

12. Spurenfossilien aus dem Lettenkeuper

Hans Hagdorn

Abstract

The trace fossil record of the Lower Keuper is reported according to SEILACHER'S (2007) ethological classification. Two trace fossil associations can be differed: (1) An ichnofacies of thinly bedded sandstones and siltstones, originated from spillover areas of fluvial channels, dominated by *Planolites/Palaeophycus*, *Halopoa* (?), *Cylindricum* and, more rarely, *Dactylophycus* and *Palaeophycus*, respectively. (2) An ichnofacies of marine or brackish carbonate beds with dominating *Rhizocorallium*, *Teichichnus*, *Thalassinoides* and bored intraclasts. Tetrapod tracks have not yet been found, but a swimming trace is indicative of large coelacanth fishes. The vertebrate coprolites from various Lower Keuper bone beds are described and classified according to the classification proposed by HUNT et al. (2013).

1. Einführung

Verhaltensäußerungen von Organismen, die sich im Sediment als Lebensspuren abbilden, sind in den klastischen Gesteinen des Lettenkeupers in breiter Vielfalt und ausgezeichneter Erhaltung überliefert. Viele Lettenkeuper-Spuren kommen bereits im Muschelkalk vor, aus dem sie zumeist gut beschrieben und gedeutet sind, zuletzt in Übersichten dargestellt von KNAUST (2007) und KNAUST et al. (2012). Ichnofaunen (Spurenfossilfau-

nen) des süddeutschen Mittelkeupers bearbeiteten zuletzt SCHLIRF et al. (2001) sowie in breiterer Darstellung unter Berücksichtigung der Lettenkeuper-Spuren SCHLIRF (2005). Einen Vergleich mit den Ichnofaunen der stärker kontinental geprägten englischen Trias hat POLLARD (1981) durchgeführt und dort z.T. dieselben Ichnotaxa wie in der Germanischen Trias festgestellt. Viele Spuren lassen sich nach den Verhaltensmustern ihrer Erzeuger klassifizieren und in das von SEILACHER (1953, 2007) konzipierte ethologische System einordnen, dem auch das vorliegende Ka-



Abb. 12.1 Verzweigte, aktiv verfüllte, z.T. leicht bilobate Kriechspuren ohne Wandung im Epirelief einer Sandsteinbank vom Rand einer Rinne. Hauptsandstein, Untermünckheim-Wittighausen. MHI 2101. Maßstab 10 cm.

pitel folgt, auch wenn es oft interpretativ ist. Probleme der Spurentaxonomie und -gliederung sind bei SCHLIRF (2005) und KNAUST (2012) diskutiert. Die Spurenfossilien des Lettenkeupers finden sich vornehmlich in dünnen Sandstein- und Siltsteinbänkchen als *Epichnia* auf Schichtoberseiten, als *Hypichnia* auf Schichtunterseiten, und auch als *Endichnia*, v.a. in Tonsteinen, im Schichtinneren. Von den wenigsten kennt man die Erzeuger, von welchen in der Regel auch keine Körperfossilien vorliegen. Zu den Spurenfossilien gehören auch die Koproolithen (Faeces) von Wirbellosen und von Wirbeltieren, die in diesem Kapitel gleichfalls behandelt werden.

2. Spuren nach ethologischer Klassifizierung

2.1. Kriechspuren (Repichnia)

Als positive (erhabene) *Epichnia* kommen im Grenzbonebed und auf dünnen Bänkchen mit Interferenzrippeln

aus den Überflutungsflächen im Randbereich von Hauptsandstein-Rinnen vielerorts 2–4 mm breite, skulpturlose Spuren vor, die Dezimeterlänge erreichen, sich verzweigen und kreuzen und ein unregelmäßiges Netzwerk bilden (Abb. 12.1). Zopfmuster wurden nicht beobachtet. Konkave, gelegentlich mit der Kürbiskernmuschel „*Anodonta gregaria*“ assoziierte *Hypichnia* dünner Siltsteinbänkchen im Vitriolschiefer und in den Estherienschiefer gehören wohl zum selben Spurentyp, vielleicht auch mit Pyrit ausgekleidete *Endichnia* in grauschwarzen Tonsteinen der Estherienschiefer und den das Grenzbonebed direkt überlagernden Mergeln. Ihre Erzeuger waren vermutlich Organismen ohne Körperanhänge, die sich dicht unter der Sedimentoberfläche bewegten und dabei Sediment durcharbeiteten und aufwarfen. Zu *Palaeophycus*, geraden bis schwach gebogenen, zylindrischen Spuren unterschiedlicher Größe, die passiv mit dem umgebenden Sediment gefüllt sind und eine Wandung aus Tonstein besitzen, lassen sich diese Spuren jedenfalls nicht stellen, doch findet sich *Palaeophycus* gelegentlich an der Basis von dünnen Fein-



Abb. 12.2 Ruhespuren von Muscheln (*Lockeia siliquaria* JAMES, 1879) und *Ptychoplasma vagans*. Vitriolschiefer, Krensheim. MHI 2102. Maßstab 10 cm.

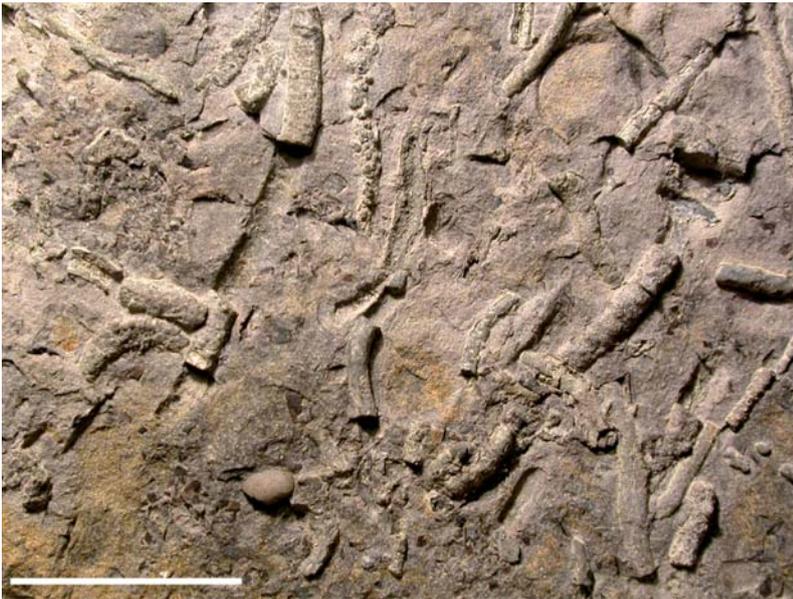


Abb. 12.3 *Palaeophycus* mit Wandstruktur und passiver Füllung. Estherienschiechten, Unterohrn. MHI 2103. Maßstab 1 cm.

sandstein-Bänkechen der Vitriolschiefer und der Estherienschiechten. An der Basis von Sandsteinbänkechen aus dem Überflutungsbereich der Sandsteinrinnen findet sich seltener auch *Halopoa* (?), ein mehrere cm langer, gerader Bau mit unregelmäßigen Längsriefen oder -falten, dessen Durchmesser nicht konstant ist. Nach KNAUST (schriftl. Mitt. 2014) ist diese Spur eher zu *Asterosoma* zu stellen.

