

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 318	30 S., 10 Abb.	Stuttgart, 30. 4. 2002
----------------------------	--------	---------	----------------	------------------------

Stratigraphie und Taphonomie wirbeltierreicher Schichten im Unterkeuper (Mitteltrias) von Vellberg (SW-Deutschland)

Stratigraphy and taphonomy of vertebrate-bearing beds in the
Lower Keuper (Middle Triassic) of Vellberg (SW Germany)

Von Rainer R. Schoch, Stuttgart und Berlin

Mit 10 Abbildungen

Abstract

The rich vertebrate deposits of the Lower Keuper section near Vellberg are studied. The succession of strata, lithology, and taphonomy are analyzed in detail. The study is focussed on the boundary interval between the Untere Graue Mergel and the Anoplophora-Dolomite, comprising a 30 cm thick section. Seven well-defined beds are distinguished, which differ in lithology, thickness, and fossil content.

The studied section yields the following vertebrate taxa: one dental morphotype of shark (*Acrodus*), at least two distinct actinopterygians, one dipnoan, the plagiosaurid amphibians *Gerrothorax* and *Plagiosuchus*, the capitosaur *Mastodonsaurus* and *Kupferzellia*, and each one new trematosaurid and almasaurid. At least one sauropterygian, *Nothosaurus*, is present in some layers, and among archosaurs there are frequent remains of a large rauisuchian (*Batrachotomus*), and an additional smaller crocodylomorph of still uncertain affinities. Small vertebral centra similar to those of choristoderes occur regularly. Cynodonts are represented by rare teeth of gomphodont type, while frequent tricuspid tooth crowns resemble most closely those of *Tanystropheus*.

The vertebrate-bearing horizons fall into three different types of Fossilagerstätten: (1) autochthonous or parautochthonous deposits, in which partially dissolved skeletons occur, (2) allochthonous deposits formed by transported isolated bones, and (3) vertebrate sands (bonebeds in the strict sense), which demonstrate a certain degree of reworking and condensation. All three types of deposits may yield prefossilized or early phosphatized bones and coprolites, which are most frequent in the bonebeds.

The listed vertebrates differ considerably in their occurrence and frequency. In the lower part of the section remains of nothosaurids and plagiosaurids are frequent, while archosaur bones and reptile teeth suggest transport over longer distances. The middle part of the section yields mainly amphibians and may also contain articulated rauisuchians and nothosaurids. The upper part of the section starts with traces of extensive reworking (bonebed), followed by rapidly deposited claystones and carbonates. The claystones yield a rich amphibian and rep-

tile fauna, while marly intercalations in dolomites gave locally concentrated skeletons of mastodontosaurids and raiuisuchians.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Auswertung von Grabungsbefunden, die in wirbeltierreichen Horizonten des Unterkeupers bei Vellberg gewonnen wurden. Feinstratigraphie, Lithologie und Taphonomie einer etwa 30 cm mächtigen Folge wurden untersucht. Das Gesteinspaket befindet sich im Übergangsbereich zwischen den Unteren Grauen Mergeln und den Anoplophora-Dolomiten. Die lithologisch heterogene Folge gliedert sich in sieben Schichten, die sich deutlich in ihrer Mächtigkeit, dem Karbonatgehalt und der Fossilführung unterscheiden.

In dem untersuchten Schichtpaket treten folgende Vertebraten auf: ein Elasmobranchier (*Acroodus*), mindestens zwei bestimmbare Actinopterygier, ein Dipnoer, unter den Amphibien die Plagiosaurier *Gerrothorax* und *Plagiosuchus*, die Capitosaurier *Mastodontosaurus* und *Kyfferzellia*, sowie ein jeweils noch unbeschriebener Trematosauride und Almasauride, unter den Sauropterygiern ein mittelgroßer Nothosauride (*Nothosaurus* sp.), unter den Archosauriern der Raiuisuchier *Batrachotomus* und ein kleiner, noch unbeschriebener Crocodylotarse mit charakteristischen Wirbeln und Osteodermen. Untergeordnet treten Wirbel kleiner Diapsiden auf, die solchen von Choristoderen ähneln, sowie Zahn-Morphotypen von bislang nicht eindeutig zuordenbaren Amnioten, darunter dreispitzige Zahnkronen, die dem juvenilen *Tansytropheus* ähneln sowie ein gomphodonter Zahntyp eines nicht näher bestimmten Cynodontiers.

Die wirbeltierreichen Lagen gliedern sich in drei Lagerstättentypen: (1) autochthone oder paraautochthone Lager, in denen selten artikulierte Skelette und häufiger aufgelöste Skelettreste vorkommen, (2) allochthone Lager, in denen ausschließlich einzelne Knochen vorkommen, die Transportmarken aufweisen und (3) Vertebratensande (Bonebeds im strengen Sinne), die ein gewisses Maß an Aufarbeitung und Kondensation voraussetzen. In allen drei Lagerstätten können früh phosphatisierte bzw. präfossilisierte Knochen und Koprolithen auftreten, diese sind allerdings in den Bonebeds am häufigsten und dort vorherrschend.

Die aufgeführten Wirbeltiere unterscheiden sich deutlich in ihrem Vorkommen und der relativen Fundhäufigkeit. Im unteren Abschnitt des Profils (grüne Tonsteine und Mergel mit Karbonaten) häufen sich Reste von Nothosauriden und Plagiosauriden; Knochen von Archosauriern und dreispitzige Zähne sind selten und müssen einen längeren Transportweg hinter sich haben. Im mittleren Abschnitt des Profils (braune Mergel) dominieren stereospondyle Amphibien, viel seltener treten Raiuisuchier und Nothosauriden auf. Skelettreste und Schädel sind regelmäßig anzutreffen und bezeugen ruhige Ablagerung. Der obere Abschnitt des Profils belegt eine Aufarbeitungsperiode (Bonebed), der eine relativ rasche Ablagerung grauer Tonsteine, Mergel und Karbonate folgte. Die grauen Tonsteine bergen eine reiche Amphibien- und Reptilfauna, während in den Dolomitzwischenlagen selten Skelettreste von Mastodontosauriden und Raiuisuchiern gefunden wurden.

Inhalt

1. Einleitung	3
2. Schichtenfolge	4
3. Schichtbeschreibung	7
3.1. Dunkelgraue Tonsteine	7
3.2. Grüne Tonsteine	7
3.3. Gelbe Dolomite und Schillkalke	7
3.4. Gelbgrüne Mergel und Schillkalke	9
3.5. Braune Mergel	9
3.6. Graue Tonsteine	10
3.7. Gelbe bioklastische Dolomite	10
4. Fossilinhalt	11
4.1. Invertebraten	11
4.2. Chondrichthyer	12
4.3. Actinopterygier	12
4.4. Dipnoer	12

4.5. Amphibien	14
4.6. Archosaurier	17
4.7. Sauropterygier	18
4.8. ? Choristoderen	18
4.9. Reptilzähne	18
5. Diskussion	21
5.1. Bonebeds	21
5.2. Autochthone Wirbeltierlagerstätten	22
5.3. Allochthone Wirbeltierlagerstätten	25
6. Dank	28
7. Literatur	28

1. Einleitung

Seit fast zwei Jahrhunderten sind die reichen Wirbeltierfundstellen des Unterkeupers (früher Lettenkeuper oder Lettenkohle, jetzt Erfurt-Formation) bekannt. Mit JAEGER's (1824) erster Notiz über die Entdeckung des Riesenamphibs *Mastodonsaurus* begann die wissenschaftliche Erforschung der Fossilien, die bis in die jüngste Zeit andauert und die nach der Entdeckung zahlreicher neuer Arten gegenwärtig in eine neue Phase tritt (WILD 1980; SCHOCH 1997, 1999, 2000, 2002; SCHOCH & WILD 1999).

Nachdem die ersten monographischen Bearbeitungen der spektakulärsten Funde erfolgt waren (MEYER & PLIENINGER 1844; FRAAS 1889; HUENE 1922; SCHMIDT 1931), stellte sich eine lange Ruhephase ein, die erst durch die Entdeckung neuer, sehr fundreicher Lokalitäten in den siebziger Jahren des zwanzigsten Jahrhunderts beendet wurde. Besondere Aufmerksamkeit erregte eine Notgrabung am damaligen Autobahneinschnitt Kupferzell-Bauersbach, bei der vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart in Zusammenarbeit mit den Hobbypaläontologen J. G. WEGELE, M. TÖPFER und R. MUNDLOS eine große Anzahl hervorragend erhaltener Wirbeltierreste geborgen wurde (WILD 1980; MUNDLOS & WEGELE 1978; URLICHS 1982). Darunter befinden sich Schädelreste des Lungenfisches *Ptychoceratodus*, zahlreiche hervorragend erhaltene Schädel und Skelettreste der Amphibien *Mastodonsaurus* und *Gerrothorax*, mehrere disartikulierte Skelettreste des Archosauriers *Batrachotomus*, sowie verschiedene neue Arten aus diversen Gruppen, so etwa der Capitosaurier *Kupferzellia*, ein neuer Trematosauride, ein Chroniosuchier sowie Zähne von verschiedenen Therapsiden (SCHULTZE 1981; SCHOCH 1997, 1999, 2000; SCHOCH & WERNEBURG 1998; SCHOCH & WILD 1999; GOWER 1999). Etwa gleichzeitig mit Kupferzell-Bauersbach wurden weitere Fossilfundpunkte entdeckt, so etwa am Autobahneinschnitt Ilshofen, in einem Baugebiet in Michelbach an der Bilz, sowie in den Steinbrüchen bei Vellberg (URLICHS 1982; HAGDORN 1980; WARREN 1996). Dabei konnten von verschiedener Seite zahlreiche zusätzliche, die Kupferzeller Funde ergänzende Befunde aufgenommen werden.

Der Steinbruch SCHUMANN bei Vellberg stellt neben Kupferzell-Bauersbach die reichste Wirbeltierfundstelle im Unterkeuper dar. Lithologie und Taphonomie dieser Lagerstätte unterscheiden sich deutlich von der Situation in Kupferzell-Bauersbach und werden deswegen hier ausführlich behandelt. Die vorliegende Untersuchung bildet den Auftakt des DFG-Projektes „Lettenkeuper-Tetrapoden“ (WI 1856).

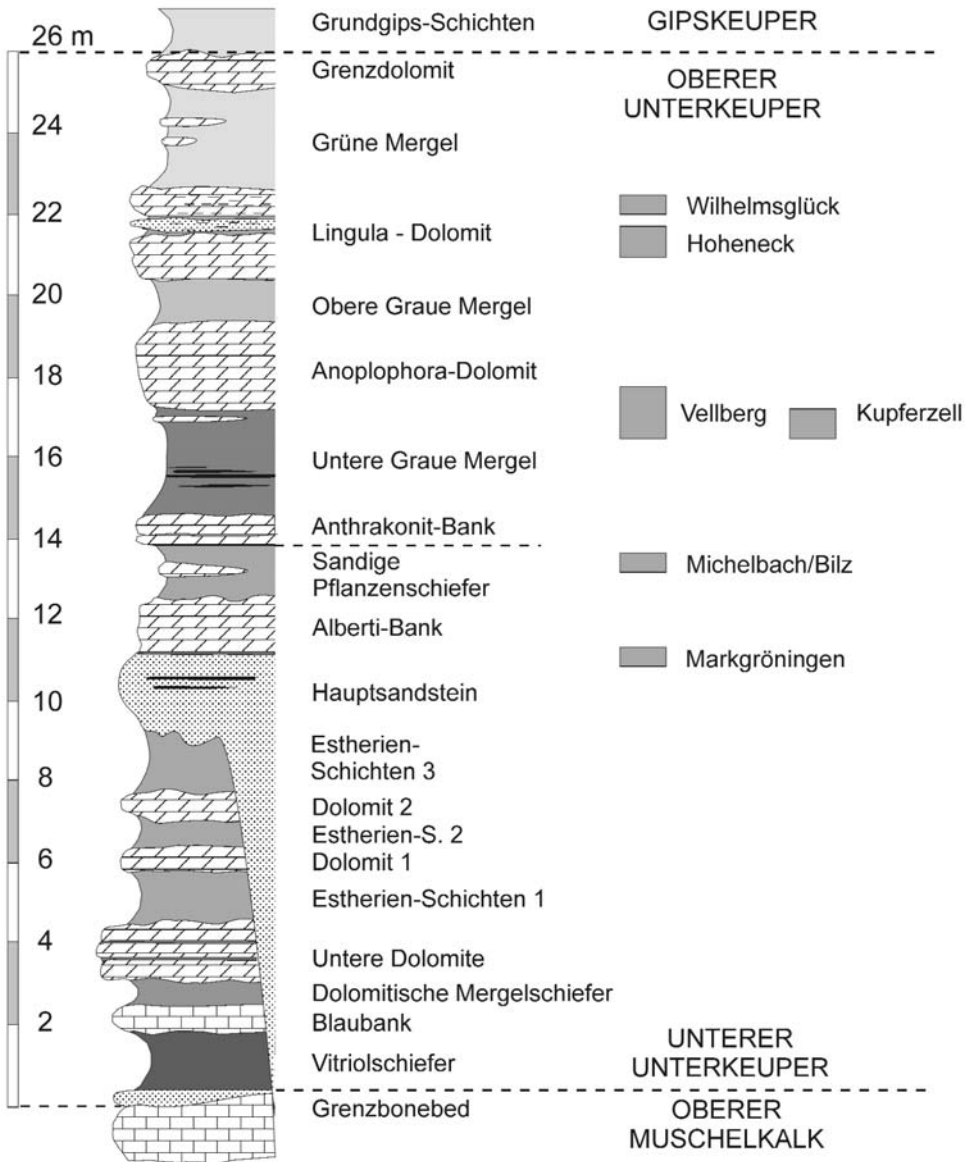


Abb. 1. Gesamtprofil des Unterkeupers bei Vellberg. Der ergrabene und in der vorliegenden Arbeit untersuchte Bereich ist grau markiert. Die stratigraphische Position anderer bekannter Wirbeltierlagerstätten ist eingetragen.

