dominant. However, along these trackways can be observed again partial manus imprints that show a potential transition to *Atreipus*. *Parachirotherium* - *Atreipus* - *Grallator* represent an ichnologic-evolutionary sequence. The originators of these trackways were Dinosauriformes to early Dinosauria. Beginning with the Ladinian (Benker Sandstein, resp. land vertebrate faunachron Berdyankian) and in particular during the Carnian (Ansbacher and Coburger Sandstein, resp. Otischalkian) the origin of bipedalism and tridactylism of the early dinosaurs can be documented. From the demonstrated transitions result principal ichnotaxonomic questions that contradict the traditional separation of ichnoenera and ichnospecies.

## 1 Einleitung

Die fluviatilen Sandsteinhorizonte des Mittleren Keupers bieten sedimentologisch günstige Voraussetzungen für die Überlieferung von Tetrapodenfährten. Nach ersten Berichten solcher Funde im Rahmen der Kartierungen Ende des 19. Jahrhunderts folgten wenige Beschreibungen aus dem Benker Sandstein (HAARLÄNDER 1938), Kieselsandstein (OBERMEYER 1912), Blasensandstein (WEISS 1934, HAARLÄNDER 1938,

KUHN 1936, 1937 und RÜHLE v. LILIENSTERN 1939) und Stubensandstein (v. HUENE 1935, 1943). In einer nächsten Phase erschienen weitere Einzelarbeiten angeführt von BEURLEN (1950), REHNELT (1950) und HELLER (1952). In den Übersichten von HAUBOLD (1971a,b, 1984, 1986) sind nach dem publizierten Stand als mutmaßliche Fährten von Archosauriern bzw. frühen Dinosauriern die Ichnoenera

*Brachychirotherium*, *Chirotherium*, *Gwyneddichnium*, *Parachirotherium* (*Dinosaurichnium*), *Thecodontichnus*, *Anchisauripus* und *Coelurosaurichnus* aufgelistet worden. Aus dem oberen Mittelkeuper, Stubensandstein der Umgebung von Stuttgart, stammen die von HADERER (1990, 1996) als *Grallator* beschriebenen Fußabdrücke. Die Bewertung des Materials aus dem unteren Mittelkeuper war ohne nähere Untersuchung bisher recht unklar. Dass es sich um bedeutsame Funde handelt, zeigten schon die beiden letzten Arbeiten von WEISS (1976 und 1981) und die Entdeckung des Fährtentyps *Atreipus* durch OLSEN & BAIRD (1986). An sieben Lokalitäten in Formationen der unteren Newark Supergroup stellten OLSEN & BAIRD an tridactylen *Grallator*-ähnlichen Eindrücken Handeindrücke fest, die etwa ein Jahrhundert lang übersehen worden waren. Eine vergleichbare Form hatte HELLER (1952) als *Coelurosaurichnus metzneri* aus dem Ansbacher Sandstein beschrieben und den Handeindruck als Fußabdruck einer anderen Form angesehen. Nach dem von HELLER publizierten Foto bestimmten OLSEN & BAIRD die Form als *Atreipus metzneri*. Übersehen wurde jedoch, dass bereits WEISS (1976) eine ähnliche Form aus dem Benker Sandstein abgebildet hatte. In der Beschreibung erwähnt WEISS die überraschend fein erhaltenen Abdrücke der Hände,

die teilweise von den grösseren Fußabdrücken übertreten sind. Die Beobachtung bezog sich auf eine längere Fährte, die nach seiner Deutung ein „bipeder tridactyler Saurier ... wohl ein Procompsognathide“ hinterlassen hat. Durch die Handeindrücke wird der bipede Procompsognathide, also ein Theropode zumindest partiell quadruped. An den tridactylen Fußabdrücken erwähnte WEISS überdies den mitunter sichtbaren I. Zeh (Hallux) und diskutierte kurz die Entwicklung vom fünfzehigen zum dreizehigen Fuss. Diese beginnt nach der Ausbildung bei *Parachirotherium* mit der Reduktion von Zeh V und setzt sich dann nach der 1976 beschriebenen Form mit der Reduktion von Zeh I fort. Aus diesen knappen Berichten wird deutlich, welches interessante Material in den Fährten des Keupers, namentlich aus dem Benker Sandstein zu Fragen der Entstehung der tridactylen Struktur des Fusses und des bipeden Ganges der Dinosaurier, vermutlich der Theropoden vorliegt.

Studien an Keuper-Fährten wurden zunächst mit der Revision der Typen von *Brachychirotherium* (KARL & HAUBOLD 1998, 2000) aufgenommen und gelten hier dem Komplex der Formen *Parachirotherium* - *Dinosaurichnium* - *Atreipus*. Neben dem bisher bekannten Material wurden auch ergänzende Funde der letzten Jahre einbezogen.

## 2 Zur Stratigraphie und den Fährtenhorizonten

Die stratigraphische Position der Sandsteine mit Nachweisen von Tetrapodenfährten reicht von dem basalen Gipskeuper bis in den oberen Sandsteinkeuper, das entspricht in der von BEUTLER (1999) vorgeschlagenen Formationsgliederung dem Bereich von der Grabfeld- bis zur Arnstadt- bzw. Löwenstein-Formation (Tabelle 1). In der vorliegenden Untersuchung stehen die Sandsteinhorizonte mit Funden von solchen Fährten im Vordergrund, die unter den Namen *Atreipus*, *Coelurosaurichnus*, *Grallator* und *Parachirotherium* beschrieben worden sind. Das betrifft im nordbayrischen Raum, Franken, den Benker, Ansbacher und Coburger Sandstein. Von zentralem Interesse ist das Alter der Horizonte, ihre Korrelation mit der Triasgliederung. Der **Benker Sandstein**, randliches Faziesäquivalent der Myophorienschichten (SCHRÖDER u.a. 1998), an der Basis des Gipskeupers bzw. der Grabfeld-/Benk-Formation liegt nach einigen Angaben im unteren Karn (BEUTLER 1998), korrekt aber noch im Ladin, da die Basis des Karn entweder im Bereich der Acrodus-Bank an der Basis der unteren Estherien-schichten oder sogar erst an der Basis der oberen Estherien-schichten liegt (KOZUR 1999: 712, 722). Auch nach anderen Autoren markiert die Acrodus-Bank die tiefstmögliche Lage der Ladin/Karn-Grenze (URLICHS & TICHY 1998), da die Bleiglanzbank nach Myophorien im oberen Ladin liegt. Unterhalb der Bleiglanzbank ist das unter Punkt 4.2 behandelte Vorkommen bei Benk nach SCHRÖDER (1982) und LEITZ & SCHRÖDER (1985) einzustufen. Für den Schilfsandstein der Stuttgart-Formation zeigen Ostrakoden Jul an, also mittleres Karn (KOZUR 1999).

Ableitet davon liegen die hangenden Horizonte, **Ansbacher** bis **Coburger Sandstein**, vermutlich im Tural, höheres Karn. Mitunter wird die Position des Coburger Sandsteins uneinheitlich dargestellt: im oberen Karn oder im tiefen Nor. Nach bislang unveröffentlichten palynologischen Studien liegt die Grenze Karn/Nor jedoch in den Heldburgschichten, also über dem Coburger Sandstein (mündl. Mitt. von B. SCHRÖDER, Bochum).

Bezogen auf die Land-Vertebrate-Faunachrons (LVF) von LUCAS (1999) deutet sich für die Abfolge Benker bis Coburger Sandstein eine Korrelation mit dem Berdyankian, Otischalkian und, fraglich, mit dem Adamanian an. Entscheidend ist zunächst die gesicherte Lage des Schilfsandsteins im Otischalkian. Der **Coburger Sandstein** als Teil des sedimentären Komplexes Lehrbergschichten, Kieselsandstein und Blasensandstein gehört nach der Verbreitung von *Metoposaurus* und *Palaeorhinus* nach LUCAS (1999) noch in das Otischalkian. Das Adamanian fehlt vermutlich in der Keupersequenz. Jedenfalls bestätigt sich auch danach karnisches Alter für den Coburger Sandstein. Da der Benker Sandstein als sandige Faziesvertretung der Myophorienschichten deutlich älter als der Schilfsandstein ist, entspricht er dem Berdyankian oder einem noch nicht fixierten LVF zwischen dem Berdyankian und dem Otischalkian (LUCAS 1998: 363). Das Alter ist tiefes Karn oder, wie oben begründet, oberes Ladin.

Die Korrelationen haben Bedeutung für die Interpretation der betrachteten Fährten in Relation zum Alter der ersten Dinosaurier. Die bislang vollständigsten

Skelettfunde der frühesten Dinosaurier *Herrerasaurus*, *Eoraptor* und *Pisanosaurus* aus der Ischigualasto Formation (Argentinien) werden als oberes Karn datiert (ROGERS et al. 1993). Damit korrespondieren die Nachweise ähnlicher Formen in der unteren Chinle Group (New Mexico) wie *Caseosaurus* und *Camposaurus* (HECKERT & LUCAS 1999). Nach Skelettfunden ist das synchrone Erscheinen der ersten

Dinosaurier im oberen Karn in weiten Teilen der Pangaea fossil belegt (HECKERT & LUCAS 1999). Dinosaurierartige Fährten sind somit im Ladin bis Karn, also im Bereich des Übergangs Mittlere-Obere Trias grundsätzlich zu erwarten, und es erscheint angezeigt, diese auf ihren Informationsgehalt zur ergänzenden Kenntnis der Verbreitung und Lokomotionsweise früher Dinosaurier zu prüfen.

**Tab. 1:**

Die Gliederung von Gipskeuper und Sandsteinkeuper unter Berücksichtigung der diskutierten **Fährtenhorizonte** sowie die Korrelation zur Triasgliederung und den Land-Vertebrate-Faunachrons L-V-F. Erläuterung im Text, vgl. auch Abb. 2.

Abschnitte und Formationen		Schichtglieder	Trias-Stufen	L-V-F	
Sandsteinkeuper	Arnstadt-Fm.	Trossingen-Fm.	NOR	Apachean	
		Löwenstein-Fm.			Revueltian
	Weser-Fm.	Mainhardt-Fm.		KARN	?Adamanian
		Hassberge-Fm.			
Gipskeuper	Steigerwald-Fm.	Tuval	?Berdyankian		
	Stuttgart-Formation	Jul			
	Grabfeld-/Benk-Formation	Cordevol			
		Benker Sandstein	LADIN		

### 3 Zur Kenntnis von Dinosaurier-Fährten in der Oberen Trias

Relativ zahlreiche Vorkommen mit diversen Dinosaurier-Fährten sind in der höheren Obertrias, im Nor und Rhät bekannt. Diese liegen teilweise in Europa (Wales, Norditalien, Schweiz und Frankreich), vor allem aber in den unteren Newark Serien und in der Chinle Group in Nordamerika sowie in der Molteno und unteren Elliot Formation in Südafrika. Im engeren Verbreitungsgebiet des Keupers sind derartige Nachweise im Nor-Rhät weniger häufig. Eine gewisse Konzentration liegt vielmehr im tieferen Abschnitt vor, wie bereits dargelegt. Für das Verständnis dieser Assoziationen aus dem Karn und teilweise frühen Nor sind einige ausgewählte Ichnogenera und Vorkommen von Bedeutung, deren Kenntnisstand zunächst behandelt werden soll.

#### *Coelurosaurichnus*

Es ist eine Sammelgattung bipeder Fährten mit tridactylen Füsseindrücken aus der Mittleren und Oberen Trias. Eine einheitliche Diagnose der unter *Coelurosaurichnus* beschriebenen Formen und ihre Differenzierung gegenüber anderen Gattungen der sog. Anchi-sauripodidae (*Anchisauripus*, *Grallator*) ist nur selten möglich. Nach der Überprüfung des Typusmaterials zu *Coelurosaurichnus* HUENE, 1941 haben LEONARDI & LOCKLEY (1995) festgestellt, dass es sich um ein jüngeres Synonym von *Grallator* E. HITCHCOCK,

1858 handelt. Durch die Einführung von *Coelurosaurichnus toscanus* aus der Ob. Trias vom Monte Pisano, Provinz Pisa, schuf HUENE eine Duplikation welche unser Verständnis für Theropodenfährten für mehr als ein halbes Jahrhundert verwirrt hat. Die erneute Untersuchung des Originals zeigt, dass die Form nicht korrekt illustriert und beschrieben worden ist. Das Typusmaterial ist auf einer Platte von bleigrauem, laminiertem und leicht metamorphem Tonstein erhalten. HUENE hat die Länge von Zeh IV überbewertet und die Länge vom Hypex und dem Winkel zwischen Zeh II und III entstellt. Damit schuf er einen nicht existierenden Morphotyp. Real ist *Coelurosaurichnus* ein Synonym von *Grallator* und kommt über dies in Schichten vor, in denen grallatoride Fährten häufig sind (LOCKLEY & MEYER 2000: 95-96). Abgesehen von der formalen Problematik zu *Coelurosaurichnus toscanus*, ist es aber nach wie vor weder geklärt, ob alle tridactylen Fährten aus der höheren Trias in Europa zu *Grallator* gehören, noch wie sie von dem typischen *Grallator* unterschieden sind. Wie unter den nächsten Formen und im Ergebnis dieser Arbeit zu zeigen ist, kann diese Frage derzeit nicht befriedigend beantwortet werden. Unter *Grallator* lassen sich die im weiteren Sinne tridactylen Fährten in der Trias jedenfalls nicht widerspruchlos zusammenfassen.

### ***Parachirotherium***

Die Namen *Dinosaurichnium postchirotherioides* REHNELT, 1950 beziehen sich auf die dinosauroiden Merkmale und die Fünfzehigkeit bei stratigraphisch jüngerem Alter im Vergleich zu den Chirotherien des Buntsandsteins. REHNELT (1950: 29f.) hat zwei Fußindrücke von 14 cm Länge beschrieben. In der selben Arbeit behandelte REHNELT einen dreizehigen Eindruck und benannte diesen *Dinosaurichnium schlehenbergense*. Erzeuger sollte wegen der Dreizehigkeit ein höher spezialisierter Dinosaurier sein. Als Verursacher von *D. postchirotherioides* hat der Autor dagegen *Plateosaurus* erwogen. *Parachirotherium* - für *D. postchirotherioides* REHNELT, 1950 - ist nach KUHN (1958: 22) und HAUBOLD (1971a: 64) wie folgt charakterisiert: Fußendruck digitigrad, alle Zehen schlank, Zeh III am längsten, II und IV kürzer und gleichlang, Zehen I und V von der Gruppe II-IV isoliert. Zeh V teilweise gekrümmt weit hinten liegend, Zeh I von den übrigen im Eindruck deutlich isoliert, teilweise fehlend. Handeindruck und Fährte unbekannt.

Die Eindruckmorphologie von *Parachirotherium* erschien nach der Erstbeschreibung problematisch. Allerdings liegt aus der Mittleren Trias als *Sphingopus* eine ähnliche Form vor. Mit *Thecodontichnus* und *Agialopus* wurden beide unter den sog. Parachirotheriidae (HAUBOLD 1969) zusammengefasst und ließen eine Deutung als ornithosuchide Pseudosuchier oder ursprüngliche Saurischier denkbar erscheinen (HAUBOLD 1984). Bedeutsam und gleichsam als Anstoß zu weiteren Studien erwies sich im Jahr 1997 die Auffindung des Typus von *P. postchirotherioides* in der Sammlung Eicken in Bayreuth. Die Fläche zeigt die charakteristischen pentadactylen Füße und die Handeindrücke, die schon REHNELT (1950) mit Vorbehalt erwähnt hat, ohne sie in Verbindung mit den Füßen darzustellen.