2.2. Ruhespuren (Cubichnia)

Zusammen mit *Palaeophycus*, fanden sich an der Basis von dünnen Schluffsteinbänkechen aus Wagners Plattenhorizont im Vitriolschiefer von Krensheim massenhaft mandelförmige Hypichnia von wenigen mm Länge, die als Ruhespur *Lockeia siliquaria* JAMES, 1879 bestimmt werden (Abb. 12.2). Da in vielen Aufschlüssen im gleichen Horizont die Kürbiskernmuschel „*Anodonta*“ *gregaria* in Massen auftritt, lässt sich daran denken, im keilförmigen Fuß dieser endobenthischen Muschel den Erzeuger der Spur zu sehen. Die Einzelspuren können sich zu Ketten von dicht hintereinander geschalteten Eindrücken zusammenschließen, welche die Fortbewegung des Erzeugers belegen. Das von SEILACHER & SEILACHER-DREXLER (1994) dafür vorgesehene Ichnotaxon „*Lockeia serialias*“ ist nach SCHLIRF et al. (2001) und UCHMANN et al. (2011) ein nomen nudum, da kein Holotypus dafür designiert wurde. Nach KNAUST (schriftl. Mitt. 2014) ist die Zuordnung zu *Ptychoplasma*

vagans wahrscheinlicher, doch handelt es sich auch dabei nicht um eine Ruhespur.

2.3. Fressbaue (Fodinichnia)

Die Kriechspur *Palaeophycus* ist oft schwer von dem Fressbau *Planolites* zu trennen, bei dem das Sediment entweder den Darm des unbekanntes Erzeugers durchwandert und den Bau gestopft hat („Stopfbaue“) oder von den Körperanhängen umgelagert wurde. Zu *Planolites montanus* RICHTER, 1937 kann man 2–5 mm dicke, gerade bis leicht gebogene, zylindrische Baue stellen, die als konvexe Hypichnia auf Schichtunterseiten dünner Sandsteinbänkechen des Hauptsandsteins auftreten. Die 1–3 cm langen

Baue sind unverzweigt, kreuzen sich aber häufig. Deutlich größer wird *Planolites beverleyensis* (BILLINGS, 1862). Mit kugel- bis stäbchenförmigen Partikeln gestopft sind gerade, zylindrische Baue von ca. 2 mm Durchmesser und bis ca. 2,5 cm Länge aus den Estherienschiechten von Öhringen-Unterohrn (Abb. 12.3).

An der Basis cm-dünner Siltsteinbänke aus den Estherienschiechten von Unterohrn und Wittighausen fanden sich zusammen mit *Planolites* und Abdrücken bzw. Spuren der Süßwasserhydrozoe „*Medusina*“ cm-lange, schwach geringelte Hypichnia, die sich in zwei bis drei Loben verzweigen (Abb. 7.1). POLLARD (1981) beschrieb solche Baue als *Phycodes curvipalmatum*, SCHLIRF (2005) stellte sie zu *Arthropycus alleghanensis* (Abb. 12.4).

2.4. Wohn-/Fressbaue (Domichnia – Fodinichnia)

Zusammen mit *Planolites/Palaeophycus* und *Halopoa* (?) bzw. *Asterosoma* kommen in der dünnbankigen Fazies der Überflutungsflächen des Hauptsandsteins am Rand der Rinnen senkrechte, zylindrische Gänge von 5–8 mm Durchmesser vor (Abb. 12.5). Ihre Zuordnung zu der im Mittelkeuper häufigen Spur *Cylindricum* (LINCK, 1949), die in Gruppen auftritt und nach unten gerundet endet, ist unsicher, weil das Ende der Baue nicht erhalten ist. SCHLIRF (2005) stellte diese Baue zum Ichnotaxon *Skolithos*, das er als Anzeiger für nichtmarines Milieu betrachtet. Nach KNAUST (2012), der einfache vertikale Gänge nach ihrem

ADOLF SEILACHER

* 24. 2. 1925 in Stuttgart
† 26. 4. 2014 in Tübingen



ADOLF SEILACHER UND THEO SIMON am Gaildorfer Kocherufer, wo das Stollenmundloch der Gaildorfer Vitriolgrube lag. Foto. HAGDORN 2012.

Schon als Schüler im heimatischen Gaildorf publizierte ADOLF SEILACHER über Hai-zähne aus dem Mittelkeuper des Eisbachtals. Nach dem Wehrdienst auf See studierte er 1945–1951 in Tübingen bei v. HUENE, dann bei SCHINDEWOLF, bei dem er über das Kambrium der Salt Range promovierte. Nach Lehrtätigkeit in Frankfurt, Bagdad, Göttingen und Baltimore war er ab 1964 Ordinarius in Tübingen. Seit 1987 lehrte er halbjährlich an der Yale University in New Haven, Connecticut. In seinen Forschungen verband er Bekanntes aus der heimatischen Trias mit Erfahrungen aus allen erdgeschichtlichen Systemen und aus allen Kontinenten. Mit dem DFG-Sonderforschungsbereich 53 Palökologie machte er Tübingen zu einem Zentrum der Paläontologie, wo u.a. Konzept und Typologie der Fossilagerstätten erarbeitet wurde. Berühmt wurde SEILACHER durch seine Klassifizierung der Spurenfossilien nach dem Verhalten ihrer Erzeuger, weiter durch seine Studien zur Konstruktionsmorphologie zahlreicher Invertebratengruppen und seine Deutung der präkambrischen Vendobionten als Organismen, die sich nicht ins bekannte System der Organismen einordnen lassen. ADOLF SEILACHER wurde international und national vielfach geehrt. Der Crafoord-Preis der Schwedischen Akademie der Wissenschaften 1992 ermöglichte es ihm, Abgüsse spektakulärer Spurenfossilien aus aller Welt zu der Wanderausstellung „Fossile Kunst“ zu versammeln, darunter die Coelacanthiden-Schwimmspur *Parundichna* aus dem Lettenkeuper. 2007 erschien sein Buch „Trace Fossil Analysis“, in dem seine Forschungen an fossilen Lebensspuren zusammengefasst sind.

HAGDORN, H. (2014): ADOLF SEILACHER 1925 – 2014. – Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, **170** (1): 451–472.

Längen-Dicke-Verhältnis klassifiziert, ist *Cylindricum* ein gültiges Ichnogenus.

