

15. Fossile Lebensgemeinschaften im Lettenkeuper

Hans Hagdorn, Klaus-Peter Kelber und Rainer Schoch

Abstract

This chapter aims at reconstructing Lower Keuper palaeocommunities in their habitats and to elucidate interdependences of plants, invertebrates, and vertebrates. Four major groups of palaeocommunities are differentiated: (1) The terrestrial palaeocommunities are poorly known from transported floral and faunal elements into submersed depositional environments and rooted soil horizons. Clusters of insect eggs and nutritional traces on plants indicate animal-plant-interactions. Small pieces of charcoal give evidence of fires. The terrestrial reptile record comprises small insectivores and larger carnivores with the rauisuchian *Batrachotomus* as the top predator, while herbivores are still unknown. The other groups of palaeocommunities depend on the salinity of the water bodies. (2) The fresh-water palaeocommunities are characterized by charophytes, by darwinulid ostracods, by bivalves (*Unionites brevis/Unionites donacinus*) and by amphibians. Here, a low diverse amphibian (*Mastodonsaurus/Plagiosuchus/Gerrothorax*) and a high diverse amphibian/reptile palaeocommunity (*Mastodonsaurus, Callistomordax, Kupferzella, Trematolestes*, choristoderes, and questionable juvenile thalattosaurs) can be discerned. (3) The three brackish water palaeocommunities are dominated by invertebrates: *Myophoria/Bakevella, Lingularia/Euestheria, "Anodonta" gregaria*. (4) Among the nearly marine palaeocommunities are five bivalve-dominated: *Entolium discites, Pseudocorbula/Bakevella subcostata, Hoemesia/Bakevella subcostata* with *Placunopsis* bioherms in Southern Baden-Württemberg, *Costatoria goldfussi/Bakevella subcostata*, the latter two becoming more diverse towards the South, and the Central and North German *Modiolus rhomboidalis/Costatoria goldfussi* palaeocommunity documenting the northernmost expansion of the marine Lower Keuper. One of the two marine vertebrate associations is dominated by diverse fishes and reptiles plus the most saltwater-tolerant amphibian, *Plagiosternum*, and another diverse palaeocommunity without amphibians. Stromatolites occur in three different horizons of the Lower Keuper and indicate hypo- or hypersalinar conditions. Non-quantitative examples of selected invertebrate dominated palaeocommunities from Northern Württemberg are ecologically characterised in terms of life habits and shell mineralogy.

1. Einführung

Wenn die stratigraphische Zuordnung des Lettenkeupers lange Zeit zwischen dem marinen Muschelkalk und dem weitgehend terrestrischen Keuper geschwankt hat, so liegt das sicher auch an dem geographischen Standort der Bearbeiter. Was für das räumliche Faziesmuster der Sedimente gilt, trifft auch für die Verbreitung von Floren und Faunen zu.

Unter der typischen „Lettenkohle“ wurde von den Autoren des 19. Jahrhunderts ein komplexes Faziesmuster aus tonigen Sandsteinen mit erosiv eingetieften Werksandstein-Rinnen, Wurzelhorizonten und dünnen Flözen toniger Kohlen verstanden. Dieser *fluviatile Fazieskomplex* (Kap. 13) ist besonders im zentralen und nördlichen Beckenteil verbreitet. In diesen Sedimenten finden sich vor allem Pflanzen, aber auch Reste von Insekten, von Süßwassermuscheln und von Amphibien.

Nach Süden und innerhalb einzelner Ablagerungszyklen jeweils nach oben schließen sich dunkle, oft laminierte Tonsteine mit karbonatischen Bänken an, die einen *brackisch-lakustrinen Ablagerungsraum* kennzeichnen (Kap. 13). An Wirbellosen finden sich darin vor allem Ostrakoden und Conchostraken sowie wenige Arten von Muscheln, die Schwankungen des Salzge-

haltes tolerierten, sowie an Wirbeltieren Amphibien und bestimmte Fische.

Viele Ablagerungszyklen enden mit dickeren Karbonatbänken, den Leitbänken in der deskriptiven Lithostratigraphie, die als *marine Ingressionen* kurzfristige Überflutungen des Beckens belegen (Kap. 13). Sie enthalten im südlichen Baden-Württemberg, wo sie fast durchgängig annähernd den ganzen Lettenkeuper aufbauen, noch eine typische Muschelkalkfauna, wenn auch stenohaline Elemente wie die Conodonten oder die Echinodermen fehlen, die keine Abweichungen vom normalen Salzgehalt tolerierten. Unter den Wirbeltieren dominieren hier die Meeresreptilien und marine Fische. Nach Norden nimmt die Diversität dieser Fauna generell ab. So lag es nahe, dass die Bearbeiter der marin geprägten Lettenkeuperfaunen Südwestdeutschlands (z.B. ALBERTI 1864) die Ähnlichkeiten mit dem Muschelkalk betonten und den Lettenkeuper zum Muschelkalk stellten, während die Faunen in Mittel- und Norddeutschland mehr den artenarmen Wirbellosenfaunen des Keupers entsprechen und folglich die Zuordnung zum Keuper begründeten.

Fossilien sind Ausnahmeerscheinungen im Kreislauf des Werdens und Vergehens. Im Regelfall gehen Organismen in der Nahrungskette auf oder sie werden nach ihrem Tod durch Zersetzung auf ihre anorganischen Grundbau-

steine zurückgeführt. Die meisten Fossilien sind Reste von Meeresorganismen mit mineralisierten Skeletten. Weitaus seltener sind dagegen Fossilien von terrestrischen Lebensformen – nicht zuletzt deshalb, weil terrestrische Sedimente weitaus häufiger der Erosion zum Opfer fallen.

Die Paläoökologie als Teildisziplin der Paläontologie versucht nun als „Umweltwissenschaft“ die Lebensweise und Funktion ausgestorbener Organismen und deren Beziehungen zur unbelebten Natur zu verstehen. Aus dem Fossilbefund ehemalige Lebensgemeinschaften zu rekonstruieren wird jedoch auf mehrfache Weise erschwert, denn (1) liegt stets nur der Teil einer ehemaligen Lebensgemeinschaft vor, der fossilisationsfähige Teile enthält oder Spuren im Sediment hinterlassen hat, (2) durch selektiven Transport oder durch sedimentologische Prozesse können einzelne Fossilien beigemischt oder entfernt sein, (3) der tatsächliche Bestand eines fossilführenden Horizontes kann wegen ungünstiger Erhaltung, z.B. in Schichten im Festgestein, nur lückenhaft erfasst oder in seinen quantitativen Verhältnissen nur geschätzt werden. Deshalb spricht man besser von fossilen Lebensgemeinschaften (fossile Biozöosen), und auch dies nur im Falle von Wurzelhorizonten oder wenn bei den Zweischalern Doppelklappigkeit, möglichst in Lebendstellung vorliegt, bei den Wirbeltieren artikulierte Skelette. Wenn Pflanzenreste, Knochen oder Muschelklappen überwiegend isoliert und durch Transport eingeregelt sind, handelt es sich um Fossilvergesellschaftungen (Taphozöosen), die auch gemischt sein können, wenn einzelne Elemente aus anderen Lebensgemeinschaften hinzukommen.

Im Folgenden werden einige fossile Lebensgemeinschaften bzw. Fossilvergesellschaftungen aufgeführt, die sich in den Sedimenten des Lettenkeupers – mit Schwerpunkt auf Nord-Württemberg – nachweisen lassen. Wo möglich, wird ihr Kern, der aus den beiden jeweils dominierenden Arten besteht, zur Benennung herangezogen. Allerdings waren exakte quantitative Untersuchungen aus den oben genannten Gründen nicht möglich.

Die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften des Lettenkeupers dürfte im Wesentlichen durch die Salinität gesteuert worden sein. Ihre Differenzierung in der lateralen und auch in der vertikalen Sedimentabfolge spiegelt deshalb schwankende Salzgehalte. So hat KOZUR (1971) die von HILTERMANN (1963) verfeinerte Klassifikation der Gewässer nach ihrem Salzgehalt (Venice-System) auf die Germanische Trias übertragen und ihnen bestimmte Assoziationen von Mikrofaunen und -flore zugeordnet. KOZUR gliederte danach ausgedehnte Brackwassereale des Muschelkalks im Nordosten des Germanischen Beckens und wendete diese Klassifizierung auch auf den Lettenkeuper an. Bei den Wirbeltieren lassen sich Lebensweise und Habitatansprüche aus ihrer Morphologie und ihr

rem Vorkommen in bestimmten Gesteinsfazies ableiten. Über trophische Beziehungen, also Beute/Räuber-Verhältnisse lässt sich angesichts des lückenhaften Fossilberichts nur spekulieren.

Analysen der Vergesellschaftung von Wirbeltieren zeigen sich ergiebiger als die ihrer stratigraphischen Reichweiten (Kap. 4). Den zahlreichen unterschiedlichen Fossilagerstätten entsprechend lassen sich eine Reihe typischer, mitunter häufig wiederkehrender Assoziationen skizzieren. Dabei bleibt zunächst offen, ob es sich um rein autochthone, echte Lebensgemeinschaften handelt, oder ob sich darunter allochthone Elemente verbergen, und wenn, wie viele, d.h. ob es sich um Fossilvergesellschaftungen handelt. Die Häufigkeit und Vielgestaltigkeit der Bonebeds deutet ja bereits darauf hin, dass Transport und Umlagerung im Lettenkeuper herausragend wichtige Faktoren waren.

Fossilgemeinschaften und Vergesellschaftungen von Pflanzenresten, Wirbellosen und von Wirbeltieren des Lettenkeupers sind im Folgenden jeweils vom festen Land, dann nach zunehmender Salinität vom Süßwasser über unterschiedliche Brackwässer zum Meerwasser und schließlich zum Salinarbereich angeordnet. Weil die triassischen Arten und Gattungen heute nicht mehr existieren, muss deren Habitatanspruch aus Fazies und Vergesellschaftung der einzelnen Arten miteinander ermittelt werden.

Abkürzungen

Die Abbildungsoriginale sind in folgenden Sammlungen hinterlegt: SMNS – Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart; MHI – Muschelkalkmuseum Ingelfingen; GNO-, KREU-, OCH-, SCHL- Sammlung K.-P. KELBER, Würzburg. Weiteres Material wird in der Sammlung N. WANNENMACHER, Bisingen-Thenheim, aufbewahrt.

In den Faunenlisten der ausgewählten Fossilvergesellschaftungen sind folgende Abkürzungen verwendet: inf – Infauna; inf-t – Infauna, tief grabend; sinf – Semiinfauna; mob – mobil; byss – mit Byssus befestigt; zem – zementiert; susp – Suspensionsfischer (Filterer); detr – Detritusfresser; weid – Weidegänger; prä-d – Räuber und/oder Aasfresser (Prädator).

Wo die Schalenmineralogie bekannt ist, wird sie angegeben, und zwar wie folgt: A – Schale vollständig aragonitisch; KA – äußere Schalenschicht kalzitisch, innere aragonitisch; K – kalzitisch; P – phosphatisch.

Zum trophischen Kern gehörige Arten sind mit + gekennzeichnet.

2. Terrestrische Paläoökologie

Terrestrische Sedimente fielen weitaus häufiger der Erosion zum Opfer als marine. Deshalb gehören fossile Landpflanzen allgemein zu den interessantesten paläobiologischen Studienobjekten. Mit ihrer stationären terrestrischen Lebensweise mussten Gewächse sich in besonderer Weise an Schwerkraft und Atmosphäre, sowie an

Tag- und Nachtrhythmus anpassen, und dies an den unterschiedlichsten Standorten und unter verschiedenartigen Klimaten und Klimazyklen. Aufgrund besonderer taphonomischer Verhältnisse sind Pflanzenteile weitaus häufiger als die Reste von Landtieren von den mehr oder weniger ufernahen Lebensorten in Sedimente gelangt und darin erhalten geblieben (Kap. 5). Die Auswertung der Lettenkeuper-Pflanzen verspricht damit einen erweiterten Einblick in das komplexe synökologische Beziehungsgeflecht dieser Zeit.

2.1. Wurzelhorizonte als Zeugnisse ehemaliger Paläoböden

Sedimentologische Prozesse fanden überwiegend unter Wasser statt. Vielleicht wurde deshalb dem terrestrischen Milieu im Keuper bislang wenig Beachtung geschenkt. Standorte der Lettenkeuper-Pflanzen wurden zunächst nur als ephemere „Auftauchbereiche“ oder eher insuläre Situationen gedeutet. Bis in die jüngste Zeit sind die *Equisetites*-Wurzelhorizonte als Zeugnis dafür gewertet worden, daß eine Wasserbedeckung nur so tief war, daß jene Pflanzen wachsen konnten (GEYER & GWINNER 1991: 107). Durchwurzelte Sedimentlagen (Abb. 15.1), spielen im Lettenkeuper zunehmend eine Rolle für die Faziesinterpretation (NITSCH 2005). Solche Paläoböden mit Wurzeln in Lebendstellung, oft mit hohem Pyritanteil (PÖPPELREITER & AIGNER 2003), zeigen in den meisten Fällen zwar nur wenige Details, doch belegen sie allein durch ihr Vorhandensein Zeiten terrestrischer Verhältnisse ohne Sedimentakkumulation, außerdem die Autochthonie mancher Florenelemente, insbesondere von Schachtelhalmen. Durch den Vergleich von Füllsediment in den hohlen Wurzelröhren und Substratsediment nach Farbe und Korngröße, durch die Geometrie der Wurzelquerschnitte und durch das Vorhandensein oder Fehlen eines Wurzel-Zentralkanals ist mittlerweile auch eine sichere Unterscheidung zwischen Koniferen- und Equisetenwurzeln möglich (LINCK 1943; JUNG 1973; MADER 1990, 1995, 1997; vgl. RETALLACK 1999).

Sedimentumlagerung noch in der Unterkeuper-Zeit lässt sich durch Marken und kleinräumliche Lithofaziesmuster belegen, gelegentlich auch anhand von fossilen Wurzelsystemen der Schachtelhalmgewächse. Die Wurzeln von *Equisetites* sind monopodial strukturiert, d.h. durch ein Sprosssystem mit durchlaufender Hauptachse, wobei die Halte- und Ernährungswurzeln eigentlich immer mit dem im Boden kriechenden Wurzelstock, dem Rhizom, organisch verbunden sein sollten. Dessen Fehlen sowie schichtgebundene Kappung der Wurzelhorizonte kann deshalb als Zeugnis für synsedimentäre Erosion gewertet werden (Abb. 15.2). Auf manchen Schichtflächen sind zuweilen Steinkerne von Brackwassermuscheln (Abb. 15.1c), aber auch die Reste ehemals oberirdischer Pflanzenteile

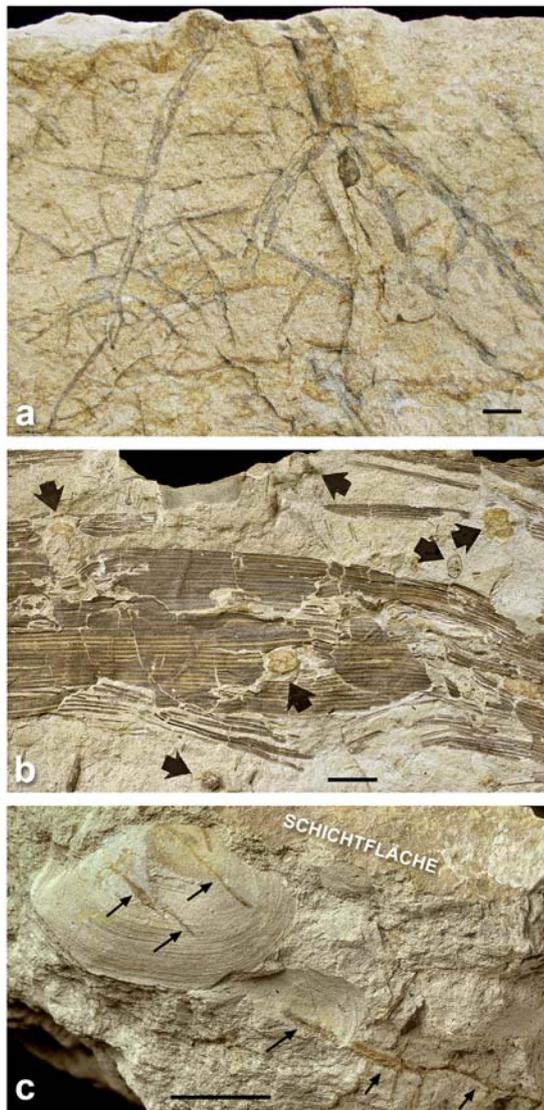


Abb. 15.1 *Equisetites*-Wurzeln in Lebendstellung als Dokumente ehemaliger Paläoböden. Maßstab jeweils 1 cm. **a** *Equisetites*-Wurzelhorizont, Werksandstein, Straßenbaustelle am Wolfgangsborg bei Ochsenfurt (OCH-309). **b** Blick auf eine Schichtfläche mit einem equisetoiden Gefäßbündel-Fragment (GNO-061). Die runden Querschnitte von *Equisetites*-Wurzeln (Pfeile) einer jüngeren Pflanzengeneration durchstoßen das pflanzliche Gewebe eines zuvor eingebetteten subfossilen Pflanzenlagers (vgl. Abb. 15.2). **c** Ein Abdruck der Muschel *Unionites letticus*, der von *Equisetites*-Wurzeln durchbohrt wurde (KREU-42b). Der durch seinen Wassergehalt einst mächtigere Sedimentkörper verringerte sich durch die Kompaktion. Deshalb liegen die einst mehr oder weniger senkrecht den Boden durchstoßenden Wurzelbahnen (braun) heute eher flach-geneigt im Sediment.

(Abb. 15.1b) zu erkennen, die annähernd senkrecht zur Schichtung von *Equisetites*-Wurzeln durchbohrt wurden.

Dieses Sediment diente demnach ein weiteres Mal einer Pflanzengemeinschaft als Siedlungsgrund. Erd- und Luftspore, also mindestens zwei Pflanzengenerationen, blieben gemeinsam im gleichen Sediment überliefert.