2. Schichtenfolge

Der Steinbruch SCHUMANN erschließt das gesamte Profil des Unterkeupers an seiner gegenwärtigen Ostflanke (Abb. 1). Es ist kürzlich von BRUNNER (1995) im Rahmen einer tektonischen Untersuchung beschrieben worden. Die vorliegende Studie beschränkt sich auf den Top der Unteren Grauen Mergel und die unterste

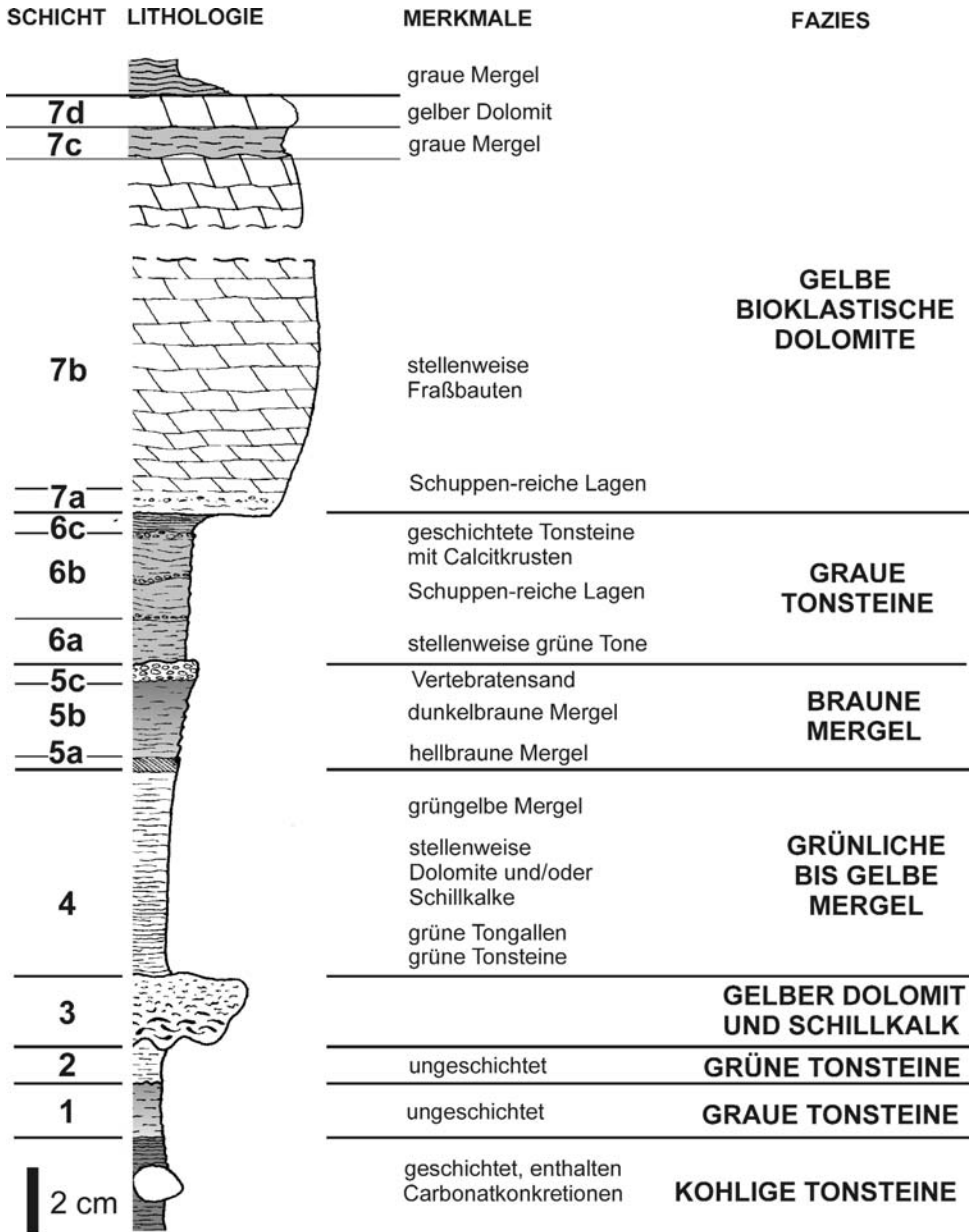


Abb.2. Feinstratigraphisches Standardprofil der untersuchten Gesteinsabfolge im Steinbruch SCHUMANN bei Vellberg. Numerierung der Schichten wie in Kapitel 2 erläutert. Sedimentpetrographie und Mächtigkeiten haben nur Gültigkeit in unmittelbarer Nachbarschaft der Grabungsstelle (März 2000).

Bank der Anoplophora-Dolomite (Abb.2; BRUNNER 1973). Das untersuchte Schichtpaket bildet eine lithologisch heterogene, gemischt siliziklastisch-karbonatische Folge. Einzelne Lagen variieren in ihrer Mächtigkeit beträchtlich, und neben

auskeilenden Schichten gibt es immer wieder Einschaltungen vor allem von Schilllagen und Bonebeds.

Das hier behandelte Gesteinspaket ist außerordentlich reich an Wirbeltierfossilien. Es treten Reste von einem Hai, von mindestens zwei Actinopterygiern und von bis zu sechs temnospondylen Amphibien auf; untergeordnet finden sich je mindestens zwei Archosaurier und Sauropterygier, seltener sind Einzelzähne und Knochenfragmente von Dipnoern, ? Choristoderen, Therapsiden und bisher nicht näher bestimmbar Reptilien. Die zu beschreibende Schichtenfolge wurde bisher nur im Steinbruch SCHUMANN angetroffen, wenn auch im benachbarten Schotterwerk SCHNEIDER bei Ummenhofen ein grundsätzlich ähnliches Profil aufgeschlossen ist, das auch Knochen führt.

Die Unteren Grauen Mergel sind wie andernorts zweigeteilt in je eine mächtige Folge grüngrauer und grauschwarzer Tonsteine und Mergel (BRUNNER 1973; BRUNNER & BRUDER 1977). In der vorliegenden Arbeit ist ausschließlich der obere Schichtabschnitt von Interesse; er besteht zum überwiegenden Teil aus dunkelvioletten bis schwarzen, kohleführenden Tonsteinen, über denen sich im untersuchten Steinbruch regelmäßig und durchgehend folgende Lagen finden (Abb. 2):

- (7) Gelbe, bioklastische Dolomite (110 cm)
- (6) Graue Tonsteine, am Top Calcitkrusten führend (5–10 cm)
- (5) Braune Mergel, oben mit einem Bonebed abschließend (2–7 cm)
- (4) Grünliche bis gelbe Mergel (3,5–12 cm, in Ausnahmen bis 20 cm)
- (3) Gelbe Dolomite und Schillkalke (1–10 cm)
- (2) Grüne Tonsteine (1–3 cm)
- (1) Dunkelgraue Tonsteine (6–10 cm)

Die Schichten 1–6 werden traditionell zu den Unteren Grauen Mergeln gezählt, während die Schicht 7 die Anoplophora-Dolomite in ihrer Gesamtheit umfaßt. Sämtliche der nummerierten Schichten können lokal mit Wirbeltierresten angereichert sein, entweder als Bonebeds (beschränkt auf die Schichten 5 und 6) oder in größeren Ansammlungen in einzelnen Lagen innerhalb der Dolomite bzw. Tonsteine.

Neben den angeführten Schichten treten eingeschaltet weitere Lagen auf, die bisweilen beachtliche Mächtigkeiten erreichen (Abb. 3). Innerhalb von Schicht 4 finden sich gelegentlich gelbe, dolomitische Mergel oder Dolomite, die größere Mächtigkeit gewinnen; die Dicke der siltigen Lagen innerhalb von Schicht 4 schwankt ebenfalls deutlich, ist aber unabhängig vom Auftreten der Karbonatzwischenlagen.

Das Bonebed am Top von Schicht 5 ist stets vorhanden, aber sehr variabel in seiner Mächtigkeit und Fossilführung. Weitere zahn- und schuppenreiche Lagen sind im Hangenden vorhanden, erreichen aber nie die Mächtigkeit und laterale Reichweite des letzteren Bonebeds. Dieses Bonebed wird meist überlagert von grauen Tonsteinen, zwischen die sich grüne Tonsteine einschalten können; diese enthalten stellenweise Schuppen, Knochensplitter und Muschelnester. Die grauen Tonsteine (6) gehen oft kontinuierlich in einen bräunlichen Mergel über, der wiederum in die hangenden gelben Karbonate (7) der Anoplophora-Dolomite überleitet. Die untere Bank der Anoplophora-Dolomite ist manchmal durch Mergelzwischenlagen in zwei oder drei massige Bänke untergliedert; diese Mergel führen örtlich schuppenreiche Lagen, Knochenfragmente und sehr selten Skelettreste von großen Archosauriern (*Batrachotomus*) und Amphibien (*Mastodonsaurus*).

3. Schichtbeschreibung

3.1. Dunkelgraue Tonsteine (1)

Es handelt sich um einen dunkelgrauen bis fast schwarzen, feinschichtigen Tonstein, der in feuchtem Zustand schlecht, in trockenem gut schichtparallel aufspaltet. Einzelne Lagen und Klüfte führen Limonit. Die Basis ist gut erkennbar an dem Farbumschlag von schwarzviolett nach grau, außerdem nimmt die Feinschichtung an Deutlichkeit zu. Das oberste Drittel der Schicht hat meist eine bräunliche Farbe und wird zunehmend siltiger. Der Top ist scharf begrenzt und wird stets überlagert von einem ungeschichteten, grünen Tonstein (2).

Knochen treten innerhalb des unteren Abschnitts regelmäßig auf, sind aber nicht häufig. Es kommen sowohl dislozierte Schädel und Skelettreste (*Mastodonsaurus*) als auch isolierte Einzelknochen in guter Erhaltung vor; die Knochenfarbe ist braun bis schwarz. Ganoidschuppen und labyrinthodonte Zähne sind auf Einzelvorkommen beschränkt, es gibt weder größere Nester aus Skelettelementen noch echte Bonebeds. Solange keine größere Schichtfläche besammelt wurde, lassen sich noch keine allgemeingültigen Angaben zur Fossilführung machen. Die bräunliche obere Lage ist noch ärmer an Wirbeltierresten; sie führt nur gelegentlich Schuppen.

3.2. Grüne Tonsteine (2)

Diese Schicht schwankt enorm sowohl in ihrer Mächtigkeit als auch im Habitus und kann selten sogar ganz verschwinden. Sie ist stets grün, mit Farbtönen variierend zwischen türkisgrün und graugrün, die vom Verwitterungszustand unabhängig sind. Je nach Feuchtigkeits- und Verwitterungsgrad liegt ein weicher Ton(mergel) oder ein fester Tonstein bis Mergel vor, der häufig intensiv grüne bis grünblaue Färbung annimmt. Stellenweise können winzige Gipskonkretionen auftreten.

Knochen sind in dieser Schicht stets vorhanden, jedoch mit örtlich stark wechselnder Häufigkeit. In größeren Ansammlungen nimmt auch die durchschnittliche Größe der Knochen zu. Es handelt sich allermeistens um isolierte Fragmente, die aufgrund der glatten Bruchflächen präfossilisiert und umgelagert sein müssen; Schädel und Skelettreste sind große Seltenheiten. Auffallend ist die unterschiedliche Farbe der Knochen, die von schwarz über braun bis fast weiß reicht. Neben plattigen Elementen, die oft gut erhalten sind, wurden kleinere Wirbel und ganze Rippen verschiedener Arten bis hin zu leicht zerfallenen, kleineren Schädeln von *Mastodonsaurus* angetroffen (M. SALOMON, mündl. Mitt.). Die Knochen sind meist stark deformiert und häufen sich am Top von Schicht 2, wo sie sich dem Relief der Karbonatbank von Schicht 3 anschmiegen. Glaukonitnester sind in dieser Lage besonders häufig. Bonebeds im strengen Sinne fehlen, aber am Top der Schicht häufen sich Muschelbruchstücke bis hin zu flächendeckenden Schalenpflastern; diese Lage kann reich an kleinen, stets umgelagerten Knochenbruchstücken sowie Zähnen von *Acrodus* sein.