Zu den U-förmigen Spuren gehören die Wohn-Fressbaue vom Typ *Rhizocorallium*, die auch in manchen Karbonatbänken des Lettenkeupers vorkommen, wenn auch seltener als im Muschelkalk. Ihr Erzeuger hat mit dem „protrusiven“ Vorbau seines Baues das durchgearbeitete Sediment hinter sich abgelagert und als „Spreite“ in Lamellen gestapelt. SCHLIRF (2005, 2011) revidierte die

U-Baue der Germanischen Trias, grenzte sie jedoch abweichend von anderen Autoren, z.B. FÜRSICH (1974), ab. Er verteilte sie auf drei Ichnogattungen: (1) das vertikal bis schräg angelegte *Diplocraterion* mit einfacher Spreite, (2) das schräg bis annähernd horizontal verlaufende *Rhizocorallium* mit doppelter Spreite und retrusiv (rückbauend) angelegten Ästen, und (3) überwiegend horizontale, einfach- oder mehrlobige Baue mit überwiegender Einfachspreite, die er zu *Ilmenichnus* stellt. Die neueste Revision des Ichnogenus *Rhizocorallium* durch KNAUST (2013) unterscheidet als valide Ichnospezies der Gattung *Rhizocorallium* nur (1) *Rhizocorallium jenense* mit unverzweigten, unterschiedlich schräg angelegten, bogen- oder U-förmigen Bauern mit subparallelen oder netzförmigen Kratzern und passiver Füllung, und (2) *Rhizocorallium commune* mit unverzweigten, selten auch verzweigten, meist subhorizontalen, langen, geraden oder gewundenen Bauern, die an den Wänden subparallele Kratzer zeigen können; Spreite und randliche Röhre sind häufig aktiv mit Kotpillen vom Typ *Coprulus oblongus* gefüllt.

Typische, vertikal angelegte Diplocraterien kennt man aus dem Lettenkeuper nicht, doch stellte SCHLIRF (2005) auch die schräg ins Sediment verlaufenden Rhizocorallien zu *Diplocraterion*. Diese werden allerdings von den meisten Autoren als *Rhizocorallium jenense* bezeichnet. Dazu gehören bis 13 cm breite und 40 cm lange, aber meist deutlich kleinere, U-förmige Baue mit einfacher Spreite aus der Blaubank, die zunächst schräg ins Sediment führen und dann mit deutlicher Biegung fast horizontal verlaufen (Abb. 12.6). Ihre parallelen Röhren erreichen über 1 cm Durchmesser. Sie zeigen häufig Kratzspuren in Röhren und Spreite, was auf Anlage der Baue im halb verfestigten Sediment weist. Das in Spreite und Röhre abgelagerte und zuvor durchgearbeitete Sediment enthält häufig längliche Kotpillen der Art *Coprulus oblongus* (vgl. KNAUST 2008). Kratzer und Kotpillen legen nahe, dass der Erzeuger entweder ein Arthropode oder nach (KNAUST 2013) wahrscheinlicher ein Annelide war, der seinen Bau entweder als Filtrierer bewohnte oder als ein Substratfresser als Fressbau anlegte.

4–5 cm breite, aber lange, spiralig gewundene, einfachlobige Rhizocorallien mit einfacher Spreite und Kratzspuren aus den Linguladolomiten von Wilhelmshöhe, die nach FÜRSICH (1975) zu *Rhizocorallium irregulare* MAYER, 1954 (= *R. commune*) gehören, trennte SCHLIRF (2005) von *Rhizocorallium* ab und stellte sie zu *Ilmenichnus devonicus* (HECKER, 1930). Nach FÜRSICH (1975) wurden die langen, z.T. verzweigten, mehrlobigen Formen von Detritusfressern angelegt, die kurzen vom Typ *Rhizocorallium jenense* ZENKER, 1836 dagegen von Filtrierern.

Mit Rhizocorallien als Endichnia durchsetztes Karbonatgestein bildete PÖPPELREITER (1999) aus der Anthrakitbank von Bad Windsheim ab, aus der Blaubank von



Abb. 12.4 *Phycodes curvipalmatum*. Estherienschichten, Unterohrn. SMNS 65490. Maßstab 5 mm.



Abb. 12.5 Spurenssoziation der Stillwasserzone zwischen Sandsteinrinnen mit ? *Halopoa* (nach KNAUST eher *Asterosoma*, schriftl. Mitt. 2014), *Cylindricum* und *Planolites montanus*. Estherienschichten, Unterohrn. MHI 1931. Maßstab 10 cm.



Abb. 12.6 *Rhizocorallium commune*. Blaubank, Kirchberg an der Jagst. MHI 1941. Maßstab 10 cm.



Abb. 12.7 *Thalassinoides* isp., ein etwas ausgewaschener Wohnbau eines dekapoden Krebses, mit eingeschwemmten und eingekippten „*Anodonta*“ *gregaria* (Hyporelief). Vitriolschiefer, Satteldorf-Neidenfels. MHI 1936. Maßstab 10 cm.

Illingen außerdem den langgestreckten Wohn-Fressbau *Teichichnus* (vertikal übereinander gestapelte flach U-förmige Spreitenbaue mit einer Röhre am Top). Ein weiterer Wohnbau ist *Thalassinoides*, der gleichfalls im Unterkeuper wesentlich seltener ist als im Muschelkalk. SCHLIRF (2005) vereinigte dieses Taxon mit *Spongeliomorpha*, das jedoch Kratzspuren zeigen sollte und nach KNAUST und UCHMANN (mündl. Mitt. 2014) als gültiges Ichnotaxon anzusehen ist. Als Erzeuger gelten Zehnfußkrebse, die im Lettenkeuper als Körperfossilien bislang aber nur mit dem Erymiden *Clytiopsis* belegt sind (Kap. 7). In einem System von *Thalassinoides*-Bauen, das als Halbrelief auf der Unterseite eines Siltsteinbänkchens aus dem Vitriolschiefer von Satteldorf erhalten ist, herrscht die typische Y-Form bzw. T-Form (Abb. 12.7). In den Bau wurden Kürbiskern-Muscheln („*Anodonta*“ *gregaria*) eingespült und mit der Wölbung nach oben eingeregelt. Der tief im schwach verfestigten Sediment angelegte Bau wurde demnach erosiv freigelegt und mit siltigem Material verfüllt.