### ***Coelurosaurichnus* und *Anchisauripus***

Aus der sandigen Randfazies des oberen Muschelkalkes, stratigraphisches Alter Anis/Ladin, haben DEMATHIEU (1979), DEMATHIEU & GAND (1972) und COUREL & DEMATHIEU (1976) unter *Coelurosaurichnus perriauxi*, *C. largentierensis*, *C. sabinensis* und *Anchisauripus bibractensis*, später auch zu *Grallator* gestellt, vom östlichen und südöstlichen Rand des französischen Zentralmassivs die bisher ältesten tridactylen Fußindrücke beschrieben und als Dinosaurier interpretiert. Nach DEMATHIEU (1989) hat man 21 Fährten mit 80 Eindrücken beobachtet. Unterschiede zwischen *Coelurosaurichnus* und *Grallator* (= *Anchisauripus*) sieht DEMATHIEU in den Proportionen der Zehen. *Grallator* zeigt eine deutliche Verlängerung von Zeh III gegenüber den Zehen II und IV. Bei allen Formen können teilweise Handeindrücke festgestellt werden. Bislang hat man aber noch keine Beziehung zu *Atreipus* diskutiert. In den Assemblages der Fährten sandsteine am Zentralmassiv kommt ferner *Sphingopus* vor, früher in Verbindung mit *Parachirotherium* betrachtet (vgl. oben). *Sphingopus* ist *Chirotherium* sehr ähnlich, zeigt im Unterschied dazu

allerdings einen dominanten Zeh III. Zeh I erscheint im Fußendruck von *Sphingopus* nur noch mit der Klauenspitze, ist aber nicht rückwärtig verlagert. Damit ist in der Fußmorphologie das tridactyle Grundmuster weniger ausgeprägt als bei *Parachirotherium*.

### ***Atreipus***

Die Diagnose nach OLSEN & BAIRD (1986: 62) lautet für Atreipodidae + *Atreipus*: Habituell quadrupede Fährten, Fuß 9 cm bis 14 cm lang, tulpenförmig mit ovalen bis zirkulären Metatarsalphalangen-Polstern von Zeh II und IV; Zeh III am längsten. Relative Proportionen sehr ähnlich denen von *Grallator*. Distale Phalangen-Polster oft nicht von den mehr proximalen separiert. Hallux auch bei sehr tiefen Eindrücken nicht überliefert. Hand klein digitigrad, tridactyl oder tetradactyl, Zeh III am längsten, gefolgt von II, IV und I als kürzesten Zeh. Olsen & Baird nennen als Verbreitung im östlichen Nordamerika oberes Karn bis mindestens mittleres Nor, sowie in Europa den Ansbacher Sandstein des unteren Mittelkeupers. SZAJNA & SILVESTRI (1996) erweitern die Nachweise in dem Newark Becken bis in das untere Rhät. Ferner erwähnen LOCKLEY & HUNT (1995) *Atreipus* in der Chinle Group im westlichen Nordamerika. *Atreipus* (Abb. Y) wird als ein charakteristischer Fährtentyp angesehen, verschieden von *Grallator* und aufgrund der quadrupeden Fährte ist die Affinität zu Theropoden nicht eindeutig (LOCKLEY et al. 1998: 188).

### ***Grallator: Atreipus***

Die Untersuchung einer grossen Fläche mit ca. 2000 Eindrücken in unteren Newark Schichten im Culpeper Basin, nördliches Virginia, führt WEEMS (1987, 1992) zu der Erkenntnis, dass frühere Bearbeiter subtile Unterschiede an tridactylen Fährten überbewertet haben. Die meisten Formen liegen im Bereich der morphologischen Variation von nur 3 Ichnogenera, insbesondere von *Grallator*. Zugleich betont WEEMS (1992), dass die Arten von *Atreipus* perfekt mit den Proportionen von *Grallator* übereinstimmen. Allein mit dem Nachweis eines Handeindrucks ist *Atreipus* von *Grallator* zu unterscheiden. Weems kritisiert an der Deutung bei OLSEN & BAIRD (1986) die Feststellung, wonach Handeindrücke „falsch“ für Theropoden seien und stellt die Frage, welche Zehen in den Handeindrücken von *Atreipus* vorliegen, I bis III oder II bis IV. Im Ergebnis spricht ein Handeindruck angeblich nicht gegen die Deutung als Theropoden. Die Persistenz von *Grallator* und das Fehlen von *Atreipus* in höheren Newark Schichten sind ein möglicher Hinweis auf zunehmend bipede Tendenz. Jedenfalls bewertet Weems *Atreipus* nach der Datelage als Synonym von *Grallator*. Alle Formen bis 230 mm Fußlänge gehören danach zu *Grallator*. Die Eindrücke sind deutlich länger als breit mit subparallelen Zehen II-IV, bei relativer Tendenz zu Bipedie und moderatem bis deutlich kursorischem Habitus. *Grallator* bestätigt der Autor als Fährten kleiner primitiver Theropoden. Im Unterschied dazu bezeichnet WEEMS mittelgroße Formen, Fußlängen 100 bis 130

mm als *Kayentapus*, bei denen die Zehen II bis IV deutlich divergieren, es sind angeblich primitive carnivore Theropoden. Die klassischen *Eubrontes*-Formen haben Fußlängen von 200 bis 450 mm. Derartige Proportionen kennt man von den Füßen bei Theropoden und Prosauropoden, so dass eine Deutung offen bleibt. SZAJNA & SILVESTRI (1996) geben im Newark Becken für *Atreipus* eine Verbreitung für die gesamte Lockatong Formation und in der Passaic Formation bis zum Niveau von Furnace Hill im Ukrainian Member an. Das entspricht etwa dem höheren Nor oder bereits dem Rhät. In den höchsten Fährtenhorizonten der Trias trifft man dann in der Passaic Formation nur noch auf tridactyle Fußabdrücke ohne Hände, also *Grallator*. Dieser ist im Niveau von Friendship Home, Exeter County, Pennsylvania, noch mit *Brachychirotherien* assoziiert. In keinem Falle unterscheidet sich jedoch die Eindruckmorphologie der Füße von *Atreipus* und *Grallator*. Dies kann hier mit der Dokumentation von Belegen aus Vorkommen in der Lockatong und Passaic Formation von Pennsylvania aufgezeigt werden (Abb. 5). In einzelnen Fällen ist bei Fußabdrücken auch Zeh I überliefert.

#### ***Banisterobates***

Bei *B. boisseaui* FRASER & OLSEN, 1996 ist nach der Diagnose der Autoren die Fährte quadruped, der Fuß tetradactyl, allerdings mit sehr reduziertem Zeh I. So erscheint der Fußabdruck im wesentlichen mesaxonisch, Zeh III ist gegenüber den Zehen II und IV am längsten. Der winzige Handeindruck ist undeutlich, lässt aber drei sehr kurze Zehen erkennen. Bei einer Länge der Füsseindrücke von 25 mm, ohne Eindruck des relativ undeutlichen Metapodium sind es sogar nur 18 mm und einer Stridelänge von 122 mm. Die Handeindrücke liegen im Verlauf der Fährte weiter außerhalb als die Fußabdrücke, lateral von den Fußzehen III bzw. IV. Für die nähere Deutung diskutieren Verf. das Vorhandensein von Fußzeh I (Hallux) und den Nachweis des Handeindrucks. Nach diesen Anhaltspunkten favorisieren Verf. Ornithopoden als Verursacher, sie schließen aber Theropoden nicht grundsätzlich aus. Im Vergleich zu *Atreipus*, ebenfalls tridactyl und mit Handeindrücken, liegt bei *B. boisseaui* am Fuß der I. Zeh im Eindruck vor.

Zu dem inzwischen von *Atreipus* und *Parachirotherium* bekannten Formenspektrum lassen sich jedoch keine nennenswerten Unterschiede erkennen. Die Besonderheiten von *Banisterobates* reduzieren sich auf die sehr geringe Grösse des Erzeugers.

#### ***Grallator - Brachychirotherium***

Im oberen Karn bis mittleren Nor kennt man in den Newark Becken Assemblages mit *Brachychirotherium*, *Apatopus*, *Rhynchosauroides* und den dinosaurierartigen Taxa *Atreipus* und *Grallator* (BAIRD 1957, HAUBOLD 1986). Die angeblich älteste Fährtenfauna der Obertrias im Osten Nordamerikas beschreiben OLSEN & HUBER (1998) aus der Pekin Formation in North Carolina, stratigraphisches Alter Tuval (oberes Karn). Es bietet sich formal eine Beziehung zu den ersten Saurischiern und Ornithischiern dieses Alters

an. OLSEN & HUBER berufen sich deshalb in diesem Zusammenhang auf die primitiven Proportionen des Fußes von *Herrerasaurus* mit langen Zehen I und IV. Der Fuß von *Herrerasaurus* und der resultierende Eindruck sollen angeblich mehr einem *Brachychirotherium* als einem *Grallator* gleichen. Das dazu vorgelegte Material von pentadactylen Eindrücken aus der Pekin Formation und die Argumentation der Autoren ignoriert allerdings die fundamentalen Differenzen von *Brachychirotherium* und *Grallator*. Natürlich trifft es zu, dass eine Fauna im Karn nach Alter und Zusammensetzung eine vermittelnde Stellung zwischen Assemblages der Mittel- und Obertrias hat. Damit gehören aber im Tuval gefundene Fährten nicht notwendig zu Dinosauriern.

#### ***Grallator***

Konzentriert auf die Typen und das begleitende Material aus Schichten eines engen Zeitintervalls im Hettang der Hartford/Deerfield Becken haben OLSEN et al. (1998) die klassischen Ichnogenera *Eubrontes*, *Anchisauripus* und *Grallator* analysiert. Im Ergebnis können alle in einem Ichnogenus vereinigt werden, da die Unterschiede zwischen den Typen im Rahmen der Ausbildung der gesamten Ichnofauna als allometrische Variationen der Proportionen erklärbar sind. Soweit derzeit mit osteometrischen Vergleichen möglich, können die Fährten Theropoden zugeordnet werden. Die Diagnosen der drei Gattungen zeigen die Problematik der Abgrenzung solcher tridactyler Eindrücke und bipeder Fährten.

***Eubrontes***: Grosse, über 25 cm lange bipede, funktionell tridactyle Eindrücke mit relativ kurzem Zeh III, breiter Fuß mit selten eingedrücktem Hallux. Winkel der äusseren Zehen 25° bis 40°.

***Anchisauripus***: Mittलगrosse, 15 bis 25 cm lange bipede, funktionell tridactyle Eindrücke. Zeh III reicht relativ weiter nach anterior als bei *Eubrontes* aber nicht so weit wie bei *Grallator*. Fuß schlanker als bei *Eubrontes* aber nicht so schlank wie bei *Grallator* (Verhältnis Länge zu Breite etwa 2). Hallux selten eingedrückt. Winkel der äusseren Zehen 20° bis 35°.

***Grallator***: Kleine, bis 15 cm lange bipede, funktionell tridactyle Eindrücke. Zeh III reicht relativ weiter nach anterior als bei *Eubrontes* und *Anchisauripus*. Fuß schlanker als bei *Eubrontes* und *Anchisauripus* (Verhältnis Länge zu Breite etwas größer als 2). Hallux selten eingedrückt. Winkel der äusseren Zehen 10° bis 30°.

Da in der Oberen Trias die bislang bekannten tridactylen Eindrücke 15 cm Länge meist nicht übertreffen, wären alle als *Grallator* zu bestimmen. Nur in dem Niveau der oberen Passaic Formation, Friendship Home Site in Pennsylvania nahe der Trias-Jura Grenze, kennt man ein Spektrum von 5 cm bis 22 cm (Abb. Y). In den älteren Horizonten der Newark Becken liegen die GröÙen bei 5 cm bis 9 cm (SZAJNA & SILVESTRI 1996).

Ein eindrucksvolles Beispiel dokumentierten GATESY et al. (1999) von Theropoden-Fährten aus dem Nor-Rhät von Grönland, welche, kontrolliert von der

Konsistenz des Substrats, sehr unterschiedliche Erhaltung zeigen. Das eine Extrem zeigt optimal erhaltene *Grallator*-Eindrücke, das andere Extrem zeigt tetradactyle, teilweise verlängerte Formen mit erheblicher Variation der Zehenbilder, Zeh III kann durch sekundäre Einflüsse sehr viel länger erscheinen. Erklärbar wird auch die rotierte Position des erst bei tiefen Eindrücken sichtbaren Zeh I. Eine rotierte Hallux-artige Lage von Zeh I ist somit nachweislich ein Scheineffekt. Erklärungen für die extremen Variationen an den extramorphologisch veränderten Eindrücken ergeben sich nach GATESY et al. (1999) für die Fährten aus der Obersten Trias Ostgrönlands und auch nach AVANZINI (1998) für *Grallator* aus dem Untersten Jura von Norditalien anhand von Serienschnitten in 5 mm Abstand.

Aus der vergleichenden Analyse der zuvor behandelten Beschreibungen der sehr ähnlichen bis identischen Formen wird folgendes deutlich: Die ersten dinosaurierhaften bzw. dinosauroiden Formen sind an den tridactylen mesaxonischen Proportionen des zentralen Fußbereiches erkennbar. Das sind die Zehen II bis IV mit Zeh III als längstem Zeh. Die Zehen I und V sind zunehmend lateral und rückwärtig verlagert sowie reduziert, sie erscheinen immer weniger im Eindruck. Neben diesen an den Fußindrücken sichtbaren Verän-

derungen wird der Gang zunehmend biped. Handeindrücke können im Verlauf der Fährten fehlen. Derartige Übergangsformen kennt man vom Grenzbereich Anis-Ladin bis zum Nor. Bereits mit den ersten Nachweisen begann die Schwierigkeit der taxonomischen Differenzierung, wie sie übrigens für alle tridactylen, mesaxonischen Dinosaurierfährten zutrifft (FARLOW & LOCKLEY 1993, RASKIN-GUTMAN et al. 1997). Charakteristisch ist im Grunde nur, in welchem Maße die lateralen Fußzehen und die Handeindrücke noch an den Fährten beteiligt sind. Ein Faktor, welcher zusätzlich irritiert, ist die teilweise ähnliche Ausbildung unvollständig überlieferter Chirotherien. So zeigen die Fußindrücke von *Chirotherium barthi* und *C. sickleri* (HAUBOLD 1971b, 1984) eine Tendenz zur Tridactylie und werden immer wieder als dinosaurierhaft bewertet, besonders dann, wenn die relativ kleinen Handeindrücke übersehen werden. Bei korrekter Betrachtung sind die Chirotherien jedoch stets signifikant. Der komplexe Formenwandel der Fußindrücke recht unterschiedlicher morphologischer Gruppen von Archosaurierfährten ist sogar stratigraphisch nachvollziehbar kontrolliert. Ab Anis-Ladin bis zum Ende der Trias sind diverse und stets charakteristische Chirotherien mit dinosauroiden Fährten und schließlich mit wirklichen Dinosaurierfährten assoziiert.

## 4 Die Fährten im unteren Mittelkeuper

### 4.1 Übersicht zum Kenntnisstand

Auf der vorangehenden Grundlage sollen die äquivalenten Fährten aus dem unteren Mittelkeuper betrachtet werden. Alle Funde stammen aus Horizonten des Benker bis Coburger Sandsteins in Nord-Bayern, die stratigraphisch im oberen Ladin, Karn und nach einigen Autoren eventuell noch im tiefen Nor einzustufen sind (vgl. Tab. 1). Aus dem Schrifttum ergibt sich ein Bestand an beschriebenen bzw. benannten Formen mit folgender Verteilung, bei originalen Beschreibungen ist die Autorschenschaft mit genannt und bei Gattungen in Klammern die primäre Version.

**Benker Sandstein:** *Coelurosaurichnus (Dinosaurichnium) schlehenbergensis* (REHNELT, 1950), *C. kronbergeri* REHNELT, 1959, *C. arntzeniusi* REHNELT, 1983, *Coelurosaurichnus* sp. REHNELT, 1959, *Parachirotherium (Dinosaurichnium) postchirotherioides* (REHNELT, 1950); sonstige - *Brachychirotherium* sp. WEISS, 1981, *Chirotherium* sp. WEISS, 1981, *Synaptichnium* sp. WEISS, 1981, *Gwyneddichnium minor* und *Rhynchosauroides* sp.