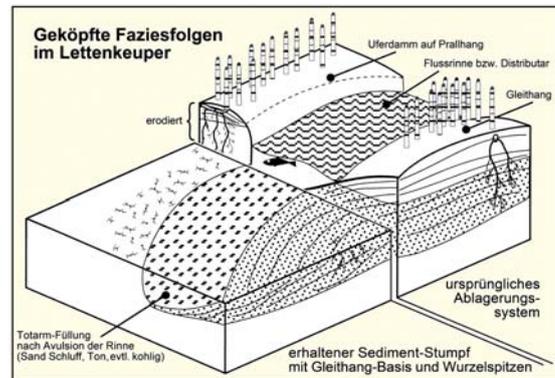
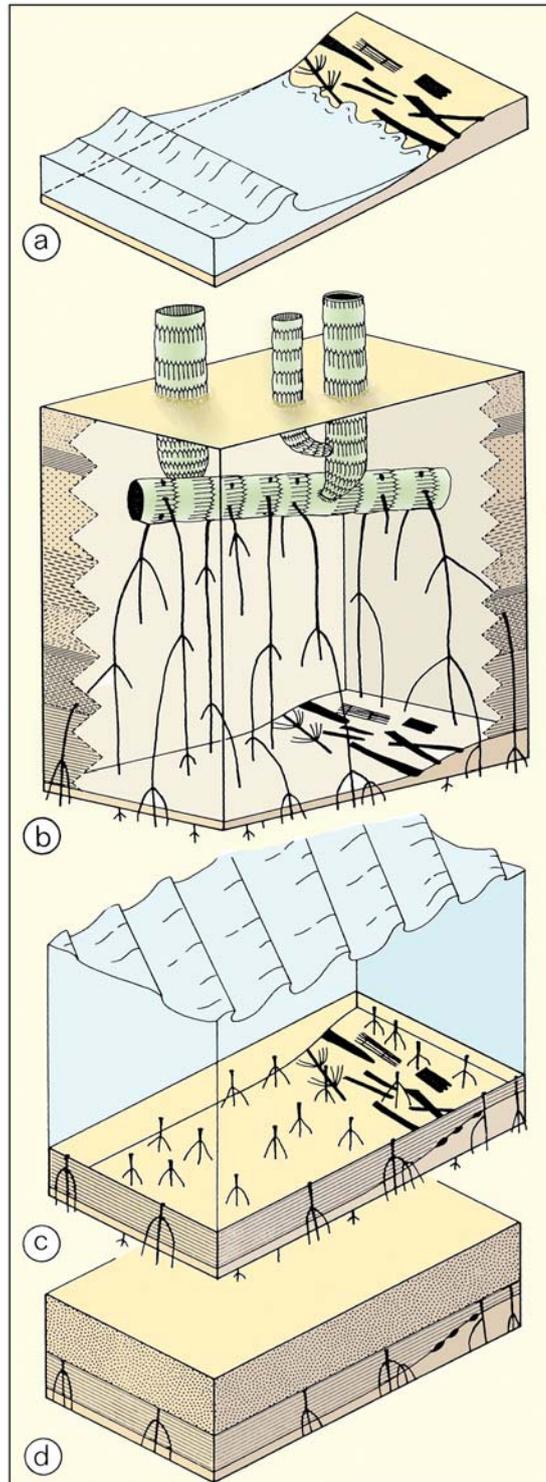


Abb. 15.3 Schematische Darstellung einer Erosionsfläche (links) und der ursprünglich darüber vorhandenen Faziessequenz (rechts). Distale Schachtelalm-Wurzelspitzen blieben noch unter der Erosionsfläche erhalten, das obere Wurzelgeflecht einschließlich des Rhizoms (ca. 1–2 m Sediment) wurde erodiert (aus KELBER & NITSCH 2005, verändert).

Ein Ablagerungsraum von abgerissenen und in einem Sandsteingerinne transportierten Landpflanzenresten und seltenen Insektenflügeln im Hangenden des Hauptsandsteins („Blaue und grüne Tone“) von Schleiereth nördlich von Würzburg wurde von KELBER & NITSCH (2005) sedimentologisch und floristisch untersucht (Abb. 15.3). Die Autoren nehmen an, dass der durch gekappte Wurzelhorizonte belegte Pflanzenwuchs sich dabei wohl auf die stabileren Flächen zwischen den Gerinnen beschränkte. Die schluffig-tonigen Sandsteine mit den Pflanzenresten werden als Ablagerungen an der Basis einer Gleithangschichtung mit Übergang in eine pelitische Totarmfüllung im Bereich des Normalwasserspiegels gedeutet.

Abb. 15.2 Die zeitliche Abfolge von Sedimentation und Erosion in den Pflanzenlagern des Unteren Keupers (aus KELBER 1987, verändert). **a** Nach ihrer Verfrachtung durch das Wasser werden angelandete Landpflanzenfragmente in feinem Schlamm eingebettet. **b** Über diesem Pflanzenlager werden weitere Sedimente abgelagert. Schließlich besiedelt nach dem Trockenfallen eine weitere Generation von Schachtelhalmen diesen noch unverfestigten Sedimentkörper; die Wurzeln durchwachsen auch das Lager der zuvor eingebetteten Pflanzenteile. **c** Die oberen Partien dieses Siedlungsgrundes werden erodiert, einschließlich des im Boden kriechenden *Equisetites*-Erdsprosses, des Rhizoms. Nur die am tiefsten eingedrungenen Wurzelspitzen blieben zusammen mit den schon vorher eingebetteten Pflanzen erhalten. **d** Neue Sedimente bedecken die Abtragungsoberfläche. Deshalb enden nun die gekappten Wurzelbahnen zum Hangenden hin abrupt an einer Schichtfuge. Das Wechselspiel des hier schematisch dargestellten Vorgangs von Ablagerung, Durchwurzelung, Erosion und erneuter Sedimentation kann mehrfach im gleichen Schichtverband vorgekommen sein.

2.2. Wildfeuer im Ökosystem des Lettenkeupers

Von großer paläoökologischer Aussagekraft sind die neu entdeckten Funde von fossiler Holzkohle (Fusit, Fusinit, „charcoal“). Aus dem Lettenkeuper liegen Holzkohlen bis jetzt zwar noch nicht in so großen Mengen wie aus dem Coburger Sandstein/Kieselsandstein und aus dem Rhät vor, doch besteht kein Zweifel an der Zuordnung der vorhandenen Belege (Abb. 15.4). Die Holzkohlestückchen sind makroskopisch anhand ihres seidigen Glanzes, ihres porösen Gefüges und durch ihren spröde-splitterigen Zerfall zu erkennen (Abb. 15.5a). Im Gegensatz zu lignifizierten bzw. pseudogagatisierten Hölzern sind die fossilen Holzkohleklasten so gut wie überhaupt nicht von der Sedimentkompaktion betroffen (Abb. 15.4b). Unverfüllte Holztracheiden konnten derzeit unter dem Mikroskop zwar noch nicht sicher dokumentiert werden, Querschnitte kollabierter Tra-

cheiden zeigen im Auflicht jedoch die aus der Kohlenpetrographie wohlbekannten „Bogenstrukturen“ (Abb. 15.4b, 4c). Kennzeichnend sind besonders die durch Pyrolyse homogenisierten Tracheidenwände (JONES & CHALONER 1991; JONES 1993, 1996; SCOTT 2000, 2001, 2010). Ausgehend von den ersten fossilen Holzkohlefunden im süddeutschen Keuper (KELBER 1999, 2007) konnten nun auch von weiteren triassischen Fundorten Mitteleuropas sichere Belege von Holzkohleklasten nachgewiesen werden (MARYNOWSKY & SIMONEIT 2009; UHL et al. 2010, 2012, 2014; UHL & MONTENARI 2011; HAVLIK et al. 2013; Übersicht weiterer triassischer Holzkohlevorkommen in ABU HAMAD et al 2012).

Die Holzkohlenfunde bezeugen Wildfeuer im Lettenkeuper-Ökosystem. Sie belegen zudem, dass genügend brennbare Biomasse vorhanden war, etwa nach einem Windbruch mit anschließender Dürreperiode. Zu einer Entflammung der trockenen Hölzer durch Blitzschlag konnte

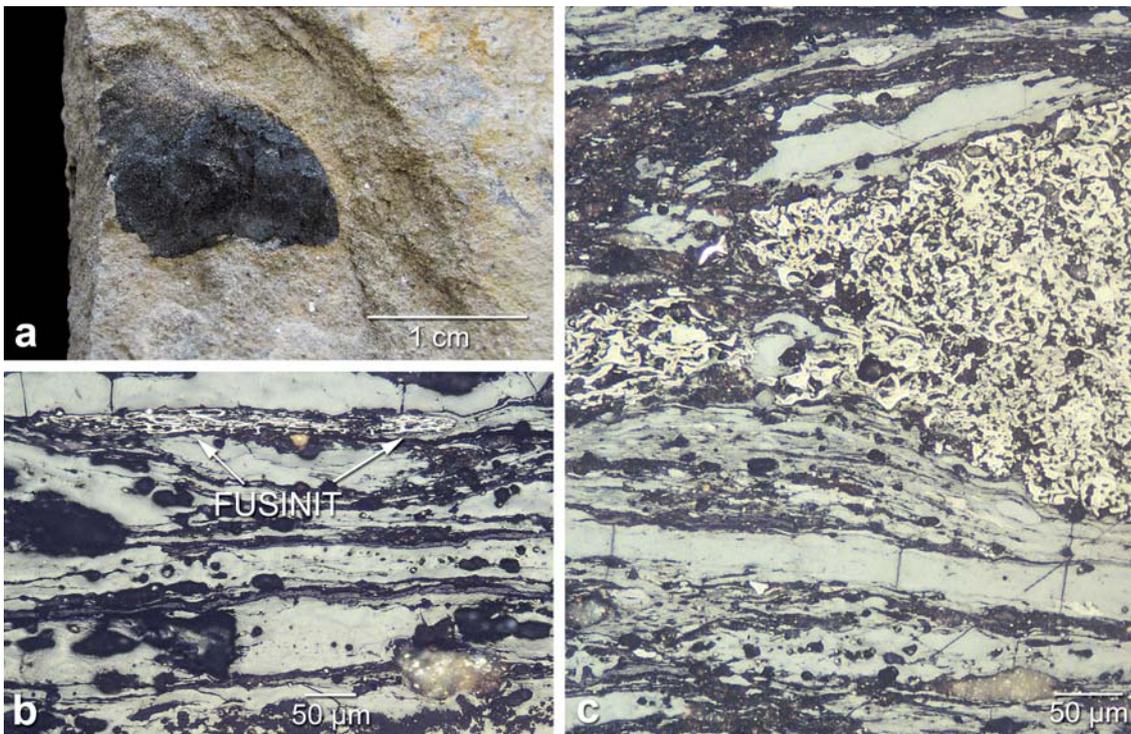


Abb. 15.4 Fossile Holzkohle (Fusinit) aus dem Werksandsteinbruch Schleerieth bei Werneck (Erfurt-Formation, Ladinium). Präparatherstellung, Ansprache der Mazerale und Mikrofotos der Lettenkohle (Abb. 15.4b, c) von BERTRAND LIGOUIS, Tübingen. **a** Isolierter Holzkohle-Klast mit gerundeten Ecken, aus dem Hangenden des Werksandsteins. **b** Lettenkohle, polierter Kohlenanschliff, Mikrofoto, Öl-Immersion. Grau gefärbt die geschichteten Vitrinit-Mazerale Collotelinit und Collodetrinit. Zahlreiche gerundet Quarzkörner (nahezu schwarz) und rundlicher Pyritframboid (Bildmitte oben, hell gelblich reflektierend), eingebettet in den Collodetrinit. Die dunklen Bildteile bestehen vorwiegend aus Tonmineralen, teilweise mit Liptinit-Mazeralen. Die Pfeile verweisen auf das hell reflektierende Inertinit-Mazerale Fusinit, noch mit deutlicher Struktur der ehemaligen Holztracheiden (Bogenstrukturen). Diese Hölzer sind in der Lettenkeuper-Zeit durch Wildfeuer in fossile Holzkohle umgewandelt worden. **c** Lettenkohle, polierter Kohlenanschliff, Mikrofoto, Öl-Immersion. Die Vitrinit-Mazerale Collotelinit (graues Band im unteren Bildbereich) und Collodetrinit (graue Grundmasse), zusammen mit Tonmineralen (dunkle Einlagerungen), zahlreichen Quarzkörnern (nahezu schwarz) und einer länglichen Karbonatkongregation (unterer Bildbereich, rechts). In der rechten Bildhälfte oben hell-reflektierend ein größerer Fusinit-Einschluss mit Bogenstrukturen.

es nur innerhalb einer definierten Maximal- oder Minimal-Zusammensetzung der Paläoatmosphäre kommen. Bei einem Sauerstoffanteil unter 13% wäre eine Entzündung des brennbaren Materials kaum möglich gewesen. Dieses

„Feuerfenster“ (Abb. 15.5c, siehe auch JONES & CHALONER 1991) zeigt damit indirekt die Zusammensetzung der Atmosphäre zur Zeit des Unteren Keupers an. Dies ist von besonderer Relevanz nach der rapiden Sauerstoff-Abnahme in der Paläoatmosphäre an der Perm-Trias-Grenze (UHL & MONTENARI 2011: 40). Überhaupt weist Feuer als geökodynamischer Faktor neue Wege für zukünftige Überlegungen zur Pflanzentaphonomie und -paläoökologie des Lettenkeupers. Darüber hinaus eröffnen die fossilen Holzkohlenfunde durch den Grundsatz des Aktualismus die Möglichkeit, Forschungsergebnisse der Feuerökologie in heutigen Ökosystemen im Lichte eines mehr als 230 Millionen Jahre alten Ökosystems zu überprüfen.

2.3. Die Wechselbeziehungen zwischen Tieren und Pflanzen im Lettenkeuper

Fraßspuren von Insekten: Durch die Photosynthese fungieren Pflanzen im übertragenen Sinne als sonnengetriebene Kraftwerke; sie stellen die Energie für die meisten landlebenden Organismen bereit. Damit sind sie auch im terrestrischen Ökosystem des Lettenkeupers der Ausgangspunkt für komplexe Nahrungsketten. Doch nur wenige fossile Belege sind hier bislang über die Interaktion Tier/Pflanze bekannt geworden. Als große Seltenheiten liegen nun Fraßspuren an den Blättern von *Taeniopteris kelberi* und *Schizoneura paradoxa* vor, die als *Phagophytichnus*? ichnosp. bezeichnet werden (Abb. 15.7a, d). Die Fraßspuren bezeugen die herbivore Ernährung von Insekten. Manche in Mitleidenschaft gezogene Pflanzen reagierten auf die Beschädigung durch Eintrocknung und Verdickung an den betroffenen Fraßrändern (Abb. 15.7d). Die Fraßbilder an den Pflanzen aus dem Lettenkeuper sind wichtige Nachweise bei der globalen Einschätzung der Koevolution Tier-Pflanze (SCOTT et al. 1992: 136; LABANDEIRA 2002: 62), insbesondere im Hinblick auf die Ausweitung der Artenvielfalt und das Wiedererstarken der Insektenfauna nach der Perm-Triasgrenze (ASH 2001; LABANDEIRA 2006, 2013; LABANDEIRA & CURRANO 2013).

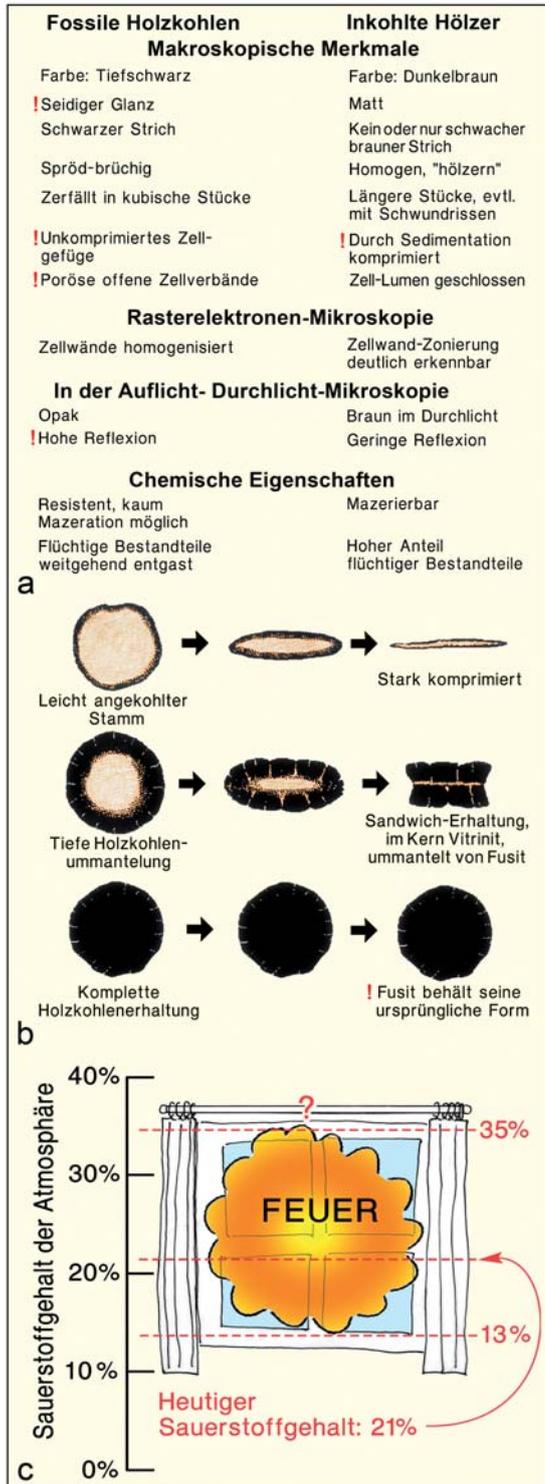


Abb. 15.5 Fossile Holzkohlen (Fusit bzw. Fusinit) im Vergleich zu inkohlten (lignifizierten) Hölzern und die Bedeutung fossiler Holzkohlen zur Rekonstruktion der Paläoatmosphäre (verändert aus JONES & CHALONER 1991; JONES et al. 1993). **a** Gegenüberstellung der wichtigsten Eigenschaften fossiler Holzkohlen im Gegensatz zu inkohlten Hölzern. **b** Das Verhalten von leicht bis stark in Holzkohle umgewandelten Holzes bei der Sedimentkompaktion. Im Vergleich zu lignifizierten bzw. in Pseudogagat umgewandelten Holzfragmenten bleibt fossile Holzkohle annähernd dreidimensional erhalten. **c** Der wechselnde Sauerstoffgehalt der Atmosphäre in Prozent mit Minimum- und Maximum-Gehalten und dem „Feuerfenster“.