2.5. Bohrspuren

Intraklasten aus dunkelblaugrauem Mikritkalkstein, die im verwitterten Zustand oft rostbraune Limonit-Krusten zeigen, finden sich nicht selten als Anzeiger von Erosionsereignissen und anschließender Omission (Sedimentationsunterbrechung) in der Blaubank und den Unteren Dolomiten im Raum Crailsheim-Rothenburg und bei Enzberg, aber auch im Grenzbonebed (MAYER 1955; HAGDORN & REIF 1988; PÖPPELREITER 1999). Sehr häufig sind sie angebohrt (Abb. 12.8). Die Bohrgänge, die an der Oberfläche oft trichterförmig erweitert sind, werden bei einem Durchmesser von ca. 0,5 mm kaum tiefer als 10 mm und sind damit dünner als die von Hartgründen des Unteren Muschelkalks bekannte Bohrspur *Trypanites weisei*. Man wird sie dennoch zu *Trypanites* stellen. Dieselbe Bohrspur findet sich in Intraklasten auch im Muschelkalk, weshalb ihr Erzeuger als eingeschränkt marin gelten kann. Die intensive Anbohrung dokumentiert Zeiten fehlender Sedimentation,



Abb. 12.8 Plattiger Intraklast mit der Bohrspur *Trypanites* (?). Untere Dolomite, Rothenburg-Bettenfeld. MHI 1403. Maßstab 5 cm.



Abb. 12.9 Die Coelacanthiden-Schwimmspur *Parundichna schoelli* mit *Cylindricum* (Hyporelief). Hauptsandstein, Rot am See. MHI 1704. Länge der Spur 120 cm.

in denen die Bohrorganismen ihr Substrat völlig durchsieben konnten. Als Erzeuger kommen Polychaeten oder die zu den Tentaculaten gehörenden Hufeisenwürmer (Phoronidea) in Frage, die mit den Brachiopoden und den Mikroconchen verwandt sind.

Über Mikrobohrspuren in Schalen und anderen Bioklastkörnern berichtete BRUNNER (1973). Nach dem Durchmesser unterschied er Thalloyphyten zugeordnete Bohrgänge von ca. 6 µm und Gänge bis 15 µm Durchmesser, die von unbestimmten bohrenden oder Kalk lösenden Organismen angelegt wurden.

2.6. Fraßspuren

Auch die Insekten-Fraßspuren an Blättern, die als *Phagophytichnus*? ichnosp. bezeichnet werden, gehören als Verhaltensäußerungen von Organismen zu den Lebensspuren. Sie werden in Kap. 15 unter dem Aspekt „Beziehungen zwischen Tieren und Pflanzen“ näher beschrieben.

3. Fährten

Im Gegensatz zu verschiedenen Sandsteinen des Mittelkeupers wurden aus den Sandsteinhorizonten des Lettenkeupers bisher keine Fährten von Arthropoden oder Tetrapoden beschrieben. Als Schwimmspur eines Fisches deuteten SIMON et al. (2005) symmetrisch angeordnete Sets von zopfförmig gegeneinander versetzten sigmoidalen Kratzern an der Basis des Lettenkeuper-Hauptsandsteins von Rot am See bei Crailsheim (Abb. 12.9). Als Urheber der *Parundichna schoelli* genannten Spur wurde ein mehr als einen Meter langer Coelacanthide (Quastenflosser) rekonstruiert, dessen paarige Brust- und Bauchflossen alternierend über den mit einer Sandschicht bedeckten Boden eines Fließgewässers harkten. Weil Spuren von den unpaarigen Flossen nicht abgebildet sind, liegt es nahe, dass der Fisch – wie heute lebende Quastenflosser – im „Kopfstand“ den Boden aufwühlte, um Nahrung aufzuspüren. Schädelknochen großer Coelacanthiden aus der Albertbank (HAGDORN & MUTTER 2011; Kap. 8) belegen, dass in den verzweigten Flussläufen der Lettenkeupersümpfe tatsächlich Quastenflosser von einer Größe lebten, wie sie zur Erzeugung der Schwimmspur *Parundichna schoelli* nötig waren.

4. Koproolithen

Koproolithen sind fossile Exkreme. Dabei gilt es spezifisch geformte, karbonatische Kotpillen von Wirbellosen, v.a. von Arthropoden, und phosphatischen Wirbeltierkot zu unterscheiden. Als Verhaltens- und Aktivitätsäußerungen

von Organismen, die im Gestein körperlich erhalten sind, werden Koproolithen als Spurenfossilien behandelt. Arthropoden-Koproolithen werden aufgrund ihrer Form und ihrer Internstruktur, die sich oft erst im Dünnschliff zeigt, klassifiziert und mit binären Namen benannt; manche dieser Wirbellosen-Koproolithen dienen sogar als stratigraphische Anzeiger. Eine binäre Nomenklatur wurde in jüngster Zeit auch für Wirbeltier-Koproolithen vorgeschlagen.

4.1. Wirbellosen-Koproolithen

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts kennt man aus dem Keuper die Bacryllien, wenige Millimeter große, gerundete oder flache, stäbchenförmige, randlich geriefte Körper mit einer oder zwei Längsrinnen, die ursprünglich als Diatomeen gedeutet wurden, heute aber als Kotpillen gelten. Allerdings hat man das typische *Bacryllium* im Lettenkeuper noch nicht gefunden. Zu den Wirbellosen-Koproolithen gehören auch zylindrische Körper von 0,2–0,3 mm Durchmesser und bis 1,2 mm Länge aus dem Lettenkeuper von Seeborn, die SCHLIRF (2005) unter Vorbehalt zur Formgattung *Helicerina* stellt, doch sind die diagnostischen Längskanäle, die im Schliff erkennbar sein sollten, an dem Lettenkeuper-Material nicht belegt. Sicher zu *Helicerina* zu stellende Kotpillen wurden – erstmalig aus nichtmarinem Milieu – aus den Lehrbergsschichten des Mittelkeupers beschrieben (SCHWEIGERT et al. 1997). Als Produzenten von *Helicerina* nehmen diese Autoren die triassischen Vorfahren brachyurer Krebse (Krabben) an.

Rundliche bis stäbchenförmige Körper ohne Internstruktur von 1–1,2 mm Länge aus Mikrit, der sich von der Grundmasse nur in der meist helleren Farbe unterscheidet, treten in dichter Packung in Röhren und Spreite von Rhizocorallien auf. Sie werden nach ihrer Form als *Coprolus oblongus* bzw. *Coprolus bacilliformis* bezeichnet und können als Exkreme des *Rhizocorallium*-Erzeugers, d.h. wahrscheinlich als Anneliden-Faeces gelten. Sie kommen im Muschelkalk und im Lettenkeuper häufig in Rhizocorallien vor (MAYER 1958).