**Ansbacher Sandstein:** *Atreipus (Coelurosaurichnus) metzneri* (HELLER, 1952) sowie *Chirotherium wondrai* HELLER, 1952.

**Blasensandstein:** *Coelurosaurichnus (Dinosaurichnium) schlauersbachense* (WEISS, 1934) sowie *Aetosauripus schlauersbachensis* WEISS, 1934.

**Coburger Sandstein:** *Coelurosaurichnus kehli* BEURLEN, 1950, *C. moeni* BEURLEN, 1950; sonstige *Thecodontichnus* sp. BEURLEN, 1950, *Brachychirotherium hassfurtense* BEURLEN, 1950 *B. thuringiacum*

(RÜHLE v. LILIENSTERN, 1939) und *Rhynchocephalichnus franconicus* HELLER, 1958. WERNEBURG (1998) bestimmt einen Einzelfund als *Grallator* sp.

An den Fährten aus den untersuchten Sandsteinhorizonten bestätigt sich erneut die Erfahrung, wie abhängig die Bestimmungen vom Umfang des Materials sein können. Solange relativ wenig Material vorliegt, scheinen diverse Eindruck- und Fährtentypen erkennbar zu sein, und diese repräsentieren offenbar separate Ichnotaxa. Mit Zunahme der Funde, also erweiterten Beobachtungen von Eindrücken auf größeren Flächen und der Freilegung längerer Fährten ändert sich die Situation dann grundlegend. Im Rahmen der Studien im Keuper waren die Verf. mit einer Entwicklung des Kenntnisstandes in zwei Stufen konfrontiert, ohne damit einen Endstand erreicht zu haben. Im Kontrast zu der Phase der traditionellen Erstbeschreibungen vor Jahrzehnten bleibt deshalb auch zunächst die nähere Bestimmung offen.

Stufe 1:

Auf Flächen des Benker Sandsteins konnten im Verlauf von Fährten alle Übergänge von

- pentadactylen Fusseindrücken in Verbindung mit Handeindrücken zu
- tetra- bis tridactylen Fußindrücken zusammen mit Handeindrücken bis zu
- tetra- bis tridactylen Fußindrücken ohne Handeindrücke entdeckt werden.

Nach bisherigen Erkenntnissen folgte daraus eine Bestimmung als

a) *Parachirotherium*,

b) *Atreipus* und

c) „*Coelurosaurichnus*“ bzw. *Grallator*

im Verlauf gleicher Fährten. Es resultierte die Arbeitshypothese, dass in dem tiefsten Sandsteinhorizont die Tendenz zu Tridactylie und Bipedie in einem frühen Stadium vorliegt. In den nächst höheren, also stratigraphisch jüngeren Horizonten, dem Ansbacher und Coburger Sandstein schienen die Funde die Herausbildung der Tridactylie und Bipedie zu bestätigen. Im Ansbacher Sandstein lag mit *Atreipus metzneri* (HELLER) das Stadium tridactyler Fusseindrücke mit Handeindrücken vor, und im Coburger Sandstein schließlich mit „*Coelurosaurichnus*“ das Stadium tridactyler Fusseindrücke vor, welches bei fehlenden Handeindrücken dem bipeden Typ des klassischen *Grallator* entsprach. Diese Situation hatte sich im Rahmen der Aufnahme des Materials aus dem Coburger Sandstein in mehreren Sammlungen im Zuge der Revision von *Brachychirotherium* gezeigt.

Stufe 2:

Diese erste Arbeitshypothese war jedoch zu korrigieren. Seit 1999 haben Verf. die Aktivitäten in den stratigraphisch jüngeren Coburger Sandstein verlagert. Dabei fanden sich auf den Flächen neben den tridactylen Fusseindrücken vereinzelt zugehörige Handeindrücke. Mitunter zeigen die Fusseindrücke sogar den I. Zeh, so dass im Coburger Sandstein im Verlauf von Fährten Übergänge von *Atreipus* zu *Grallator* vorliegen. Allerdings kann man im Coburger Sandstein einen deutlich höheren Anteil des tridactylen und bipeden *Grallator*-Stadiums feststellen. Der Fährtenbeleg bestätigt somit die zunehmend obligatorische bipede Gangart von Tieren mit funktionell tridactylen Füßen. Der Übergang ist in der Tendenz in dem Zeitabschnitt oberes Ladin, Karn und eventuell bis tiefes Nor, vom Benker zum Coburger Sandstein, belegt. Neben der bereits überwiegend bipeden Gangart realisieren die betreffenden dinosauroiden Tiere im Karn bzw. Anfang Nor aber immer wieder auch partiell quadrupede Gangart. Deutet man die Formen als Dinosaurier, so haben diese den Übergang zur Bipedie zu diesem Zeitpunkt also keinesfalls abgeschlossen, vor allem aber ist die Frage einer Abgrenzung der Fährten-Gattungen schwieriger als je zuvor. Dazu kommt die Tatsache, dass sich in dem vorliegenden Material nun auch mehrere tridactyle Formen von Fußindrücken finden, welche frühere Bearbeiter wie BEURLEN und WEISS veranlasst hatten, breite und schmalere „*Coelurosaurichnus*“ Formen als Arten zu separieren.

## 4.2 Beschreibung

Von dem untersuchten Material sollen ausgewählte Exemplare beschrieben werden, sie befinden sich in folgenden Sammlungen, vorangestellt die im Text verwendeten Abkürzungen:

NHMS - Naturhistorisches Museum Schleusingen

NKMB - Naturkunde-Museum Bamberg

NMC - Naturkundemuseum Coburg

SKF - Sammlung Klein, Berg

UEN - Paläontologisches Institut, Universität Erlangen-Nürnberg

UMOB (SE, SZ) - Urwelt-Museum Oberfranken

Bayreuth (Sammlung Eicken, Sammlung Zapf).

Ausgewählte Exemplare aus der Newark Supergroup in Pennsylvania, USA, stammen aus

CM - Carnegie Museum Pittsburg, und

SMP - State Museum of Pennsylvania Harrisburg.

Die ermittelten Maße betreffen im wesentlichen die Fußindrücke, wobei Länge und Breite jeweils parallel bzw. rechtwinklig zu Zeh III ermittelt wurden. Zur Vergleichbarkeit von pentadactylen sowie tetradactylen zu tridactylen Eindrücken erfolgt Bezug auf die Zehengruppe II-IV, deren Längen-Breiten Verhältnis und den Winkel der Zehennachsen. Die Länge schließt die Eindrücke der Metatarsal-Phalangenpolster von Zeh II und IV ein. Neben der Länge (Zehengruppe II-IV) sind unter „Gesamtlänge“ auch Zeh I und V berücksichtigt. Zur Vereinfachung wird von Fuß- und Handeindrücken gesprochen, auch dann, wenn deren Ausgüsse an der Unterseite von Sandsteinbänken vorliegen. Zur Lage der Vorkommen und ihrer stratigraphischen Position s. Tabelle 1 sowie Abb. 1 und 2.

### 4.2.1 Benker Sandstein südöstlich Bayreuth

Südöstlich Bayreuth, im Gebiet der Bodenmühle, ist der Benker Sandstein als Faziesvertretung der höheren Myophorienschichten unterhalb der Estherienschichten bzw. unterhalb der Corbula-Bank aufgeschlossen (Abb. 2). Der hier gefundene Typus von *Parachirotherium postchirotherioides* (REHNELT, 1950), UMOB-SE (Abb. 3 und 9 G), besteht aus zwei pentadactylen Fußindrücken, Gesamtlänge jeweils 130 mm. Dazu gehören Handeindrücke, die etwa 50 mm erreichen. Obwohl je ein linker und rechter Fuß gleicher Größe vorliegen, gehören diese vermutlich nicht zu einer Fährte, wie dies zunächst erscheinen mag. An beiden Füßen liegen, von der Zehengruppe II-IV seitlich und rückwärts abgesetzt, ein markanter Zeh I (Hallux) und der als verlängerte Ferse ausgebildete Zeh V. Distal ist Zeh V vermutlich sekundär auswärts gebogen. Die Länge der Zehengruppe II-IV liegt bei 90 mm, das Verhältnis Länge:Breite bei 1,6, der Zehwinkel II-IV beträgt 40°. Wichtige Merkmale sind die *Grallator*-artige Zehengruppe II-IV in Verbindung mit den etwas separiert eingedrückten Zehen I und V sowie die Hände.

Als Bestätigung der Morphologie des Typus von *P. postchirotherioides* sind Exemplare aus neueren Aufsammlungen an dem gleichen Vorkommen bedeutsam, SKF 91, 97, 101 (Abb. 9) und 103. Auf den größeren Flächen liegen teilweise Fährten vor, Stridelängen 64 cm und 68 cm bei Schritt winkeln von 165° bis 167°. Die Gesamtlänge der Füße auf SKF 101 beträgt 120 mm, Zeh I liegt seitlich separiert und

Zeh V in Fersenposition hinter der Gruppe II-IV. Deren Länge misst 90 mm, Länge:Breite 1,5 und der Zehenwinkel II-IV beträgt 40°. Kleine Eindrücke von Händen liegen jeweils kurz vor Fußzeh III. Auf der größeren Fläche SKF 97 zeigen sich im Verlauf einer Fährte Übergänge von pentadactylen zu tridactylen Fußindrücken. Dieser Befund belegt zusammen mit der Übereinstimmung zu diversen isolierten tridactylen Fußindrücken auf SKF 90, 92, 93 und den früher von REHNELT (1950, 1959, 1983) unter *Coelurosaurichnus* beschriebenen Stücken, dass die bisherige Differenzierung verschiedener Ichnotaxa zurückhaltend zu werten ist.

#### 4.2.2 Benker Sandstein von Katzeichen bei Benk

Ein anderes stratigraphisch etwas älteres Vorkommen bei Benk nördlich Bayreuth hat schon WEISS (1976, 1981) behandelt. Die Fährtenhorizonte liegen im tieferen Benker Sandstein, unterhalb der Bleiglanz-Bank (Abb. 2). Auf WEISS' Aktivitäten geht die Dokumentation (Manuskripte in der Bibliothek von Herrn Zapf in Ottmannsreuth) und Bergung einer größeren Fläche zurück. Dazu gehört die Platte NKMB F 88 mit zwei diagonal verlaufenden Fährten (Abb. 7) sowie weitere Exemplare: UEN F 49, 50, 52, 54 - 58 und UMOB-SZ (Abb. 9). Die zahlreichen Fußindrücke sind prinzipiell tridactyl mit Längen von 65 mm bis 85 mm, Länge:Breite etwa 1,5, Zehenwinkel II-IV 30° bis 45°. Stridelängen betragen 75 cm bis ca. 100 cm bei Schrittwinkeln von 160° und darüber. In einem Fall ist Zeh I an einem Fußindruck sichtbar und mehrfach Handeindrücke. Eine exzellent erhaltene Hand-Fuß Kombination zeigt UMO-SZ (Abb. 8). Am Fuß erkennt man runde bis ovale Phalangenpolster und die Klauen. Zeh IV erscheint innerhalb der Gruppe II-IV etwas abgespreizt und reicht weiter nach vorn als Zeh II. Besonders gut ist in Verlängerung der Achse von Zeh IV in ca. 5 cm Distanz die Hand sichtbar. Zehen II und III sind subparallel und reichen am weitesten nach vorn. Zehen IV und V sind rückwärtig verlagert und kürzer bzw. vergleichsweise reduziert. Die Position von Zeh I ist unsicher. Von dem Vorkommen bildet WEISS (1976) auch einen pentadactylen Fußindruck ab, weitere zeigen Fotos in den Manuskripten. Damit liegen auch aus der Region Benk Hinweise auf Übergänge von Fuß- und Handeindrücken vor.

#### 4.2.3 Ansbacher Sandstein bei Markt Erlbach, nördlich Ansbach

Der Ansbacher Sandstein, Steigerwald-Formation (Tab. 1), ist eine räumlich enger begrenzte fluviatile Schüttung, die sich stratigraphisch oberhalb des Schilfsandsteins und der Dunklen Mergel an der Basis der Roten Wand bzw. in den unteren Lehrbergschichten einschaltet. Hier ist der Horizont zur Steigerwald-Formation gestellt (Tab. 1) aufgrund der sedimentologischen Relation zur Böhmischesch-Vindelizischen Masse, im Kontrast zur fennoskandischen

Relation des liegenden Schilfsandsteins. Von den Platten aus dem Ansbacher Sandstein, auf die sich HELLER (1952) bezieht, sind drei Exemplare bekannt, UEN F 84 - 86. Darauf befinden sich das charakteristische *Chirotherium wondrai* mit 160 mm langen Fußindrücken und die als *Atreipus (Coelurosaurichnus) metzneri* beschriebenen Formen (Abb. 10). Letzteres sind 80 mm bis 85 mm lange tridactyle Eindrücke vom Typ *Grallator*, zu denen in zwei Fällen Handeindrücke gehören (Abb. 11), worauf sich die Bestimmung als *Atreipus* bezieht.

#### 4.2.4 Coburger Sandstein in den Haßbergen nördlich Zeil-Ebelsbach

Innerhalb der Hassberge-Formation (Tab. 1) ist der Coburger Sandstein eine regional verbreitete fluviatile Sandschüttung, die sich im Hangenden der Lehrberg-Bänke, bzw. Lehrberg-Schichten, in die Bunten Mergel einschaltet. Die aus dem Raum Coburg nach Westen und Südwesten in das Becken vorgreifenden Sandsteinhorizonte bilden in den südlichen Hassbergen eine 15 m bis 18 m mächtige Folge. In etwa 10 Niveaus konnte man bisher Fährten an der Unterseite von Sandsteinbänken beobachten (v. FREYBERG 1965). Erstmals wurden durch BEURLEN (1950) die offenbar im Coburger Sandstein bei Zeil-Ebelsbach recht häufigen Fährten von *Coelurosaurichnus* bekannt. Isolierte tridactyle Fußindrücke liegen auf Material vor, welches im Zuge der Bearbeitung von *Brachychirotherium* (KARL & HAUBOLD 1998) aufgenommen worden ist und allgemein der Form von *Grallator* entspricht: UEN F 32 bis 40 - 47, 68 - 76, 78 (darunter auch Originale zu BEURLEN 1950 und HELLER 1958), NHMS VT 79, 80, 87, 99/100, NMC 7890 und SKF 109 - 112, 115 - 117, 119 - 126 (Abb. 11). Fußlängen sind belegt von 40 mm bis nahe 200 mm bei Längen-Breiten Verhältnissen von 1,2 bis 2,3 und Zehenwinkeln II-IV von 20° bis etwa 40°. Das Spektrum der Zehenwinkel und Proportionen verteilt sich auf alle Größen, es ist somit nicht allometrisch bedingt. Hinzu kommt die Beobachtung unterschiedlicher Längen der Zehen II und IV. Für die Differenzierung von Arten oder Gattungen ist dies derzeit nicht hinreichend, zumal die Variabilität jener aus den anderen Horizonten etwa gleicht. Bedeutsamer sind die nun auch im Coburger Sandstein beobachteten Handeindrücke. Nach ersten Anhaltspunkten auf den Exemplaren UEN F 41 und NHMS VT 99/100 (Abb. 12) kann diese Erscheinung nun mit SKF 123 (Abb. 11-I) als nachgewiesen gelten. Im Vergleich zum Benker und Ansbacher Sandstein ist auf vielen Fährtenflächen im Coburger Sandstein durch den relativ hohen Glimmergehalt und den geringeren Grad der Zementation die Erhaltung und Erkennbarkeit der kleineren Handeindrücke und mancher Eindruckdetails erschwert.