3.3. Gelbe Dolomite und Schillkalke (3)

Diese Schicht ist fast immer vorhanden, kann aber oft von 8–10 cm Dicke bis auf eine unter einem Zentimeter dünne Lage zusammenschrumpfen. Es handelt sich um einen braungrauen bis ockergelben Dolomit, der im Norden des untersuchten Gebietes in einen Schillkalk übergeht. Die Ober- und Unterseite der dolomitischen La-

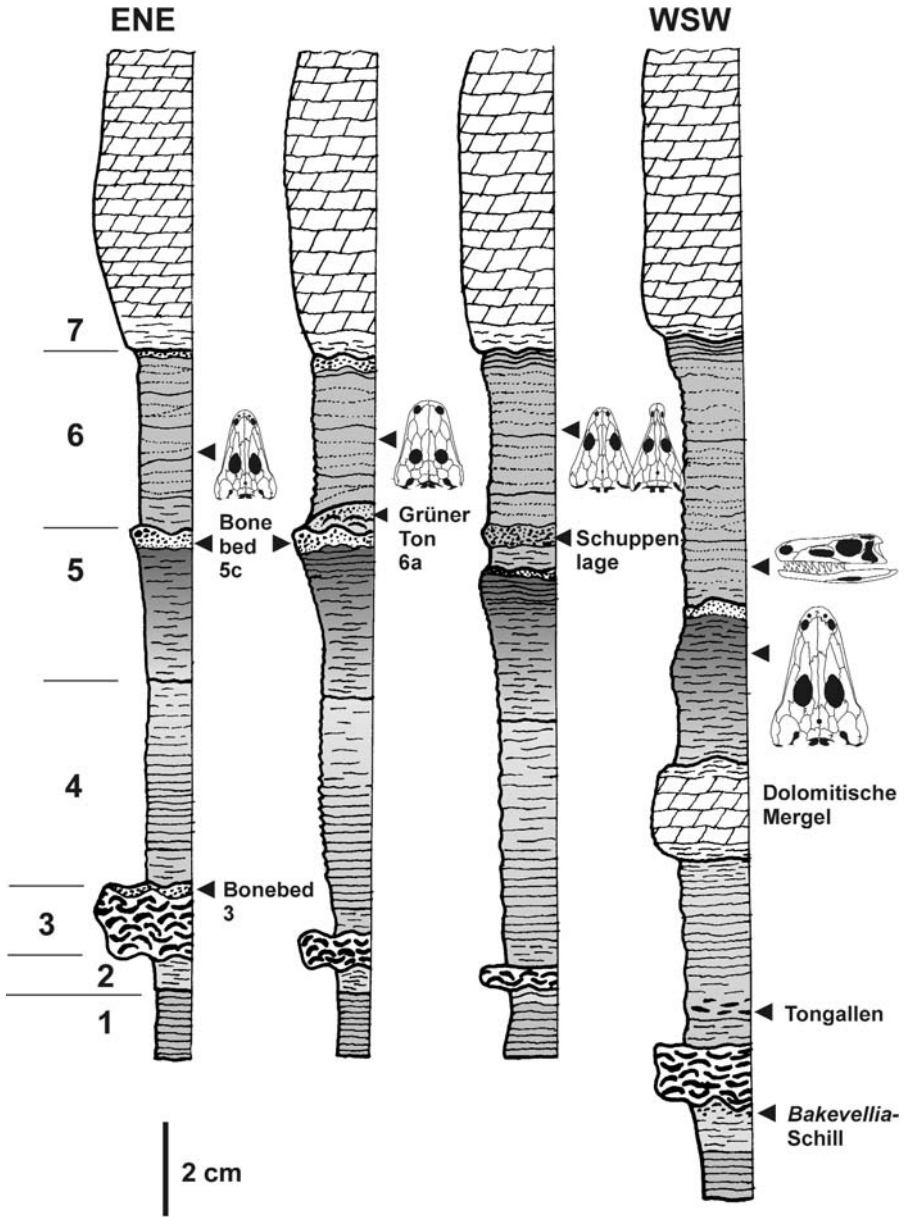


Abb. 3. Lithologische Wechsel und Mächtigkeitsschwankungen der wirbeltierreichen Schichten in unmittelbarer Umgebung der Grabungsstelle im Steinbruch SCHUMANN, erschlossen von März bis Juni 2000.

ge haben meist ein ausgeprägtes Relief, das unabhängig vom Fossilinhalt ist. Der deutlich gradierte Schillkalk hat eine stark gewellte Basis und einen ebenen Top.

Wirbeltierreste beschränken sich auf Einzelknochen, hauptsächlich Wirbel, und finden sich vorzugsweise in den mergeligen Dolomitbänken. Auskeilende Dolomitlagen verzahnen sich lateral mit grünen, unverfestigten Tonen der Schicht 2, wo sie

von isolierten dolomitischen Konkretionen vertreten werden, die jenen im Liegenden von Schicht 1 ähneln.

3.4. Grünliche bis gelbe Mergel (4)

Schicht 4 ist stets deutlich ausgebildet und kann stellenweise zum mächtigsten Paket der ganzen Folge anwachsen. Ihre Dicke reicht von 3,5 bis über 12 cm; falls sich zusätzlich Dolomitlagen einschalten, kann sie auf über 20 cm anwachsen. Mit der Mächtigkeit nimmt in der Regel auch die Korngröße zu. Im nördlichen Teil des untersuchten Gebietes schaltet sich etwa in der Mitte der Schicht ein Schillkalk ein, der allerdings rasch auskeilt. Im lateralen Anschluß verzahnt sich dieser mit groben Siltsteinen, die gut die Hälfte der Schichtdicke ausmachen. Je nach Siltgehalt schwankt die Spaltbarkeit; feinkörnige Lagen spalten entlang ebener Flächen. Im nordöstlichen Teil des Steinbruchs erscheint eine sehr feinkörnige, massige Tonsteinlage an der Basis von Schicht 4. Zum Top hin ist die Schicht deutlich gradiert. Bisweilen sind Karbonatlinsen eingeschaltet, die vermutlich diagenetischen Ursprungs sind.

Wirbeltiere finden sich gehäuft in den untersten Lagen von Schicht 4, vorzugsweise auf glaukonitreichen, siltigen Flächen. Es handelt sich meist um isolierte Einzelknochen, die Abrollungserscheinungen aufweisen und oft bereits als Fragmente eingebettet wurden. Insgesamt ähnelt die hier dokumentierte Fauna sehr der von Schicht 2. Auffällig ist das Vorherrschen kleiner, planarer Knochen, mittelgroßer Zähne und größerer Koprolithen. Die Farbe der phosphatischen Reste ist meist hellbraun. Echte Bonebeds fehlen auch hier, es mangelt allgemein an Ganoidschuppen. In den karbonatischen Partien dieser Schicht, vorzugsweise in mergeligen Dolomiten, finden sich regelmäßige Wirbel, Rippen und Zähne von *Nothosaurus* sowie labyrinthodonte Zähne. Sie sind gut erhalten, meist vollständig und gänzlich unverdrückt, sehr im Unterschied zu den tonigen und mergeligen Schichten im Hangenden der Schicht 4.

3.5. Braune Mergel (5)

Schicht 5 ist das am wenigsten verfestigte Sediment der Folge, es liegt durchgehend als weicher, mittel- bis dunkelbrauner Mergel vor. Die Basis ist gekennzeichnet durch ein dunkelbraunes Band, kaum 5 mm mächtig, das Ostrakoden und einzelne Ganoidschuppen enthalten kann; dieses keilt im nördlichen Teil des Steinbruchs aus. Im Hangenden folgt eine hellbraune bis braungraue Lage, die zum Top hin dunkler braun gefärbt ist. Sie gliedert sich stellenweise in einzelne Pakete, die durch Ganoidschuppen-reiche Lagen getrennt werden; da diese aber nie weit lateral durchhalten, bleibt der generelle Habitus der Schicht kompakt. Den Top der Schicht bildet eine Lage, die nahezu ausschließlich aus Vertebratensand besteht (Ganoidschuppen, labyrinthodonte Zähne, thekodonte Zähne, tricuspidale Zähnchen, Zähne des Hais *Acrodus*, Flossenstacheln und zahllose kleine Knochenbruchstücke aller Art).

Die Schicht 5 ist lagenweise außerordentlich fossilreich und läßt sich nach ihrem Fossilinhalt und dessen Zustand in drei Abschnitte untergliedern. (1) Die untere und mächtigste Lage ist ein mürber, hellbrauner Ton bis Mergel, der zahlreiche Koprolithen und labyrinthodonte Zähne führt. Er kann stellenweise auch größere Knochen wie etwa Wirbelkörper von *Mastodonsaurus* enthalten. (2) Die mittlere Lage, der dunkelbraune Mergel, ist reich an größeren Wirbeltierresten, die teils in Form einzelner Knochen, teils als Skelettreste vorliegen (*Mastodonsaurus*, *Kupferzella*,

Trematosauriden, *Batrachotomus*, *Nothosaurus*). (3) Das Bonebed selbst ist reich an phosphatischen Resten aller Art und enthält in besonders dicken Lagen auch größere, stark abgerollte Knochen. Diese sind manchmal bis auf die massivsten Bereiche abgeschliffen.

Die Knochen sind im Bonebed überwiegend präfossilisiert, was an glatten Bruchkanten und mitunter deutlichen Abrollungserscheinungen erkennbar ist; Zähne sind meist quer und nur sehr selten längs ihrer Achse gebrochen. Auch finden sich als Fragmente abgelagerte Koprolithen. Damit handelt es sich beim Top von Schicht 5 um ein Bonebed im strengen Sinne (REIF 1971). Auf dessen Oberseite, bereits zu Schicht 6 gehörend, liegen häufig große Knochen von Amphibien oder Zähne von *Batrachotomus* sowie große Koprolithen. Auch diese Knochen und Koprolithen sind häufig umgelagert, was glatte Bruchflächen bezeugen; es kommen aber auch komplette Knochen und sogar Skelettreste (*Mastodonsaurus*, Trematosauridae) in dieser Lage vor.

3.6. Graue Tonsteine (6)

Diese Einheit wird gebildet von einem mittel- bis dunkelgrauen, meist geschichteten Tonstein. In frischem Zustand spaltet er in feine Lagen. Seine Mächtigkeit schwankt beträchtlich, wobei sich in dicken Lagen deutlich mehr Knochen finden als in dünnen. Lagenweise, aber örtlich begrenzt auf wenige Meter, enthält er Bonebeds, die reich an Ganoidschuppen und labyrinthodonten Zähnen sind. Die Grundmasse dieser Bonebeds ist stets tonig und hellgrau; sie erreichen jedoch nicht den Reifegrad des Bonebeds der Schicht 5. Auch wird auf der Oberfläche derselben keine besondere Häufung größerer Knochen verzeichnet. Vielmehr konzentrieren sich die fundreichsten Lagen auf zwei Horizonte: erstens den im letzten Abschnitt erwähnten Bereich unmittelbar über dem Bonebed der Schicht 5 und zweitens auf den Top der Schicht 6, der üblicherweise beim Abbau fest an der Unterseite der Anoplophora-Dolomite haftet. Als lokale Besonderheit tritt an der Basis von Schicht 6, unmittelbar über dem Bonebed, eine hellgrüne Tonsteinlage auf, die reich an Muscheln (*Unionites brevis*) ist und lagenweise kleine Nester mit Ganoidschuppen enthält. Diese Lage ist reich an größeren, vor allem planaren Knochen (Schädelreste, dermale Schultergürtelknochen) und erreicht rund um größere Knochenansammlungen Mächtigkeiten bis 5 cm. Die grüne Tonsteinlage wurde stets an Stellen beobachtet, an denen das Bonebed von Schicht 5 sehr geringmächtig ist.

Die Wirbeltierreste sind im allgemeinen sehr gut erhalten, was oft erst die Sandstrahlpräparation zeigt, doch wesentlich stärker von der Kompaktion betroffen als etwa in Kupferzell-Bauersbach. Die Knochen sind dunkelbraun bis schwarz gefärbt und kommen in allen Größenklassen und Artikulationsstadien vor. Vollständige, artikulierte Skelette treten sehr selten im Top von Schicht 6 auf, der vielfach durch Calcitkrusten gefestigt ist. Die Schicht 6 insgesamt enthält die artenreichste Fauna der untersuchten Folge, und die meist gute Erhaltung der Knochen läßt vermuten, daß kein langer Transport und keine längere Aufarbeitung stattgefunden haben. Eine Ausnahme mögen die seltenen Faunenelemente (Zähne von *Nothosaurus* und *Ptychoceratodus*, Knochen von *Batrachotomus*) bilden.

3.7. Gelbe bioklastische Dolomite (7)

Die Schicht 7 beginnt mit einem dunkelbraunen oder graubraunen Mergel, der im Hangenden zunehmend dolomitischer und heller wird. Er ist im unteren Bereich la-

genweise reich an rötlichen Ganoidschuppen, größeren thekodonten und labyrinthodonten Zähnen sowie abgerollten Knochensplintern, erreicht aber nie den Fossilreichtum der liegenden Schichten.