4.2. Wirbeltier-Koproolithen

Sehr viel größere Dimensionen erreichen die Wirbeltier-Koproolithen, die insbesondere in Bonebeds angereichert sind. Die frühe Erforschungsgeschichte der Koproolithen ist bei DUFFIN (1979, 2009) nachzulesen: Nachdem die ersten fossilen Wirbeltier-Faeces aus Höhlen der Fränkischen Alb und Englands als solche identifiziert wurden, sah BUCKLAND (1835) in den „Bezoarsteinen“ des britischen Lias und des Rhät aufgrund darin steckender Schuppen- und Knochenreste die Exkreme von Ichthyosauriern und

begann sie zu klassifizieren. Um die Spiralstruktur mancher Koprolithen zu erklären, stellte er Versuche mit künstlich in Därmen von Rochen und Haien erzeugten Zementfüllungen an. Später konnte BUCKLAND (1836) dann über Spiralkoprolithen aus dem württembergischen Lettenkeuper, dem Gaildorfer Alaunschiefer, berichten, die er von G. F. JAEGER erhalten hatte. Dann wurde darüber debattiert, ob die Spiralkoprolithen, die NEUMAYER (1904) in einen amphipolaren und einen heteropolaren Typ klassifizierte, fossilisierte Darminhalte oder Exkremente seien (FRITSCH 1895; NEUMAYER 1904). Aus heutiger Sicht kann es sich dabei sowohl um fossile Eingeweide (Enterospirae), um Darminhalte (Kololithen) als auch um echte Koprolithen handeln (HÄNTZSCHEL et al. 1968; DUFFIN 2009). Eine Klassifikation von Wirbeltierkoprolithen und ähnlichen Spurenfossilien legten HUNT & LUCAS (2012b) vor.

Koprolithen aus den Bonebeds im württembergischen Lettenkeuper und aus dem Bonebed über dem Rhätsandstein beschrieb QUENSTEDT (1851) und bemerkte auf S. 76 über deren Erhaltung: „Alle liegen sehr wohl erhalten im

Gestein, als hätten sie nicht die geringste Aenderung noch Reibung erlitten, allein beim Schläge zerfallen sie leicht zu einer kurzbrüchigen steinmarkartigen Masse, die sehr stark an der Zunge klebt.“ In seinen populären Vorträgen äußerte sich QUENSTEDT dann recht drastisch zu den anrühenden Fossilien aus dem Rhätbonebed: „Dieses Meer brach nicht als eine tiefe krystallhelle Fluth herein, sondern leckte kaum den Boden mit seinem seichten, stinkenden Wasser, in welchem Millionen von Fischeschuppen, Zähnen, Saurierknochen, Muschelbrocken und Auswurf (Coprolithen) aller Art herumschwammen, eine Cloake, die den verbrauchten organischen Stoff der mütterlichen Erde wieder zurückwarf!“ (QUENSTEDT 1856: 40).

Koprolithen werden neuerdings nach einer binären Nomenklatur parataxonomisch benannt (HUNT et. al. 2007, 2012a, 2013). In Abhängigkeit von der chronologischen Verbreitung ihrer Erzeuger haben sie nach Ansicht dieser Autoren sogar eine gewisse biostratigraphische Aussagekraft (HUNT et. al. 2013, dort mit einer Übersicht über Vorkommen triassischer Koprolithen).



Abb. 12.10 Koprolithen-Seife im Basisbonebed der Anthrakonitbank (Hyporelief). Kirchberg an der Jagst. MHI 1426/5. Breite der Platte 70 cm.

Bei den Koprolithen aus dem Lettenkeuper dürfte es sich durchweg um Kote von Fleischfressern handeln, denn aus der Fossilisationsgeschichte von Koten aus den eozänen Schwarzschiefern von Messel weiß man, dass Herbivoren-Kote wegen ihres hohen Gehaltes an Pflanzenresten inkohlt und unter Kompaktion flachgedrückt werden, Carnivoren-Kote jedoch bereits unter geringer Sedimentbedeckung bakteriell phosphatisiert werden können (WUTTKE 1988). Mit der Phosphatisierung nimmt die Dichte der Kote zu und sie verhalten sich hydrodynamisch wie präfossilisierte Knochen und wurden in den Bonebeds als Koprolithen angereichert. Regelrechte Koprolithen-Seifen („Latrinite“) haben sich in den Bonebeds an der Basis von Rinnensandsteinen, z.B. dem süddeutschen Haupt-sandstein, gebildet, in denen sie zusammen mit anderen präfossilisierten Wirbeltierresten beim erosiven Einschneiden der Rinnen aus den flächigen Bonebeds der Estheriensichten aufgearbeitet wurden. Besonders reich an Koprolithen ist das Basisbonebed der Anthrakonitbank von Kirchberg an der Jagst (Kap. 14), in dem Koprolithen unterschiedlicher Typen und Größe die dominierenden Komponenten sind (Abb. 12.10).

Koprolithen aus den Lettenkeuper-Bonebeds lassen sich vier Formtypen zuordnen, wie sie bereits von NEUMAYER (1904) beschrieben wurden und auch aus den britischen Rhät-Bonebeds bekannt sind (SWIFT & DUFFIN 1999). Die Wirbeltier-Koprolithen des Lettenkeupers haben allgemein eine annähernd zylindrische bis ovoide, seltener spindelförmige, häufig eine wurstartig langgestreckte Form, wobei die Querschnitte in allen Übergängen von rund bis flach elliptisch variieren können (Abb. 12.11). Ihre Enden sind stumpf oder konkav, können aber auch hakenförmig oder spitz ausgezogen sein. Die Farbe ist meist ein helles Braun, häufig mit poliert erscheinender, dunkelbrauner bis schwarzer, sideritischer Oberfläche. Typ 1 ist zylindrisch bis ovoid, oberflächlich glatt, wulstig oder runzelig-rissig (Abb. 12.11d–e, h–j). Dieser Typ von gerader, gebogener oder gekrümmter Form, meist mit stumpfen oder eingezogenen Enden, erreicht mehrere cm Länge und ist im Fossilbericht mit Abstand der häufigste; solche Koprolithen werden von HUNT et al. (2012c) zu *Eucoprus* gestellt. Intern sind diese Koprolithen homogen oder von zahlreichen mm-großen Kugeln durchsetzt, die an der Oberfläche eine framboide Skulptur erzeugen können. Die Farbe der Körner kann heller oder dunkler als die Grundmasse des Koprolithen sein. Untersuchungen über die Natur dieser Körner stehen noch aus; es dürfte sich jedoch um umgewandelte Pyritframboide handeln, wie sie beim bakteriellen Abbau organischer Substanz in dysaerobem Milieu entstehen (WUTTKE 1988; SCHMITZ 1991). Unverdaute Reste von Schuppen und Zähnnchen finden sich in diesem Typ eher selten. Der seltene Typ 2 (*Alococopros*) zeigt bei ähnlicher Form und Internstruktur an der Oberfläche ein gleich-