Bei dem derzeitigen Stand sind Verf. nicht geneigt, eine taxonomische Differenzierung zwischen *Parachirotherium* - *Atreipus* - *Grallator* nach den Funden aus dem unteren Mittelkeuper vorzunehmen. Ebenso wenig erscheint eine Trennung von Arten nach

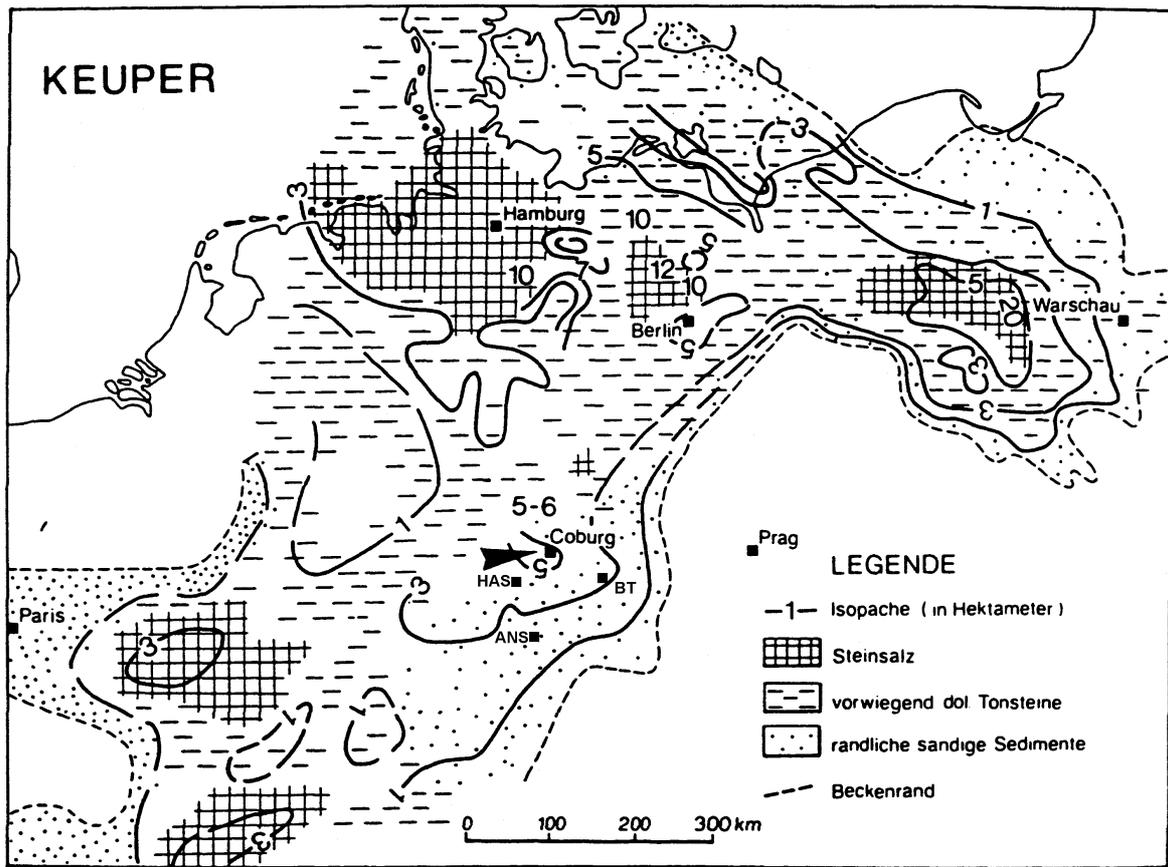


Abb. 1: Übersicht zur Paläogeographie und Faziesverteilung des germanischen Keuperbeckens (aus SCHRÖDER 1982) mit der Lage von Coburg sowie den Fundgebieten der behandelten Fährten nahe Ansbach - ANS, Bayreuth - BT, und Haßfurt - HAS.

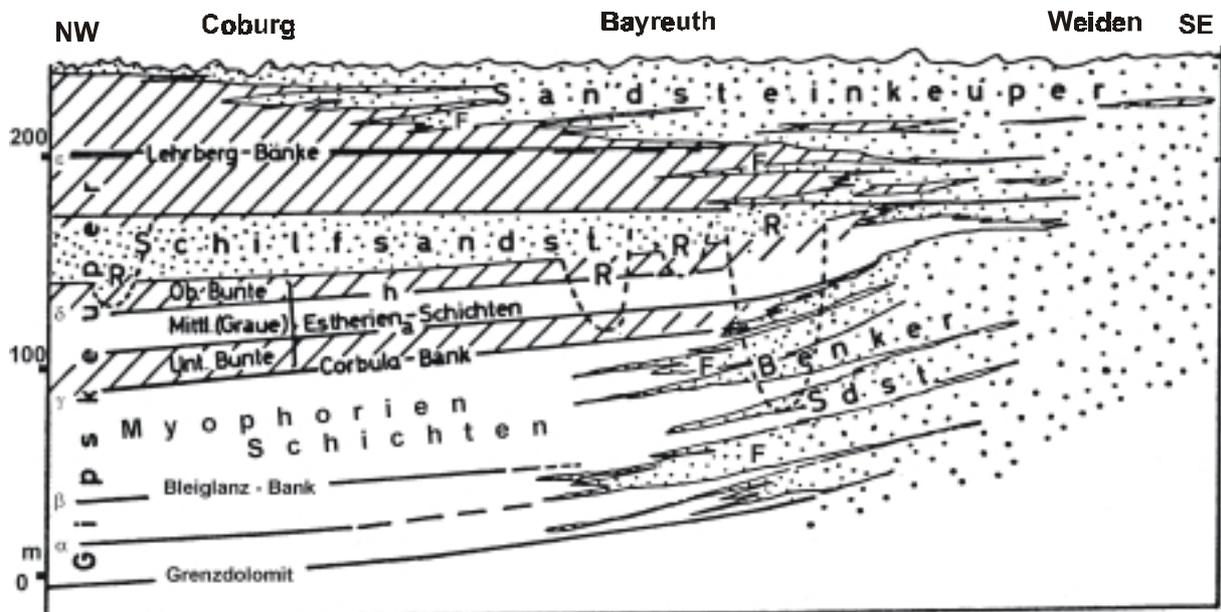
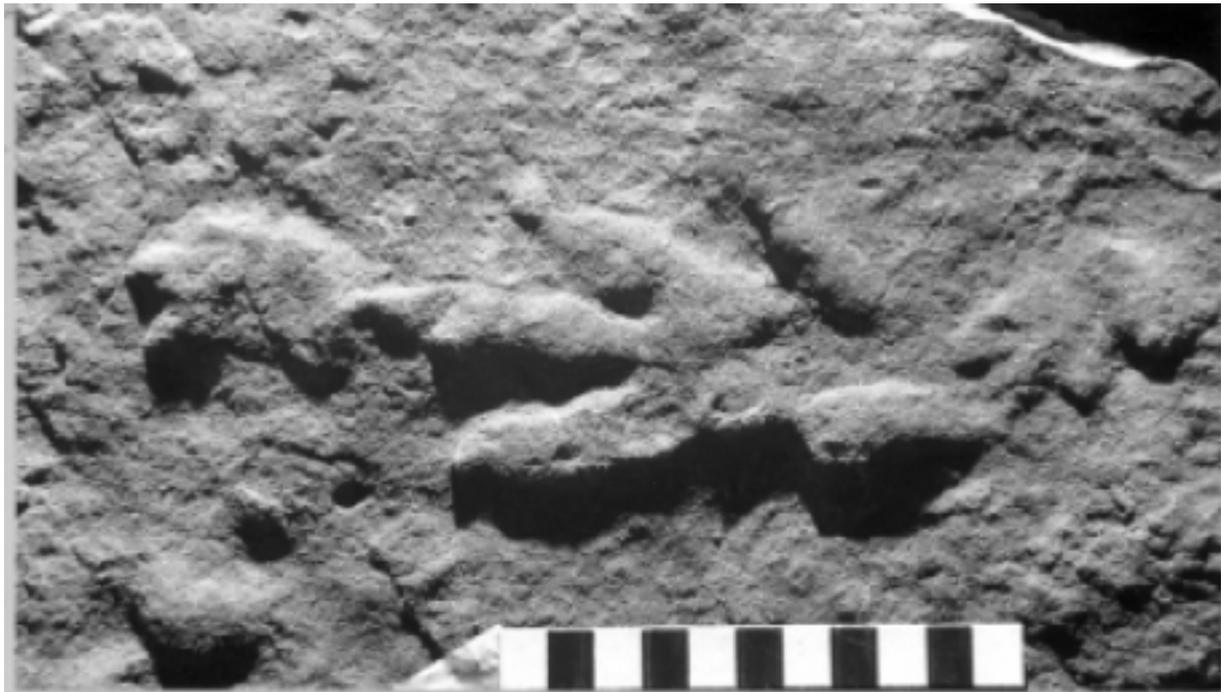
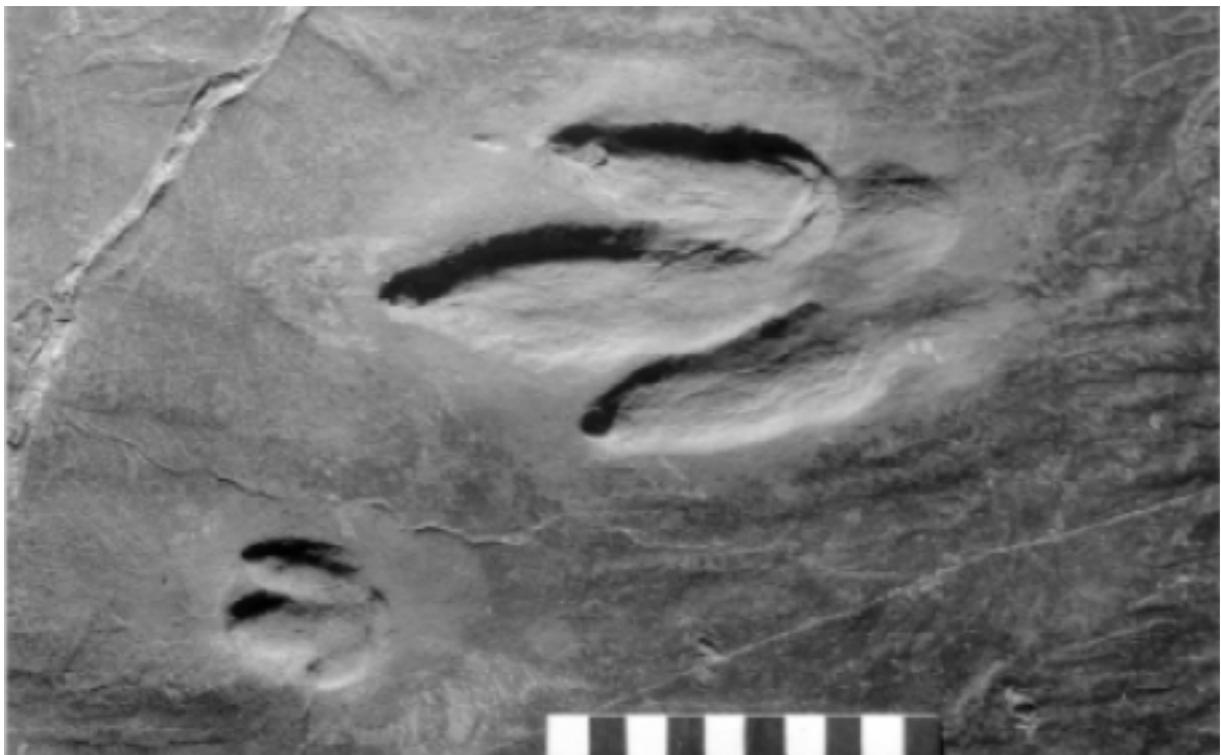


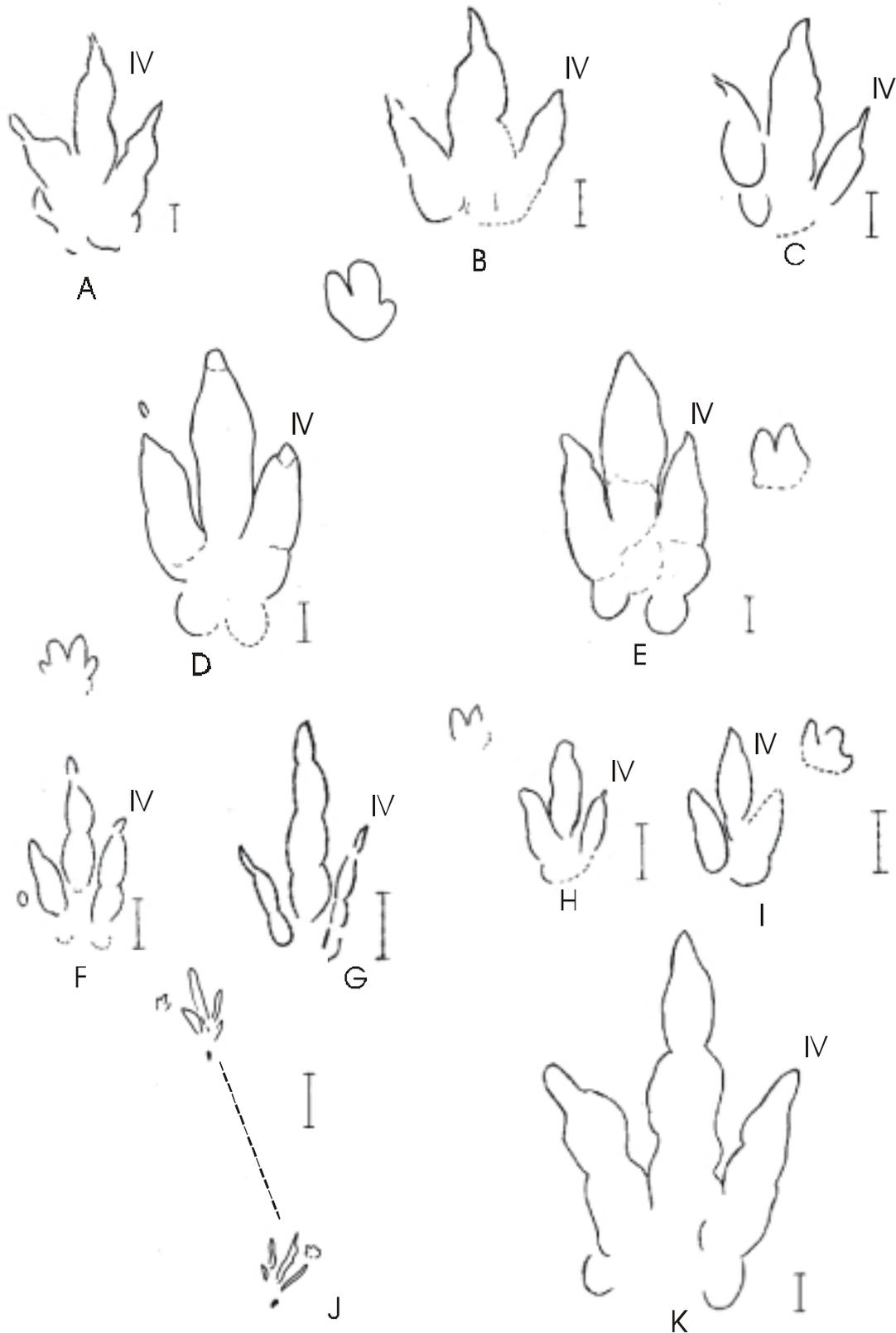
Abb. 2: Schemaprofil der Faziesverzahnung im Gipskeuper und unteren Sandsteinkeuper am Westrand der Böhmisches Masse, aus SCHRÖDER 1972. Die Vorkommen von Fährten - F - liegen im Benker Sandstein bei Bayreuth im Niveau der Bleiglanz-Bank und unterhalb der Corbula-Bank. Die Fächer von Ansbacher und Coburger Sandstein liegen unterhalb sowie im Hangenden der Lehrberg-Bänke und greifen weiter westlich in das Becken vor. Alpha bis Epsilon: traditionelle Symbole der Leitbänke. R – lokale Eintiefung der Rinnen des Schilfsandsteins in tiefere Horizonte.



**Abb. 3:** *Parachirotherium postchirotherioides*, Typus, UMOB-SE, Benker Sandstein südöstlich Bayreuth. Fuß- und zwei Handeindrücke, von denen der hintere zu einer anderen Fährte gehört. Maßstab in cm.