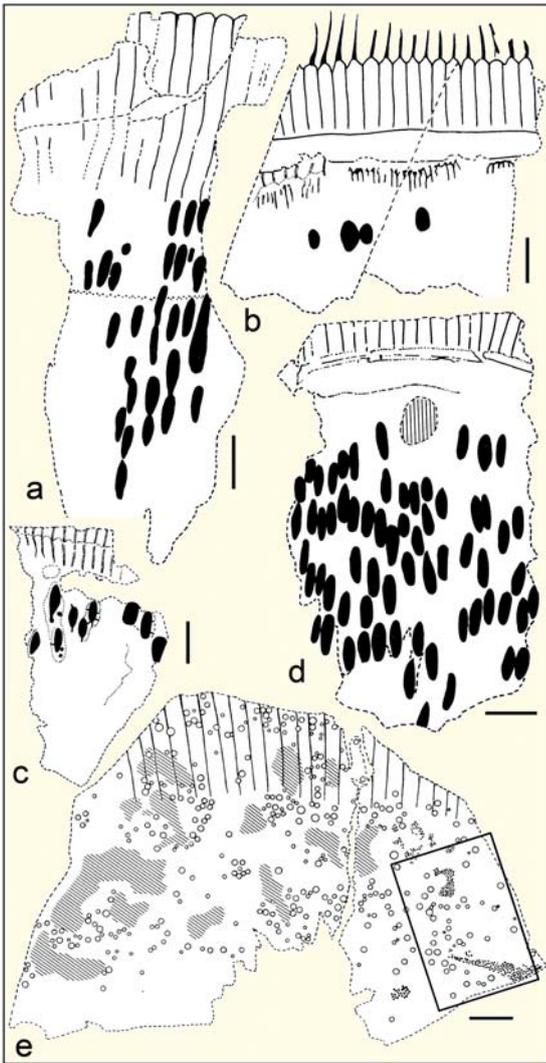


Abb. 15.6 Abdrücke von Insekten-Eigelegen (Eilogen) an Pflanzenfragmenten aus dem Lettenkeuper. Maßstab jeweils 1 cm (aus GEYER & KELBER 1987; KELBER 1988). **a-d** Abdrücke von Blattscheiden- und Rindenfragmenten des Schachtelhalms *Equisetites arenaceus*, geprägt durch länglich-ovale konvexe und konkave Narben. Die teilweise zickzackförmig angeordneten Abformungen werden als Eilogen der altertümlichen Insektengruppe der Protodonata interpretiert. A, SCHL-005a; d, SCHL-004a. **e** Blattscheidenfragment von *Equisetites arenaceus*, geprägt mit den Siedlungsflächen von *Microconchus* cf. *germanicus* (Kreise) und Insekten-Eigelegen. Die schraffierten Bereiche bezeichnen Zonen mutmaßlicher Eigelege in schlechter Erhaltung (OCH-024a). Das eingezeichnete Rechteck zeigt die topographische Lage des Fotos in Abb. 15.7g.

Eilogen von Insekten: Von Insekten stammen auch die flächigen Eilogen (Eigelege) an den Blattscheiden von *Equisetites arenaceus* (Abb. 15.6e, 15.7g). Auch konn-

ten in den letzten Jahren Flügelreste von Insekten geborgen werden (GEYER & KELBER 1987; BRAUCKMANN & SCHLÜTER 1993; Abb. 7.41). Die Eigelege setzen sich aus sphärischen Gebilden ohne erkennbare Internstruktur zusammen, deren Durchmesser einheitlich 0,3–0,4 mm beträgt. Die Konfiguration der dicht gepackten Gelege, vor allem aber deren Lagebeziehung zu benachbarten Siedlungsflächen der planspiralen Microconchiden, dokumentiert eine subaquatische Anheftung. Ihre Erhaltung lässt auf eine permeante Lebensweise der Produzenten schließen, das heißt, dass sich der Lebenszyklus des Insekts in verschiedenen ökologischen Systemen vollzog. Es ist anzunehmen, dass das fertig ausgebildete, geschlechtsreife Insekt (Imago) seine Gelege über Wasser an Pflanzenteilen absetzte, die ins Wasser gerieten und von Strömungen verfrachtet wurden (KELBER & GEYER 1989).

Größere länglich-ovale, gleichförmig ausgebildete Strukturen, die im Zickzack an den Achsen und Blattscheiden von *Equisetites arenaceus* angeheftet sind (Abb. 15.6a-d, 15.7c), wurden aus dem Lettenkeuper zunächst als diagnostisches Merkmal einer eigenen Schachtelhalmart beschrieben (ROSELT 1954), bis besser erhaltene Neufunde diese Beprägungsmuster als Zeugnisse aus dem Interaktionsbereich Tier-Pflanze erkennen ließen (KELBER 1988). Bei gleichartigen strukturbietenden Eiablagen aus dem Karnium von Niederösterreich sind sogar feinste morphologische Details erkennbar, so das Chorion, die teils gefaltete äußere Schicht sowie die Schlupföffnung der Eier (POTT et al. 2008). Mittlerweile werden diese eigentümlichen Strukturen als endophytisch (im Pflanzengewebe) abgelegte Eigelege interpretiert, die wahrscheinlich von Vertretern der altertümlichen Insektengruppe der Protodonata oder der Odonata (Libellen) erzeugt wurden (GRAUVOGEL-STAMM & KELBER 1996; LABANDEIRA 1998, 2002; VASILENKO & RASNITSYN 2007). Vergleichbare Insektengelege sind mittlerweile an fossilen Pflanzen aus der Trias Nordamerikas (ASH 2005: 29), der Antarktis (Bomfleur et al. 2013) und aus dem Frühen Jura entdeckt worden (VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT & SCHMEISSNER 1999). MOISAN et al. (2012: 8) fassen in einer tabellarischen Übersicht die weltweiten Vorkommen solcher Eiablagen zusammen.

Nicht ganz so groß dimensionierte und eher rundlich geformte Gebilde, die in Reihen angeordnet und parallel zu den Blatträndern ausgerichtet sind, finden sich an den Blattflächen von *Taeniopteris kelberi* aus dem Unteren Keuper Ostfrankreichs. Auch hierbei handelt es sich mutmaßlich um die fossilen Reste von Insekten-Eigelegen (GRAUVOGEL-STAMM & KELBER 1996).

Pseudoplanktische Besiedelung von Landpflanzenresten: Manche der ins Wasser geschwemmten Landpflanzen waren durch planspiral eingerollte Gehäuse von *Microconchus* cf. *germanicus* besiedelt (Abb. 15.7b, 7e-g, 8), die wie ähnliche Formen aus Devon, Karbon, Perm und Kreide

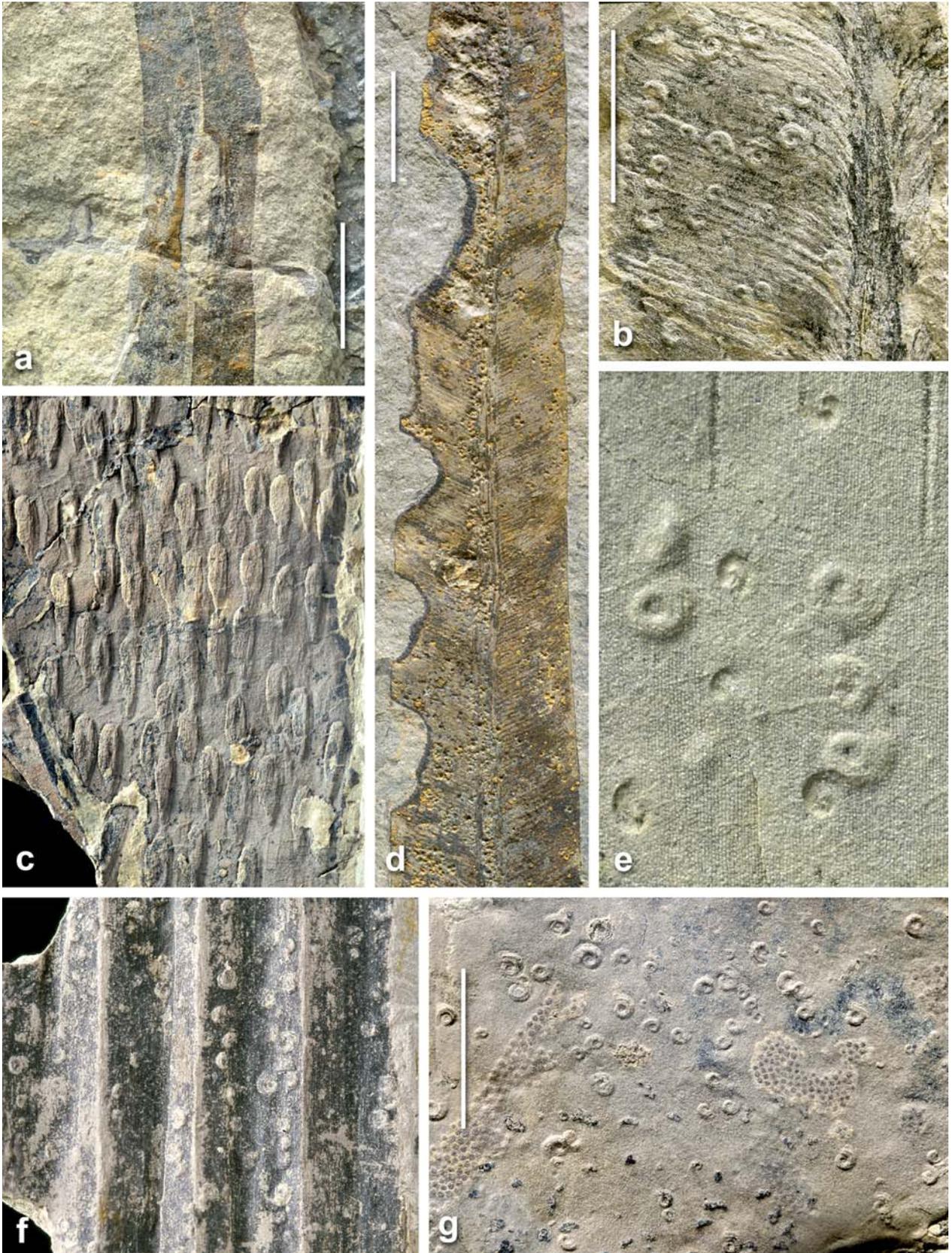


Abb. 15.7 Fossile Zeugnisse zur Interaktion zwischen Tier- und Pflanzenwelt im Lettenkeuper-Ökosystem. Maßstab jeweils 1 cm. **a** Fraßbild an zwei Einzelblättern von *Schizoneura paradoxa*. SCHL-065. **b** Wohnröhren-Abdrücke von *Microconchus* cf. *germanicus* auf einem Fiederfragment von *Danaeopsis marantacea*. OCH-2004-5. **c** Länglich-ovale Beprägungen von Insekten-Eigelegen auf einem Blattscheidenfragment von *Equisetites arenaceus*. SCHL-002a. **d** *Phagophytichnus*? isp., Fraßbild an einer Fieder von *Taeniopteris kelberi*. SCHL-061a. **e** Wohnröhren-Abdrücke von *Microconchus* cf. *germanicus*, sowohl auf der Innen- als auch auf der Außenseite einer Blattscheide von *Equisetites arenaceus* siedelnd, mit Abformung der pflanzlichen Epidermis. Zwei Kommissuralfurchen der *Equisetites*-Einzelblätter sind am oberen Bildrand durch vertikale Linien zu erkennen. OCH-030a. **f** Abdrücke von *Microconchus* cf. *germanicus* auf einem wellblechartig verformten Rindenfragment von *Neocalamites merianii*. Detail aus Abb. 15.8d. OCH-2004-4. **g** Eigelege von Insekten zusammen mit Abdrücken von *Microconchus* cf. *germanicus* auf einer Blattscheide von *Equisetites arenaceus*. Die Lage des Bildausschnitts ist in Abb. 15.6e eingezeichnet. OCH-024a.

(KELBER 1986) zunächst der Gattung *Spirorbis* zugeschrieben wurden, nach neueren Untersuchungen aufgrund ihrer Schalenstruktur aber zu den Microconchida gehören (TAYLOR & VINN 2006; VINN & TAYLOR 2007; Kap. 7). Bei einigen besiedelten Blattscheiden von *Equisetites arenaceus* ist die feine Struktur der Epidermis außergewöhnlich gut durch das Sediment abgeformt worden und selbst auf den knopförmig hervorgewölbten Reliefs der *Microconchus*-Siedlungsflächen erkennbar (Abb. 15.7e). Erklärbar wird dieses Phänomen durch den Vorgang der Doppelbeprägung: Nach der Abformung des epidermalen Mikroreliefs wurde dem noch plastischen Sediment in einem zweiten Stadium der Umriss der rückseitig siedelnden Gehäuse aufgeprägt. Pflanzengewebe und Sediment waren während dieses mechanischen Vorgangs von außergewöhnlich großer Elastizität, denn die durchgepausten Siedlungsflächen zeigen keinerlei erkennbare Spuren von Zerreißen oder Verzerrungen.

Die rundlichen Gehäuse-Beprägungen auf den verschwommen oberirdischen Organen ehemaliger Landpflanzen belegen die pseudoplanktische Lebensweise der Microconchiden. Unterschiedliche Durchmesser der Gehäuse lassen zeitlich getrennte Besiedlungswellen erkennen und damit unterschiedlich alte Microconchiden-Populationen, die darüber hinaus bei adulten Gehäuse-Durchmessern eine gewisse submerse Driftzeit belegen (KELBER 1987). Da *Microconchus germanicus* im Gegensatz zu *Microconchus valvatus* und *Microconchus aberrans* nicht zusammen mit brachyhalinen bis euhalinen bzw. mit hyposalinen Faunen des Muschelkalks vorkommt, kann dieser als Bewohner des Süßwassers bis schwach brackigen Wassers gelten. Dafür spricht die Vergesellschaftung mit *Unionites*, Characeen und Ostrakoden in den Sandigen Pflanzenschiefern über der Albertbank und mit *Hoemesia* in der Anthrakonitbank, außerdem ein Vorkommen in einer ähnlichen Assoziation von Ingersleben in Thüringen (BEUTLER & GRÜNDEL 1963).

Die wenigen gegenwärtig aufgefundenen Zeugnisse zu den Wechselwirkungen zwischen der Tier- und Pflanzenwelt im Lettenkeuper sollten ermutigen, bei zukünftigen Grabungen vermehrt auf diese unscheinbaren Fossilien zu achten. Fragen zur wechselseitigen Anpassung,

zur komplexen Koevolution von Insekten und Pflanzen, zur Problematik der Pollination, die sich vermutlich in der Trias entwickelte, darüber hinaus auch ganz allgemein zu Nahrungsketten und der Energiebilanz in den fossilen Ökosystemen, könnten verstärkt anhand solcher Indizien beantwortet werden (DIMICHELLE & GASTALDO 2008: 178).

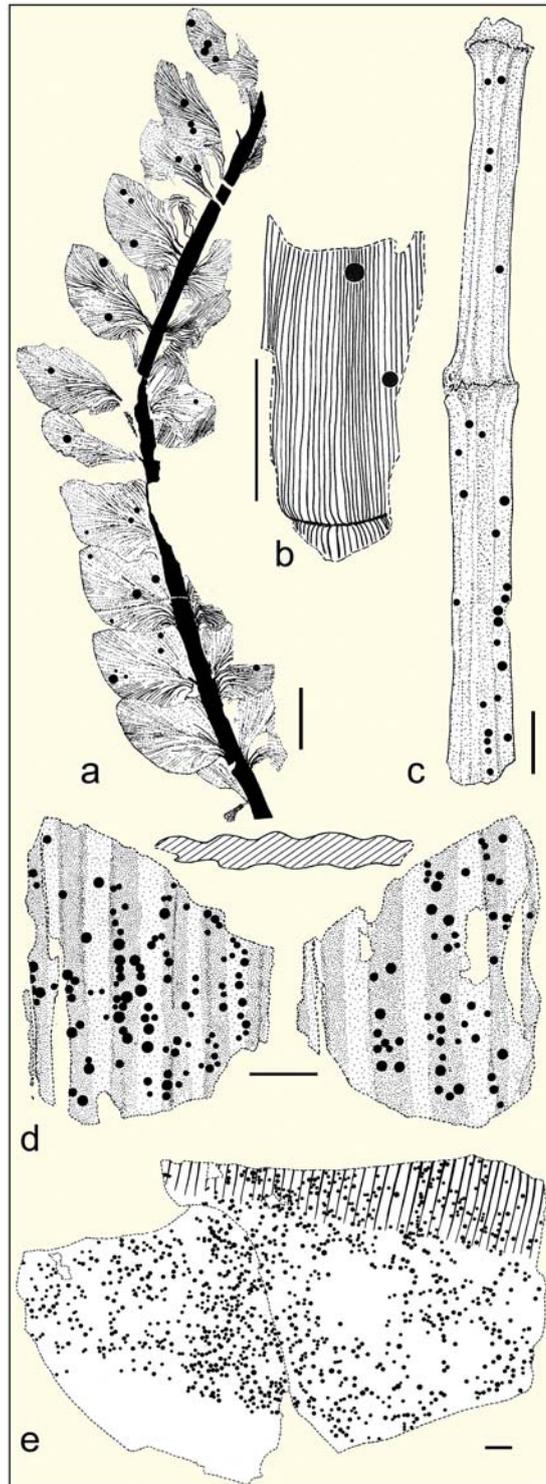
2.4. Vergesellschaftungen von Landwirbeltieren

Nur in Ansätzen lässt sich eine festländische Landreptilien-Gemeinschaft skizzieren. Sie ist durch zahlreiche Zufallsfunde von Einzelknochen und Zähnen, vor allem aber anhand der limnischen Lagerstätten Kupferzell, Vellberg und Ummenhofen näher zu fassen. In Seen oder Sümpfen wurden durch Zuflüsse Skelette von Landwirbeltieren eingespült und in Tonsteinen bzw. Kohlen eingebettet. Bei Kupferzell waren das in erster Linie Skelette von *Batrachotomus*. Eine ähnliche Situation findet sich auch im Top der eigentlichen Seeablagerung bei Vellberg (Schichten 6, 7a). Aus einem kohlehaltigen Tonstein bei Ummenhofen stammt der zerfallene Panzer eines Gürteldrachen, und ein analoger Fall dazu ist die alte Fundstelle bei Gaildorf, die ja die rätselhaften Reste von *Zanclodon*, einem großen landlebenden Raubtier, geliefert hat. Einen viel tieferen und differenzierteren Einblick geben wiederum die Seeablagerungen bei Vellberg, in denen neben den mutmaßlich wasserlebenden Choristoderen auch zahlreiche Skelette und Einzelknochen von Brückenechsen, Archosauriformen und Archosauriern verschiedenster Größe abgelagert wurden. Überraschend ist vor allem der Reichtum an artikulierten Skeletten, die, je genauer gesucht wurde, in zunehmender Zahl geborgen werden konnten.