Den mächtigsten Abschnitt dieser normalerweise kompakt brechenden Bank bildet ein hellbeiger bis schmutzig-gelber dolomitischer Mergel bis Dolomit, der selten Knochenbruchstücke enthält, die rosa bis hellbraun gefärbt sind. In seinem oberen Drittel gliedert sich stellenweise ein geringmächtiges Mergelband ab, das im Habitus der Basis von Schicht 7 entspricht. Dieses enthält sehr selten unverdrückte Knochen von *Mastodonsaurus*, die in Nestern beieinander liegen und auf zerfallene Skelette hindeuten. Der mittlere Bereich des Dolomits enthält selten Muscheln der Art *Myophoria transversa*.

Die am wenigsten erwarteten und sicher spektakulärsten Wirbeltierfunde haben die erste und zweite Zwischenschicht, die die gelben Dolomite voneinander trennen, erbracht. Beide Lagen sind kaum 10 cm mächtig und schwanken enorm in ihrer Lithologie; meist handelt es sich um calcitkrustige Schiefermergel von hellgrauer bis graubeiger Farbe. Die untere Lage (7c) ist nur stellenweise ausgebildet und geht lateral rasch in kompaktes Karbonat über, wo sie als grau gefärbtes Band weiter erkennbar bleibt. Sie enthält dort regelmäßig kleine, meist nicht näher bestimmbare Knochensplinter, Ganoidschuppen und seltener kohlige Pflanzenreste und Muschelschill. Im nördlichen Teil des Steinbruchs fanden sich an mehreren Stellen nesterweise konzentriert Skelettreste und Schädel von *Mastodonsaurus* verschiedener Größe.

Eine zweite, stets ausgebildete und etwas mächtigere Schiefermergelzwischenlage trennt die harte untere von der deutlich mürberen mittleren Dolomitbank. In ihr wurden in einzelnen Nestern im südlichen Teil des Steinbruchs Reste von *Batrachotomus* gefunden, darunter Skelettreste.

4. Fossilinhalt

4.1. Invertebraten

In den wirbeltierreichen Schichten der Unteren Grauen Mergel treten Invertebraten nur selten auf. Die Unteren Grauen Mergel sind im Liegenden der hier untersuchten Schichten viel reicher an Muscheln. Es gibt allerdings einige sehr geringmächtige Horizonte, in denen gut erhaltene Muscheln in größeren Mengen gefunden werden, die bestimmbar sind (Abb. 4). Ihre Vergesellschaftung mit Wirbeltieren ist natürlich von besonderem Interesse für paläoökologische Fragen, doch sollen im gegenwärtigen Rahmen nur das Auftreten und die relative Fundhäufigkeit erfaßt werden.

- *Unionites letticus*. – Dies ist die häufigste Muschel in den Unteren Grauen Mergeln. Sie wurde im Liegenden der Wirbeltierlagerstätten in über 20 einzelnen Lagen örtlich gehäuft angetroffen. Innerhalb des hier untersuchten Profils treten bestimmbare Reste nur in der Schicht 2 und stellenweise an der Basis von Schicht 4 auf.

- *Unionites brevis*. – Diese Art bildet eine monospezifische Gemeinschaft an der Basis von Schicht 6a, und zwar nur dort, wo ein grüner Tonstein ausgebildet ist. In diesen Pfützen konzentrieren sich außerdem größere umgelagerte Knochen, vor allem von *Mastodonsaurus*.

• *Bakevella goldfussi*. – In der gesamten Folge tritt diese Art nur in Schicht 2 und an der Basis von Schicht 4 auf, dort allerdings ist sie zahlenmäßig dominierend. *Bakevella* gilt allgemein als Anzeiger für Salinitäten im brackischen Milieu (SEEGIS 1999). Ihr Auftreten in Schicht 4 paßt zusammen mit dem Vorkommen von nicht umgelagerten Nothosauriden.

• *Myophoria transversa*. – Diese Art zeigt normal marine Salzgehalte an. Sie tritt in drei muschelführenden Lagen im Liegenden der wirbeltierreichen Schichten auf, fehlt aber in allen hier untersuchten Horizonten. Einzelfunde wurden lediglich in der Bank 7b im unteren Drittel der Anoplophora-Dolomite beobachtet. Im benachbarten Schotterwerk bei Ummerhofen tritt *Myophoria* in einem Äquivalent der Schicht 6 auf, doch immer beschränkt auf 0.5 cm dünne Dolomitzwischenlagen.

Die Schillkalke in Schicht 3 und 4 enthalten Schalenrümpfer von Bakevellien und *Unionites*, die jedoch artlich nicht genauer zugeordnet werden können. Das Schlämen und Auslesen der sieben wirbeltierführenden Schichten ergab mehrere Lagen mit Ostracoden und eine mit reichlich Grünalgen. Eine Bearbeitung der Ostracoden-Fauna sowie der Characeen erfolgt derzeit durch Dr. M. URLICHS.

4.2. Haie

• *Acrodus* sp. – Die Gattung ist sicher anhand von Zähnen nachweisbar in den Schichten 2 und 5. Neben Zähnen finden sich regelmäßig Flossenstacheln von bis zu 5 cm Länge, die jedoch bisher nicht näher bestimmt werden konnten. Die große Häufigkeit von Zähnen in Schicht 2 und das völlige Fehlen in Schicht 6 (beide wurden intensiv besammelt) deutet auf Salinitätsunterschiede hin. *Acrodus* zählt nach HAGDORN & REIF (1988) zu den marinen Elasmobranchiern. Unterstützt wird dies durch die deutlich verschiedenen Muschelfaunen in diesen Schichten. In den Schichten 4 und 5 treten selten auch bis zu 10 cm lange Flossenstacheln auf, die noch präpariert werden müssen.

4.3. Actinopterygier

• *Saurichthys longidens*. – Zähne von *Saurichthys* treten regelmäßig im Bonebed der Schicht 5 und innerhalb von Schicht 6 auf.

• *Serrolepis suevicus*. – Hochrückige Actinopterygier sind anhand von hochgezogenen, am Hinterrand serraten Schuppen nachzuweisen. Solche Reste finden sich in den Schichten 1, 5, 6 und 7.

• Unbestimmte Actinopterygier. – Ganoidschuppen aus verschiedenen Körperregionen, isolierte Schädeldachelemente sowie mit spitzkonischen Zähnen besetzte Kiefer sind die häufigsten Funde in Schicht 6. Eine genauere Bestimmung der umfangreichen Aufsammlungen steht noch aus. Nach freundlicher Mitteilung von Dr. D. SEEGIS (Schorndorf) befinden sich unter den grundsätzlich ähnlich zusammengesetzten Mikrovertebraten-Faunen von Kupferzell-Bauersbach plesiomorphe „Palaeonisciden“, Redfieldiiden sowie Schuppen ähnlich jenen von *Gyrolepis*.

4.4. Dipnoer

• *Ptychoceratodus serratus*. – Lediglich diese von SCHULTZE (1981) beschriebene Art ist anhand von zwei Einzelfunden aus dem Bonebed der Schicht 5 und der Basis von Schicht 6 nachweisbar. In beiden Fällen wurden Zähne ohne Schmelzkappe gefunden.

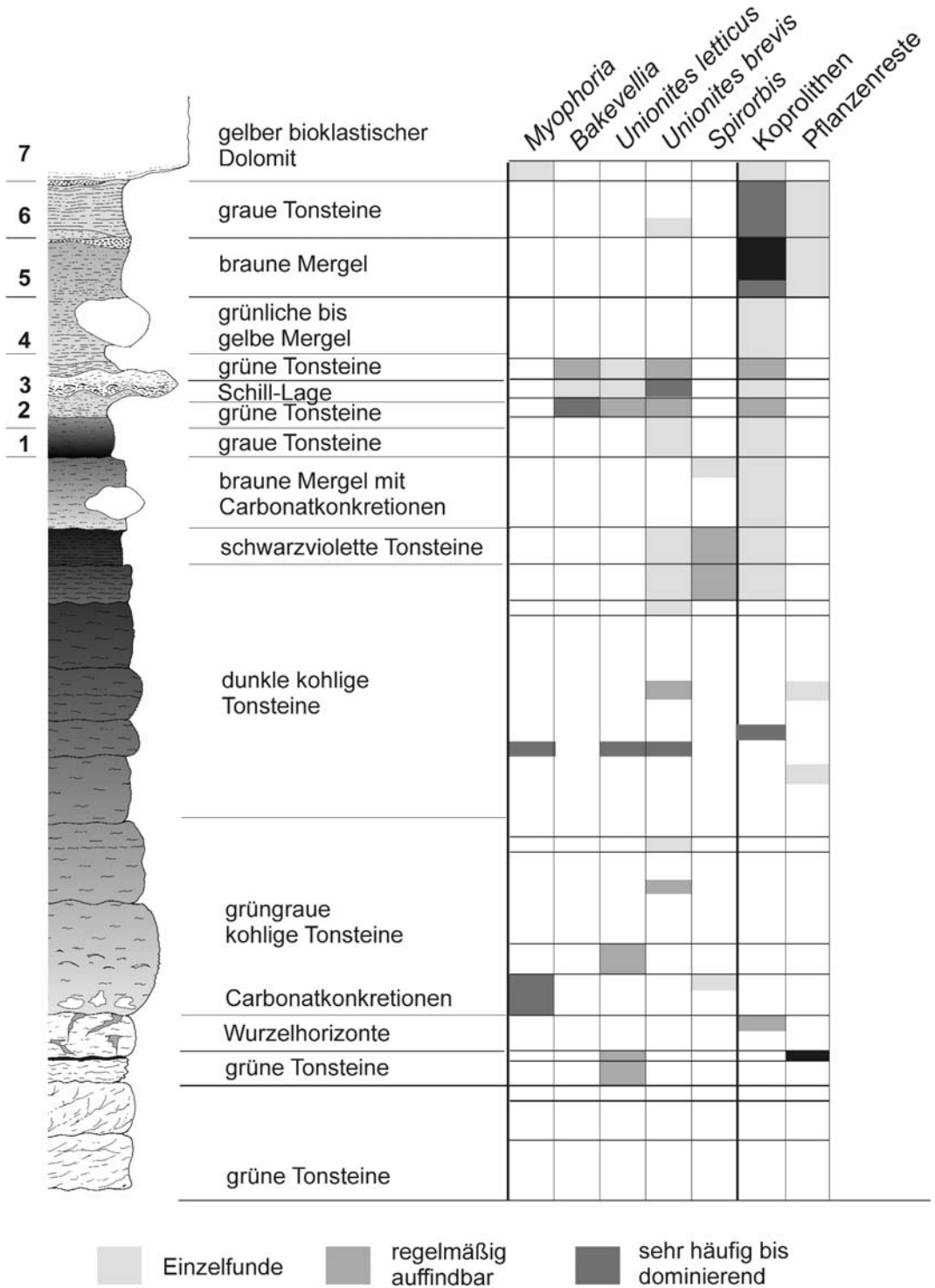


Abb. 4. Die Invertebraten-Fauna der wirbeltierreichen Schichten in den Unteren Grauen Mergeln und Anophophora-Dolomiten im Steinbruch SCHUMANN bei Vellberg.

4.5. Amphibien

(Abb. 5, 6)

• *Plagiosuchus pustuliferus*. – Die Art ist sicher in Schicht 5 nachgewiesen. Neben ganzen Knochen kommen dort auch umgelagerte, diagnostische Fragmente vor, wie z. B. Wirbel oder Mandibeln. In der Mitte von Schicht 5 fand sich ein Schädel mit Unterkieferast und sechs zugehörigen Wirbeln.

• *Gerrothorax* sp. – Diese Gattung ist anhand ihrer charakteristischen Osteoderme (hautknöcherner Panzerplatten) sicher in den Schichten 2, 5 und 6 nachzuweisen. Ein kompletter Schädel wurde im Rahmen einer Tübinger Grabung im Jahre 1998 in Schicht 5 entdeckt. Die Gattung ist in Vellberg bedeutend seltener als in Kupferzell, wo sie gegen 70% der gesamten Funde ausmacht (WILD 1980). Das ist allein schon aus dem selteneren Auftreten kleiner Osteoderme ablesbar, die durch ihre pustuläre Skulptur sehr bruchfest sind und sicher am weitesten verfrachtet werden konnten.

• *Mastodonsaurus giganteus*. – In nahezu allen untersuchten Schichten (Ausnahme: Schicht 3) treten diagnostische Reste von *Mastodonsaurus* auf, insbesondere die großen Fangzähne aus Gaumen und Unterkiefer. Als artspezifisch können allerdings nur die größten Fangzähne mit einer Länge über 5 cm eingestuft werden, da ungekielte labyrinthodonte Zähne keine taxonomisch verwertbaren Besonderheiten aufweisen (SCHOCH 1999). Größere Knochen scheinen in Schicht 3 nicht vorzukommen, ansonsten finden sich solche in allen anderen Horizonten mit lokal wechselnder Häufigkeit. Die Reste konzentrieren sich besonders auf die Oberseite des Bonebeds von Schicht 5 sowie auf der Schicht 6. *Mastodonsaurus*-Wirbel kommen gewöhnlich nur auf der Oberseite von Bonebedlagen vor. Bei größerer Mächtigkeit können sie auch innerhalb des Bonebeds enthalten sein; dann aber sind sie viel stärker abgerollt.