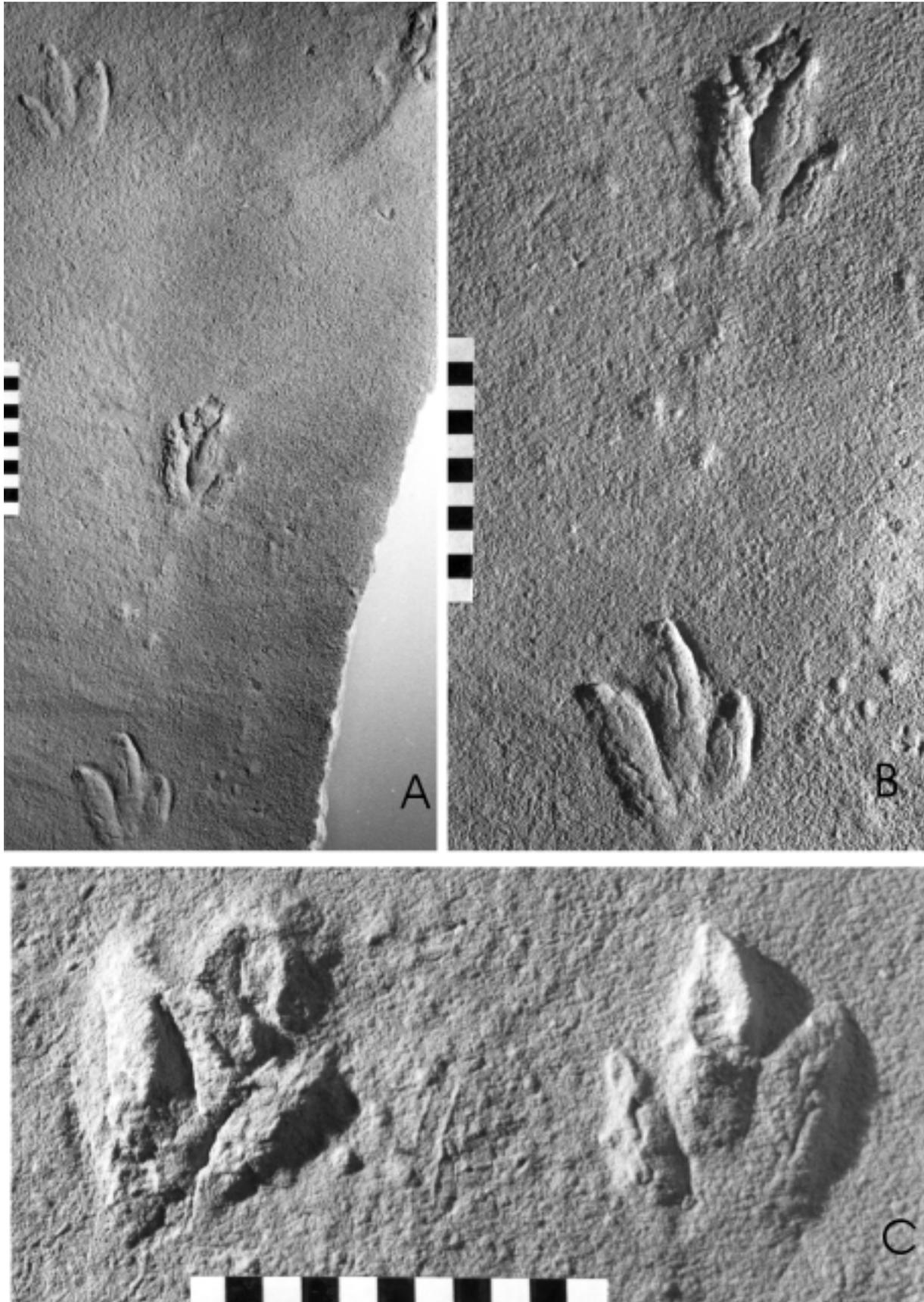
**Abb. 4:** *Atreipus*, Gettysburg Formation, York Springs, Adams Co., Pennsylvania, CM 12081. Maßstab in cm.



**Abb. 5:** Dinosaurioide Eindrücke aus der Oberen Trias der Newark-Supergroup, von Pennsylvania, USA.  
 A, B, C: *Grallator*, Gettysburg Formation (=Lockatong Formation), Montgomery County, SMP V-186 und 425.  
 D, E: *Atreipus*, Gettysburg Formation, Adams Co., CM 12081 und SMP VP-760/761.  
 F, G, H, I: *Atreipus - Grallator*, Passaic Formation, Ukrainian Member, Furnance Hill, Exeter Co., Sammlung M. Szajna.  
 J: *Banisterobates*, Cow Branch Formation, Pittsylvania Co. (West Virginia – Holotyp skizziert nach FRASER & OLSEN 1996).  
 K: *Grallator*, Passaic Formation, Frenship Home, Exeter Co., Reading Public Mus. Slab 96-61-1.  
 Maßstab 2 cm.



**Abb. 6:**  
*Parachirotherium postchirotherioides*, Eindrücke von zwei sich kreuzenden Fährten, SKF 101, Benker Sandstein südöstlich Bayreuth. Maßstab in cm.



**Abb. 7:** *Atreipus - Grallator* von einer Fläche aus dem Benker Sandstein von Katzeneichen bei Benk.  
 A, B: NKMB F 88, drei Eindrücke von zwei Fährten, rechts vergrößerter Ausschnitt.  
 C: UEN F 52. Maßstab in cm.

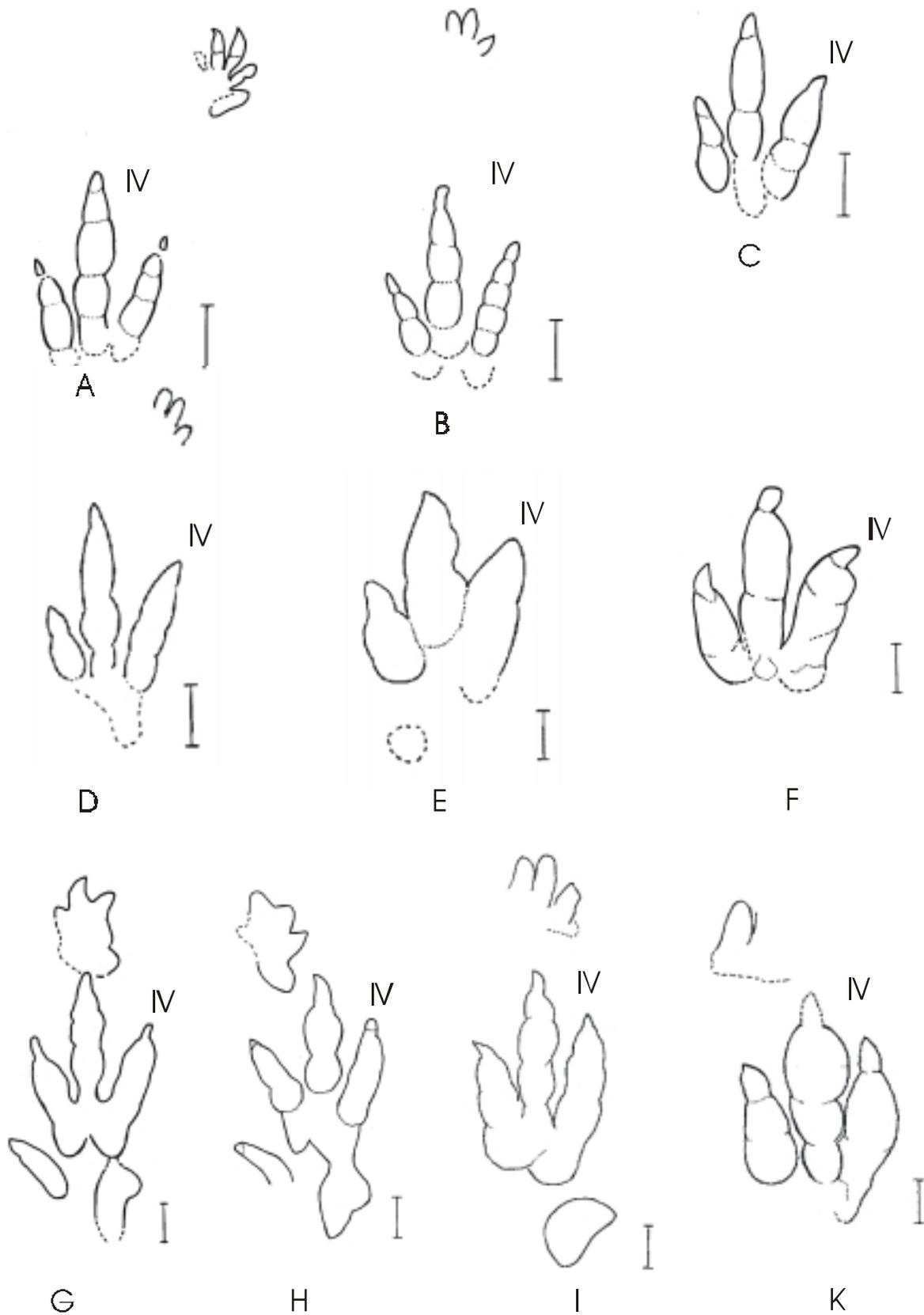


**Abb. 8:** *Atreipus - Grallator*, Fußeindrücke und unterschiedlich vollständige Handeindrücke aus dem Benker Sandstein von Katzeneichen bei Benk.

A: UEN F 56.

B: UMOB-SZ.

Maßstab in cm.



**Abb. 9:** Dinosaurioide Hand- und Fußindrücke aus dem Benker Sandstein.

A bis F: *Atreipus - Grallator* von Katzeneichen bei Benk, UMOB-SZ, UEN F 56, UMOB-SZ, UEN F 49, UEN F 52, NKMB F 88.

G bis K: *Parachirotherium - Grallator* südöstlich Bayreuth, UMOB-SE (Typus), SKF 101a, SKF 127, SKF 91. Maßstab 2 cm.

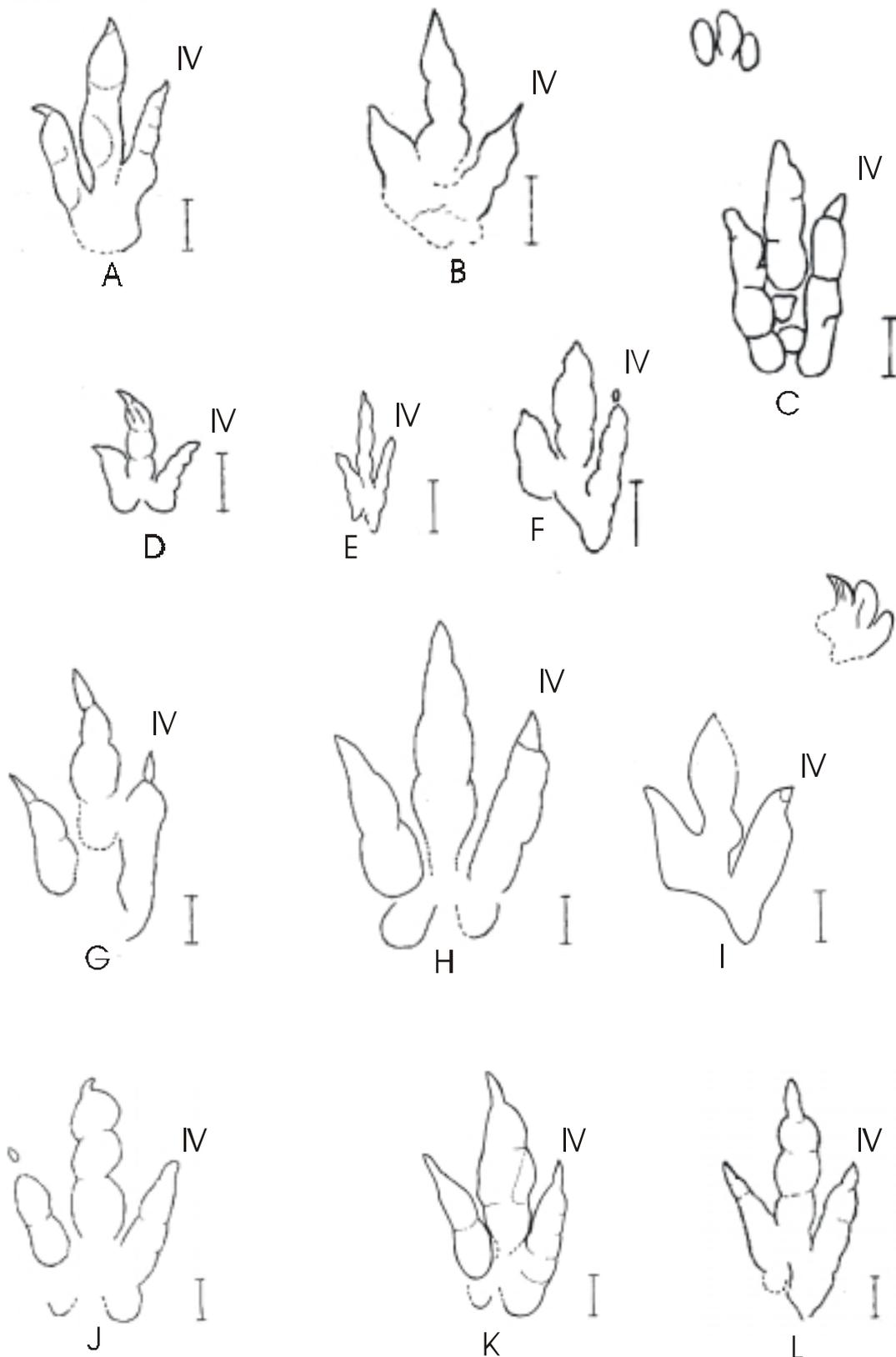


**Abb. 10:** Fußindrücke und undeutliche Handindrücke von *Atreipus metzneri* Ansbacher Sandstein von Markt Erlbach nördlich Ansbach.

A: UEN F 84, in der Mitte *Chirotherium wondrai*.

B: UEN F 86.

Maßstab in cm.



**Abb. 11:** Dinosaurioide Hand- und Fußeindrücke aus dem Ansbacher und Coburger Sandstein.

A, B: *Gallator*, UEN F 84.

C: *Atreipus metzneri*, Skizze aus OLSEN & BAIRD 1986.

D bis L: *Gallator* in diversen Variationen, I - mit Handeindruck = *Atreipus*, D bis J - SKF 125, 110, 126, 124, 112, 123, 109; K und L - NHMS VT 99/100. Maßstab 2 cm.



**Abb. 12:** *Grallator*, rechter und linker Fußendruck einer Fährte, daneben jeweils vergrößerte Ausschnitte. NHMS VT 99/100, Coburger Sandstein, südliche Haßberge. Maßstab in cm.



**Abb. 13:** *Gallator*, Fußindrücke mit geschlossenem Zehenwinkel.  
A: SKF 110 (juvenile Form).  
B: UEN F 44; Coburger Sandstein, südliche Haßberge.  
Maßstab in cm.

den Proportionen der zentralen Fußzehengruppe begründet. Es ist aber durchaus möglich, dass sich hinter den beobachteten Formen mehr verbirgt, als eine von Gangart und Erhaltung kontrollierte Variabilität. Mit anderen Worten, es gibt Anzeichen für eine anatomisch bedingte Diversität der dinosauroiden Fährten im Benker bis Coburger Sandstein. Das Material aus den untersuchten Vorkommen aber auch die Diskussionen zur Taxonomie vergleichbarer

Fährten aus der Oberen Trias weltweit fordert, wie eingangs dargelegt, Zurückhaltung. In diesem Kontext bleiben hier zwei Punkte zu behandeln, die Deutung der Formen im Vergleich zur Kenntnis triassischer Dinosaurier sowie im Anschluss daran und darauf bezogen die möglichen Hinweise auf ichnotaxonomische Konsequenzen für die vorliegenden dinosauroiden Fährten.