Alle bisher gefundenen Reptilien dieser Vergesellschaftung waren insektiv (Parareptilien, Echsen, Brückenechsen) oder carnivor (Archosaurier). Das trifft auch auf die merkwürdigen Gürteldrachen zu, die dolchförmige Zähne hatten. Funde eindeutig pflanzenfressender Reptilien stehen immer noch aus. Die Meldung eines Dicyodonten (LUCAS & WILD 1995) erwies sich nach genauerer Prüfung als der Rest eines noch unbekanntes Landamphibiums (MAISCH et al. 2009). Über die Nahrungs-

beziehungen zwischen den bisher identifizierten Reptilien dieser Vergesellschaftung lässt sich wenig sagen. Zweifellos war *Batrachotomus* der Top-Räuber, was aus seinem imposanten Gebiss und der Körperlänge von deutlich über

5 m hervorgeht. Berichte von Beißmarken an Knochen von *Mastodonsaurus* aus Kupferzell sind durch weitere Funde aus Vellberg erhärtet worden. In einem Fall – einem zerbrochenen Rippenstück von *Mastodonsaurus* – sind sogar die Eindrücke der Sägekanten eines *Batrachotomus*-Zahnes zu erkennen.



3. Fossilvergesellschaftungen des Süßwassers

3.1. Charophyten-Vergesellschaftung

Charophyten oder Armeleuchteralgen sind den Landpflanzen nahe stehende Grünalgen, die unter günstigen Bedingungen verkalkte Sporenkapseln (Oogonien) ausbilden (Abb. 15.9; Kap. 6). Wie die meisten rezenten lebten wohl auch die triassischen Charophyten in durchlichtetem, stehendem Süßwasser und können damit als zuverlässige Indikatoren für lakustrine Habitate gelten. Ihre Häufigkeit in manchen Sedimenten legt nahe, dass sie dort ausge dehnte submerse Wiesen bildeten. Bei zunehmender Salinität und/oder Wasserbewegung verschwinden sie. Die im Lettenkeuper vorkommenden Arten von *Stellatochara*, die häufig mit dem Ostrakoden *Darwinula* vergesellschaftet sind, haben als Durchläufer keine biostratigraphische Bedeutung, zeigen aber zuverlässig limnische bis oligohaline Verhältnisse an (KOZUR & REINHARDT 1969; KOZUR 1971, 1972; ZATON et al. 2005).

3.2. Darwinula-Vergesellschaftung

Ostrakodenschille, die sich fast ausschließlich aus der Gattung *Darwinula* zusammensetzen, gelten gleichfalls als limnisch bis oligohalin (KOZUR 1971). Allerdings hat BRUNNER (1973) *Darwinula* auch in den Dolomithorizonten der Estheriensichten gefunden, für die er nach sedimentologischen Kriterien eher eingeschränkt marine Entstehung annimmt, was durch das Vorkommen von Nothosau-

Abb. 15.8 Pflanzenfragmente aus dem Lettenkeuper, geprägt mit den Abdrücken der spiralig eingerollten Wohnröhren von *Microconchus* cf. *germanicus*. Die Siedlungsflächen sind durch unterschiedlich große schwarze Punkte dargestellt. Maßstab jeweils 1 cm. Aus KELBER 1987. **a** *Cladophlebis distans*, Wedel-fragment, OCH-023. **b** *Equisetites* sp., Gefäßbündel-Abdrücke; OCH-2004-1. **c** *Neocalamites merianii*, gegliederte Achse; OCH-2004-2. **d** *Neocalamites merianii*, Steinkernerhaltung einer fragmentierten schlauchförmigen Rinde. Zeichnerisch wurde die wellblechartig verformte Vorder- und Rückseite dargestellt, sowie der Steinkern-Querschnitt (schraffiert) Ausschnitt-Foto in Abb. 15.7f. OCH-2004-3. **e** *Equisetites arenaceus*, dicht besiedelte Blattscheide. OCH-32a.



Abb. 15.9 Characeen-Oögonien. Lettenkeuper, sandige Pflanzenschiefer. Zwingelhausen bei Backnang. Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart. Foto Dr. G. SCHWEIGERT, Stuttgart. Maßstab 1 mm.

riern unterstützt wird. An der Basis von cm-dünnen Linsen und Bänken aus den Estheriensichten in Hohenlohe, die aus dicht gepackten *Darwinula*-Schälchen und doppelklappigen Individuen bestehen, sind die Umrisse eingekippter Muscheln, vermutlich *Unionites brevis*, zu erkennen, unter deren Wölbung gut erhaltene doppelklappige Darwinulen liegen (Abb. 15.10). Ob diese zusammen mit den Muscheln lebten, geht aus dem taphonomischen Befund nicht hervor. Ein weniger dicht gepackter Ostrakodenschill bildet die untere Hälfte der Serrolepisbank in der näheren Umgebung von Schwäbisch Hall (BRUNNER & HAGDORN 1985). Andere Wirbellose fehlen darin, doch führt die Bank eine diverse Wirbeltierfauna, in der limnisch-brackische Faunenelemente wie der Actinopterygier *Serrolepis*, *Ceratodus* cf. *concinus* und ein unbestimmter Coelacan-

thide dominieren (Kap. 14; HAGDORN & MUTTER 2012). Andere Ostrakoden des Lettenkeupers zeigen nach KOZUR (1974) verschiedene Brackwasser-Typen an. Dazu liegen von unserer Seite keine Untersuchungen vor.

3.3. *Unionites brevis*/*Unionites donacinus*-Vergesellschaftung

Fossilvergesellschaftungen, in denen die zu den Anthracosiidae gehörenden *Unionites*-Arten dominieren, können ebenfalls als limnisch bis schwach brackisch (oligohalin) gelten, denn ihnen fehlen die Anzeiger für brachyhaline bzw. hyposalinare Verhältnisse wie *Costatoria goldfusi*. Diese meist artenarmen Vergesellschaftungen finden

BRACKWASSER-KLASSIFIZIERUNG

1958 haben sich internationale Meereskundler in Venedig auf ein einheitliches System zur Klassifizierung von Brackwässern geeinigt, das so genannte Venice-System. Seitens der Mikropaläontologie wurde dieses durch HILTERMANN (1962) mit geringen Abwandlungen auf die Klassifizierung von Brackwassersedimenten und ihre fossilen Faunen übertragen, von KOZUR (1971, 1974) ganz speziell auf die nicht-marinen Faunen der Germanischen Trias.

Wie in heutigen Brackwasserarealen ist auch die Diversität fossiler Faunen aus Brackwasserablagerungen deutlich reduziert, und zwar sowohl gegenüber limnischen Faunen des Süßwassers als auch gegenüber Faunen im euhalinen Bereich mit Salzkonzentrationen von 30 bis 40 ‰. Die Verteilung der triassischen Faunen legt außerdem nahe, dass dieselben salinitätstoleranten Arten sowohl im ausgesüßten als auch im übersalzten Milieu vorkommen, während sie im euhalinen fehlen.

Die für Sedimente angewendete Terminologie nach HILTERMANN (1968: Tab. 4) nennt folgende Abstufungen von Süßwasser zum Salinar:

HILTERMANN, H. (1963): Klassifikation rezenter Brack- und Salinarwässer in ihrer Anwendung für fossile Bildungen. – Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft, **115**: 463–496.

KOZUR, H. (1971): Ökologisch-fazielle Probleme der Biostratigraphie des Oberen Muschelkalks. – Freiburger Forschungshefte, **C267**: 129–153.

KOZUR, H. (1974): Biostratigraphie der germanischen Mitteltrias. – Freiburger Forschungshefte, **C280**: 56 + 71 S.

Brackwasserklassifikation nach HILTERMANN (1963).

| Klassifikation natürlicher Wässer nach der Salinität in Anwendung für Sedimente | | | Salz in ‰ |
|--|---------------|-------------|--------------|
| Nekrosalinar | | | |
| Hypersalinar | | +/- 160 | |
| Hyposalinar | | +/- 40 | |
| Euhalinikum | euhalines | Meerwasser | +/- 30 |
| Brachyhalinikum | brachyhalines | | +/- 18 |
| Pliohalinikum | pliohalines | Brackwasser | +/- 10 |
| Mesohalinikum | mesohalines | | +/- 5 |
| Miohalinikum | miohalines | | +/- 3 |
| Oligohalinikum | oligohalines | | +/- 0,5 |
| Infrahalinikum | infrahalines | Süßwasser | +/- 0,2 |
| Süßwasser | | | 0 |

sich oft in dicht gepackten Schillen in plattigen, tonig-siltigen Lagen der Unterkeuper-Sandsteine, oft zusammen mit Pflanzenhäcksel, in grauen Tonmergelsteinen und in ockergelben Dolomitmergeln, allerdings mit gewissen Verschiebungen der Faunenspektren. Der trophische Kern besteht aus endobenthischen Filtrieren. Unter den Wirbeltieren sind häufige Begleiter die limnischen bis schwach brackischen Amphibien *Mastodonsaurus* und *Plagiosuchus* und der terrestrische *Batrachotomus*. Die Molluskenfauna dieser Vergesellschaftung aus den Unteren Grauen Mergeln von Wolpertshausen wurde von GEYER et al. (2005) untersucht (Abb. 15.11).

Untere Graue Mergel, Wolpertshausen-Heidehöfe (Abb. 15.11; 7.6, 15, 16, 21, 29)

Unionites brevis inf susp A +

Unionites donacinus inf susp A +
Bakevella subcostata byss susp KA
Myophoria transversa inf susp A
Neritaria aff. *matercula* mob weid A
Neritaria sp. mob weid A
„*Neritaria*“ *interscripta* mob weid A
„*Neritaria*“ cf. *interscripta* mob weid A
Microconchus germanicus epi zem K
Ostrakoden indet. mob detr K
Kohlenschmitzen
Actinopterygierschuppen
Abgerollte Knochenfragmente

Nach GEYER et al. (2005) könnten die seltenen Myophorien und Bakevellien in dieser Vergesellschaftung in die rinnenartige Lagerstätte eingeschwemmt sein, so dass es sich dann um eine gemischte Vergesellschaftung handelte (Kap. 14). Im Hangenden der Schilllage fanden sich

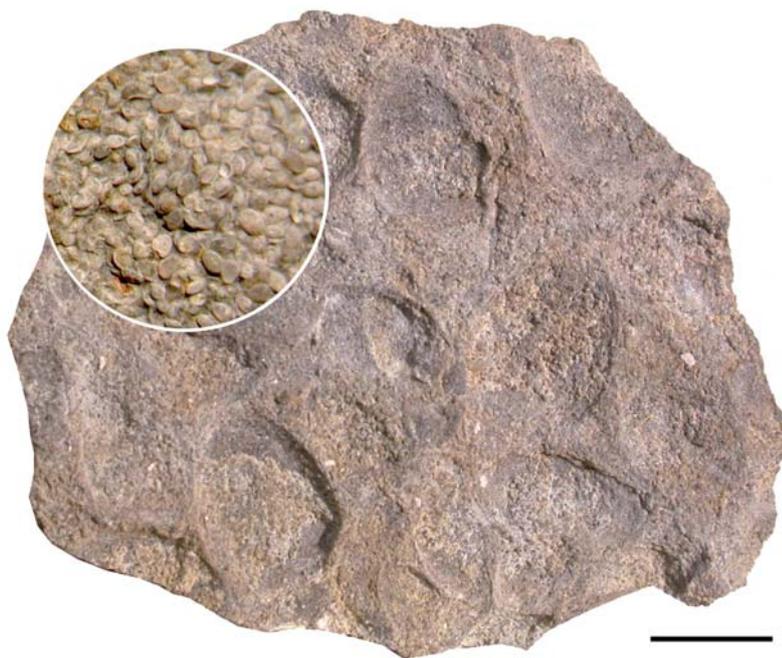


Abb. 15.10 Ostrakoden-Schill mit *Darwinula*-Vergesellschaftung. Dicht gepackte Einzelklappen und doppelklappige Individuen von *Darwinula* sp., daneben einzelne einge- kippte *Unionites brevis*; Bankunter- seite. Estherienschiechten, Kirchberg a.d. Jagst. MHI 1378. Maßstab 1 cm. Ausschnitt-Vergrößerung.

Serrolepis, *Mastodonsaurus*, *Plagiosuchus*, ? *Kupferzellia*, *Trematolestes*, *Bystrowiella*, *Batrachotomus*, *Jaxtasuchus*.

| | | | |
|-----------------------|-----|------|---|
| <i>Serrolepis</i> | mob | präd | P |
| <i>Plagiosuchus</i> | mob | präd | P |
| ? <i>Kupferzellia</i> | mob | präd | P |
| ? Trematosaurier | mob | präd | P |

Sandsteinbänkchen über S1-Sandstein, Röhnda bei Eschwege (Abb. 7.17)

| | | | |
|------------------------------------|-----|------|---|
| <i>Unionites brevis</i> | inf | susp | A |
| <i>Unionites donacinus</i> | inf | susp | A |
| „ <i>Anodonta</i> “ <i>lettica</i> | inf | susp | A |

Dietendorfer Kalk, Schicht 59, BAB 71 Abfahrt Arnstadt-Nord

| | | | | |
|------------------------------------|-----|------|---|---|
| <i>Unionites donacinus</i> | inf | susp | A | + |
| „ <i>Anodonta</i> “ <i>lettica</i> | inf | susp | A | + |
| <i>Equisetites</i> | | | | |

Anoplophoradolomit, Obersontheim-Ummenhofen

| | | | | |
|----------------------------|-----|------|---|---|
| <i>Unionites brevis</i> | inf | susp | A | + |
| <i>Unionites donacinus</i> | inf | susp | A | |

(überwiegend doppelklappige Erhaltung, jedoch nicht in Lebendstellung).

3.4. Artenarme Amphibien-Gemeinschaften

Auch aus Thüringen ist diese Vergesellschaftung bekannt (WERNEBURG 2004; WERNEBURG & WITTER 2005).

Typische limnische Wirbeltier-Gemeinschaften des Lettenkeupers sind Amphibien-Gemeinschaften, die von dem Riesenlurch *Mastodonsaurus* dominiert werden. Sie finden sich anteilig auf sekundärer Lagerstätte in vielen Bonebeds, aber auch in Form primärer Lagerstätten in Siltsteinen, Tonsteinen und Mergelsteinen. Die relative Häufigkeit von *Mastodonsaurus* darin wird sicher überschätzt, weil er viel leichter erkannt wird als die oft winzigen Reste anderer Arten. Außerdem waren seine robusten Knochen viel widerstandsfähiger und blieben deshalb häufiger erhalten. Das sei vorausgeschickt, denn die Artenarmut mancher Lagerstätten könnte aus diesem Grund manchmal nur eine scheinbare sein. Viele Fundstellen in Süd- und Mitteldeutschland, von denen die ergiebige die Grabungsstelle auf der A6 bei Kupferzell war, liefern allerdings Belege für eine Assoziation *Mastodonsaurus-Plagiosuchus/Gerrothorax*. Die vielen tausend Knochen,

Sandstein S 2u, Schicht 16, ICE-Trasse Südlich BAB 71 Abfahrt Arnstadt-Nord

| | | | | |
|------------------------------------|-----|------|---|---|
| „ <i>Anodonta</i> “ <i>lettica</i> | inf | susp | A | + |
| ? <i>Unio</i> | inf | susp | A | |
| <i>Microconchus germanicus</i> | epi | zem | K | |

Grünlichgraues Band im Sandstein S 2, Schicht 35, BAB 71 Abfahrt Arnstadt-Nord

| | | | | |
|------------------------------------|------|------|----|----|
| <i>Unionites donacinus</i> | inf | susp | A | + |
| „ <i>Anodonta</i> “ <i>lettica</i> | inf | susp | A | + |
| <i>Bakevellia subcostata</i> | byss | susp | KA | |
| <i>Microconchus germanicus</i> | epi | zem | K | |
| Ostrakoden indet. | mob | detr | K | ++ |
| Pflanzenreste | | | | |



Abb. 15.11 Limnisch-brackische *Unionites brevis/Unionites donacinus*-Vergesellschaftung. Mergeliger Kalkstein mit in-situ-umkristallisierten Schalen, Untere Graue Mergel, Wolpertshausen-Heidehöfe. SMNS 75566. Maßstab 5 cm.

die dort gesammelt wurden, belegen dies eindrucksvoll: Mehr als 90% der Funde stammen alleine von *Gerrothorax* und *Mastodonsaurus*. Andere Amphibien sind entweder sehr viel seltener (z.B. *Kupferzella* in Kupferzell und Wolpertshausen, *Trematolestes* in Ummenhofen und Rielingshausen) oder nur als Bruchstücke nachgewiesen. Weiter lässt sich beobachten, dass *Plagiosuchus* und *Gerrothorax* zwar durchaus zusammen vorkommen, aber in der Regel jeweils nur eine der beiden Gattungen häufig ist. In Kupferzell fand sich zusammen mit *Mastodonsaurus* und *Gerrothorax* eine reiche Fischfauna. Wie in Kap. 14 ausgeführt, ist der ursprüngliche Lebensraum nicht näher charakterisierbar. Denkbar sind kleinere Gewässer, die nicht genug differenziert waren, um einer reicheren Amphibien- und Reptilfauna Raum und Nahrung zu bieten.