• *Kupferzellia wildi*. – Dieser kleine Cyclotosauride ist den Grabungsbefunden nach weitaus häufiger als bisher bekannt. Wenn man nur die eindeutig bestimmbaren Reste zählt, kommt man für die Schichten 2, 4, 5 und 6 auf Häufigkeiten, die kaum denen von *Mastodonsaurus* nachstehen. Allerdings ist von dieser Art bislang sicher nur der Schädel bekannt, so daß postcraniale Reste nur unter Vorbehalt und unter Ausschluß aller anderen temnospondylen Arten zugeordnet werden können. Zur Unterscheidung einzelner Knochen von *Mastodonsaurus* juv. und *Kupferzellia* siehe SCHOCH (1997, 1999). *Kupferzellia* scheint in den Schichten 2, 4 und 6 am häufigsten vorzukommen; die besterhaltenen und vollständigsten Reste fanden sich bisher im unteren fossilreichen Horizont der Schicht 6.

• Trematosauridae, n. g. n. sp. Isolierte Schädelknochen und eine Interclavícula aus Kupferzell sowie ein Schädelabdruck aus den Sandigen Pflanzenschiefern von Zwingelhausen legten bereits nahe, daß im Lettenkeuper ein sehr langschnauziges Amphib existiert haben muß. Gewißheit wurde durch artikulierte Funde erlangt, die in den Sandigen Pflanzenschiefern bei Michelbach an der Bilz gemacht wurden (SCHOCH & MILNER 2000). Es handelt sich um ein 1–1.5 m langes, schlank gebautes Amphib mit langem, schmalen Schädel, einem hochgebauten Rumpf, grazilen Extremitäten und Ruderschwanz (SCHOCH 2002). Die nächsten Verwandten gehören zur Gattung *Tertremoides* und stammen aus der tiefen Untertrias von Madagaskar (LEHMAN 1971). Dank der artikulierten Skelettfunde aus Michelbach lassen sich nun auch Einzelknochen sicher ansprechen; der Trematosauride zählt damit zu den am häufigsten und vollständigsten überlieferten Arten des Unterkeupers. Bestimmbare

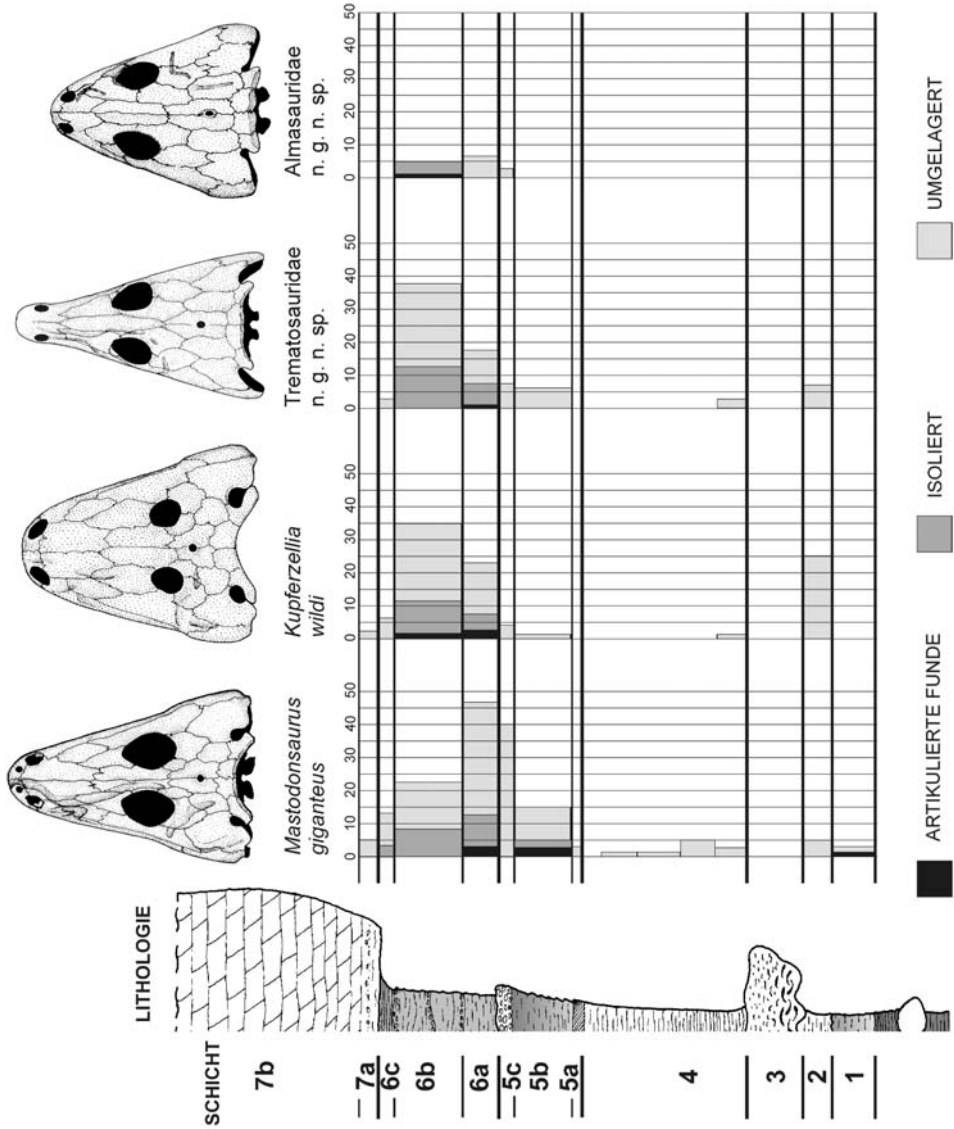


Abb. 5. Quantitative Erfassung aller Funde von stereospondylen Amphibien, die während der Grabungsphase (März-Juni 2000) und ausschließlich auf einer zusammenhängenden Grabungsfläche geborgen wurden. Man beachte die Unterscheidung dreier Erhaltungszustände, vor allem die absolute Häufigkeit umgelagerter Knochen in allen Schichten. Skelettreste waren in Nestern konzentriert. Die Unterscheidung frisch abgelagerter und umgelagerter Knochen erfolgte nach Untersuchung der Bruchflächen.

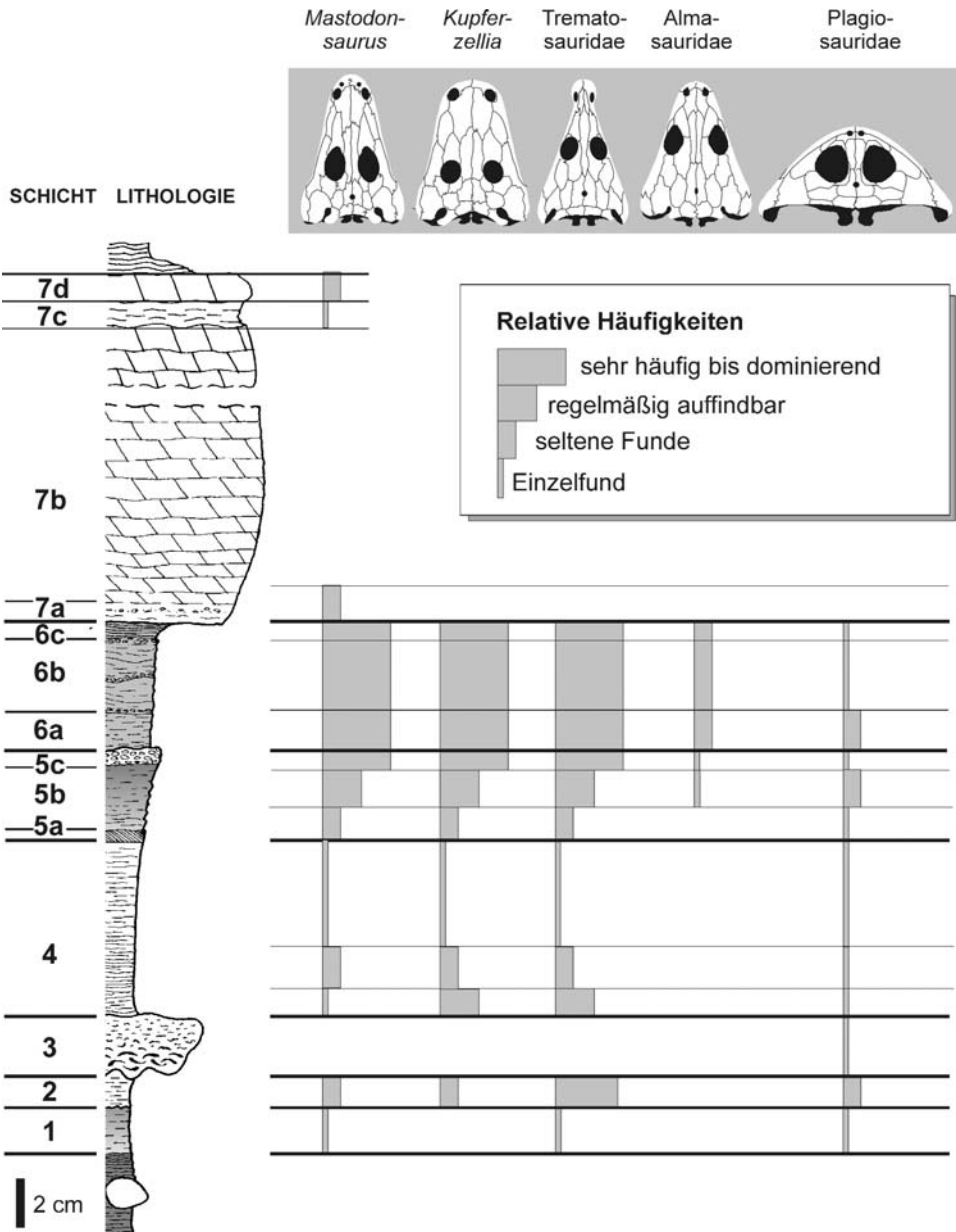


Abb. 6. Relative Fundhäufigkeiten temnospondyler Amphibien in den Unteren Grauen Mergeln und Anoplophora-Dolomiten im Steinbruch SCHUMANN. Die Angaben stellen langjährige Erfahrungswerte dar. Es liegen keine eindeutigen Erkenntnisse über den Zustand der isolierten Knochen vor, also ob umgelagert oder nicht, ebenso ist nicht erfasst, welche Knochen von der jeweiligen Art bevorzugt gefunden wurden.

Funde wurden in den Schichten 1, 2, 4, 5 und 6 gemacht. Sie häufen sich in Knochenansammlungen von Schicht 2, in siltigen, grüngrauen Lagen der Schicht 4, im Bonebed der Schicht 5 und im Liegenden desselben sowie in der unteren, fossilreichen Lage der Schicht 6; aus letzterer kommen auch die besterhaltenen und vollständigsten Knochen, die Exemplaren unterschiedlichster Altersstadien (von 0.5 bis 1.5 m reichend) angehört haben müssen.

- *Almasauridae*, n. g. n. sp. – Im Jahre 1984 wurde ein vollständiger Schädel eines neuen Temnospondylen in Schicht 6 gefunden, der deutliche Anklänge an die großwüchsigen Metoposauriden aus dem Mittelkeuper erkennen läßt. Die größte Ähnlichkeit besteht allerdings zu dem marokkanischen *Almasaurus habbazi*, so daß die neue Gattung aus dem Unterkeuper unter Vorbehalt der Familie Almasauridae (früher: Laticospidae) zugeordnet werden kann; die Almasauriden und Metoposauriden sind nahe verwandt und werden neuerdings in einer Überfamilie Metoposauroida zusammengefaßt (YATES & WARREN 2000). Inzwischen wurde auch ein vollständiges, artikuliertes Skelett dieser stammesgeschichtlich interessanten Art von H. M. Salomon gefunden.

4.6. Archosaurier

(Abb.7)

Beobachtungen in der Reptil-Fauna von Kupferzell-Bauersbach legten bereits nahe, daß zumindest zwei Archosaurier im Unterkeuper vorkommen. Die großwüchsige Art gehört zu einem Rausuchier, von dem neben Einzelknochen und Zähnen auch Skelettreste geborgen wurden. Eine wesentlich kleinere Form war in Kupferzell nur sehr bruchstückhaft mit Schwanzwirbeln und einer Panzerplatte vertreten, die sich von denen des Rausuchiers deutlich unterscheidet. Die Vellberger Fundstelle hat eine große Anzahl solcher Osteoderme und einige gut erhaltene Wirbel geliefert, die erste Hinweise geben, aber noch keine abschließende Einordnung der Funde ermöglichen.

- *Batrachotomus kupferzellensis*. – Große, an Rausuchier erinnernde Zahnkronen und postcraniale Fragmente sind seit langem aus dem süddeutschen Unterkeuper bekannt, wie SCHMIDT (1928) zusammengefaßt hat. Bereits PLIENINGER in MEYER & PLIENINGER (1844) beschrieb ein Kieferfragment mit Zähnen aus dem ? Vitriolschiefer von Gaildorf als *Zanclodon laevis*, dessen Zugehörigkeit seither fruchtlos diskutiert worden ist (FRAAS 1896; HUENE 1907–08). Aus heutiger Sicht ist dieser Fund nicht wirklich diagnostisch (Dr. D. GOWER, mündl. Mitteilung), ganz abgesehen von weiteren isolierten Zahnkronen, die mit unterschiedlichen Namen belegt wurden.