## 5 Dinosaurier-Fährten: Voraussetzungen der Interpretation

Als Erzeuger der behandelten Fährten stehen Dinosaurier, insbesondere Theropoden nach bisherigen Interpretationen in der engeren Wahl. Letzteres wäre nahezu zweifelsfrei bei bipeden Fährten. Da das Material in Verbindung mit den theropodenartigen Fusseindrücken auch Handeindrücke aufweist (Abb. 14), ergeben sich Widersprüche. Die Dinosaurier in den betreffenden Abschnitten hatten eine ähnliche Anatomie der Füße, und es ist zu erwägen, ob einige nicht biped waren. Wenn die Fährten von Theropoden stammen, ist auch für diese noch teilweise von quadrupedem Gang auszugehen. Diese Positionen sind nicht in erster Linie von den Fährten her zu klären, sondern zunächst nach den anatomischen Merkmalen der Dinosaurier, wie sie bei der phylogentischen Analyse als Synapomorphien und Apomorphien fixiert werden. In diesem Kontext haben OLSEN et al. (1998) die Frage formuliert: Gibt es gemeinsam abgeleitete Merkmale von *Grallator* und Theropoden? Im Brennpunkt steht dabei von den Merkmalen nach GAUTHIER (1986) der mesaxonische Fuß mit längstem Zeh III und Bipedie. Doch nennt GAUTHIER schon für den Ahnen der Ornithodira Bipedie, so sind digitigrade Haltung des Fußes und die mesaxonischen Proportionen, Zeh III am längsten und Zeh II = IV, im Prinzip plesiomorph etwa ab Dinosauriformes. Danach lassen sich Ornithischier, Saurischier und Theropoden also nicht differenzieren. Bei eingehender Sichtung der Merkmale, wie sie auf GAUTHIER (1986) und SERENO (1986) zurückgehen und in nachfolgenden Arbeiten genannt werden (z.B. NOVAS 1996, PADIAN 1997, SERENO 1993, 1997, HAUBOLD 1990), zeigt sich die zentrale Bedeutung der Veränderungen und die Steigerung der Effektivität des Bewegungsapparates in der Evolution von en Ornithodira zu den Dinosauria. Etwa 70% der diagnostischen Apomorphien der Dinosauriomorpha betreffen den Fußbereich und für die Dinosauriformes bis Dinosauria die Hinterextremität (SERENO 1991, SERENO & ARCUCCI 1994, NOVAS 1996). Das sind die Grundlagen für die Herausbildung von aufrechtem Gang, Bipedie und Digitigradie. Mit vielfältigen Merkmalen lässt sich so die Entstehung von Dinosauria, Ornithischia und Saurischia aufzeigen. Schwierig wird es allerdings, einzelne anatomische Merkmale auf die Bewertung der Fährten anzuwenden. Hand- und Fußeindrücke sind eine andere Qualität der Information als Knochen. Mitunter werden die anatomischen Merkmale in ihrer Charakteristik für die Gruppen auch

uneinheitlich bewertet. *Herrerasaurus* ist nach PADIAN noch kein Saurischier und Theropode, da Handzeh II noch nicht länger als III ist, im Gegensatz zu den Merkmalen nach SERENO.

Die wichtigsten Anhaltspunkte konzentrieren sich in unserem Zusammenhang auf die Merkmalsituation der basalen Entwicklungsstufen, neben den in früheren Arbeiten genannten Merkmalen sind Präzisierungen nach SERENO (1999) gesondert ausgewiesen. Hand und Fuß zeigen folgende Synapomorphien:

**Ornithodira:** Fuß funktionell tridactyl, Metatarsalia eng verbunden und verlängert.

**Dinosauria:** Nach SERENO (1999) Handzeh IV so kräftig wie II und III mit terminaler Klaue, in abgeleiteten Stadien ist IV zunehmend schmaler als II und III und ohne terminale Klaue, bei Metatarsale IV ist die Achse vom Schaft primär gerade in anteriorer Sicht.

**Ornithischia:** Hand mit 5 Zehen, IV lateral gelegen und V reduziert, Phalangenformel 2-3-4-?2-?2. Fuß symmetrisch tridactyl, Zeh II = IV, III am längsten, Zeh V fehlt oder ist zu kleinem Metatarsale ohne Phalangen reduziert; Phalangenformel 2-3-4-5-? 0. (Hand- und Fußskelett noch nicht in der Trias belegt, sondern erst im Unteren Jura von *Lesothosaurus*). Nach SERENO (1999) sind aber primär Phalangen an V vorhanden und Metatarsale V erreicht noch 40 bis 50% von III.

**Saurischia:** Hand asymmetrisch, Zeh II am längsten, Zeh I (Pollex) mit breitem Metacarpale, dadurch ist Zeh I in einem Winkel zur Hand abgespreizt, Phalangenformel 2-3-4-2/4-2.; Fuß Zeh II = IV, III am längsten, Phalangenformel wie Theropoda. Nach SERENO (1999) erreicht die Hand primär 20-30% der Länge von Humerus + Radius, Phalange von Handzeh I primitiv kürzer als Metacarpale 1; Metatarsalia II bis IV überlappen sich in der basalen Artikulation nicht aber in der weiteren Entwicklung, liegt basal das Metatarsale II auf III und III auf IV.

**Theropoda:** Obligatorisch biped, die Vorderextremität war frei von der Beteiligung an terrestrischer Bewegung (MIDDLETON & GATESY 2000), die Hand war zum Greifen und Stöbern spezialisiert, Zehen IV und V rudimentär, Zeh III am längsten (vgl. aber Saurischia), Phalangenformel 2-3-4-1-0. Fuß Zehen II = IV, III am längsten, V reduziert zu dem Relikt vom Metatarsale, Metatarsale I hat keinen Kontakt zum Fußgelenk, Phalangenformel 2-3-4-5-0. Modifikationen nach SERENO (1999): Herrerasauridae + Neotheropoda

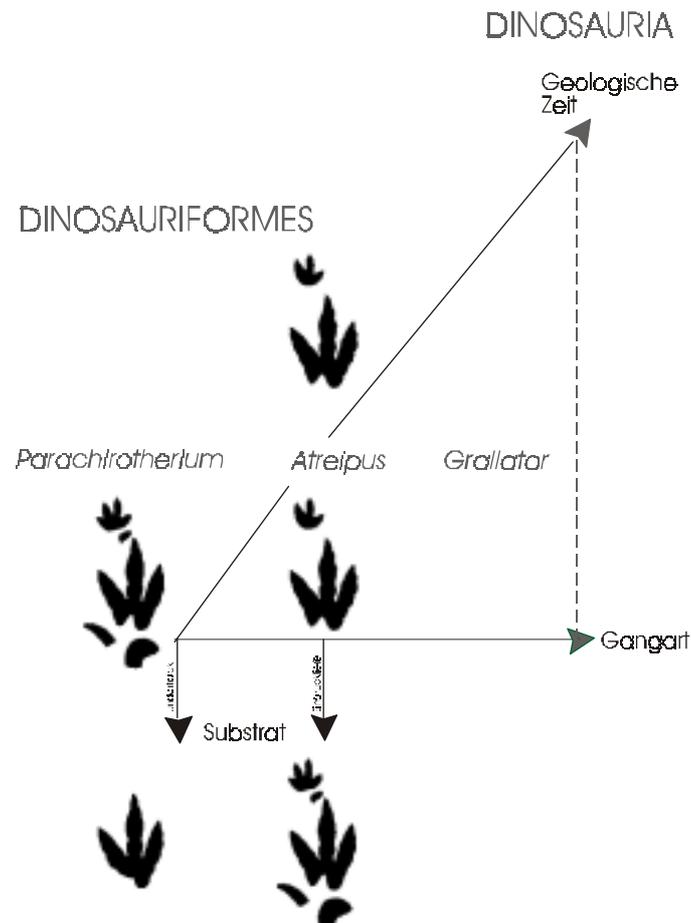
Handzehen I-III, stiftartige verlängerte Phalangen (II und III), primitiv sind die Zehen I-III kurz mit gebogenen Klauen, Metacarpalia IV und V kürzer als III und II; Neotheropoda – Handzehen und Metacarpale III primär länger als II, Metacarpale V primär noch vorhanden.

Angewendet auf die Interpretation der untersuchten Fährten aus dem unteren Mittelkeuper folgt aus diesen Merkmalen:

**Fußabdruck:** Ein etwa symmetrischer tridactyler Eindruck, welcher partiell einen Zeh I aufweist könnte zu einem Dinosaurier gehören. Sobald Zeh V am Eindruck beteiligt ist (*Parachirotherium*) handelt es sich scheinbar um ein primitiveres Stadium. Der symmetrische tridactyle Fuß ist jedoch ab Dinosauriformes vorhanden und somit plesiomorph für Dinosauria. Eine progressive Ausgestaltung zeigen die Saurischia mit zunehmend basaler Überlappung der Metatarsalia II-IV. Als Folge davon werden die Zehen I und V von der Gruppe II-IV zunehmend ausgeschlossen. Diesem Übergang entspricht aber *Parachirotherium*, so dass es sich in Verbindung mit den mehr tridactylen Eindrücken von den gleichen Flächen um Fußabdrücke von Dinosauria bis Saurischia handelt. Zu Fußzehen V gibt es auf diesem Niveau keine osteologischen Kenntnisse. Die Relikte von V bei Ornithi-

schiern belegen allerdings die Existenz von Zeh V zumindest in reduzierter Form bei Dinosauria von denen dann der Fußabdruck von *Parachirotherium* auch in dieser Hinsicht nicht ausgeschlossen wird.

**Handeindruck:** Bei bipeden Theropoden wäre ein zufälliger Handeindruck entweder nur punktuell oder sehr speziell ausgebildet. Bei keiner Fährte kennt man Hinweise auf lange Klauen und eine asymmetrische Hand mit längstem Zeh II. Die vorliegenden Handeindrücke sind relativ kurz und kompakt aber meist undeutlich im Detail. Eine wichtige Ausnahme bildet ein Exemplar aus dem Benker Sandstein (WEISS 1976, hier Abb. 8 A). Die Zehen IV und V liegen lateral und rückwärtig verlagert, Zehen II und III sind betont und nach vorn orientiert, Zeh I reduziert. Das ist in Kombination mit dem tridactylen Fußabdruck nach den generellen Merkmalen weder die Konstruktion der Saurischier noch der Ornithischier, sondern entspricht einem prä-Dinosaurierstadium. Die Merkmale, wie sie in dem präzisierten Datensatz von SERENO (1999) genannt werden, lassen speziell für die Hand von diesem Exemplar im Benker Sandstein eine Interpretation zwischen Dinosauria und Saurischia zu. Die zunehmende Reduktion von Zeh IV ist somit ein in Richtung Saurischia abgeleitetes Stadium.



**Abb. 14:** Schema zur Relation von *Parachirotherium* - *Atreipus* - *Grallator* als Überlieferungsformen der Fährten von Dinosauriformes bis Dinosauria, nach den Abhängigkeiten von Substrat, Gangart und geologischer Zeit.

Es lässt sich aber nicht exakt festlegen, a) wie weit die in den Fährten bzw. Eindrücken sichtbaren Proportionen auf die anatomischen Stadien zu beziehen sind, also welcher Grad der basalen Überlappung der Metatarsalia II-IV einem tridactylen Fußabdruck entspricht, und b) wie die Tridactylie bei den ersten Ornithischiern gestaltet war. Der in den Fährten mit den

Fußabdrücken dokumentierte Übergang zu Tridactylie, die Umgestaltung der Hand sowie die abnehmende Beteiligung der Hand an terrestrischer Bewegung haben vermutlich mehrere Linien ab Dinosauriformes und mehrere ancestrale Linien der Saurischia und Ornithischia vollzogen.

## 6 Konsequenzen zur Ichnotaxonomie und Deutung

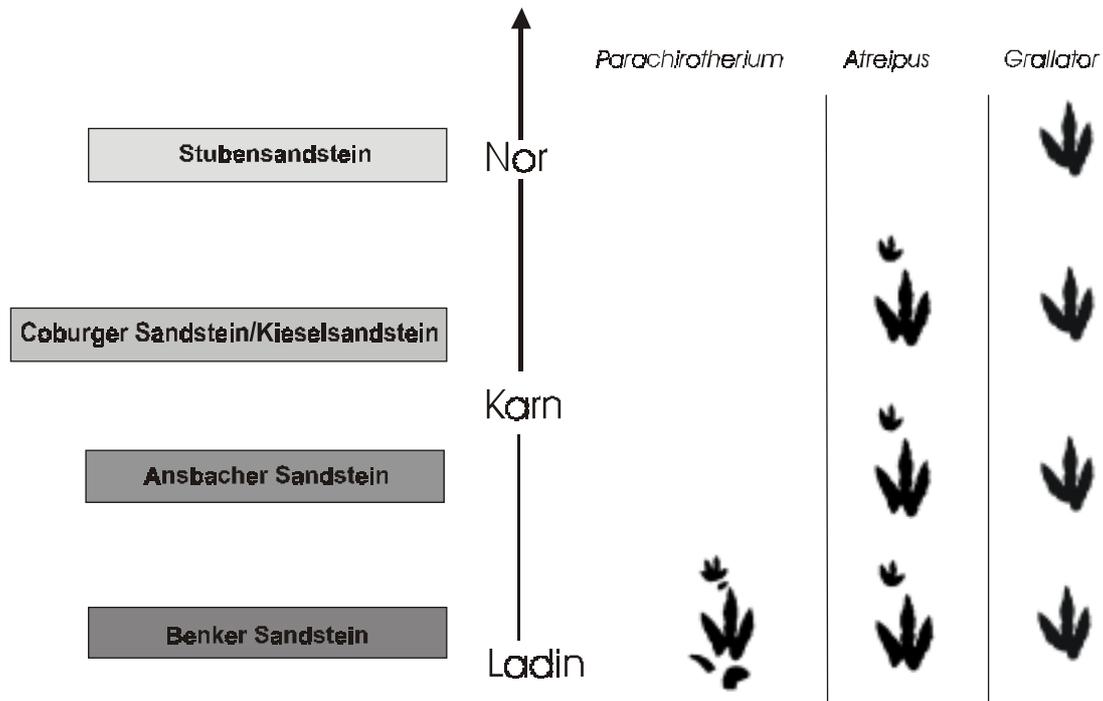
Vor einer Anwendung der Merkmale der Dinosaurier auf die Interpretation der Fährten soll zunächst eine Positionierung zur Ichnotaxonomie erfolgen. Aus der aktuellen Auswertung der vorliegenden Fährten ergeben sich weitere Aspekte zur Problematik der Bestimmung und Differenzierung der potentiellen Fährten früher Dinosaurier.

OLSEN et al. (1998) haben die bisherige Abgrenzung der tridactylen Fußabdrücke von *Grallator*, *Anchisauripus* und *Eubrontes* als mögliche allometrische Variabilität diskutiert mit dem Ergebnis, dass die Ichnotaxa nicht separiert werden können. Auf ein anderes Problem weist aber schon WEEMS (1992) hin, die Unterschiede von *Grallator* und *Atreipus*. Die etwa identischen Fußabdrücke gehören immer dann nicht zu *Grallator*, wenn ein Handabdruck vorhanden ist. Das hier vorliegende Problem erweist sich aber als sehr viel komplexer. Denn pentadactyle und tridactyle Eindrücke sowie quadrupede und bipede Fährten waren nach bisherigen Prinzipien in der Regel als separate Ichnotaxa bestimmt worden. Die einen sind noch keine Fährten von Dinosauriern, vielleicht solche von Ornithischiern, die anderen sind Fährten von Theropoden. Grundsätzlich geht man bei der Herausbildung des Lokomotionstyps und des Fußstyps der Dinosaurier davon aus, dass zumindest die Theropoden durch weitgehende Tridactylie und obligatorische Bipedie gekennzeichnet sind. Diese Bedingungen waren in der Oberen Trias vollständig entwickelt und werden ichnologisch von dem Typus *Grallator* repräsentiert, welcher beispielweise mit dem Fußskelett von *Coelophysis* verglichen wird.