3.5. Artenreiche Amphibien/Wasserechsen-Gemeinschaften

Die am besten bekannte Fossilagerstätte der Amphibien/Wasserechsen-Gemeinschaft ist Schicht 6 von

Vellberg (Kap. 14). Dort ist eine autochthone Assoziation erhalten, die aus den Gattungen *Mastodonsaurus*, *Callistomordax*, *Kupferzella*, *Trematolestes* und einer in ihrem Artenspektrum noch nicht klar umrissenen Wasserechsen-Fauna (Choristoderen, fragliche juvenile Thalattosaurier) besteht. Auch in diesem Ökosystem war *Mastodonsaurus* der Top-Räuber. Zwar fanden sich von ihm noch immer keine eindeutigen Mageninhalte, doch gibt es zahlreiche Belege von regelmäßig verteilten Knochenhaufen aus Skelettresten verschiedener Arten, die jeweils durch starke Kieferkraft zerbrochen worden sind und im Grunde nur von diesem großen Carnivoren stammen können. *Kupferzella* stellte als naher Verwandter von *Mastodonsaurus* sicher kleineren Beutetieren nach, vermutlich Knochenfischen, möglicherweise aber auch den grazileren Lurchen. *Kupferzella* selbst dürfte *Mastodonsaurus* zum Opfer gefallen sein, denn es fällt auf, dass man fast nur Schädel und Unterkiefer dieser Gattung findet, die zwar in sich intakt, aber anscheinend sauber vom Rumpf abgetrennt worden waren. Im Gegensatz dazu finden sich Mastodonsaurierskelette zwar gleichfalls zerlegt, aber Schädel und restliches Skelett liegen meist nahe beieinander. Der graziler

gebaute *Trematolestes* war vermutlich ein guter, wendiger Schwimmer, der schnellere Tiere erbeuten konnte. *Trematolestes* dürfte ähnlich wie heutige Alligatorhechte (*Lepisosteus*) kleine Fische von 5–15 cm Länge, z.B. *Serrolepis* und redfieldiide Actinopterygier, durch seitlichen Beutehieb erfasst haben. *Callistomordax* war viel langgestreckter als *Trematolestes* und hatte eine stumpfe Schnauze. Er könnte als Lauerjäger, vielleicht versteckt im Dickicht von Wasserpflanzen, etwas größere Fische überrascht und auch zappelnde Beute mit seinen kraftvollen Kiefern und dolchartigen Zähnen fixiert haben. Auffallend ist, dass dieser bei Vellberg häufigste Lurch in derselben Schicht vorkommt wie zahlreiche zerbissene – und vielleicht wieder ausgespießene – Skelette kleiner Lungenfische. Schließlich scheinen auch die kleinen Choristoderen in dem See gelebt zu haben, wo sie offenbar kleine Knochenfische wie *Serrolepis* erbeuteten, wie aus einem Mageninhalt in einem etwa 15 cm langen Skelett hervorgeht.

Die Wirbellosenfauna des Vellberg-Sees ist nur sehr bruchstückhaft überliefert. Die fossilen Nachweise beschränken sich auf Muscheln (*Unionites brevis*) und Ostrakoden (*Darwinula*), repräsentieren also wohl die *Unionites*-Vergesellschaftung. Sicher fehlen bestimmte Gruppen von Seebewohnern im Fossilbericht, so etwa Krebse. Eine paläoökologische Analyse dieser artenreichen Lebensgemeinschaft wird von genaueren Untersuchungen an Mageninhalten, Koprolithen und Bissspuren an Knochen abhängen.

Der in der Vellberger Schicht 6 ergrabene Seehorizont zeigt geologisch nur eine Momentaufnahme: Liegendes und Hangendes belegen den Wandel des Gewässers von einem vermutlich verflachenden, brackischen Becken, das nach einer Süßwasserphase trocken fiel und dann durch ein neues, wohl erneut brackisches Gewässer (Mitte der Anoplophoradolomite) ersetzt wurde. Die Plagiosaurier, die in den brackischen Phasen viel häufiger sind als in der Süßwasserphase, folgten anscheinend einem Salinitätsgradienten: *Plagiosternum* findet sich in den eher höher salinar geprägten Ablagerungen zusammen mit *Nothosaurus*, während *Plagiosuchus* und *Gerrothorax* zusammen mit *Kupferzellia* und *Mastodonsaurus* eher brackische Gewässer bevorzugten.

Diese Entwicklung, die an verschiedenen Stellen in den Steinbrüchen bei Vellberg verfolgt wurde, scheint von artenarmen Amphibien-Gemeinschaften auszugehen und nach dem Verschwinden der artenreichen Amphibien/Wasserechsen-Gemeinschaft auch wieder in diesen zu enden. Das könnte auch erklären, warum *Trematolestes* und *Callistomordax* im Profil auf wenige Horizonte beschränkt sind, während *Kupferzellia* und *Mastodonsaurus* viel häufiger gefunden werden. Die noch sehr grobe Skizze der Lebensgemeinschaft des Süß- und Brackwassers wird durch weitere gezielte Grabungen zu überprüfen und zu korrigieren sein.

4. Fossilvergesellschaftungen des Brackwassers

Viele Brackwasserbewohner sind tolerant gegenüber Schwankungen des Salzgehalts und leben bei geringer Diversität, aber großer Individuendichte auch in übersalzenem Wasser, d.h. sie sind euryhalin. In normalem Meerwasser (Euhalinikum) können sie dagegen nicht gegen die Fülle der stenohalinen Organismen konkurrieren und fehlen deshalb dort. So kommt *Lingularia* in der Germanischen Trias sowohl in Sedimenten des Brackwassers als auch des hyposalinaren Bereichs in Massen vor, nur vereinzelt aber zusammen mit den stenohalinen Echinodermen des vollmarinen Muschelkalks. Massenvorkommen von *Lingularia* oder *Costatoria* ohne weitere Begleitfauna können demnach nicht als eindeutige Salinitätsanzeiger gelten, sondern nur euhaline Verhältnisse ausschließen.

4.1. *Myophoria/Bakevellia*-Vergesellschaftung

Bereits in der *Unionites*-Vergesellschaftung kommen vereinzelte *Myophorien* und *Bakevellien* vor, die möglicherweise jedoch aus anderen, nahe gelegenen Habitaten stammen (Wolpertshausen, Kap. 14). Diese relativ großwüchsigen endobenthischen Filtrierer bilden dagegen in der *Myophoria/Bakevellia*-Vergesellschaftung, die sich in Karbonatbänken des höheren Lettenkeupers, z.B. in der Anthrakonitbank des westlichen Hohenlohe (Unterohrn, Baumerlenbach) und lokal im Grenzdolomit (z.B. bei Lorenzimmern oder bei Schwäbisch Hall-Hessental) findet, den trophischen Kern (Abb. 15.12). Die Gattung *Myophoria* kann darin durch *M. intermedia* oder durch *M. transversa* vertreten sein, *Bakevellia* durch *B. costata* oder durch die größere *B. subcostata*; *Costatoria* ist seltener oder fehlt meist ganz. Vereinzelt kommt *Unionites brevis* vor, sehr selten *Unionites münsteri*. Die Lebensgemeinschaft, aus der diese Vergesellschaftung hervorgegangen ist, dürfte ins Miohalinikum bis Pliohalinikum einzustufen sein.

Sandige Pflanzenschiefer, pyritische Sandsteinknollen ca. 0,5 m über der Albertibank, Künzelsau-Garnberg

| | | | | |
|--|------|------|----|---|
| <i>Myophoria transversa</i> | inf | susp | A | + |
| <i>Costatoria goldfussi</i> | inf | susp | A | |
| <i>Pseudocorbula nuculaeformis</i> | inf | susp | A | |
| <i>Bakevellia</i> cf. <i>goldfussi</i> | byss | susp | KA | |
| ? <i>Schafhaeutlia</i> | inf | susp | A | |
| ? <i>Arcomya</i> | inf | susp | A | |
| <i>Unionites</i> cf. <i>brevis</i> | inf | susp | A | |

Anthrakonitbank von Öhringen-Unterohrn

| | | | | |
|---|------|------|----|----|
| <i>Myophoria transversa</i> | inf | susp | A | ++ |
| <i>Bakevellia</i> cf. <i>subcostata</i> | byss | susp | KA | ++ |
| <i>Unionites brevis</i> | inf | susp | A | |
| <i>Unionites muensteri</i> | inf | susp | A | |

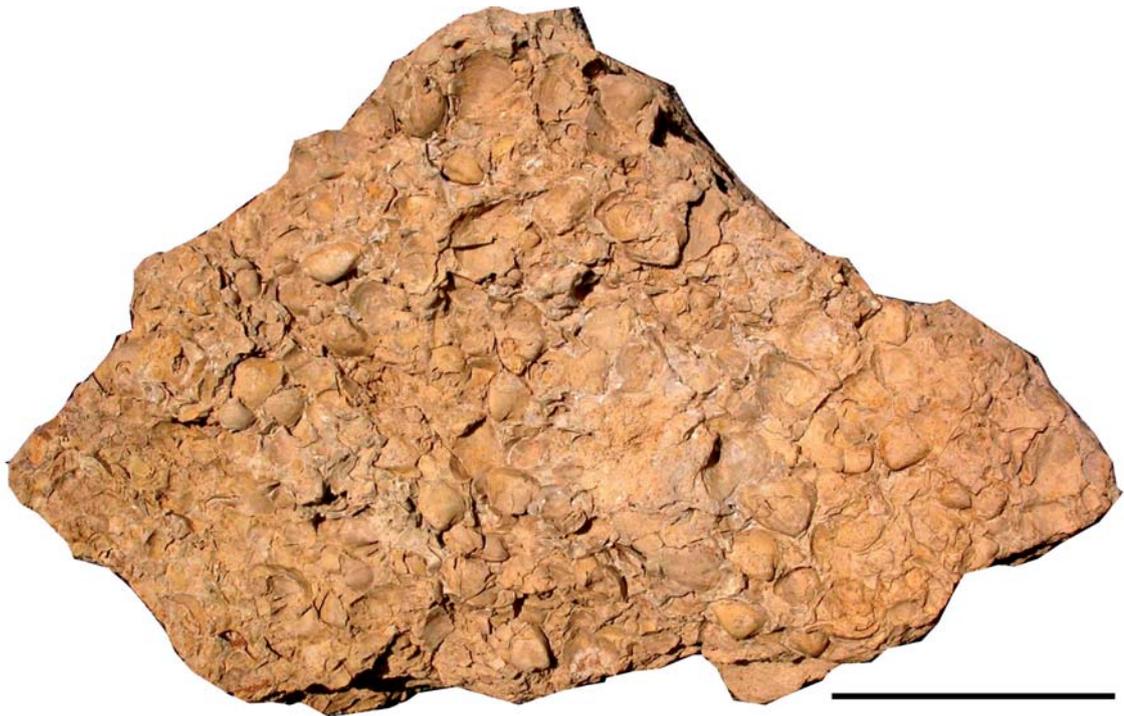


Abb. 15.12 *Myophoria/Bakevellia*-Vergesellschaftung des Brackwassers mit *Myophoria intermedia*, *Unionites brevis*, *Bakevellia costata*, *Pseudocorbula* sp. Dolomitstein mit Schill und Bruchschill in Hohlraumerhaltung. Grenzdolomit, Schwäbisch Hall-Hessental. MHI 1381. Maßstab 10 cm.

Grenzdolomit, Schwäbisch Hall-Hessental

| | | | | |
|---------------------------------------|------|------|----|---|
| <i>Myophoria intermedia</i> | inf | susp | A | + |
| <i>Unionites brevis</i> | inf | susp | A | + |
| <i>Pseudocorbula</i> sp. | inf | susp | A | |
| <i>Costatoria goldfussi</i> | inf | susp | A | |
| <i>Bakevellia subcostata</i> | byss | susp | KA | |
| „ <i>Myacites</i> “ <i>compressus</i> | inf | susp | A | |
| <i>Neritaria</i> sp. | mob | weid | A | |
| Gastropoda indet. | mob | weid | A | |

Linguladolomit, Obersontheim-Ummenhofen

| | | | | |
|------------------------------|------|------|----|---|
| <i>Bakevellia subcostata</i> | byss | susp | KA | + |
| <i>Myophoria transversa</i> | inf | susp | A | + |

Grenzdolomit, Lorenzenzimmern

| | | | | |
|---------------------------------------|------|------|---|---|
| <i>Myophoria transversa</i> | inf | susp | A | + |
| <i>Bakevellia subcostata</i> | byss | susp | A | + |
| <i>Costatoria goldfussi</i> | inf | susp | A | + |
| <i>Unionites</i> cf. <i>muensteri</i> | inf | susp | A | |
| <i>Pseudocorbula sandbergeri</i> | inf | susp | A | |

4.2. *Lingularia/Euestheria*-Vergesellschaftung

Durch geringe Diversität zeichnen sich Fossilvergesellschaftungen aus, die sowohl in feinschichtigen grauschwarzen Tonsteinen als auch in feinschichtigen oder

bankigen Dolomitmergeln vorkommen (Estheriensichten, Albertibank, Anthrakonitbank). Meist dominiert hier entweder *Euestheria* oder *Lingularia*, wobei jeweils die andere Gattung stark zurücktritt, oft auch ganz fehlt (Abb. 15.13). Innerhalb der Anthrakonitbank (z.B. in Vellberg-Eschenau oder Satteldorf-Neidenfels) können von *Lingularia* und von *Euestheria* dominierte Lagen im Millimeterbereich wechseln. In Neidenfels wurde zusammen mit den Estherien ein kleiner erymider Zehnfußkrebs der Gattung *Clytiopsis* gefunden, die mit ähnlicher Begleitfauna auch aus Brackwasserablagerungen des Oberen Buntsandsteins der Vogesen und Nord-Badens bekannt ist. DURINGER (1987) hat eine Lagerstätte mit Estherien und *Lingularia* aus dem Unteren Lettenkeuper des Elsass analysiert, in der in einer monospezifischen Lage die Brachiopoden doppelklappig und vertikal im Sediment stecken, also in Lebendstellung eingebettet sind und demnach eine fossile Lebensgemeinschaft bilden. Im Hangenden und Liegenden sind sie exhumiert und als dünne Schilllagen zusammengespült. Er stellt dieses Vorkommen in den deltatisch-lagunären Bereich. Die Fossilgemeinschaft gehört dem Meso- bis Pliohalinikum an.

Während *Lingularia* auch aus vollmarinen Sedimenten des Muschelkalks bekannt ist, gelten Conchostraken als Bewohner ausgesüßter Gewässer. Die *Lingularia*/

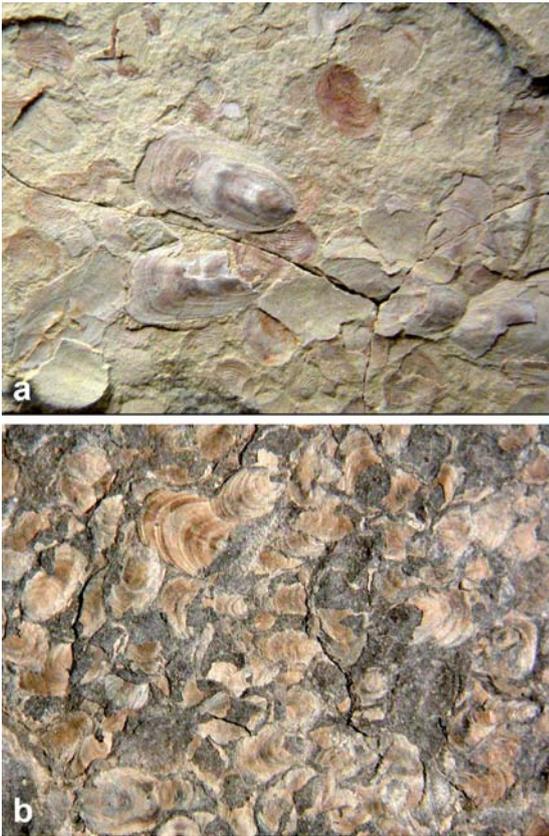


Abb. 15.13 *Lingularia/Euestheria*-Vergesellschaftung des Brackwassers. **a** mit *Lingularia zenkeri* und *Euestheria minuta*. Dolomitmergelstein der Anthrakonitbank, Satteldorf-Neidenfels. MHI 2104/2. **b** mit *Lingularia tenuissima*. Feinschichtiger Tonstein der Estherienschiefer, Öhringen-Unterrohrn. MHI 2131. Bildbreite 5 cm.

Euestheria-Vergesellschaftung findet sich bereits in Tonsteinhorizont 4 (*sublaevigatus*-Zone) des Oberen Muschelkalks von Nordwürttemberg und Unterfranken und wird dort als Anzeiger für kurzfristige Verbrackung im Zuge einer von Norden vorrückenden prodeltaischen Tonmergel-sedimentation gedeutet.

Anthrakonitbank, Satteldorf-Neidenfels (Abb. 15.13a)

| | | | | |
|-------------------------------|-----|------|---|---|
| <i>Lingularia zenkeri</i> | inf | susp | P | + |
| <i>Euestheria minuta</i> | mob | detr | K | + |
| <i>Clytiopsis thuringiaca</i> | mob | präd | K | |

4.3. „*Anodonta*“ *gregaria*-Vergesellschaftung

Die äußerst gering diverse Vergesellschaftung tritt sehr konstant im Vitriolschiefer, besonders im Wagner-

Plattenhorizont auf. Die langovalen Muschelklappen sind in der Regel eingesteuert und an der Basis von Silt- und Feinsandlagen eingekippt, so dass sie an den Schichtunterseiten als konkave Abdrücke zu sehen sind (Abb. 15.14). Häufig tritt mit „*Anodonta*“ *gregaria* feinverteilter oder framboidaler Pyrit auf, was auf dysaerobe Verhältnisse schließen lässt. Möglicherweise hatte die Muschel wie die ähnliche rhätische *Solemya* einen auf H₂S beruhenden Stoffwechsel (SEILACHER 1990). Mit „*Anodonta*“ *gregaria* vergesellschaftet finden sich meist Reste von Wirbeltieren in Bonebeds, bei Untermünkheim-Wittighausen Hydrozoen-Medusen und Lebensspuren (Kap. 7).