Erst die Kupferzeller Grabung im Jahre 1977 erbrachte Skelettfunde, die eine große Seltenheit darstellen und vor allem wegen des schlechten generellen Kenntnisstandes der Rausuchier von überregionaler Bedeutung sind (WILD 1980). GOWER (1999) beschrieb kürzlich den Schädel samt Unterkiefer dieser bis 4 m großen, räuberischen Art, die äußerlich sehr an den aus dem Unteranis bekannten *Ticinosuchus ferox* vom Monte San Giorgio erinnert (KREBS 1965). Eine Beschreibung des Postcranialskelettes und der Hirnkapsel ist in Arbeit (Dr. D. Gower, mündl. Mitteilung). *Batrachotomus* tritt im untersuchten Profil in den Schichten 5 und 6 sowie in mergeligen Zwischenlagen der Anoplophora-Dolomite (7c + d) auf. In Schicht 5 fand sich ein Skelettrest, Schicht 6 ist reich an großen Zähnen und liefert selten auch ein-

zelle Knochen, und die Schichten 7 c+d haben nesterweise konzentrierte Skelettreste erbracht, die sogar noch die Bepanzerung zeigen.

- *Crocodylotarse Archosaurier*. – Kleine Panzerplatten und Wirbel aus verschiedenen Regionen der Wirbelsäule treten regelmäßig in Schicht 6 auf. Die Osteoderme insbesondere zählen zu den häufigsten Funden in dieser Schicht überhaupt und sind den Sammlern seit langem bekannt. Die Panzerplatten erinnern in vielen Details an Aetosaurier, vor allem *Stagonolepis* und *Aetosaurus* (WALKER 1961), doch ist eine genaue Zuordnung aufgrund dieser isolierten Reste nicht möglich. Außer in Schicht 6 ließen sich Panzerplatten nur in Einzelfunden in Schicht 2 nachweisen, wo sie allerdings starken Abrieb aufweisen.

4.7. Sauropterygier (Abb. 7)

- *Nothosaurus* sp. – Isolierte Reste von Nothosauriden sind seit langem aus Karbonaten und Mergeln des Unterkeupers bekannt. Die Art *Nothosaurus chelydrops* ist berühmt von der Fundstelle Hoheneck bei Ludwigsburg (Fraas 1896), gilt aber heute als jüngeres Synonym von *N. giganteus* (RIEPEL & WILD 1996). Die zuletzt genannten Autoren wiesen auch auf das Vorkommen einer zweiten Art, *Nothosaurus mirabilis*, im Lettenkeuper hin. Die Grabung bei Kupferzell-Bauersbach erbrachte ein Teilskelett von *Nothosaurus* cf. *N. mirabilis*, welches am Top der Unteren Grauen Mergel in einer Dolomitlage gefunden wurde (WILD 1980; GROSSMANN 2001). In den Schichten 2, 3, 4 und 5 fanden sich Wirbelzentren, Rippen und sogar Schädelbruchstücke (M. SALOMON, mündl. Mitt. 2001). In der Schicht 5 kam 1998 ein Skelettrest von *Nothosaurus* cf. *N. mirabilis* zutage, das von meinen Tübinger Kollegen M. MAISCH und A. MATZKE sachgerecht geborgen wurde.

4.8. ? Choristoderen

In Kupferzell-Bauersbach und bei Wolpertshausen fanden sich regelmäßig kleine, 0,3 bis 1 cm lange Wirbelkörper sowie Reste von Gliedmaßen und Gürteln, die von diapsiden Reptilien unbekannter Zugehörigkeit stammen. Die Wirbelkörper sind sehr charakteristisch und ähneln solchen von Choristoderen, einer eigentümlichen Diapsidengruppe, die auch einige große, krokodilartige Vertreter (Champsosaurier) hervorbrachte, welche bis ins Tertiär überlebten. Kürzlich wurde als große Seltenheit ein Skelettrest in der Schicht 6 entdeckt, der einige Wirbelkörper dieses Typs enthält und darüber hinaus zahlreiche Rippen und Gürtelknochen.

4.9. Reptilzähne (Abb. 8)

- *Archosauria* indet. – Neben den eindeutig dem Rausuchier *Batrachotomus* zuzuordnenden Zähnen treten zahlenmäßig seltener, aber regelmäßig kleine thekodontе Zähne auf, die schlanker sind, meist feinere Sägekanten haben und deren linguale und labiale Seiten verschwommene Grate aufweisen. Letztere sind deutlich von labyrinthodonten Einfaltungen zu unterscheiden, wie sie gelegentlich bei den ebenfalls gekielten, aber niemals gesägten Zähnen von temnospondylen Amphibien auftreten. Die kleinen Archosaurier-Zähne erreichen 1 bis 3 cm Länge.

- *Amniota* indet. – Nach längerem Suchen finden sich regelmäßig kleine bis winzige tricuspide (dreispitzige) Zähne in den Schichten 5 und 6. Sie wurden be-

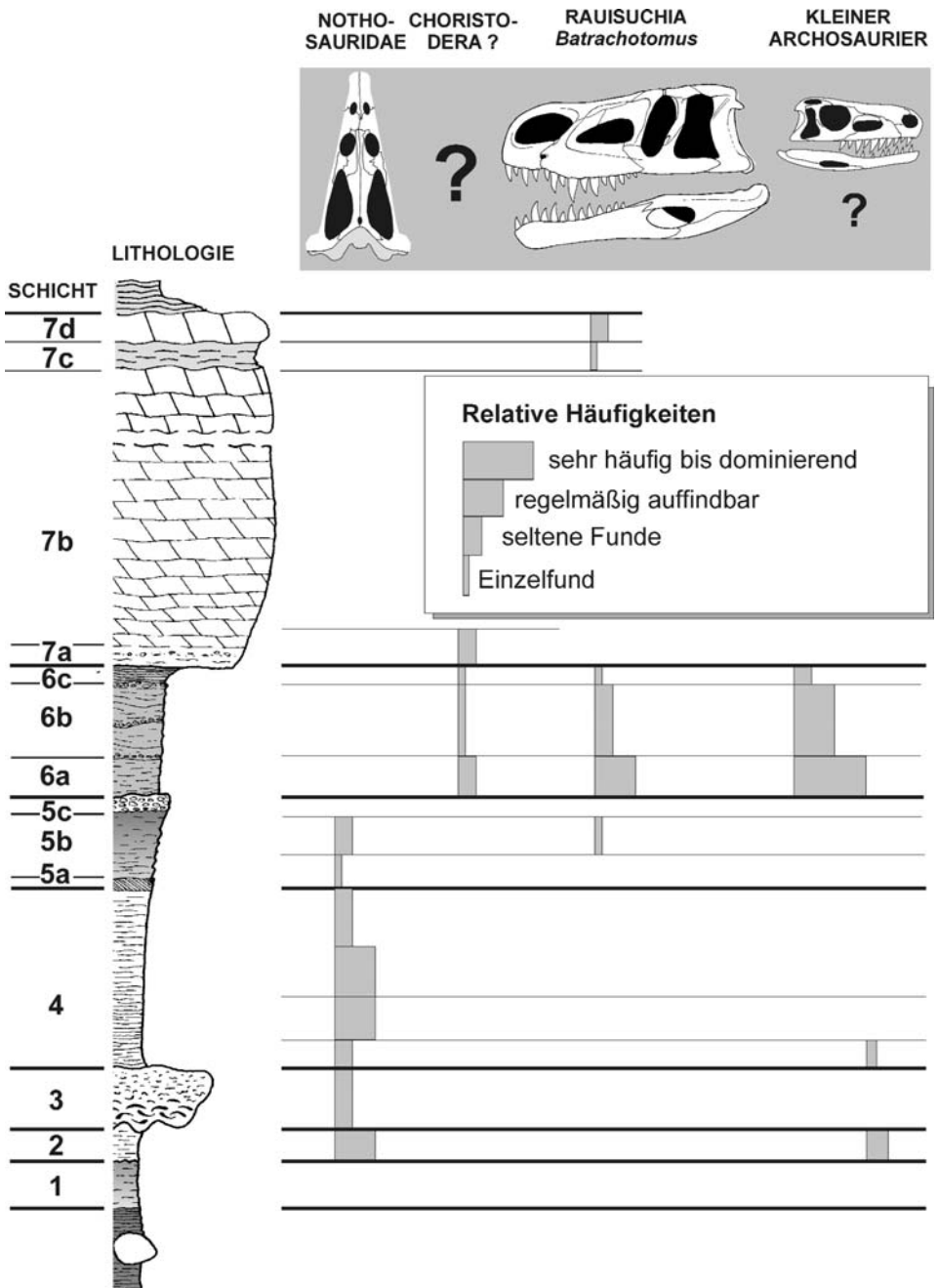


Abb. 7. Relative Fundhäufigkeiten verschiedener Reptilien in den Unteren Grauen Mergeln und Anophora-Dolomiten im Steinbruch SCHUMANN. Siehe Angaben in Abb. 6.

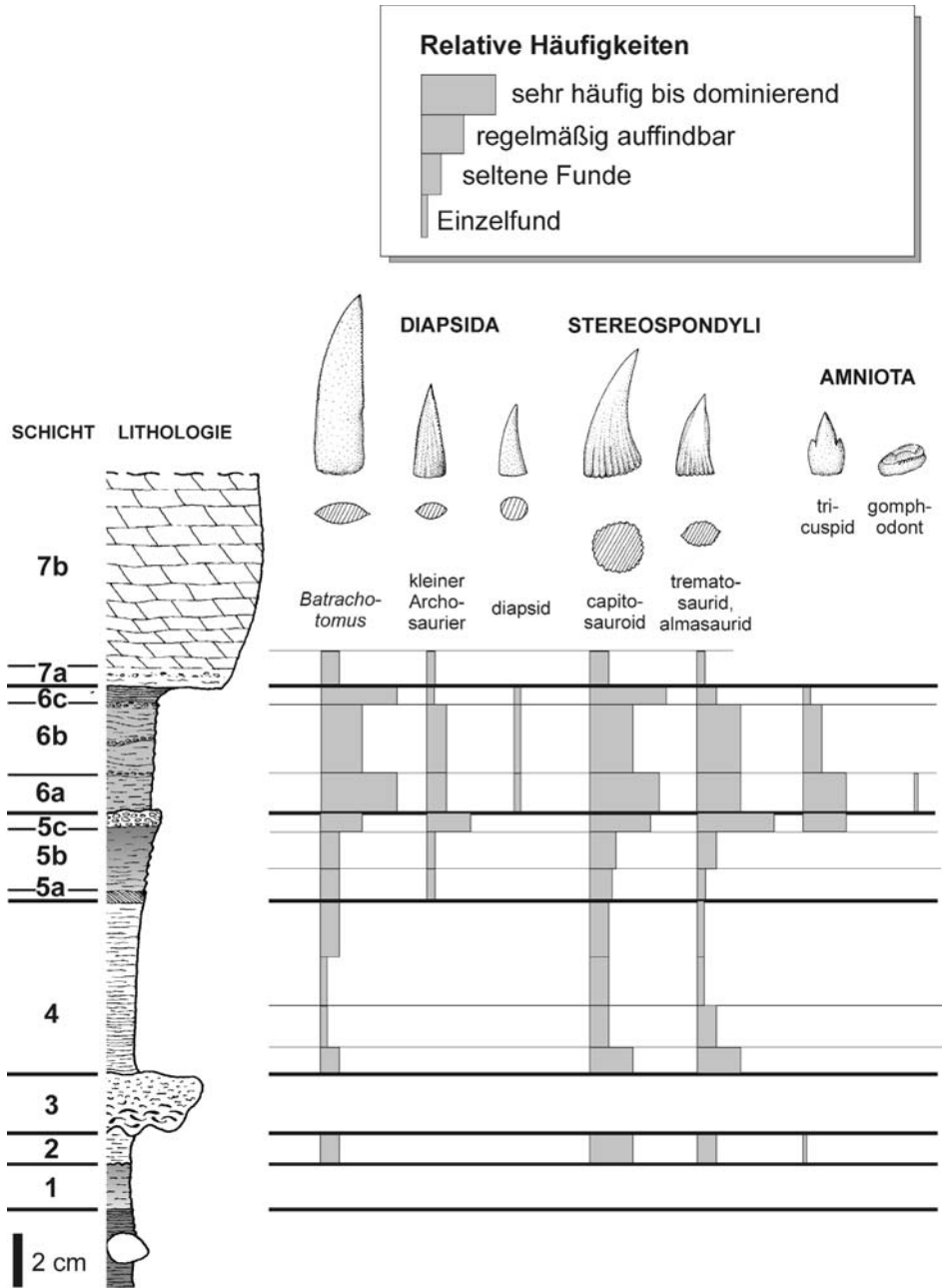


Abb. 8. Relative Fundhäufigkeiten verschiedener Tetrapoden-Zähne in den Unteren Grauen Mergeln und Anoplophora-Dolomiten im Steinbruch SCHUMANN. Siehe Angaben in Abb.6.

reits von WILD (1980) in Kupferzell-Bauersbach und bei Wolpertshausen nachgewiesen und später (WILD 1998) als von ursprünglichen Cynodontiern stammend gedeutet. Eine Verwechslung mit den tricuspiden Zähnen juveniler Exemplare des „prolacertiformen“ Diapsiden *Tanystropheus* kann aber zum gegenwärtigen Zeitpunkt nicht ganz ausgeschlossen werden. Es fehlen noch vergleichend-odontologische Studien unter Einbeziehung artikulierter Skelette. Ursprüngliche Pterosaurier können auch mehrspitzige Zahntypen tragen (etwa die Gattung *Eudimorphodon*), doch diese scheiden aufgrund beträchtlicher morphologischer Unterschiede aus. Stratigraphische Gründe (erstes Vorkommen im Nor) sprechen auch dagegen, obwohl das bei solchen Gruppen ein sehr unzuverlässiges Kriterium ist.