Beruft man sich nur auf die Fährten, erscheinen diese Positionen als Extremwerte. Es handelt sich bei genauerer Bewertung nur um Annahmen ohne Belege, um funktionell unbewiesene Merkmalskombinationen. Man könnte dahingehend argumentieren, dass die anatomischen Befunde weder im Hinblick auf die postulierte funktionelle Tridactylie noch auf die Bipedie im Frühstadium der Dinosauria schlüssig sind. Wesentlich objektiver und konkreter könnte vergleichsweise die Beweislage nach Eindrücken und Fährten sein. Danach wären die Dinosaurier und auch die Theropoden zur Zeit des oberen Ladin, Karn und vielleicht noch im Nor offenbar nicht grundsätzlich tridactyl und biped gewesen. Jedenfalls ist auf den Fährtenflächen der Sandsteinhorizonte des unteren Mittelkeupers - Benker, Ansbacher und Coburger Sandstein - von gleichen Erzeugern auszugehen (Abb. 15), die sehr wahrscheinlich Dinosaurier und teilweise schon Theropoden gewesen sein könnten.

Kontrolliert von Bewegungsweise und Substrat können im Verlauf von Fährten pentadactyle bis tridactyle Fußabdrücke und quadrupede bis bipede Fährtenmuster in beliebiger Kombination aufgezeigt werden (Abb. 14). Es ist nahezu jede nur denkbare Variation bekannt. Eine Unterscheidung in *Parachirotherium*, *Atreipus* oder *Grallator* wäre bei Anwendung der bisherigen Diagnosen nur für einzelne Segmente derselben Fährte möglich. Ein solches Verfahren ist taxonomisch nicht akzeptabel, es wäre kontraproduktiv. Vor einer Lösung ist die Deutung der Fährten als solche von Dinosauriern und Theropoden kritisch zu analysieren. Die beschriebenen Übergänge in der Form der Eindrücke und Fährten sind evident für ein breites funktionelles Spektrum der Erzeuger. Wenn solche Übergänge auf einer Fläche belegt sind, stammen diese von identischen Erzeugern, im Verlauf einer Fährte von einem Tier. Vergleichbare Beobachtungen an Fährten auf Flächen stratigraphisch getrennter Horizonte deuten auf ähnliche Erzeuger hin. In dem tendenziell dargelegten Unterschied - mehr pentadactyl und quadruped auf Flächen des Benker Sandsteins und mehr tridactyl und biped auf Flächen des Coburger Sandsteins - ist ein evolutiver Trend erkennbar. Die Erzeuger der Fährten in dem stratigraphisch jüngeren Coburger Sandstein waren vermutlich in ihrer Gangart progressiver, als jene im Benker Sandstein. Anatomisch gesehen waren es wohl unterschiedliche Arten, vielleicht verschiedene Gattungen.

In den Fährten ist horizontal und in der Zeit ein gradueller Unterschied belegt, der sich ichnologisch nicht befriedigend fixieren lässt. Nur wenn man Taxonomie formal und willkürlich als Ordnungsprinzip versteht, wäre eine Abgrenzung möglich. Diese wird aber den Fakten nicht gerecht. Real sind die Befunde im Benker Sandstein mehr *Parachirotherium* und im Coburger Sandstein mehr *Grallator*, beide mit Tendenzen der gegenseitigen Annäherung unter Einschaltung des Zwischenstadiums *Atreipus*. Von der Seite der Fährten betrachtet, ist das Problem also nicht lösbar. Sehen wir es von der Seite der Erzeuger. Zuvor wurde gezeigt, unter welchen Konditionen *Parachirotherium*-Füße und *Atreipus*-Handabdrücke zu den anatomischen Merkmalen der Dinosaurier passen. Ein tridactyler Eindruck aus dem Verlauf einer Fährte mit Merkmalen von *Parachirotherium* und *Atreipus* ist auf einen Dinosaurier aber nicht mehr auf einen Theropoden zu beziehen. Wenn aber *Grallator* für Fährten von Theropoden steht, dann kann man Fährten aus dem Coburger und Benker Sandstein nicht als *Grallator* bestimmen.



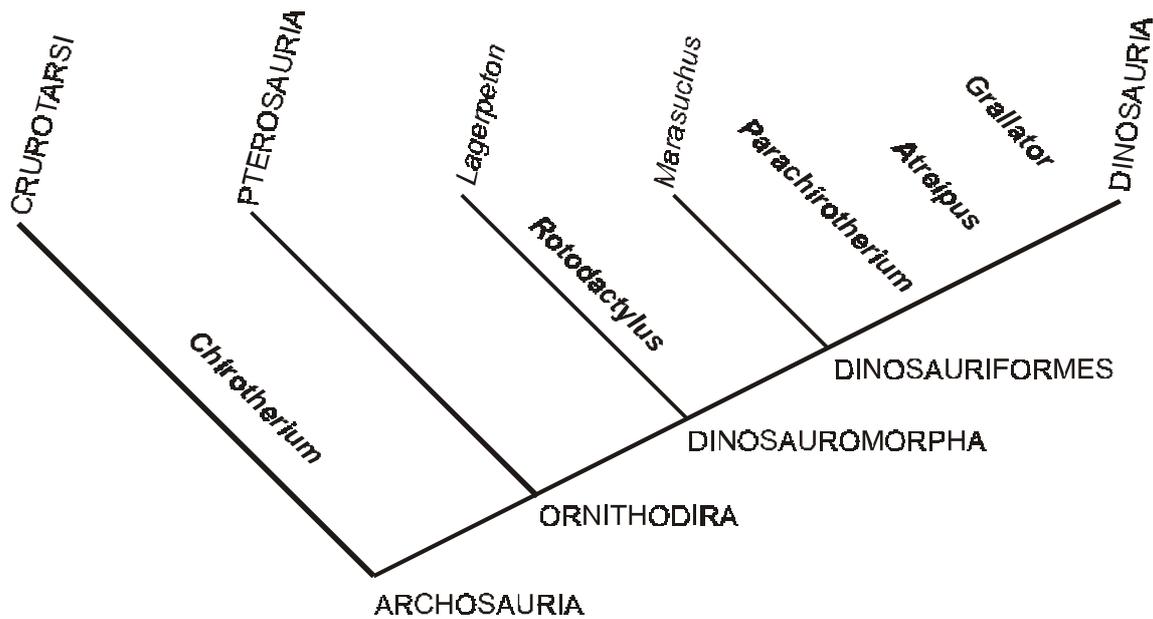
**Abb. 15:** Übersicht zum Nachweis der Überlieferungsformen *Parachirotherium* - *Atreipus* - *Grallator* in Sandsteinhorizonten des Mittleren Keupers.

Es zeigt sich, je detaillierter die Kenntnisse, um so weniger geeignet sind formale Prinzipien für die Reflexion der Befunde. Im gegebenen Fall ist eine weitere Komplikation durch die Verflechtung von Ichnotaxonomie und anatomischer Deutung der Ichnotaxa als Dinosaurier gegeben. Dennoch kann jeweils der ichnotaxonomische und anatomische Tatbestand formuliert werden: Die Fährten und Eindrücke von *Parachirotherium* - *Atreipus* - *Grallator* aus dem Benker bis Coburger Sandstein belegen Übergänge zum bipeden und tridactylen Stadium der Dinosaurier. Da die betreffenden Erzeuger im Coburger Sandstein partiell Handeindrücke und vierzehige Fußeindrücke hinterließen, hängt die Entscheidung, ob es Dinosaurier im definierten Sinne waren (der letzte gemeinsame Ahne der Ornithischia und Saurischia und all ihrer Nachkommen) von der Merkmalsanalyse ab. Wenn dieser Ahne obligatorisch biped war, kann man in den Tieren lediglich solche Formen sehen, die in der Tendenz lokomotorische Funktionen von Dinosauriern aufweisen. Es dürfte sich um „Ahnen“ von Dinosauriern oder exakter eine diesen nahestehende Entwicklungslinie handeln. Legt man aber die erweiterte Merkmalsanalyse nach SERENO (1999) zugrunde, kann eine Affinität zu Dinosauriern anatomisch begründet werden.

Als Erzeuger des morphologischen Komplexes *Parachirotherium* - *Atreipus* - *Grallator*, welcher für Fährtenassemblages im oberen Ladin bis zum frühen Nor, also im unteren Mittelkeuper charakteristisch ist, können wir dinosaurierhafte, dinosauroide Tiere, anatomisch sogar Dinosaurier annehmen. Es waren

phylogenetisch gesehen nicht unbedingt Saurischier und Ornithischier, wie wir sie aus etwa gleichzeitigen Ablagerungen nach Skeletten kennen, sondern diesen nur relativ nahestehende Formen. Die Hand- und Fußeindrücke korrespondieren in vieler Hinsicht mit dem nach Merkmalen fixierten Stadium Dinosauria. Phylogenetisch gesehen waren die Fährtentiere mindestens Angehörige der Dinosauriformes also einer unmittelbaren Nebengruppe der Dinosauria, wie sie mit *Pisanosaurus*, *Eoraptor* und *Herrerasaurus* bekannt sind. Der Komplex *Parachirotherium* - *Atreipus* - *Grallator* steht diesen Dinosauriern aber prinzipiell näher als die basalen Nebengruppen der Dinosauriformes NOVAS, 1992 und Dinosauromorpha BENTON, 1985 (sensu SERENO & ARCUCCI 1993, 1994). Das sind die sog. Lagosuchier *Lagerpeton* und *Marasuchus*. Fährten aus der tieferen Trias, Ichnogenus *Rotodactylus*, korrespondieren weitgehend mit der Anatomie dieser Dinosauriomorphen (HAUBOLD 1999). Insgesamt und etwas generalisiert kann man die Archosaurier-Fährten der Trias in drei Hauptgruppen aufteilen, die nach der anatomisch gestützten Interpretation eine recht präzise phylogenetische Zuordnung erlauben:

- 1) Die Chirotherien, *Chirotherium*, *Isochirotherium*, *Brachychirotherium*, sind Äquivalente der Crurotarsi (sensu SERENO & ARCUCCI 1990),
- 2) *Rotodactylus* entspricht bestimmten Stadien der Dinosauriomorpha bis Dinosauriformes und
- 3) *Parachirotherium* - *Atreipus* - *Grallator* korrespondieren mit dem Entwicklungsstand der Dinosauriformes bis Dinosauria. Letztere werden von dem Endstadium *Grallator* überschritten (Abb. 16).



**Abb. 16:** Phylogenie der Hauptgruppen der Archosauria in der Trias, konzentriert auf die Definition der Dinosauriomorpha und Dinosauriformes nach SERENO & ARCUCCI (1993, 1994) und mit Position der charakteristischen Ichnotaxa *Chirotherium* bis *Grallator*. Zu den Merkmalen für die Interpretation der Fährten s. Text.

## 7 Schlussfolgerungen

Dinosauroide Fährten im oberen Ladin bis Karn aus Formationen des unteren Mittelkeupers zeigen Übergänge von pentadactylen zu tridactylen Fußindrücken und von quadrupeider zu bipeder Gangart. Vergleichbare Fährten kennt man seit dem Anis-Ladin und im Nor liegt vermutlich die letzte Phase des Überganges zum obligatorisch bipeden Lokomotionstyp der frühen Dinosaurier vor. Die Eindruckmorphologie und das Fährtenmuster der untersuchten Formen entspricht, gemessen an den anatomischen Befunden, dem phylogenetischen Entwicklungsstand zwischen Dinosauriformes und Dinosauria. Auf Fährtenflächen mehrerer Horizonte sind die Übergänge von pentadactylen zu tridactylen Eindrücken sowie von gerade noch quadrupeiden zu bipeden Fährten in nahezu allen Variationen belegt. Aus den beobachteten Variationen im Verlauf gleicher Fährten resultieren grundlegende Probleme der Bestimmung dieser Fährten nach solchen Merkmalen, wie sie bisher für *Parachirotherium*, *Atreipus*, *Grallator* und ähnliche Ichnotaxa diagnostisch entscheidend waren. Jedes Ichnotaxon ist zwar noch immer durch die einzelnen Typen, das sind isolierte Eindrücke oder kurze Fährtensegmente begründet. Die nach diesen Typen formal abgegrenzten Gattungen und Arten gehören jedoch zu anatomisch konformen Erzeugern. Diese sind phylogenetisch und systematisch damit nicht so divers wie die bisher unterschiedenen Ichnotaxa und -spezies vermuten ließen. Bei dem gegenwärtigen ichnologischen und anatomischen Kenntnisstand ist allerdings eine

weitergehende Klärung noch nicht möglich. Das bedeutet, weder eine Vielzahl von Gattungen noch die Begrenzung auf wenige oder sogar nur eine Fährten-gattung ist derzeit widerspruchsfrei zu begründen. Deshalb wird vorgeschlagen, die dinosauroiden Fährten aus dem Zeitabschnitt des oberen Ladin, Karn und frühen Nor informell als Komplex *Parachirotherium* - *Atreipus* - *Grallator* zu bezeichnen. Bei der Deutung dieser Fährten ist in Relation zur Diagnose und auch zur phylogenetischen Definition der Dinosauria sowie im Vergleich zu den ersten mit Skeletten aus dem Karn bekannten Dinosauriern Zurückhaltung geboten. Die Erzeuger von *Parachirotherium* - *Atreipus* - *Grallator* im Ladin/Karn und die ersten Dinosaurier gehören vermutlich zu parallelen Entwicklungslinien innerhalb der Dinosauriformes bis basalen Dinosauria, die im Trend eine ähnliche Fußanatomie und Bewegungsweise aufweisen. Streng genommen sind alle diese Formen Nebengruppen in Beziehung zur der Entfaltung bestimmter Dinosaurier wie sie ab Nor-Rhät vorliegen. Die Fährtentiere standen den Theropoden eventuell weniger nah, als *Eoraptor* und *Herrerasaurus*. Alle darüber hinaus gehenden Deutungen, die beispielsweise für *Atreipus* Ornithischier erwägen, sind derzeit überzogen. Nur wenn bei *Grallator* im Verlauf von Fährten Übergänge zu den anderen Typen auszuschließen sind, und das ist ab Nor zunehmend realistisch, kommen Theropoden als Erzeuger in die engste Wahl.

**Dank**

Für die Überlassung und Vermittlung von Material zu der vorliegenden Studie danken die Verfasser den Herren Dr. J. M. RABOLD, Umwelt-Museum Oberfranken, Bayreuth, H. ZAPF, Ottmannsreuth, Dr. M. MÄUSER, Naturkunde-Museum Bamberg, Dr. R. WERNEBURG, Naturhistorisches Museum Schleusingen, Prof. Dr. R. HÖFLING, Paläontologisches Institut Erlangen, Dr. R. M. SULLIVAN, State Museum Pennsylvania, Harrisburg, M. J. SZAJNA, Reading, M. FEYERS, Public Museum, Reading, Pennsylvania, D. S. BERMAN, Carnegie Museum, Pittsburg, Herrn Prof. Dr. B. SCHRÖDER, Bochum und Dr. S. G. LUCAS, Albuquerque wird für klärende Diskussionen zur Stratigraphie gedankt.