5. Fossilvergesellschaftungen der eingeschränkt marinen und hyposalinaren Ablagerungsräume

5.1. Vergesellschaftung mit *Entolium discites*

In der Blaubank des Hohenloher Landes, die der Tonplattenfazies des Oberen Muschelkalks sehr ähnlich ist (Abb. 13.25), aber häufig Bonebeds enthält, fand sich bei Kupferzell-Rüblingen und bei Kirchberg/Jagst auf Schichtflächen eines dünnen Schillbänkchens *Entolium discites*, eine typische Muschelkalkform (Abb. 15.15), außerdem *Germanonutilus* sp. mit inkrustierenden *Placunopsis ostracina*. Aus der Schilllage ließ sich sonst kein bestimmbares Material gewinnen. BRUNNER (1973) gibt aus der Blaubank auch Scaphopoden an. Die dünnen Bonebeds auf Schichtoberflächen des Blaubank-Untere-Dolomite-Komplexes enthalten eine marin geprägte, von Fischen und den Meeresreptilien *Neusticosaurus* und *Nothosaurus* dominierte Wirbeltierfauna mit seltenen limnisch-brackischen Elementen (*Ceratodus*), die wohl eingeschwemmt wurden.

5.2. *Pseudocorbula/Bakevella subcostata*-Vergesellschaftung

Bisher nur im Grenzbonebed, aber auch in der Blaubank und den Unteren Dolomiten Frankens nachgewiesen ist eine relativ diverse Fossilvergesellschaftung, in der kleine endobenthische Filtrierer dominieren und in der *Costatoria goldfussi* allenfalls eine untergeordnete Rolle spielt (Abb. 7.25). Auch diese Vergesellschaftung kann als eingeschränkt marin gelten (Pliohalinikum bis Brachyhalinikum). Von *Pseudocorbula* dominierte Gemeinschaften kommen bis in den höheren Gipskeuper vor (Corbulabänke).

Untere Dolomite, Gattenhofen bei Rothenburg ob der Tauber

| | | | | |
|------------------------------------|------|------|----|---|
| <i>Pseudocorbula nuculaeformis</i> | inf | susp | A | + |
| <i>Bakevella subcostata</i> | byss | susp | KA | + |
| <i>Costatoria goldfussi</i> | inf | susp | A | + |

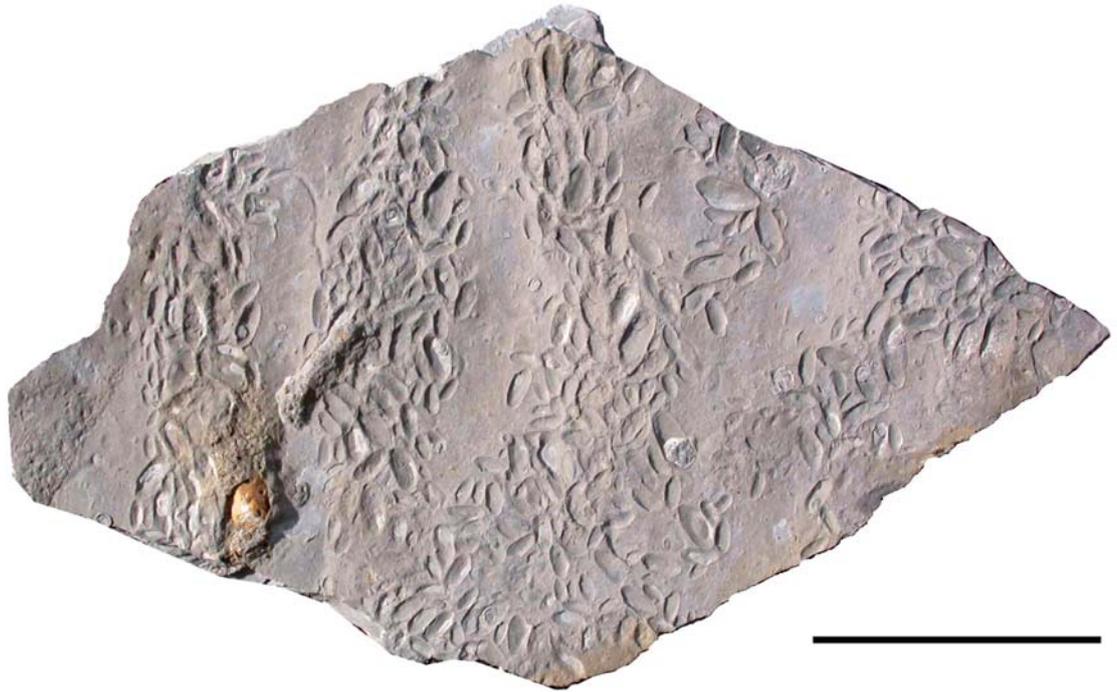


Abb. 15.14 „*Anodonta*“ *gregaria*-Vergesellschaftung mit eingesteuerten und eingekippten, in Streifen abgelagerten „*Anodonta*“ *gregaria* an der Basis eines Siltsteinbänkchens mit Bonebedlage; Bankunterseite. Wagner-Platten im Vitriolschiefer, Satteldorf-Neidenfels. MHI 1913. Maßstab 10 cm.



Abb. 15.15 Eingeschränkt marine Vergesellschaftung mit *Entolium discites*. Einzelklappen und Bruchschill an der Basis eines Kalksteinbänkchens; Bankunterseite. Blaubank, Kupferzell-Rüblingen. MHI 1402. Maßstab 1 cm.

5.3. *Hoemesia socialis/Bakevellia subcostata*-Vergesellschaftung, mit *Placunopsis*biohermen

Eine weitere Fossilvergesellschaftung, in der die sonst in den „marinen“ Karbonatbänken fast immer vertretene *Costatoria goldfussi* fehlt, findet sich in der Anthrakonitbank von Satteldorf-Neidenfels. Dort herrschen ausgesprochen großwüchsige Filtrierer, nämlich *Hoemesia socialis*, die in anderen Karbonatbänken des Lettenkeupers nicht vorkommen (Abb. 7.8), und *Bakevellia subcostata* bzw. *Bakevellia substriata*, daneben *Lingularia*; ein Fund von *Germanonutilus cf. jugatonodosus* zeigt annähernd marine Verhältnisse an, weshalb diese Vergesellschaftung ins Brachyhalinikum eingestuft werden kann. Dies wird bestätigt durch die ausgesprochen diverse Wirbeltierfauna aus marinen und brackischen Reptilien, Amphibien und Fischen im Basisbonebed der Anthrakonitbank des östlichen Hohenlohe, in der typisch limnische und terrestrische Formen fehlen (s.u. und Kap. 14).

Anthrakonitbank, Satteldorf-Neidenfels (Abb. 7.8)

| | | | | |
|-------------------------------------|------|------|----|---|
| <i>Hoemesia socialis</i> | byss | susp | KA | + |
| <i>Bakevellia subcostata</i> | byss | susp | KA | + |
| <i>Lingularia zenkeri</i> | inf | susp | P | + |
| <i>Germanonutilus jugatonodosus</i> | mob | präd | A | |

Anthrakonitbank, Kirchberg/Jagst

| | | | | |
|---------------------------------------|------|------|----|---|
| <i>Hoemesia socialis</i> | byss | susp | KA | + |
| <i>Bakevellia subcostata</i> | byss | susp | KA | + |
| <i>Lingularia zenkeri</i> | inf | susp | P | + |
| <i>Parhybodus plicatilis</i> | mob | präd | P | |
| „ <i>Hybodus major</i> “ | mob | präd | P | |
| „ <i>Hybodus tenuis</i> “ | mob | präd | P | |
| <i>Acrodus lateralis</i> | mob | präd | P | |
| <i>Palaeobates angustissimus</i> | mob | präd | P | |
| <i>Polyacrodus</i> sp. | mob | präd | P | |
| <i>Lissodus</i> sp. | mob | präd | P | |
| <i>Saurichthys</i> sp. | mob | präd | P | |
| <i>Thelodus inflexus</i> | mob | präd | P | |
| <i>Colobodus</i> sp. | mob | präd | P | |
| <i>Gyrolepis</i> sp. | mob | präd | P | |
| <i>Ceratodus kaupi</i> | mob | präd | P | |
| <i>Mastodonsaurus giganteus</i> | mob | präd | P | |
| <i>Plagiosternum granulosum</i> | mob | präd | P | |
| <i>Plagiosuchus pustuloglomeratus</i> | mob | präd | P | |
| <i>Nothosaurus edingerae</i> | mob | präd | P | |
| <i>Nothosaurus cf. mirabilis</i> | mob | präd | P | |
| <i>Nothosaurus giganteus</i> | mob | präd | P | |
| <i>Simosaurus</i> sp. | mob | präd | P | |
| <i>Neusticosaurus pusillus</i> | mob | präd | P | |
| <i>Psephosaurus</i> sp. | mob | präd | P | |
| <i>Blezingeria ichthyospondyla</i> | mob | präd | P | |

Die Amphibien in diesem Bonebed dürften eingeschwemmt bzw. beigemischt sein, also nicht ursprünglich zu dieser Gemeinschaft gehören.

In Südwürttemberg ist die Fauna der Anthrakonitbank wesentlich diverser (ZELLER 1907: 14). Dort kommen *Costatorien* und *Myophorien* hinzu, daneben *Placunopsis ostracina*, *Unionites*, *Pseudocorbula*, *Schaffhaeutlia*, *Pleuromya*, *Pseudomyoconcha gastrochaena* und verschiedene Gastropoden. Bemerkenswert sind für den Raum Stuttgart – Pforzheim – Rottweil die *Placunopsis*bioherme, die zwar nicht die Dimensionen dieser massiven Riffstrukturen im Oberen Muschelkalk erreichen (BACHMANN 1979; ETZOLD & SCHWEIZER 2005), aber sicher dennoch eine bedeutende Rolle in der Lebensgemeinschaft des Anthrakonitbank-Meeres gespielt haben dürften (Abb. 7.11). Es ist anzunehmen, dass der süddeutsche Lettenkeuper während der Ablagerung der Anthrakonitbank euhalinen Verhältnissen am nächsten gekommen ist, wobei jedoch die Lebensbedingungen den stenohalinen Echinodermen und Conodonten nicht genügten.

5.4. *Modiolus rhomboidalis/Costatoria goldfussi*-Vergesellschaftung

Vom Harzvorland und aus Thüringen ist im Grenzdolomit eine artenarme Vergesellschaftung belegt, in der *Modiolus rhomboidalis* dominiert, eine Muschel, die in Süddeutschland sehr selten ist. Hinter ihr treten *Costatoria goldfussi* und *Myophoria transversa* stark zurück. Das Vorkommen dieser Vergesellschaftung bei Neinstedt am Harz gilt als das nördlichste von *Costatoria goldfussi* und dokumentiert den am weitesten nach Norden reichenden Vorstoß des Grenzdolomit-Meeres (Abb. 15.16).

Grenzdolomit, Neinstedt am Harz (Abb. 15.16)

| | | | | |
|----------------------------------|------|------|----|---|
| <i>Modiolus rhomboidalis</i> | byss | susp | KA | + |
| <i>Costatoria goldfussi</i> | inf | susp | A | + |
| <i>Myophoria transversa</i> | inf | susp | A | |
| <i>Placunopsis plana</i> | zem | susp | KA | |
| <i>Bakevellia cf. subcostata</i> | byss | susp | KA | |
| <i>Actinopterygia</i> indet. | Mob | präd | P | |

5.5. *Costatoria goldfussi/Bakevellia subcostata*-Vergesellschaftung

Weit verbreitet kommt in Südwestdeutschland in mehreren Karbonathorizonten des Lettenkeupers eine Fossilvergesellschaftung vor, die von *Costatoria goldfussi* und *Bakevellia subcostata* dominiert ist (Abb. 15.17; 7.23). Alle übrigen Arten (Muscheln, Schnecken, Mikroconchen) bleiben wesentlich seltener und treten auch nicht konstant auf. Diese Vergesellschaftung wird im Hohenloher Land lokal bereits im Bereich des Grenzbonebeds, vor allem aber in den Unteren Dolomiten gefunden, und mit sehr viel weiterer geographischer Verbreitung dann im Grenzdolomit



Abb. 15.16 Eingeschränkt marine *Modiolus/Costatoria*-Vergesellschaftung mit *Modiolus rhomboidalis*, *Costatoria goldfussi* und *Myophoria transversa*. Grenzdolomit, Neinstedt am Harz. MHI 1912. Maßstab 1 cm.

und in manchen Dolomitbänken der Grundgipsschichten und des Bochinger Horizonts (Grabfeld-Formation). Die seltenen Cephalopoden im Grenzdolomit lassen auf annähernd marine (brachyhaline, vielleicht auch hyposalinare) Verhältnisse schließen, vermutlich aber bei schwankender Salinität, denn Echinodermen und andere stenohaline Bodenbewohner fehlen. So bilden den Kern dieser Fossilgemeinschaften euryhaline Formen, die leicht schwankende Salzgehalte tolerierten. Die meisten Faunenlemente sind flach grabende oder endobysste Filtrierer. Auch die Wirbeltierfauna hat marinen Charakter; es dominieren unter den Fischen größere Actinopterygier wie *Saurichthys* und die Haie *Acrodus*, *Parhybodus*, *Palaeobates* und *Polyacrodus*, unter den Reptilien Sauropterygier und unter den Plagiosauriern *Plagiosternum*, die am stärksten marin geprägte Gattung der Querkopflurche.

In Südwürttemberg wird auch diese Vergesellschaftung diverser und ihr mariner Charakter ausgeprägter. ZELLER (1909: 44) listet aus dem Grenzdolomit des Wutachgebiets und von Rottweil zusätzlich folgende Arten auf, die sämtlich typische Muschelkalkformen sind: *Placunopsis ostracina*, *Plagiostoma striatum*, *Entolium discites*, *Leptochondria albertii*, *Promysidiella eduliformis*, *Parallelodon beyrichi*, *Pseudomyoconcha gastrochaena*, *Unicardium schmidi*, *Wortheniella albertiana*, *Promathildia bolina* (Abb. 15.18).

Fossilvergesellschaftungen mit demselben trophischen Kern, aber unterschiedlicher Begleitfauna, kommen bereits ab der *nodosus*-Zone des Oberen Muschelkalks vor, zum Beispiel in der Rottweil-Formation (Trigonodolomit) und reichen bis in den Bochingen-Horizont des Mittelkeupers hinauf.

Untere Dolomite, Crailsheim-Heldenmühle (Abb. 7.12, 19, 26, 28)

| | | | | |
|---|------|------|----|---|
| <i>Costatoria goldfussi</i> | inf | susp | A | + |
| <i>Bakevellia goldfussi</i> | byss | susp | KA | + |
| <i>Bakevellia subcostata</i> | byss | susp | KA | |
| <i>Pseudocorbula</i> cf. <i>nuculaeformis</i> | inf | susp | A | |
| <i>Pseudomyoconcha</i> | sinf | susp | A | |
| <i>Schafhaeutlia</i> | inf | susp | A | |
| ? <i>Unionites brevis</i> | inf | susp | A | |
| ? <i>Modiolus</i> | byss | susp | KA | |
| ? <i>Tellina</i> | inf | susp | A | |
| <i>Neritaria</i> sp. | mob | weid | A | |
| ? <i>Polygyrina</i> | mob | weid | A | |
| dünne Bonebedlagen | | | | |

Estheriensschichten, Schwäbisch Hall-Steinbach (Abb. 7. 23)

| | | | | |
|-----------------------------|------|------|----|---|
| <i>Costatoria goldfussi</i> | inf | susp | A | + |
| <i>Myophoria transversa</i> | inf | susp | A | |
| <i>Bakevellia goldfussi</i> | byss | susp | KA | |
| Ostrakoden | mob | detr | K | |

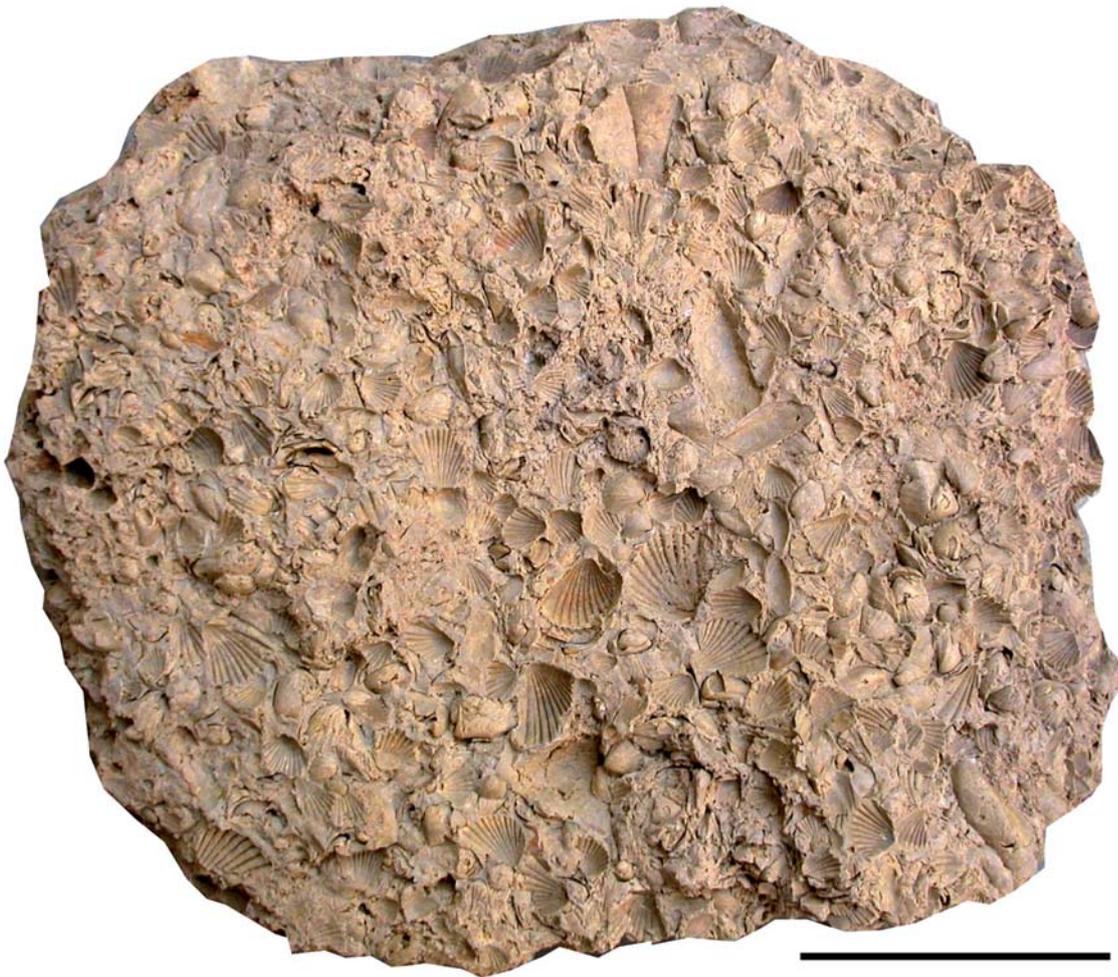


Abb. 15.17 Eingeschränkt marine *Costatoria/Bakevellia*-Vergesellschaftung mit *Costatoria goldfussi*, *Bakevellia subcostata* und *Myophoria transversa*. Grenzdolomit, Rosengarten-Raibach. MHI 1891. Maßstab 5 cm.