mäßiges Längsrelief aus Wülsten und Runzeln, die sich an beiden Enden zentral vereinigen (Abb. 12.11f–g). In Typ 3 ist eine dicke Kotschnur bei beiderseits zugespitzter, amphipolarer Form mit deutlich ausgeprägter Spiralstruktur und stark vertiefter Naht um die Längsachse gewickelt (Abb. 12.11k); Internstruktur wurde bei diesem Typ nicht festgestellt. Die recht seltenen Koprolithen vom Typ 4 haben gleichfalls spirale Struktur, doch bildet die Kotmasse hier einen flachen, überlappend um die Längsachse gewickelten Fladen, was im Querschnitt besonders deutlich wird. Solche Koprolithen können am einen Ende stumpf sein (heteropolare Anordnung; Abb. 12.11a, b). Dann zieht sich die flache Naht vom spitzen zum stumpfen Ende und erscheint dort an der Oberfläche als enge spirale Einschnürung. Im Querschnitt zeigt sich der Fladen als ein planspiral aufgerolltes Band. Solche Koprolithen, die nach HUNT et al. (2007, 2013) zu *Saurocopros* oder *Liassocopros* zu stellen sind, werden über 5 cm lang und sind gewöhnlich hell bis mittelbraun. Häufig enthalten sie Nahrungsreste (angelöste Zähnnchen, Schuppen), deren Längsachsen nach der Spirale ausgerichtet sind. Die Spiralstruktur lässt auf einen Erzeuger mit spiralem Darmtrakt schließen, der durch Oberflächenvergrößerung eine verbesserte Adsorption der Nährstoffe erlaubte. Die Nahrungsreste lassen weiter auf räuberische Lebensweise der Erzeuger schließen, sehr wahrscheinlich Haie oder große Actinopterygier, wie sie aus Körperfossilien in den Bonebeds nachgewiesen sind (Kap. 8). Selten sind amphipolare Koprolithen des Typs 4 (Abb. 12.11c). Hinweise auf die Erzeuger der nicht spiralen Typen 1 und 2 gibt es nicht, jedoch legen gelegentlich darin enthaltene Schuppen und Zähnnchen nahe, dass es sich gleichfalls um Räuber gehandelt hat (Abb. 8.32a, b).

In Koprolithen aus dem Vitriolschiefer von Gammesfeld fand REIF (1971) Flügelabdrücke nicht näher bestimmter Insekten. Weitere Funde von Insektenresten stammen aus dem Anthrakonitbank-Basisbonebed von Kirchberg. Insektenreste, z.B. Schabenflügel, deuten auf eine ufernahe Lebensweise der Koprolithen-Erzeuger. Selten fanden sich auch Conchostraken, die sicher als Nahrungs-basis für manche kleinere Wirbeltiere dienen, z.B. für den Brackwasserhai *Steinbachodus estheriae* (REIF 1980). In Koprolithen wurden neben unbestimmbaren Wirbeltierresten Schuppen kleiner Actinopterygier wie *Gyrolepis* gefunden, selten auch Wirbel von *Neusticosaurus*.

5. Spurenssoziationen und ihre paläoökologische Interpretation

Unter den Spurenfossilfaunen des südwestdeutschen Lettenkeupers lassen sich zwei Assoziationen unterscheiden, die auch in völlig unterschiedlichen Lithofazies vor-