- *Cynodontia* indet. – Den gomphodonten Cynodontiern zuzuordnende Zähne mit Kauflächen und säugerähnlichen „Cingula“ sind aus der grauen Schicht (6) mit einem einzigen Exemplar nachgewiesen, was dem unermüdlichen Einsatz von A. LEHMKUHL zu verdanken ist. Wenige Exemplare dieses Zahntyps sind auch bei den Grabungen in Kupferzell-Bauersbach und Michelbach an der Bilz gefunden worden (R. WILD, mündl. Mitt. 1999).

5. Diskussion

Die bisher vorliegenden taphonomischen Befunde erlauben sicher keine abschließende Deutung der untersuchten Fossilfundstelle bei Vellberg. Vielmehr geben sie Hinweise, wo weitere, detailliertere Untersuchungen vonnöten sind und welchen Fragen man gezielter nachgehen sollte. Trägt man die bisherigen Beobachtungen zusammen, ergibt sich allerdings ein Bild, das bestehende Vorstellungen über die Lebensräume im Unterkeuper konkreter formulieren und kritischer diskutieren läßt.

5.1. Bonebeds

(Abb. 10)

Das Vorkommen von Bonebeds im strengen Sinne ist bisher nicht mit den reichen Tetrapoden-Lagerstätten des Unterkeupers in Verbindung gebracht worden. Immerhin aber haben HAGDORN & REIF (1988) die Wirbeltierlager der Unteren Grauen Mergel unter der Überschrift ‚Bonebeds‘ aufgelistet. Der Vertebratensand am Top von Schicht 5 ist zweifellos ein Bonebed im klassischen Sinne, das in vielen Zügen dem Grenzbonebed gleicht. Es ist sicher weniger komplex, als es lediglich eine – wenn auch variabel mächtige – Lage umfaßt.

Die Fauna dieses Bonebeds ist verschieden von der des Grenzbonebeds und jener der Muschelkalk-Bonebeds, vor allem durch den Gehalt an terrestrischen Gruppen (Rauisuchier, kleine Archosaurier, Cynodontier, diverse Amphibien). Damit allein läßt sich aber wenig anfangen, solange taphonomische Befunde und letztlich die Genese der Fossilager unberücksichtigt bleiben. Eine Ausnahme mögen Ostrakoden und Characeen-Oogonien bilden, die von URLICHS (1982) zur Interpretation bestimmter Abschnitte des Unterkeuper-Profiles herangezogen wurden. Eine entsprechende Bearbeitung der Proben aus dem SCHUMANN’schen Steinbruch bleibt einer späteren Untersuchung vorbehalten.

Entscheidend ist die getrennte Analyse des eigentlichen Vertebratensandes und seiner Oberfläche, sowie der hangenden und liegenden, fossilreichen Lagen. Ähnlich der Situation in der Beckenrandfazies des Grenzbonebeds (REIF 1971) ist es bemer-

kenswert, daß die Oberfläche des hier untersuchten Bonebeds eine von der des Vertebratensandes verschiedene Fauna beherbergt, in der außerdem deutlich weniger umgelagerte Knochen vorkommen und für die sich zahlreiche Hinweise auf die rasche Einbettung von am Ort oder in unmittelbarer Nähe zerfallenen Skeletten finden lassen.

Interpretation. – Die knochenreiche Oberfläche des Bonebeds wurde anscheinend rasch mit einem tonigen Leientuch versiegelt, das mehrere Zentimeter Mächtigkeit annehmen kann. Anders läßt sich nicht erklären, wieso Knochen und vertikal stehende thekodonte Zähne auf der Bonebedoberfläche bis tief in die Schichten 6 und 7 hineinragen können. Das bedeutet wohl, daß nicht nur Schicht 6, sondern auch zumindest die mergelige Basis der Anoplophora-Dolomite verhältnismäßig schnell abgelagert wurde. Daraus läßt sich ferner ableiten, daß die Grenzfläche zwischen Unteren Grauen Mergeln und Anoplophora-Dolomiten keinen scharfen Schnitt im Sedimentationsregime bedeutet. Die für die Genese der Anoplophora-Dolomite vermutete Transgression (AIGNER & BACHMANN 1990) kann also nur sehr allmählich erfolgt sein. Eine erosive Untergrenze fehlt ja, der Übergang von den grauen Tonsteinen in die braunen Mergel und Dolomite ist kontinuierlich.

Die Bonebeds im Oberen Muschelkalk und das Grenzbonebed werden seit AIGNER (1985) und REIF (1985) als Sturmablagerungen gedeutet. Geringe Nettosedimentationsraten und die Bildung von Vertebratensand sind dafür die Hauptargumente (HAGDORN & REIF 1988). Beides kennzeichnet auch das Bonebed der Schicht 5. Eine Beobachtung, die auch in anderen Bonebeds gemacht wird, ist das Auftreten von unzerbrochenen und nicht abgeriebenen Knochen mitten im und vor allem am Top des Vertebratensandes. Sie werden als Anzeiger für ein einziges Sturmereignis gedeutet, in dessen Verlauf frisch abgeseigerte Wirbeltierknochen in das Sturmsediment miteingeschlossen wurden.

5.2. Autochthone Wirbeltierlagerstätten

(Abb. 10)

Die Befunde aus den Schichten 5 und 6 sowie aus dem Top von Schicht 7 lassen vermuten, daß die meisten darin enthaltenen Wirbeltierreste vor ihrer Einbettung nicht umgelagert wurden. Es gibt zwar durchaus Knochen und Zähne mit glatten Bruchkanten, doch sind diese weit seltener als auf der Oberfläche des Bonebeds oben in Schicht 5 oder in den Schichten 2–4. Auch wenn der Artikulationsgrad in diesen Lagen lateral schwankt, ist er doch regelmäßig höher als in allen anderen Schichten. In folgenden Horizonten wurden artikulierte bis disartikulierte Skelettreste gefunden:

1. – Etwa in der Mitte der Schicht 5, deutlich unterhalb des Bonebeds, bevorzugt in dunkelbraunem, ungeschichtetem Tonstein bis Mergel. Es fanden sich Skelettreste von *Gerrothorax*, *Plagiosuchus*, *Mastodonsaurus* und *Nothosaurus*, sowie Schädelreste von Trematosauriden. Skelettreste stammen also überwiegend von aquatischen Tetrapoden, allerdings wurde 1985 auch ein Skelettrest von dem Rauisuchier *Batrachotomus* gefunden. Auffallend ist, daß diese braune Schicht kaum Schuppen enthält und daß sich um die artikulierte Skelettreste üblicherweise nur vereinzelt fremde Knochen scharen, ganz im Gegensatz zu Schicht 6. Das spricht für relativ ruhige Sedimentationsbedingungen und geringe oder gar keine Aufarbeitung. Präfossilisation ist in Schicht 5 bisher nicht nachgewiesen. Ein etwa 60 cm langer Schädel von *Mastodonsaurus* wurde auf dem Dach liegend angetroffen, die höchst wahrscheinlich

dazu gehörenden Unterkieferäste fanden sich etwa zwei Meter südlich vor der Schnauzenspitze in überkreuztem, also leicht disloziertem Zustand. Einzelne kleinere Randzähne und die meisten Fangzähne waren aus dem Kiefer herausgelöst und wenige Zentimeter in gleicher Richtung verdriftet worden. All das bezeugt eine Strömung in südlicher Richtung, die aber nicht ausreichte, um das Skelett völlig aufzulösen. Grundsätzlich ähnliche Befunde liegen von *Nothosaurus*, *Gerrothorax* und *Plagiosuchus* vor. Diese Vergesellschaftung bezeugt, dass Sauropterygier und Stegocephalen im Oberen Lettenkeuper in denselben Ablagerungsräumen zu finden sind, wenn auch die Häufigkeit der marinen Reptilien sehr eingeschränkt ist. Die Vergesellschaftung von mehr oder weniger artikuliert erhaltenen terrestrischen und marinen Tetrapoden kann eigentlich nur bedeuten, dass *Nothosaurus* auch in flache, sehr küstennahe Bereiche vorgedrungen ist.

2. – Im unteren Drittel der Schicht 6, bevorzugt entlang einer einzigen Schichtfläche, die auffällig stark mit Limonit angereichert ist. Die meisten Skelettreste liegen in lockerem Verband vor, es kommen artikulierte Reste von *Mastodonsaurus*, *Kupferzellia* und dem Trematosauriden vor. Die Skelettreste bilden lose Nester von mehreren Dezimetern bis wenigen Metern Durchmesser. In diesen Ansammlungen haben sich zahlreiche isolierte Knochen angereichert, die oft präfossilisiert waren. Am häufigsten sind planare Knochen von Amphibien und Osteoderme von kleinen Archosauriern. In besonders großen Nestern konzentrieren sich zudem abgerollte Wirbelkörper und große Fangzähne von Stegocephalen, insbesondere von *Mastodonsaurus*. Die knochenreichen Schichten enthalten zahllose Schuppen und kleine Zähne, darunter tricuspidale Zahnchen. Dies spricht für höhere Wasserenergie als in Schicht 5, allerdings handelt es sich nicht um einen Vertebratensand im strengen Sinne. Neben den phosphatischen Komponenten treten nämlich immer wieder Muscheln der Art *Unionites brevis* auf.

3. – Im oberen Drittel der Schicht 6 und ganz besonders an der Grenzfläche zwischen den Schichten 6 und 7, finden sich vereinzelt Schädel von *Mastodonsaurus* in verschiedenster Größe sowie selten Skelette von Almasauriden, Trematosauriden und dem Rausuchier *Batrachotomus*. Ähnlich wie im letzten Fall kann diese Lage örtlich reich an Schuppen und Zähnen sein, insbesondere Fangzähnen von Amphibien und großen thekodonten Zahnkronen. Es sind also ähnliche Ablagerungsverhältnisse wie im unteren Drittel der Schicht 6 anzunehmen. Stellenweise, aber viel begrenzter als am Top von Schicht 5, treten am Top der fundreichen Schicht Bonebeds auf.

4. – Im oberen Drittel von Schicht 7 schaltet sich eine mergelige, schlecht geschichtete Lage mit Schill und Knochensplintern ein, die nesterweise *Mastodonsaurus*-Reste enthält. 1998 wurde darin ein teilweise zusammenhängendes Skelett von *Mastodonsaurus* gefunden.

5. – An der Grenzfläche zwischen Schicht 7d und den darüberliegenden Mergeln, also im unteren Drittel der Anoplophora-Dolomite, finden sich regelmäßig, aber nicht häufig Skelettreste von *Batrachotomus* und *Mastodonsaurus*. Die meisten Funde waren nach Aussage der Finder disloziert, aber noch soweit im Verband, daß man von individuellen Skeletten sprechen kann. Hervorzuheben ist, daß Schuppen und Zähne anders als in Schicht 6 nicht häufiger um Skelettreste konzentriert gefunden werden als andernorts; insgesamt sind diese viel seltener als in den liegenden Horizonten. Überhaupt fehlen besonders ausgewiesene, schuppenreiche Lagen gänzlich. Es handelt sich also damit um einen von den meisten anderen Wirbeltier-führenden