Grenzdolomit, Michelbach a. d. Bilz
(Leitenäcker)

| | | | | |
|--------------------------------|------|------|----|---|
| <i>Costatoria goldfussi</i> | inf | susp | A | + |
| <i>Bakevellia subcostata</i> | byss | susp | KA | + |
| <i>Bakevellia goldfussi</i> | byss | susp | KA | + |
| <i>Myophoria transversa</i> | inf | susp | A | + |
| <i>Pseudocorbula</i> cf. | | | | |
| <i>nuculaeformis</i> | inf | susp | A | + |
| <i>Neritaria</i> sp. | mob | weid | A | |
| ? <i>Unionites brevis</i> | inf | susp | A | |
| ? <i>Schafhaeutlia</i> | inf | susp | A | |
| ? <i>Pleuromya</i> | inft | susp | A | |
| <i>Pseudoplacunopsis plana</i> | zem | susp | KA | |
| ? <i>Polygyrina</i> | mob | weid | A | |
| <i>Microconchus aberrans</i> | zem | susp | K | |

Grenzdolomit, Schwäbisch Hall-Raibach
(Abb. 15.17)

| | | | | |
|------------------------------|------|------|----|---|
| <i>Costatoria goldfussi</i> | inf | susp | A | + |
| <i>Bakevellia subcostata</i> | byss | susp | KA | + |
| <i>Bakevellia goldfussi</i> | byss | susp | KA | |
| <i>Myophoria transversa</i> | inf | susp | A | |
| <i>Nothosaurus</i> sp. | mob | prä | P | |

5.6. Meeresechsen-Gemeinschaft

In den eingeschränkt marinen bis hyposalinen Ablagerungsräumen finden sich zwei Wirbeltier-Vergesellschaftungen, die sich durch Fehlen oder Vorhandensein



Abb. 15.18 Eingeschränkt marine *Costatoria/Bakevellia*-Vergesellschaftung mit *Plagiostoma striatum*. Grenz dolomit, Rottweil. Foto und Sammlung N. WANNENMACHER. Bildbreite ca. 12 cm.

von Amphibien unterscheiden. Die Meeresechsen-Vergesellschaftung, zu der auch eine diverse Fischfauna gehört, ist typisch für den brackisch-salzigen Estheriensee (Kap. 13, 14). Sie ist auch in der Dolomitfazies des Hohenecker Kalks und der Anthrakonitbank dokumentiert. Bezeichnend ist das Fehlen von Amphibien, in der Regel selbst von *Plagiostemum*. Reste von *Mastodonsaurus* sind wahrscheinlich eingeschwemmt, da sie zahlenmäßig sehr zurücktreten. In Bonebeds mit dieser Fauna sind oft Amphibien aus limnischen Ablagerungen eingemischt (z.B. in der Anthrakonitbank oder der Albertibank). Die Meeresechsen-Gemeinschaft bewohnte wohl regional ausgedehnte Gewässer, die im Salzgehalt marinen Verhältnissen gleich oder

nahe kamen. Das würde zumindest die weitgehende Abwesenheit der Lurche erklären. Die Anwesenheit von *Neusticosaurus*, *Simosaurus*, *Nothosaurus*, *Blezingeria* und dem Placodontier *Psephosaurus* bezeugt ein differenziertes Ökosystem, zumal *Nothosaurus* mit mehreren Arten vertreten war, die offenkundig auf unterschiedliche Beutegrößen eingestellt waren. Die Fauna der Anthrakonitbank lebte in einem Flachmeer, in dem sogar *Placunopsis*-Riffe gediehen. Die Meeresechsen-Gemeinschaften waren reich an Muscheln, die Nahrung für durophage Haie und Placodontier boten. Die größeren Meeresechsen bildeten die oberen Ebenen der Nahrungskette. Der breitschnauzige *Simosaurus* hatte ein Gebiss, das zum Aufbrechen hart-

schaliger Beute, z.B. großer Krebse oder Cephalopoden geeignet war, die er wahrscheinlich durch Saugschnappen erbeutete (RIEPEL 2002b). *Nothosaurus* dagegen besaß ein Reusengebiss, mit dem er Fische bestens schnappen und festhalten konnte. Der kleine Pachypleurosaurier *Neusticosaurus* dürfte kleine Krebse, z.B. Ostrakoden und Conchostraken, angesaugt und ergriffen haben, die zwar fossil nicht immer überliefert sind, aber sicher reichlich vorhanden waren.

5.7. Meeresechsen/*Plagiosternum*-Gemeinschaft

Die Meeresechsen/*Plagiosternum*-Vergesellschaftung kennzeichnet das berühmte Muschelkalk-Lettenkeuper Grenzbonebed (Kap. 14). Neben *Nothosaurus* und *Plagiosternum*, den häufigsten Tetrapoden, treten zahlenmäßig seltener auch ein großer *Neusticosaurus*, *Simosaurus*, *Blezingeria* und *Tanystropheus* auf, selten *Mastodonsaurus*, *Plagiosuchus*, ein Placodontier (? *Cyamodus*) und *Horraffia*, ein bisher nur durch mehrere pachyostotische Oberarmknochen belegtes Reptil (KLEIN & HAGDORN 2014). Bis auf die eingeschwemmten oder durch Aufarbeitung hingemischten Amphibien *Mastodonsaurus* und *Plagiosuchus* bildeten die genannten Gattungen vermutlich eine Lebensgemeinschaft, welche auch die Haie *Parhybodus*, *Acrodus*, *Palaeobates* und *Polyacrodus* umfasste. Diese marine Kernfauna existierte wahrscheinlich unter Bedingungen, wie sie bereits zur Zeit des Oberen Muschelkalks geherrscht hatten. Dazu passt das häufige Auftreten der Knochenfische *Birgeria*, *Colobodius* und *Saurichthys*, die auch typisch für die vollmarinen Bonebeds des Oberen Muschelkalks sind (Kap. 8; HAGDORN & REIF 1988). Die trophischen Beziehungen zwischen diesen Gattungen sind weitgehend unklar. *Plagiosternum* dürfte als Lauerjäger am Gewässerboden gelebt und vermutlich unter kleineren Knochenfischen Beute gemacht haben. *Nothosaurus* und *Tanystropheus* waren sicher gute Schwimmer, die sich aktiv in der Wassersäule bewegten. Von *Tanystropheus* ist bekannt, dass er Tintenfische erbeutete (WILD 1973; TSCHANZ 1986). Von *Nothosaurus mirabilis* gibt es zwar keine Mageninhalte, aber das Gebiss lässt vermuten, dass er Fische kleiner bis mittlerer Größe (*Gyrolepis*, *Saurichthys*) und wohl auch Ceratiten erbeutet haben könnte. Der viel größere *Nothosaurus giganteus*, der etwas seltener in dieser Vergesellschaftung vorkommt, war wohl der Top-Räuber in dieser Lebensgemeinschaft. Am rätselhaftesten ist *Blezingeria*, die noch immer nicht mit Sicherheit den Thallosauriern zugeordnet werden kann. Selbst wenn diese Zugehörigkeit zutrifft, ist damit noch nichts über die ökologische Bedeutung der Gattung auszusagen, denn Thallosaurier waren sehr divers und auf verschiedenste Nahrungsquellen ausgerichtet (MÜLLER et al. 2006). Eine

verarmte Variante dieser Lebensgemeinschaft ist aus den Unteren Grauen Mergeln von Vellberg bekannt, was vermutlich durch Aussüßung und/oder Verflachung der Gewässer bedingt ist. Sie besteht im Wesentlichen aus *Nothosaurus*, *Plagiosternum* und *Acrodus*, begleitet von *Bakevellia*. Im Gegensatz zum Grenzbonebed ist diese Fauna autochthon, wie Skelettreste bezeugen. Dieser Befund zeigt, dass die Ökosysteme des verflachenden Muschelkalkmeeres zwar schrittweise verarmten, sich aber bei entsprechenden Bedingungen über Jahrhunderttausende immer wieder in ähnlicher Form etablieren konnten.

5.8. Stromatolithe des Hypersalinars

Laminare Gefüge von unterschiedlicher Wuchsform, die als stromatolithische Bakterienmatten (Cyanobakterien, früher oft als Blaugrünalgen bezeichnet) gedeutet werden, kennt man aus der Germanischen Trias vor allem aus Dolomiten und Dolomitmergeln des Unteren Buntsandsteins und des Mittleren Muschelkalks (SZULC 1997; PAUL 1998; HAGDORN et al. 1998; KRAUSE & WELLER 2000). Sie gelten als Anzeiger für hypersalinare Ablagerungsräume, die für potentielle Weidegänger unbewohnbar waren, weshalb sich Stromatolithe nur in solchen Extremhabitaten halten konnten.

Im Lettenkeuper wurden Stromatolithe in drei Horizonten nachgewiesen: (1) am Top der Unteren Dolomite im Raum Rothenburg – Crailsheim – Schwäbisch Hall, wo sie stellenweise über Lagen mit Costatorienschillen, drusigen Hohlräumen, die z. T. noch mit Gips gefüllt sind, und angebohrten anthrakonitischen Intraklasten unregelmäßige dünne Krusten bilden; (2) im vergipsten Grenzdolomit von Schwäbisch Hall-Hessental, wo lokal Stromatolithpolster in halbkugelförmiger SH-Wuchsform plattige Intraklasten aus schwarzem Dolomitstein überziehen (BACHMANN & GWINNER 1971). Zwischen den Laminar der Bakterienmatten festgewachsen fanden sich vereinzelt Klappen von *Placunopsis ostracina*, außerdem Schalen von *Costatoria goldfussi*; (3) der Fund einer 25 cm hohen und im Durchmesser 70 cm großen Biohermstruktur im Linguladolomit vom Autobahndreieck Kulmbach (BACHMANN 2002) zeigt im vertikalen Aufbau die Abfolge von pfeilerartigen *Placunopsis*-Polstern, die mit scharfer Abgrenzung von einer cm-dicken dolomitischen, hell-dunkel-laminierten Stromatolithkruste überzogen sind. Manche von den Laminar haben eine nodulare Textur. Solche Strukturen wurden von SZULC (1997) auf Schwämme zurückgeführt. Der Aufbau des Bioherms dokumentiert nach BACHMANN (2002) den Übergang von eingeschränkt marinen zu hypersalinaren Verhältnissen, die von den Muscheln nicht mehr toleriert wurden, wohl aber von den Schwämmen und in noch weiterem Maß von den stromatolithbildenden Bakterien.

6. Paläogeographische Verbreitung der Lettenkeuper-Faunen

Überblickt man die hier erschlossenen Gemeinschaften und Vergesellschaftungen von fossilen Wirbellosen und Wirbeltieren, so lässt sich festhalten, dass die limnisch bis oligohalin geprägten Faunen, die dem Muschelkalk Süd- und Mitteldeutschlands fehlen, sich im Lettenkeuper jeweils in den Tonmergelstein- und Sandsteinhorizonten finden, die weit nach Norden aushalten. Die eingeschränkt marinen (brachyhalinen bis hyposalinaren) Faunen, die z.T. verarmten Muschelkalkfaunen entsprechen, finden sich in den Dolomithorizonten, die als zyklische Transgressionen des Meeres von Südwesten ins Germanische Becken hineinreichen, aber nach Norden mehr oder weniger schnell aussetzen. Am weitesten reicht die Vergesellschaftung mit *Costatoria costata* und *Modiolus rhomboidalis* nach Norden, nämlich bis ins Harzvorland. Nach unserer Vorstellung verarmen die Faunen entlang einem Salinitätsgradienten zunehmend von Südfrankreich, wo im Ladinium noch Crinoiden vorkommen (BROCARD 1991), je weiter man sie ins Germanische Becken hinein verfolgt. Dass im süddeutschen Grenz dolomit bisher noch keine Ceratiten gefunden wurden, dürfte auf die ungünstigen Aufschlussverhältnisse zurückzuführen sein. Regionale laterale Zonierung von

Fossilvergesellschaftungen wurden innerhalb einzelner Karbonatbänke beobachtet, z.B. in der Albertibank oder der Anthrakonitbank.

Die geographische Verbreitung der Lettenkeuper-Pflanzen und mögliche Pflanzenassoziationen wurden in den Kapiteln 5 und 6 behandelt.

Von einem wirklichen Verständnis der ökologischen Zusammenhänge im Lettenkeuper sind wir zwar noch weit entfernt, doch erlauben die in den letzten Jahren zunehmend durchforschten Lettenkeuper-Aufschlüsse Südwestdeutschlands erste Schlüsse. Mit der starken Differenzierung der Gesteinsfazies – sowohl im lokalen und regionalen Nebeneinander als auch im Nacheinander der zeitlichen Abfolge – korrespondierte eine starke Differenzierung der Habitate und ihrer Bewohner (Abb. 15.19). Während unter den Wirbellosen wohl kaum noch spektakuläre Entdeckungen neuer Arten oder Gattungen zu erwarten sind, haben die Neufunde gerade bei den kleinen Wirbeltieren zahlreiche Überraschungen gebracht, die Hoffnung auf weitere Funde machen – und damit auf vertieftes Verständnis der fossilen Lebensgemeinschaften und der ökologischen Beziehungen ihrer Elemente. Die Grabungen im thüringischen Lettenkeuper (WERNEBURG 2004; WERNEBURG & WITTER 2005) zeigen immerhin, dass die im Südwesten identifizierten Lebensgemeinschaften auch überregional verbreitet waren.

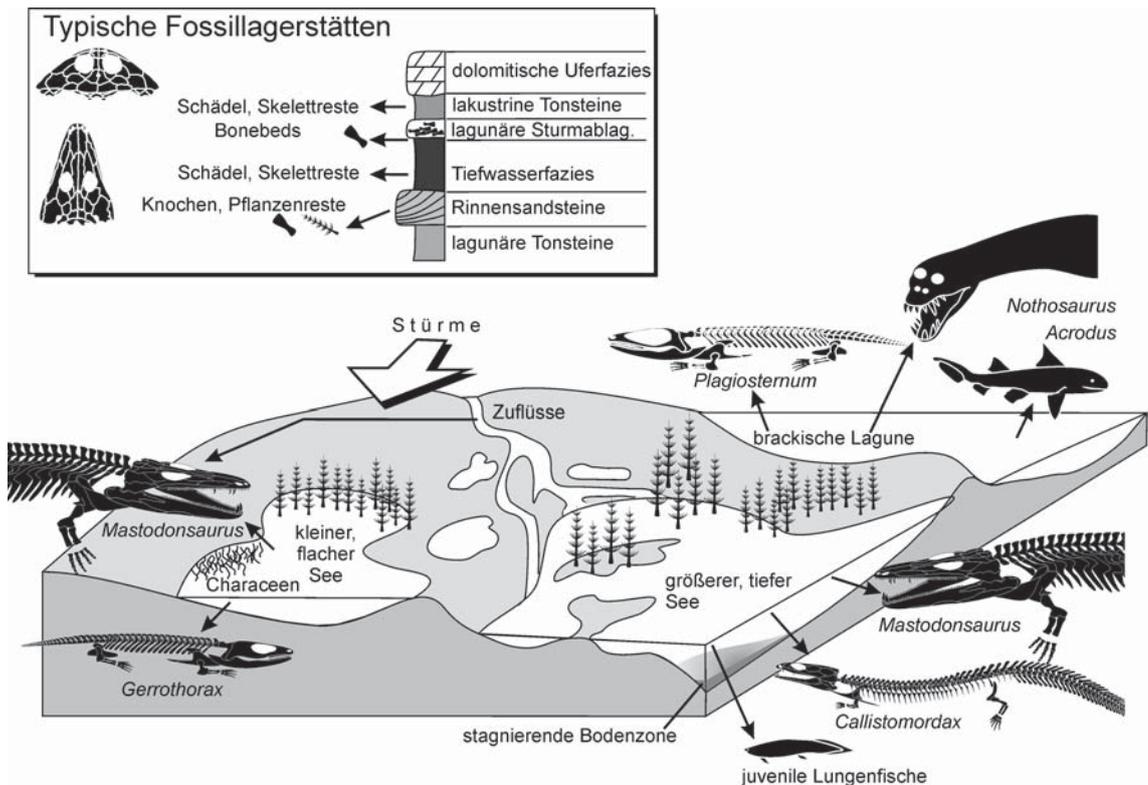


Abb. 15.19 Wirbeltiervergesellschaftungen in Unterkeuper-Habitaten im nördlichen Baden-Württemberg (nach SCHOCH 2014).

Dank

Für die Bereitstellung von Fossilmaterial danken wir Dr. G. SCHWEIGERT und N. WANNENMACHER, Bisingen-Thanheim. G. SCHWEIGERT danken wir für die Durchsicht des Manuskripts und für hilfreiche Anmerkungen. Dr. B. Ligouis, LAOP Tübingen, sei für Präparatherstellung und Mikrofotos der Kohlenproben herzlich gedankt.