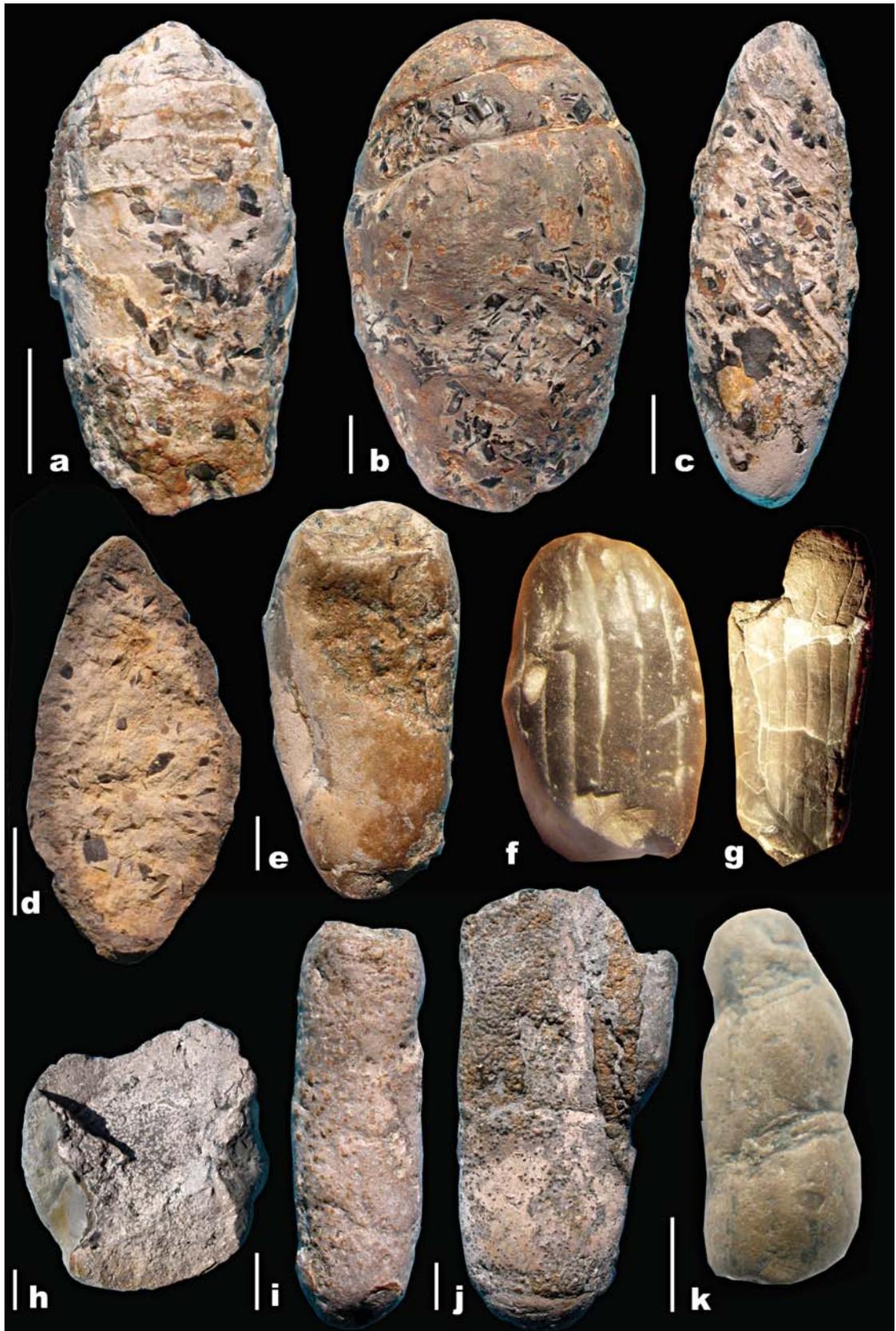


Abb. 12.11 Koprolithen aus Lettenkeuper-Bonebeds. **a, b** Typ 4 (*Sauropros bucklandi*) mit heteropolarer Spiralstruktur und Wirbeltierresten (MHI 2108/1; MHI 26). **c** Typ 4 mit amphipolarer Spiralstruktur und Wirbeltierresten (MHI 2108/2). **d** Typ 1, spindelförmig, längs aufgebrochen, mit Wirbeltierresten (MHI 2108/3). **e** Typ 1, beidseitig stumpf, ohne Wirbeltierreste, Außenseite dunkel (MHI 2108/4). **f, g** Typ 2 (*Alocopros* isp.) mit Längsrelief (unbekannte Sammlung, Länge ca. 15 mm). **h** Typ 1, längs aufgebrochen mit framboidaler Internstruktur (MHI 2108/5). **i, j** Typ 1 mit stumpfen Enden und framboidalen Strukturen an der Oberfläche (MHI 2108/6, 2108/7). **k** Typ 3 (? *Hyronocopros* isp.) mit einfacher Spiralstruktur (Sammlung SALOMON KK1-0155). **a, c-e, h-k** Basisbonebed Anthrakonitbank, Kirchberg/Jagst. **b** Grenzbonebed Schwäbisch Hall-Steinbach. **f, g** Kupferzell-Bauersbach, Untere Graue Mergel. Maßstab 10 mm.

kommen: (1) Spurenvergesellschaftungen auf cm- bis dm-dünnen Sandstein- und Siltsteinbänkchen aus den Überflutungsflächen der fluvialen Sandsteinrinnen. Sie werden dominiert von *Planolites/Palaeophycus*, *Halopoa* (?) und *Cylindricum*; seltener ist *Arthropycus alleghanensis* bzw. *Phycodes curvipalmatum* (Abb. 12.5). Diese Spuren wurden von Süßwasserbewohnern erzeugt, was auch durch die Begleitfauna, z.B. Süßwassermuscheln und -medusen, und die Begleitflora belegt ist. Eine ähnlich zusammengesetzte Vergesellschaftung von Spuren limnischer Erzeuger wurde von SCHLIRF (2005) im Lettenkeuper-Werk sandstein Unterfrankens identifiziert. Dem widerspricht auch nicht die mit *Cylindricum* und *Planolites/Palaeophycus* assoziierte Schwimmspur *Parundichna*, denn triassische Coelacanthiden lebten durchaus auch in limnischen

Gewässern. (2) In den Karbonatbänken, z.B. der Blaubank und den Unteren Dolomiten, der Anthrakonitbank und den Linguladolomiten dominieren Rhizocorallien, seltener sind *Teichichnus*, *Thalassinoides* und Bohrspuren. Diese Spurenfossilien, die man vor allem aus dem Muschelkalk kennt, sind Anzeiger für brachyhalines bis euhalines Milieu. So steht nach PÖPPELREITER (1999) im zyklusstratigraphischen Kontext Karbonatgestein mit Rhizocorallien und *Teichichnus* in landwärts vorrückenden Karbonatsystemen des Lettenkeupers im marinen Bereich mittlerer Energie, die landwärts gegen den brackischen Bereich verschwinden. Die angebohrten Intraklasten zeigen in seewärts vorrückenden Karbonatsystemen höhere Energie im landfernen Bereich an.



Abb. 12.12 Koprolioth vom Typ 1 mit hakenförmig ausgezogenem Ende. Basisbonebed Anthrakonitbank, Kirchberg/Jagst. MHI 2108/8. Maßstab 10 mm.

Die Wirbeltierkoprolithen eignen sich wegen ihres hohen Fossilisationspotentials weniger für die Rekonstruktion ihres ursprünglichen Ablagerungsraums. So können z.B. die primär in dünnen Bonebeds brachyhaliner Gewässer der Estheriensichten abgelagerten Koprolithen bei der linearen Erosion der Hauptsandsteinrinnen aufgearbeitet und dann sekundär in den Basisbonebeds des Hauptsandsteins und damit am Gewässergrund von Flussläufen eingebettet worden sein.

Dank und Materialnachweis

Das Manuskript profitierte deutlich von den Anmerkungen durch Dr. D. KNAUST, Stavanger, der seine Expertise über Spurenfossilien beisteuerte. H. M. SALOMON hat dankenswerterweise Angaben zu Typen von Koprolithen und Bildmaterial zur Verfügung gestellt. Das abgebildete Material ist im Muschelkalkmuseum Ingelfingen (MHI), im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart (SMNS) und in der Sammlung SALOMON hinterlegt.