**Literatur**

- AVANZINI, M. (1998): Anatomy of a footprint: Bioturbation as a key to understanding dinosaur walk dynamics.- *Ichnos*, **6** (3): 129-139; (Harwood Acad. Publ.).
- BAIRD, D. (1957): Triassic reptile footprint faunules from Milford, New Jersey.- *Bull. Mus. Comparative Zoology*, **117**: 449-520.
- BEURLEN, K. (1950): Neue Fährtenfunde aus der fränkischen Trias.- *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.* **1950**: 308-320; Stuttgart.
- BEUTLER, G. (1998): Keuper.- *Hallesches Jahrb. Geowiss., B, Beih.* **6**: 45-58; Halle (Saale).
- COUREL, L. & DEMATHIEU, G. (1976): Une ichnofaune reptilienne remarquable dans le grès triasiques de Largentière (Ardeche, France).- *Palaeontogr., A* **151**: 195-216; Stuttgart.
- DEMATHIEU, G. (1970): Les empreintes de pas de vertébrés du Trias de la bordure Nord-Est du Massif Central.- *Cahiers de Paleontologie*, 211 S.; Paris (Ed. Centre National de la Recherche Scientifique).
- DEMATHIEU, G. & GAND, G. (1972): Les pistes dinosauriennes du Trias moyen du Plateau d'Antully et leur signification paléozoologique.- *Bull. Soc. Nat. Hist. d'Autun*, **62**: 2-18; Autun.
- DEMATHIEU, G. (1989): Appearance of the first dinosaur tracks in the French Middle Triassic and their probable significance.- In: GILLETTE, D. D. & LOCKLEY, M. G. [eds.]: *Dinosaur Tracks and Traces*.- 201-207; Cambridge (Univ. Press).
- ELLENBERGER, P. (1972): Contribution à la classification des Pistes de Vertébrés du Trias: Les types du Stormberg d'Afrique du Sud (I).- *Palaeovertebrata, Mem. Extraordinaire*, 1972: 1-104; Montpellier.
- FARLOW, J. O. & LOCKLEY, M. G. (1993): An osteometric approach to the identification of the makers of Early Mesozoic tridactyl dinosaur footprints.- In: LUCAS, S. G. & MORALES, M. [eds.]: *The Nonmarine Triassic*.- New Mexico Mus. Nat. Hist. & Sci. Bull., **3**: 123-131; Albuquerque.
- FRASER, N. C. & OLSEN, P. E. (1996): A new dinosauriform ichnogenus from the Triassic of Virginia.- *Jeffersonia, Contrib. Virginia Mus. Nat. Hist.*, **7**: 1-17; Martinsville.
- FREYBERG, B. V. (1965): Der Coburger Bausandstein (Mittlerer Keuper) von Zeil-Ebelsbach als Beispiel einer epikontinentalen Schichtenfolge.- *Erlanger Geol. Abh.*, **58**, 60 S.; Erlangen.
- GATESY, S. M., MIDDLETON, K. M., JENKINS, F. A. & SHUBIN, N. H. (1999): Three-dimensional preservation of foot movements in Triassic theropod dinosaurs.- *Nature*, **399**: 141-144; London.
- GAUTHIER, J. A. (1986): Saurischian monophyly and the origin of birds.- In: PADIAN, K. [ed.]: *The origin of birds and the evolution of flight*.- *Mem. California Acad. Sci.*, **8**: 1-55; Berkeley.
- HAARLÄNDER, W. (1938): Bericht über einige Funde aus dem mittelfränkischen Keuper.- *Jber. Mitt. Oberrhein. geol. Ver., N. F.* **27**: 1-8; Stuttgart.
- HADERER, F.-O. (1990): Ein tridactyles Trittsiegel aus dem Stubensandstein (Obere Trias, Nor) des Rühlensbachtals (Württemberg).- *Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B*, **160**: 1-14; Stuttgart.
- HADERER, F.-O. (1996): Archosaurier-Trittsiegel aus dem Stubensandstein (Obere Trias, Nor) von Württemberg (Süddeutschland).- *Jh. Ges. Naturkde. Württemberg*, **152**: 41-45; Stuttgart.
- HAUBOLD, H. (1969): Die Evolution der Archosaurier in der Trias aus der Sicht ihrer Fährten.- *Hercynia*, **6** (1): 90-106; Leipzig.
- HAUBOLD, H. (1971a): *Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum Fossilium*.- *Handbuch der Paläoherpétologie* (O. KUHN, ed.), **18**, 124 S.; Stuttgart (Gustav Fischer Verlag).
- HAUBOLD, H. (1971b): Die Tetrapodenfährten des Buntsandsteins in der Deutschen Demokratischen Republik und in Westdeutschland und ihre Äquivalente in der gesamten Trias.- *Paläont. Abh., A*, **IV**, 3: 395-548, Berlin.
- HAUBOLD, H. (1984): Saurierfährten.- *Neue Brehm-Bücherei*, **479**, 231 S.; Lutherstadt Wittenberg (Ziemsen Verlag).
- HAUBOLD, H. (1986): Archosaur footprints at the terrestrial Triassic-Jurassic transition.- In: PADIAN, K. [ed.]: *The Beginning of the Age of Dinosaurs*.- 189-201; Cambridge (Univ. Press).
- HAUBOLD, H. (1990): Die Dinosaurier.- *Neue Brehm-Bücherei*, **432**, 248 S.; Lutherstadt Wittenberg (Ziemsen Verlag).
- HAUBOLD, H. (1999): Tracks of the Dinosauromorpha from the Early Triassic.- *Zbl. Geol. Paläont. Teil I*, **1998** (7-8): 783-795; Stuttgart.
- HECKERT, A. B. & LUCAS, S. G. (1999): Global correlation and chronology of Triassic Theropods (Archosauria: Dinosauria).- *Albertiana*, **23**: 22-35.
- HELLER, F. (1952): Reptilienfährten-Funde aus dem Ansbacher Sandstein des Mittleren Keupers von Franken.- *Geol. Bl. NO-Bayern*, **2**: 129-141; Erlangen.
- HELLER, F. (1958): Neue Fährtenfunde aus dem Mittleren Keuper bei Haßfurt am Main.- *Geol. Bl. NO-Bayern*, **8**: 146-152; Erlangen.

- HUENE, F. V. (1935): Neue Fährten aus der Trias.- Zentralbl. Min. etc., Abt. B, **7** (1935): 290-294; Tübingen.
- HUENE, F. V. (1943): Eine Fährtenplatte aus dem Stubensandstein des mittleren Keuper der Tübinger Gegend.- Zentralbl. Min. etc., Abt. B, **5** (1941): 138-141; Tübingen.
- HUNT, A. P., LUCAS, S. G., HECKERT, A. B., SULLIVAN, R. M. & LOCKLEY, M. G. (1998): Late Triassic dinosaurs from the western United States.- Geobios, **31** (4): 511-531; Villeurbanne.
- KARL, C. & HAUBOLD, H. (1998): *Brachychirotherium* aus dem Coburger Sandstein (Mittlerer Keuper, Karn/Nor) in Nordbayern.- Hallesches Jahrb. Geowiss., **B 20**: 33-58; Halle (Saale).
- KARL, C. & HAUBOLD, H. (2000): Saurierfährten im Keuper (Obere Trias) Frankens, die Typen von *Brachychirotherium*.- Ber. Naturwiss. Ges., **24**: 91-120; Bayreuth.
- KOZUR, H. (1999): The correlation of the Germanic Buntsandstein and Muschelkalk with the Tethyan scale.- Zbl. Geol. Paläont., Teil I, **1998** (7-8): 701-725; Stuttgart.
- KUHN, O. (1936): Weitere Parasuchier und Labyrinthodonten aus dem Blasensandstein des Mittleren Keupers von Ebrach.- Palaeontograph., **A 83**: 61-94; Stuttgart.
- KUHN, O. (1937): Lebensbild des Wirbeltiervorkommens im Keuper von Ebrach. Eine Plateosauriden-Fährte aus dem Keuper.- Paläont. Z., **19**: 315-321; Berlin.
- KUHN, O. (1958): Die Fährten der vorzeitlichen Amphibien und Reptilien.- 64 S.; Bamberg (Verl. Meisenbach).
- LEITZ, F. & SCHRÖDER, B. (1985): Die Randfazies der Trias im Bruchschollenland südöstlich Bayreuth.- Jber. Mitt. Oberrhein. geol. Ver., N. F. **67**: 51-63; Stuttgart.
- LEONARDI, G. & LOCKLEY, M. G. (1995): A proposal to abandon the ichnogenus *Coelurosaurichnus* Huene, 1941 - a junior synonym of *Grallator* E. Hitchcock, 1858.- J. Vertebr. Pal., **15** (3) September 1995: Abstracts, 40 A.
- LOCKLEY, M. G. & HUNT, A. P. (1995): Dinosaur Tracks and other Fossil Footprints of the Western United States.- 338 p.; New York (Columbia Univ. Press).
- LOCKLEY, M. G., HUNT, A. P., MEYER, C., RAINFORTH, E. C. & SCHULTZ, R. J. (1998): A survey of fossil footprint sites at Glen Canyon National Recreation Area (Western USA): A case study in documentation of trace fossil resources at a National Preserve.- Ichnos, **5**: 177-211; (Harwood Acad. Publ.).
- LOCKLEY, M. G. & MEYER, C. (2000): Dinosaur tracks and other fossil footprints of Europe.- XVIII + 323 p.; New York (Columbia Univ. Press).
- LUCAS, S. G. (1998): Global Triassic tetrapod biostratigraphy and biochronology.- Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol., **143**: 347-384; Amsterdam.
- LUCAS, S. G. (1999): Tetrapod-based correlation of the nonmarine Triassic.- Zbl. Geol. Paläont., Teil I, **1998** (7-8): 497-521; Stuttgart.
- MIDDLETON, K. M. & GATESY, S. M. (2000): Theropod forelimb and evolution.- Zool. J. Linn. Soc., **128**: 149-187; London.
- NOVAS, F. E. (1996): Dinosaur monophyly.- J. Vertebr. Pal., **16** (4): 723-741; Lawrence, Ks.
- OBERMAYER, W. (1912): Neue Funde von Tierfährten im Mittleren Keuper bei Stuttgart.- Monatsschr. „Aus der Heimat“, **25**: 129-137; Stuttgart.
- OLSEN, P. E. & BAIRD, D. (1986): The ichnogenus *Atreipus* and its significance for Triassic biostratigraphy.- In: PADIAN, K. [ed.]: The Beginning of the Age of Dinosaurs.- 61-87; Cambridge (Univ. Press).
- OLSEN, P. E., SMITH, J. B. & MCDONALD, N. G. (1998): Type material of the type species of the classic theropod footprint genera *Eubrontes*, *Anchisauripus*, and *Grallator* (Early Jurassic, Hartford and Deerfield basins, Connecticut and Massachusetts, U.S.A.).- J. Vertebr. Pal., **18** (3): 586-601; Lawrence, Ks.
- OLSEN, P. E. & HUBER, P. (1998): The oldest Late Triassic footprint assemblage from North America (Pekin Formation, Deep River basin, North Carolina, USA).- Southeastern Geology, **38** (2): 77-90.
- PADIAN, K. (1997): Saurischia.- In: CURRIE, P. J. & PADIAN, K. [eds.]: Encyclopedia of Dinosaurs.- 647-653; San Diego (Academic Press).
- 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; Philadelphia Acad. Nat. Sci..
- REHNELT, K. (1950): Ein Beitrag über Fährten Spuren im unteren Gipskeuper von Bayreuth.- Ber. Naturw. Ges., **1950**: 27-36; Bayreuth.
- REHNELT, K. (1952): Ein weiterer dinosauroider Fährtenrest aus dem Benker-Sandstein von Bayreuth.- Geol. Bl. NO-Bayern, **2**: 39-40, Erlangen.
- REHNELT, K. (1959): Neue Reptilfährten-Funde aus der germanischen Trias.- Jb. staatl. Mus. Min. u. Geol. Dresden, **1959**: 97-103.
- REHNELT, K. (1960): Über eine Fährte aus den Corbula-Sandsteinen und über Fährtenreste aus dem Benker-Sandstein bei Bayreuth.- Ber. Naturw. Ges. Bayreuth, **10**: 71-76.
- REHNELT, K. (1983): Berichtigung einer Reptil-Fährtenspur aus dem Benker-Sandstein (Keuper/Trias) Frankens. *Coelurosaurichnus arntzeniusi* n. sp. - Löbbecke Mus. u. Aquarium, Jahresber., **82**: 47-51; Düsseldorf.
- ROGERS, R. R., SWISHER, C. C. III, SERENO, P. C., MONETTA, A. M., FOSTER, C. A. & MARTINEZ, R. N. (1993): The Ischigualasto tetrapod assemblage (Late Triassic, Argentina) and <sup>40</sup>Ar/<sup>39</sup>Ar dating of dinosaur origin.- Science, **260**: 794-797.

- RÜHLE V. LILIENSTERN, H. (1939): Fährten aus dem Blasensandstein (km 4) des Mittleren Keupers von Südhüringen.- N. Jb. Min. Geol. Pal., Abt. B, Beil.-Bd. **80**: 63-71; Berlin.
- SCHRÖDER, B. (1972): Zur Stratigraphie des höheren Gipskeupers im östlichen Süddeutschland.- Z. deutsche geol. Ges., **123**: 215-228; Hannover.
- SCHRÖDER, B. (1982): Entwicklung des Sedimentbeckens und Stratigraphie der klassischen Germanischen Trias.- Geol. Rundsch., **71**: 783-794; Stuttgart.
- SCHRÖDER, B., KLARE, B., MENZEL, D. & PETEREK, K. (1998): Das Permomesozoikum des Vorlandes der Böhmisches Masse (Exkursion K am 18. April 1998).- Jber. Mitt. Oberrhein. geol. Ver., N.F. **80**: 251-270; Stuttgart.
- SERENO, P. C. (1986): Phylogeny of the bird hipped dinosaurs (Order Ornithischia).- Nat. Geogr. Res., **2**: 234-256.
- SERENO, P. C. (1991): Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications.- J. Vertebr. Pal., **11** (Suppl.): 1-65; Lawrence, Ks.
- SERENO, P. C. (1993): The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*.- J. Vertebr. Pal., **13**: 425-450; Lawrence, Ks.
- SERENO, P. C. (1997): The origin and evolution of dinosaurs.- Ann. Rev. Earth Planet. Sci., **25**: 435-489.
- SERENO, P. C. (1999): The evolution of dinosaurs.- Science, **284**: 2137-2147.
- SERENO, P. C. & ARCUCCI, A. B. (1990): The monophyly of crurotarsal archosaurs and the origin of bird and crocodile ankle joints.- N. Jb. Geol. Paläont., Abh. **180**: 21-52; Stuttgart.
- SERENO, P. C. & ARCUCCI, A. B. (1993): Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Lagerpeton chanarensis*.- J. Vertebr. Pal., **13**: 385-399; Lawrence, Ks.
- SERENO, P. C. & ARCUCCI, A. B. (1994): Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Marasuchus lilloensis*, gen. nov.- J. Vertebr. Pal., **14**: 53-73; Lawrence, Ks.
- SZAJNA, M. J. & SILVESTRI, S. M. (1996): A new occurrence of the ichnogenus *Brachychirotherium*: Implications for the Triassic-Jurassic mass extinction event.- In: MORALES, M. [ed.]: The Continental Jurassic.- Mus. Northern Arizona Bull., **60**: 275-283; Flagstaff.
- URLICHS, M. & TICHY, G. (1998): Correlation between the Bleiglanzbank (Gipskeuper) of Germany and Upper Ladinian beds of the Dolomites (Italy).- Hallesches Jahrb. Geowiss., B, Beih. **5**: 179; Halle (Saale).
- WEEMS, R. E. (1987). A Late Triassic footprint fauna from the Culpeper Basin, Northern Virginia (U.S.A.).- Transactions of the American Philosophical Society, **77** (1): 1-79.
- WEEMS, R. E. (1992): A re-evaluation of the taxonomy of Newark Supergroup saurischian dinosaur tracks, using extensive statistical data from recently exposed tracksite near Culpeper, Virginia.- Virginia Division of Mineral Resources Publication, **119**: 113-127.
- WEISS, W. (1934): Eine Fährten-schicht im Mittelfränkischen Blasensandstein.- Jber. Mitt. Oberrhein. geol. Ver., N.F. **23**: 5-11; Stuttgart.
- WEISS, W. (1976): Ein Reptilfährten-Typ aus dem Benker-Sandstein und untersten Blasensandstein des Keupers um Bayreuth.- Geol. Bl. NO-Bayern, **26**: 1-7, Erlangen.
- WEISS, W. (1981): Saurierfährten im Benker-Sandstein.- Geol. Bl. NO-Bayern, **31**: 440-447; Erlangen.
- WERNEBURG, R. (1998): Neufund einer Dinosaurierfährte aus dem Coburger Sandstein (M. Keuper) von der Schönbachsmühle (Franken).- Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, **13**: 15-18.

Anschrift der Autoren:

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

Hendrik Klein  
 Weinleite 4 - Haimburg  
 D-92348 Berg