7. Literatur

- ABU HAMAD, A. M. B., JASPER, A. & UHL, D. (2012): The record of Triassic charcoal and other evidence for palaeo-wildfires: signal for atmospheric oxygen levels, taphonomic biases or lack of fuel? – *International Journal of Coal Geology*, **96/97**: 60–71.
- ALBERTI, F. V. (1864): Überblick über die Trias, mit Berücksichtigung ihres Vorkommens in den Alpen. – 353 S.; Stuttgart (Cotta). [Reprographischer Nachdruck 1998; Ingelfingen].
- ASH, S. R. (2001): Plant-animal interactions: herbivory. – In: BRIGGS, D. G. & CROWTHER, P. R. (Hrsg.): *Palaeobiology*, **2**: 421–426; Oxford (Blackwell).
- ASH, S. R. (2005): A new Upper Triassic flora and associated invertebrate fossils from the basal beds of the Chinle Formation, near Cameron, Arizona. – *PaleoBios*, **25**: 17–34.
- BACHMANN, G. H. (1979): Bioherme der Muschel *Placunopsis ostracina* v. SCHLOTHEIM und ihre Diagenese. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **158**: 381–407.
- BACHMANN, G. H. (2002): A lamellibranch-stromatolite bioherm in the Lower Keuper (Ladinian, Middle Triassic), South Germany. – *Facies*, **46**: 83–88.
- BACHMANN, G. H. & GWINNER, M. P. (1971): Algen-Stromatolithen von der Grenze Unterer/Mittlerer Keuper (Obere Trias) bei Schwäbisch Hall (Nordwürttemberg, Deutschland). – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1971**: 594–604.
- BEUTLER, G. & GRÜNDEL, J. (1963): Die Ostracoden des Unteren Keupers im Bereich des Thüringer Beckens. – *Freiberger Forschungshefte, C* **164**: 33–92.
- BOMFLEUR B., DECOMBEIX, A.-L., ESCAPA, I.H., SCHWENDEMANN, A. B. & AXSMITH, B. (2013): Whole-plant concept and environment reconstruction of a *Telemachus conifer* (Voltziales) from the Triassic of Antarctica. – *International Journal of Plant Sciences*, **174**: 425–444.
- BRAUCKMANN, C. & SCHLÜTER, T. (1993): Neue Insekten aus der Trias von Unter-Franken. – *Geologica et Palaeontologica*, **27**: 181–199.
- BROCARD, C. F. (1991): La plate-forme Provençale au Trias Moyen. Un modèle de rampe carbonatée en milieu restreint. Dynamique des paléoenvironnements – évolution diagénétique. – Thèse Université de Provence, Marseille: 282 S. [unpubliziert].
- 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.
- BRUNNER, H. & HAGDORN, H. (1985): Stratigraphie, Fazies, Paläökologie des Oberen Muschelkalks und des Unterkeupers (Exkursion B). – In: HAGDORN, H. (Hrsg.): *Geologie und Paläontologie im Hohenloher Land. Symposium zum 100. Geburtstag von GEORG WAGNER. Programm und Exkursionsführer*: 33–60; Künzelsau.
- DiMICHELLE, W. A. & GASTALDO, R. A. (2008): Plant ecology in deep time. – *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **95**: 144–198.
- DURINGER, P. (1987): Une mégaséquence d'emersion: la Lettenkohle (Trias Est de la France). Mise en évidence de marées par l'imbrication bipolaire de plaques de desiccation. – *Geologische Rundschau*, **76**: 579–597.
- EMIG, C. (2003): Proof that *Lingula* (Brachiopoda) is not a living-fossil, and emended diagnoses of the Family Lingulidae. – *Carnets de Géologie / Notebooks on Geology, Letter* 2003/01: 1–8; CG2003_L01_CCE
- ETZOLD, A. & SCHWEIZER, V. (2005): Der Keuper in Baden-Württemberg. – In: DEUTSCHE STRATIGRAPHISCHE KOMMISSION (Hrsg.): *Stratigraphie von Deutschland IV. Keuper*. – Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **253**: 215–258.
- GEYER, G. & KELBER, K.-P. (1987): Flügelreste und Lebensspuren von Insekten aus dem Unteren Keuper Mainfrankens. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **174**: 331–355.
- GEYER, O. F. & GWINNER, M. (1991): *Geologie von Baden-Württemberg* (4. Aufl.). 482 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- GRAUVOGEL-STAMM, L. & KELBER, K.-P. (1996): Plant-insect interactions and coevolution during the Triassic in Western Europe. – *Paleontologica Lombardica, Nuova Serie*, **5**: 5–23.
- HAGDORN, H. (2010): Posthörnchen-Röhren aus Muschelkalk und Keuper. – *Fossilien*, **29**: 229–236.
- 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.
- HAGDORN, H., SZULC, J., BODZIOCH, A. & MORYCOWA, E. (1999): Riffe aus dem Muschelkalk. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): *Trias, eine ganz andere Welt*: 309–320; München (Pfeil).
- HAVLIK, P., AIGLSTORFER, M., EL ATFY, H. & UHL, D. (2013): A peculiar bonebed from the Norian Stubensandstein (Löwenstein Formation, Late Triassic) of southern Germany and its palaeoenvironmental interpretation. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **269**: 321–337.
- HILTMANN, H. (1963): Klassifikation rezenter Brack- und Salarwässer in ihrer Anwendung für fossile Bildungen. – *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft*, **115**: 463–496.
- JONES, T. P. (1993): New morphological and chemical evidence for a wildfire origin for fusain from comparisons with modern charcoal. – *Special Papers in Palaeontology*, **49**: 113–123.
- JONES, T. P. (1996): A fire-related origin for fusain: comparisons with the physicochemical characteristics of laboratory produced charcoal. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **202**: 159–168.
- JONES, T. P. & CHALONER, W. G. (1991): Fossil charcoal, its recognition and palaeoatmospheric significance. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **97**: 39–50.
- JUNG, W. (1973): Ein auch paläobotanisch interessanter Wurzelboden im „Coburger Sandstein“ Frankens. – *Geologische Blätter für NO-Bayern*, **23**: 153–157.

- KELBER, K.-P. (1986): Taphonomische Konsequenzen aus der Besiedelung terrestrischer Pflanzen durch Spiroboridae (Annelida, Polychaeta). – Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **86**: 13–26.
- KELBER, K.-P. (1987): Spirobidae (Polychaeta, Sedentaria) auf Pflanzen des Unteren Keupers – Ein Beitrag zur Phyto-Taphonomie. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **175**: 261–294.
- KELBER, K.-P. (1988): Was ist *Equisetites foveolatus*? – Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, Sonderbände, **1**: 166–184.
- KELBER, K.-P. (1999): Der Nachweis von Paläo-Wildfeuer durch fossile Holzkohlen aus dem süddeutschen Keuper. – Terra Nostra, **99** (8): 41.
- KELBER K.-P. (2007): Die Erhaltung und paläobiologische Bedeutung der fossilen Hölzer aus dem süddeutschen Keuper (Trias, Ladinium bis Rhätium). – In: SCHÜSSLER, H. & SIMON, T. (Hrsg.): Aus Holz wird Stein – Kieselhölzer aus dem Keuper Frankens: 37–100; Bergatreute-Aulendorf (Eppe).
- KELBER, K.-P. & GEYER, G. (1989): Lebensspuren von Insekten an Pflanzen des Unteren Keupers. – Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **109**: 165–174.
- KLEIN, N. & HAGDORN, H. (2014): Humerus morphology and histology of a new marine reptile (Diapsida) from the Muschelkalk-Keuper-Grenzbonebed (Middle Triassic, Ladinian) of Southwest Germany. – Palaeodiversity, **7**: 23–38.
- KOZUR, H. (1971): Ökologisch-fazielle Probleme der Biostratigraphie des Oberen Muschelkalks. – Freiburger Forschungshefte, **C267**: 129–153.
- KOZUR, H. (1971): Zur Verwertbarkeit von Conodonten, Ostracoden und ökologisch-fazielle Untersuchungen in der Trias. – Geologický Zborník, **22** (1): 105–130.
- KOZUR, H. (1972): Die Bedeutung der Megasporen und Characeen-Oogonien für stratigraphische und ökologisch-fazielle Untersuchungen in der Trias. – Mitteilungen der Gesellschaft der Geologie- und Bergbaustudenten in Österreich, **21**: 437–454.
- KOZUR, H. (1972): Die Bedeutung triassischer Ostracoden für stratigraphische und paläoökologische Untersuchungen. – Mitteilungen der Gesellschaft der Geologie- und Bergbaustudenten in Österreich, **21**: 623–660.
- KOZUR, H. (1974): Biostratigraphie der germanischen Mitteltrias. – Freiburger Forschungshefte, **C280**: 56 + 71 S.
- KOZUR, H. & REINHARDT, P. (1969): Charophyten aus dem Muschelkalk und dem Unteren Keuper Mecklenburgs und Thüringens. – Monatsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften, **11**: 369–386.
- KRAUSE, T. & WELLER, H. (2000): Aufbau und paläökologische Bedeutung der Stromatolithe im Übergang vom Mittleren zum Oberen Muschelkalk der Thüringer Mulde. – Beiträge zur Geologie von Thüringen, Neue Folge, **7**: 147–193.
- LABANDEIRA, C. C. (1998): Early history of arthropod and vascular plant associations. – Annual Review of Earth and Planetary Science, **26**: 329–377.
- LABANDEIRA, C. C. (2002): The history of associations between plants and animals. – In: HERRERA, C. M. & PELLMYR, O. (Hrsg.): Plant-animal interactions: an evolutionary approach: 26–74, 248–261; Malden (Blackwell).
- LABANDEIRA, C. C. (2006): The four phases of plant-arthropod associations in deep time. – Geologica Acta, **4**: 409–438.
- LABANDEIRA, C. C. (2013): Deep-time patterns of tissue consumption by terrestrial arthropod herbivores. – Naturwissenschaften, **100**: 355–364.
- LABANDEIRA, C. C. & CURRANO, E. D. (2013): The fossil record of plant-insect dynamics. – Annual Review of Earth and Planetary Sciences, **41**: 287–311.
- LINCK, O. (1943): Fossile Wurzelböden aus dem Mittleren Keuper. – Natur und Volk, **73**: 226–234.
- LUCAS, S. G. & WILD, R. (1995): A Middle Triassic dicynodont from Germany and the biochronology of Triassic dicynodonts. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, (B), **220**: 1–16.
- MADER, D. (1990): Palaeoecology of the flora in Buntsandstein and Keuper in the Triassic of Middle Europe, **2**: Keuper and Index: 37–1582; Stuttgart & New York (G. Fischer).
- MADER, D. (1995): Taphonomy, sedimentology and genesis of plant fossil deposit types in Lettenkohle (Lower Keuper) and Schilfsandstein (Middle Keuper in Lower Franconia (Germany)). 164 S.; Frankfurt am Main (P. Lang).
- MADER, D. (1997): Palaeoenvironmental evolution and bibliography of the Keuper (Upper Triassic) in Germany, Poland and other parts of Europe. – 1058 S.; Köln (Sven von Loga).
- MAISCH, M. W., VEGA, C. & SCHOCH, R. R. (2009): No dicynodont in the Keuper – a reconsideration of the occurrence of aff. *Dicynodontosaurus* in the Middle Triassic of Southern Germany. – Palaeodiversity, **2**: 271–278.
- MARYNOWSKI, L. & SIMONEIT, B. R. T. (2009): Widespread Late Triassic to Early Jurassic wildfire records from Poland: evidence from charcoal and pyrolytic polycyclic aromatic hydrocarbons. – Palaios, **24**: 785–798.
- MOISAN, P., LABANDEIRA, C. C., MATUSHKINA, N. A., WAPPLER, T., VOIGT, S. & KERP, H. (2012): Lycopsid–arthropod associations and odonatopteran oviposition on Triassic herbaceous *Isoetes*. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **344–345**: 6–15.
- MÜLLER, J., RENESTO, S. & EVANS, S. E. (2006): The marine diapsid reptile *Endennasaurus* from the Upper Triassic of Italy. – Palaeontology, **48**: 15–30.
- NITSCH, E. (2005): Paläoböden im süddeutschen Keuper (Exkursion E am 31. März 2005). – Jahresberichte und Mitteilungen des oberrheinischen geologischen Vereins, Neue Folge, **87**: 135–176.
- PAUL, J. (1999): Oolithe und Stromatolithen im Unteren Buntsandstein. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias, eine ganz andere Welt: 263–270; München (Pfeil).
- PÖPPELREITER, M. & AIGNER (2003): Unconventional patterns of reservoir facies distribution in epeiric successions: Lessons from an outcrop analog (Lower Keuper, Germany). – American Association of Petroleum Geologists, Bulletins, **85**: 39–70.
- POTT, C., LABANDEIRA, C. C., KRINGS, M. & KERP, H. (2008): Fossil insect eggs and ovipositional damage on bennettitalean leaf cuticles from the Carnian (Upper Triassic) of Austria. – Journal of Paleontology, **82**: 778–789.
- RETALLACK, G. J. (1999): Palaeosols. – In: JONES, T. P. & ROWE, N. P. (Hrsg.): Fossil Plants and Spores: modern techniques: 214–219; London (Geological Society).
- RIEPEL, O. (2002): The dermal armor of the cyamodontoid placodonts (Reptilia, Sauropterygia): morphology and systematic value. – Fieldiana (Geology), **46**: 1–43.
- ROSEL, G. (1954): Ein neuer Schachtelhalm aus dem Keuper und Beiträge zur Kenntnis von *Neocalamites meriani* BRONGN. – Geologie, **3**: 617–643.
- SCHOCH, R. R. (2014): Amphibian evolution. The life of early land vertebrates. 264 S.; Chichester (Wiley Blackwell).

- SCOTT, A.C. (2000): The Pre-Quaternary history of fire. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **164**: 297–345.
- SCOTT, A. C. (2001): Preservation by fire. – In: BRIGGS, D. E. G. & CROWTHER, P. R. (Hrsg.): *Palaeobiology*, **2**: 277–280; Oxford (Blackwell).
- SCOTT, A. C. (2010): Charcoal recognition, taphonomy and uses in palaeoenvironmental analysis. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **291**: 11–39.
- SCOTT, A. C., STEPHENSON, J. & CHALONER, W. G. (1992): Interaction and coevolution of plants and arthropods during Palaeozoic and Mesozoic. – *Philosophical Transactions of the Royal Society, (B)*, **335**: 129–165.
- SEILACHER, A. (1990): Aberration in bivalve evolution related to photo- and chemosymbiosis. – *Historical Biology*, **3**: 289–311.
- SZULC, J. (1997): Middle Triassic (Muschelkalk) sponge-microbial stromatolites, diplopores and *Girvanella*-oncoids from the Silesian-Cracow Upland. – 3rd regional symposium of International Fossil Algae Association Cracow, Poland 1997. Guidebook and Abstracts, 10–15; Cracow.
- TAYLOR, P. D. & VINN, O. (2006): Convergent morphology in small spiral worm tubes ('*Spirorbis*') and its palaeoenvironmental implications. – *Journal of the Geological Society*, **163**: 225–228.
- TSCHANZ, K. (1986): Funktionelle Anatomie der Halswirbelsäule von *Tanystropheus longobardicus* (BASSANI) aus der Trias (Anis/Ladin) des Monte San Giorgio (Tessin) auf der Basis vergleichend morphologischer Untersuchungen an der Halsmuskulatur rezenter Echsen. – Dissertation Universität Zürich: 109 S. [unpubliziert].
- UHL, D., BUTZMANN, R., FISCHER T. C., MELLER, B. & KUSTATSCHER, E. (2012): Wildfires in the late Palaeozoic and Mesozoic of the Southern Alps – The Late Permian of the Bletterbach-Butterloch area (Northern Italy). – *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **118**: 223–233.
- UHL, D., JASPER A., SCHINDLER T. & WUTTKE, M. (2010): Evidence of paleowildfire in the early Middle Triassic (early Anisian) Voltzia Sandstone: the oldest post-Permian macroscopic evidence of wildfire discovered so far. – *Palaios*, **25**: 837–842.
- UHL, D. & MONTENARI, M. (2011): Charcoal as evidence of palaeowildfires in the Late Triassic of SW Germany. – *Geological Journal*, **46**: 34–41.
- UHL, D., HARTKOPF-FRÖDER, C., LITKE R. & KUSTATSCHER, E. (2014): Wildfires in the late Palaeozoic and Mesozoic of the Southern Alps – the Anisian and Ladinian (Mid Triassic) of the Dolomites (Northern Italy). – *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, **94**: 271–278.
- VAN KONJUNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A. & SCHMEISSNER, S. (1999): Fossil insect eggs on Lower Jurassic plant remains from Bavaria (Germany). – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **152**: 215–223.
- VASILENKO, D. V. & RASNITSYN A. P. (2007): Fossil ovipositions of dragonflies: Review and interpretation. – *Paleontological Journal*, **41**: 1156–1161 [in Russisch]
- VINN, O. & TAYLOR, P. D. (2007): Microconchid tubeworms from the Jurassic of England and France. – *Acta Palaeontologica Polonica*, **52**: 391–399.
- WERNEBURG, R. (1994): Der Lettenkohlsandstein von Bedheim (Südthüringen) und seine Wirbeltierfauna (Unterkeuper). – *Beiträge zur Geologie von Thüringen, Neue Folge*, **1**: 53–63.
- WERNEBURG, R. & WITTER, W. (2005): Fosillagerstätten im Unteren Keuper Thüringens (Erfurt-Formation, Mitteltrias). Teil 2: ICE-Trasse nördlich der BAB 71-Ausfahrt „Arnstadt-Nord“. – *Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen*, **20**: 57–75.
- WILD, R. (1973): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXIII. *Tanystropheus longobardicus* (BASSANI) (Neue Ergebnisse). – *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, **95**: 162 S.
- ZATON, M., PIECHOTA, A. & SIENKIEWICZ, E. (2005): Late Triassic charophytes around the bone-bearing bed at Krasiejów (SW Poland) – palaeoecological and environmental remarks. – *Acta Geologica Polonica*, **55** (3): 283–293.
- ZELLER, F. (1907): Beiträge zur Kenntnis der Lettenkohle und des Keupers in Schwaben. – *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **1907** (1/2): 19–29.
- ZELLER, F. (1907): Beiträge zur Kenntnis der Lettenkohle und des Keupers in Schwaben. – Dissertation Universität Tübingen: 134 S.
- ZELLER, F. (1908): Über die Lettenkohle in Schwaben. – *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, **64**: LXXIV–LXXVIII.