6. Literatur

- BRUNNER, H. (1973): Stratigraphische und sedimentpetrographische Untersuchungen am Unteren Keuper (Lettenkeuper, Trias) im nördlichen Baden-Württemberg. – Arbeiten aus dem Institut für Geologie und Paläontologie an der Universität Stuttgart, Neue Folge, **70**: 1–85.
- BUCKLAND, H. (1829): On the discovery of coprolites or fossil faeces, in the Lias of Lyme Regis, and in other formations. – Transactions of the Geological Society of London, (2), **3**: 223–236.
- BUCKLAND, H. (1836): Geology and Mineralogy considered with reference to Natural Theology. – Bridgewater Treatise VI, 2 Bände. 599 + 128 S.; London (Pickering).
- DUFFIN, C. J. (1979): Coprolites: A brief review with reference to specimens from the Rhaetic bone-beds of England and South Wales. – Mercian Geologist, **7** (3): 191–204.
- DUFFIN, C. J. (2009): "Records of warfare ... embalmed in the everlasting hills": a history of early coprolite research. – Mercian Geologist, **17** (2): 101–111.
- FRITSCH, A. (1895): Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, **3** (4): 132 S.; Prag (Kivnik).
- FÜRSICH, F. (1974): Ichnogenus *Rhizocorallium*. – Paläontologische Zeitschrift, **48**: 16–28.
- HÄNTZSCHEL, W., EL-BAZ, F. & AMSTUTZ, G. C. (1968): Coprolites. An annotated bibliography. – Memoirs of the Geological Society of America, **108**: 132 S.
- HAGDORN, H. & MUTTER, R. (2011): The vertebrate fauna of the Lower Keuper Albertibank (Erfurt Formation, Middle Triassic) in the vicinity of Schwäbisch Hall (Baden-Württemberg, Germany). – Palaeodiversity, **4**: 223–243.
- HAGDORN, H. & REIF, W.-E. (1988): „Die Knochenbreccie von Crailsheim“ und weitere Mitteltrias-Bonebeds in Nordost-Württemberg – Alte und neue Deutungen. – Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, Sonderbände, **1**: 116–143.
- HUNT, A. P., LUCAS, S. G., SPIELMANN, J. A. & LERNER, A. J. (2007): A review of vertebrate coprolites of the Triassic with descriptions of new Mesozoic ichnotaxa. – In: LUCAS, S. G. & SPIELMANN, J. A. (Hrsg.): The Global Triassic. – Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science, **41**: 88–107.
- HUNT, A. P. & LUCAS, S. G. (2012): Descriptive terminology of coprolites and Recent feces. – Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science, **57**: 153–160.
- HUNT, A. P. & LUCAS, S. G. (2012): Classification of vertebrate coprolites and related trace fossils. – Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science, **57**: 137–146.
- HUNT, A. P., LUCAS, S. G., MILAN, J. & SPIELMANN, J. A. (2012): Vertebrate coprolite studies: status and prospectus. – Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science, **57**: 5–24.
- HUNT, A. P., LUCAS, S. G. & SPIELMANN, J. A. (2013): Triassic vertebrate coprolite ichnofaunas. – In: TANNER, L. H., SPIELMANN, J. A. & LUCAS, S. G. (Hrsg.): The Triassic System. – Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science, **61**: 237–258.
- KNAUST, D. (2007): Invertebrate trace fossils and ichnodiversity in shallow-marine carbonates of the German Middle Triassic (Muschelkalk). – In: BROMLEY, R. G., BUATOIS, L. A., MANGANO, G., GENISE, J. F. & MELCHIOR, R. N. (Hrsg.): Sediment-organism interactions: A multifaceted ichnology. – SEPM Special Publications, **88**: 221–238.
- KNAUST, D. (2008): *Balanoglossites* MÄGDEFRAU, 1932 from the Middle Triassic of Germany: part of a complex trace fossil probably produced by burrowing and boring polychaetes. – Paläontologische Zeitschrift, **82**: 347–372.
- KNAUST, D. (2012): Trace fossil systematics. – In: KNAUST, D. & BROMLEY, R. G. (Hrsg.): Trace fossils as indicators of sedimentary environments. – Developments in Sedimentology, **64**: 79–101; Amsterdam (Elsevier).
- KNAUST, D. (2013): The ichnogenus *Rhizocorallium*: Classification, trace makers, palaeoenvironments and evolution. – Earth Science Reviews, **126**: 1–47.
- KNAUST, D. & BROMLEY, R. G. (2012): Trace fossils as indicators of sedimentary environments. – Developments in Sedimentology, **64**: XXX + 924 S.; Amsterdam (Elsevier).
- KNAUST, D., SZULC, J. & UCHMAN, A. F. (1999): Spurenfossilien in der Germanischen Trias und deren Bedeutung. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias, eine ganz andere Welt: 229–238; München (Pfeil).
- LINCK, O. (1949): Lebens-Spuren aus dem Schilfsandstein (Mittl. Keuper, Km2) NW-Württembergs und ihre Bedeutung für die Bildungsgeschichte der Stufe. – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, **97–101**: 1–100.
- MAYER, G. (1955): Angebohrte Gerölle aus der Unteren Lettenkohle von Enzberg. – Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, **110**: 114–117.
- NEUMAYER, L. (1904): Die Koprolithen des Perms von Texas. – Palaeontographica, **51**: 121–128.
- PÖPPELREITER, M. (1999): Controls on epeiric successions exemplified with the mixed siliciclastic – carbonate Lower Keuper (Ladinian, German Basin). – Tübinger Geowissenschaftliche Arbeiten, (A), **51**: 126 S.
- POLLARD, J. E. (1981): A comparison between the Triassic trace fossils of Cheshire and South Germany. – Palaeontology, **24** (3): 555–588.
- QUENSTEDT, F. A. (1851): Das Flözgebirge Württembergs (2. Aufl.). VIII + 578 S.; Tübingen (Laupp).
- QUENSTEDT, F. A. (1856): Sonst und Jetzt. VIII + 288 S.; Tübingen (Laupp).

- REIF, W.-E. (1971): Zur Genese des Muschelkalk-Keuper-Grenzbonebeds in Südwestdeutschland. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **139** (3): 369–404.
- REIF, W.-E. (1982): Muschelkalk/Keuper bone-beds (Middle Triassic, SW-Germany) – Storm condensation in a regressive cycle. – In: EINSELE, G. & SEILACHER, A. (Hrsg.): *Cyclic and event stratification*: 299–325; Berlin, Heidelberg & New York (Springer).
- SCHLIRF, M. M. (2005): Revision and description of Keuper (Middle Ladinian to Rhaetian) invertebrate trace fossils from the southern part of the Germanic Basin and studies of related material. – Dissertation zur Erlangung des naturwissenschaftlichen Doktorgrades der Bayerischen Julius-Maximilians-Universität Würzburg: 300 S. [<http://www.opus-bayern.de/uni-wuerzburg/volltexte/2005/1228/>]
- SCHLIRF, M. M. (2011): A new classification concept for U-shaped spreite trace fossils. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **260**: 33–54.
- SCHLIRF, M., UCHMANN, A. & KÜMMEL, M. (2001): Upper Triassic (Keuper) non-marine trace fossils from the Haßberge area (Franconia, south-eastern Germany). – *Paläontologische Zeitschrift*, **75**: 71–96.
- SCHMITZ, M. (1991): Die Koproolithen mitteleozäner Vertebraten aus der Grube Messel bei Darmstadt. – *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **137**: 159 S.
- SCHWEIGERT, G., SEEGIS, D. B., FELS, A. & LEINFELDER, R. R. (1997): New internally structured decapod microcoprolites from Germany (Late Triassic/Early Miocene), Southern Spain (Early/Middle Jurassic) and Portugal (Late Jurassic): Taxonomy, palaeoecology and evolutionary implications. – *Paläontologische Zeitschrift*, **71**: 51–69.
- SEILACHER, A. (1953): Studien zur Palichnologie I. Über die Methoden der Palichnologie. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **96**: 421–452.
- SEILACHER, A. (2007): *Trace Fossil Analysis*. 226 S.; Berlin, Heidelberg & New York (Springer).
- SEILACHER, A. & SEILACHER-DREXLER, E. (1994): Bivalve trace fossils: A lesson from actiopaleontology. – *Senckenbergiana Lethaea*, **72**: 5–15.
- SIMON, T., HAGDORN, H., HAGDORN, M. & SEILACHER, A. (2003): Swimming Trace of a Coelacanth fish from the Lower Keuper of South-West Germany. – *Palaeontology*, **46**: 911–926.
- SWIFT, A. & DUFFIN, C. J. (1999): *Trace Fossils*. – *Palaeontological Association Field Guides to Fossils*, **9**: 239–250; London (Palaeontological Association).
- UCHMANN, A. & WETZEL, A. (2011): Deep-sea ichnology: the relationships between depositional environments and endobenthic organisms. – In: HÜNEKE, H. & MULDER, T. (Hrsg.): *Deep-sea sediments*. – *Developments in Sedimentology*, **63**: 517–556; Amsterdam (Elsevier).
- WUTTKE, M. (1988): Erhaltung – Lösung – Umbau. Zum Verhalten biogener Stoffe bei der Fossilisation. – In: SCHAAL, S. & ZIEGLER, W. (Hrsg.): *Messel – Ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens*: 265–275; Frankfurt am Main (Kramer).