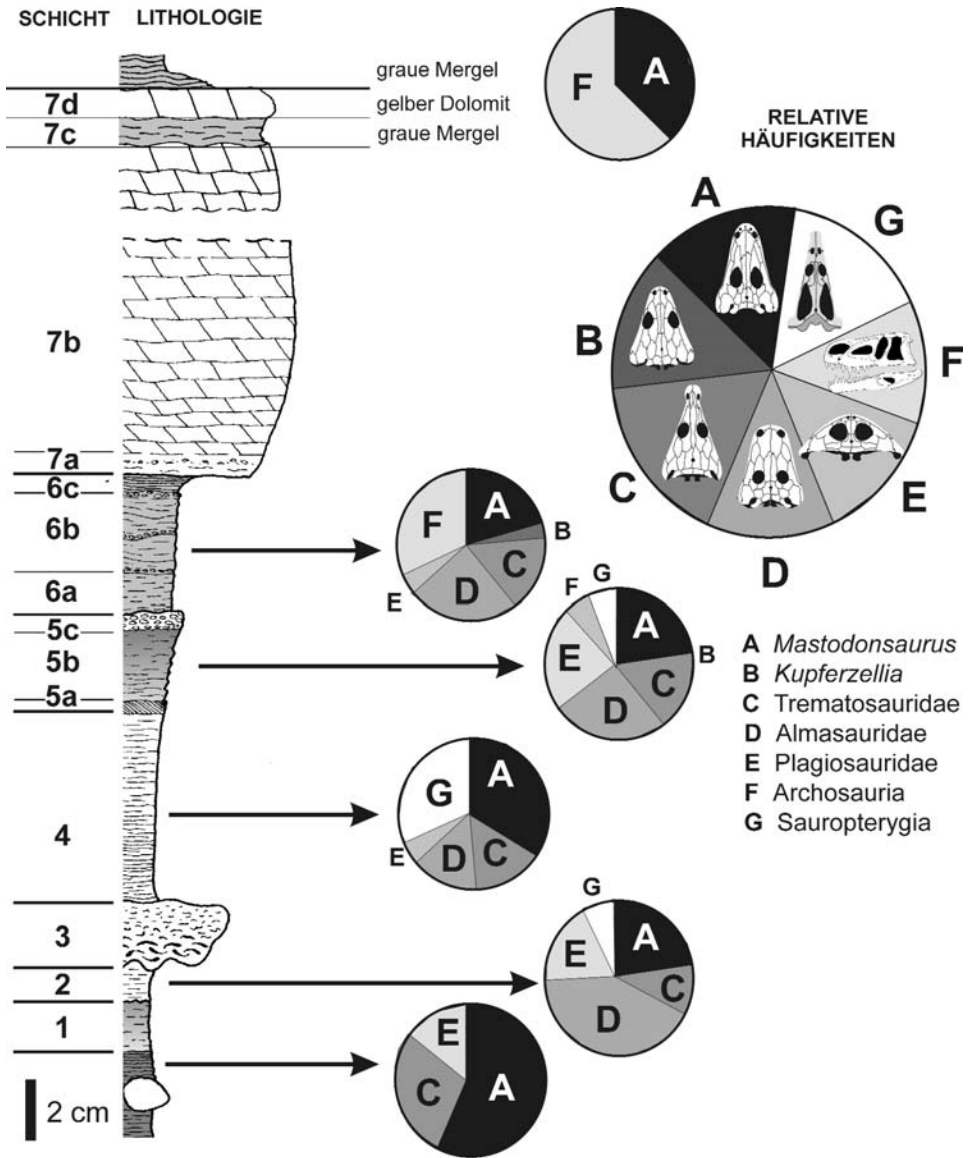


Abb. 9. Relative Häufigkeiten der wichtigsten Wirbeltiergruppen in den Unteren Grauen Mergeln und Anoplophora-Dolomiten im Steinbruch SCHUMANN. Berücksichtigt sind nur Skelettreste und frisch abgelagerte Knochen; umgelagerte Knochen und Einzelzähne wurden von der Erhebung ausgeschlossen.

Schichten deutlich verschiedenen Lagerstättentyp, der sich durch das Vorkommen von Skelettresten auszeichnet. Das Fehlen von marinen Reptilien, vor allem Nothosauriden, ist bemerkenswert. Diese müßte man eigentlich erwarten, wenn die Deutung der Dolomite als Absatz transgressiver Phasen zutreffend wäre. Am ehesten ähnelt dieses Vorkommen dem der braunen Tonmergel innerhalb der Schicht 5, ist aber artenärmer und noch deutlicher auf Nester beschränkt.

Interpretation. – Den fünf aufgelisteten skelettführenden Schichten ist gemeinsam, daß in ihnen regelmäßig zusammenhängende Wirbeltierreste auftreten, die keiner stärkeren Strömung und wohl keinem längeren Antransport ausgesetzt waren. Diese Lagen bilden im Gesamtpaket der Unteren Grauen Mergel klar die Ausnahme, und sind jeweils auf wenige Zentimeter dünne Horizonte beschränkt. Dazwischen dominieren Sedimente mit Wirbeltierresten, die unter deutlich höherer Wasserenergie zur Ablagerung gekommen und viel fragmentarischer sind.

Zahlreicher als ihre Gemeinsamkeiten sind allerdings die Unterschiede zwischen den skelettführenden Horizonten. Schicht 5 beherbergt das breiteste Artenspektrum, das von Nothosauriden bis hin zu terrestrischen Rauisuchiern reicht. Erstere müssen vom Meer her in den Ablagerungsraum gelangt sein, letztere können nur über Flußeintrag eingeschwemmt worden sein. Die Lebensräume dieser beiden Gruppen waren also sicher benachbart, wenn auch nicht deckungsgleich. Den skelettführenden Horizonten von Schicht 6 fehlen Nothosauriden fast gänzlich (nur weit verdriftbare Zahnkronen sind nachgewiesen) und der Anteil an Plagiosauriern ist geringer; artikulierte Reste fehlen von beiden Gruppen. Das Artenspektrum der anderen Amphibien ist um die Almasauriden bereichert und scheint differenzierter zu sein, als in Schicht 5, was dafür spricht, daß man dem Lebensraum dieser Arten in Schicht 6 näher ist als in Schicht 5. Neben *Mastodonsaurus* treten zwei kleinere Steospondylen in fast gleicher Häufigkeit auf, *Kupferzellia* und der neue Trematosauride. Die Almasauriden sind zwar seltener, aber regelmäßig in Einzelresten auffindbar; vermutlich sind ihre Knochen in der unteren skelettführenden Lage von Schicht 6 allochthon, während aus der oberen Lage zwei Skelettreste und ein kompletter Schädel bekannt sind, was für größere Nähe zum eigentlichem Lebensraum spricht.

5.3. Allochthone Wirbeltierlagerstätten

(Abb.10)

Das Fehlen von Skeletten sowie der fragmentarische und abgerollte Zustand der Knochen deuten auf eine weitere Verfrachtung der Skelettelemente hin. Der relativ kleinen Anzahl größerer Schädelreste (Basis der Schichten 4 und 5) steht eine große Zahl an zerbrochenen Einzelknochen gegenüber, die bei ihrer Einbettung völlig aus dem Skelettverband herausgelöst waren. Es besteht also ein grundsätzlicher Unterschied zu den Lagen der Schichten 5, 6 und 7, in denen Skelettreste und gut erhaltene Schädel gefunden wurden. Andererseits deutet das Fehlen von Vertebratensanden auf eine im Vergleich zu den Bonebeds der Schichten 5 und 6 geringere Wasserenergie hin. Der relativ hohe Anteil an Zähnen in vielen Lagen der Schichten 2, 4 und 5 bezeugt, daß vor allem widerstandsfähige Reste verfrachtet wurden. Es finden sich noch andere Hinweise auf eine fortgeschrittene Frachtsonderung: es häufen sich meist entweder plattige oder zylindrische Knochenbruchstücke auf einer Fläche, wobei beispielsweise Claviculae unterschiedlichster Arten nebeneinander liegen. Grundsätzlich lassen sich zwei verschiedene allochthon gebildete Horizonte mit reicher Wirbeltierfauna erfassen.

1. – In Schicht 2, meist konzentriert auf deren Top, häufen sich *Acrodus*-Zähne und kleine Knochenbruchstücke von Amphibien. Plagiosaurier (vor allem Osteoderme von *Gerrothorax*) sind fast ebenso häufig wie langschnäuzige Stegocephalen. Auffallend ist, daß große Knochen von *Mastodonsaurus* fehlen, während immer wieder isolierte Reste kleinerer Individuen auftreten. Viel häufiger sind allerdings plattige Knochen von *Kupferzellia* und dem neuen Trematosauriden, vorzugsweise

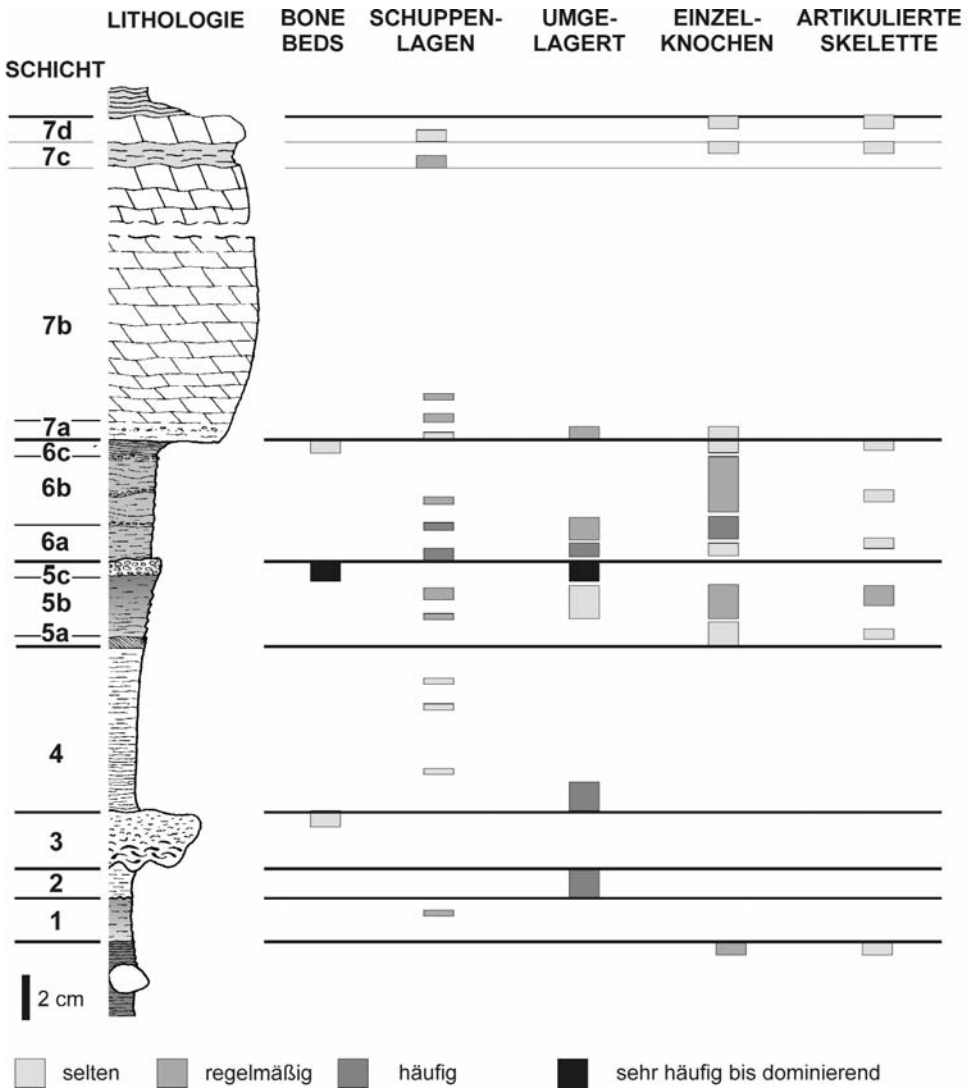


Abb. 10. Artikulationsgrad und Zustand von Wirbeltierresten in den wirbeltierreichen Schichten der Unteren Grauen Mergel und Anoplophora-Dolomite im Steinbruch SCHUMANN.

Claviciulae, Interclavicae, und planare Schädelknochen. Wirbelkörper und andere zylindrische Elemente sind selten, kommen aber vor und sind dann stark abgeschliffen. Diese Befunde bezeugen längeren Transport von Knochen und eine ausgeprägte Frachtsonderung nach hydrodynamischen Gemeinsamkeiten.

Zwei weitere Befunde sind hier von Bedeutung: erstens finden sich vorzugsweise leichte Knochen, die weit verfrachtet werden konnten. Dies sind entweder kleine zylindrische oder beliebig große planare Knochen von den relativ schwach verknöcherten Amphibien *Kupferzellia* und dem Trematosauriden, sowie kleine, leichte Osteoderme von *Gerrothorax*. Viel dickere und damit schwerere Knochen haben

(gemessen an gleich großen Individuen) *Mastodonsaurus* und *Plagiosuchus*. Von diesen finden sich also nur die leichtesten Elemente verhältnismäßig kleiner Exemplare. Ein zweiter Befund ist, daß Osteoderme von kleinen Archosauriern, die generell seltener sind als in Schicht 6, stets starken Abrieb zeigen. Dies spricht für weiten Antransport und damit größere Entfernung vom Land.

2. – In Schicht 6 findet sich eine hohe Konzentration von isolierten Knochen in allen Größenklassen und Vollständigkeitsgraden. Die meisten der größeren Knochen sind fragmentarisch. Die Bruchflächen sind oft glatt und sprechen für Präfossilisation, gleiches gilt für Zähne und Koprolithen; es treten allerdings auch zahlreiche große Knochen mit gesplitterten, also frischen Bruchflächen, auf. Im Unterschied zu Schicht 2 ist Abrieb makroskopisch nicht zu beobachten. Auffällig ist der Reichtum an hervorragend erhaltenen Osteodermen kleiner Archosaurier und das Vorkommen wahrscheinlich zugehöriger Rumpf- und Schwanzwirbel, deren gut erhaltene zerbrechliche Fortsätze für kurze Transportwege und eine nicht allzu hohe Wasserenergie sprechen. Die Amphibienfauna ist etwas diverser als in Schicht 2 und die Erhaltung ist generell besser, auch wenn viele der Einzelknochen präfossilisiert sind. Die Knochen finden sich entweder in größeren nestartigen Ansammlungen bunt durcheinander gewürfelt (d. h. sowohl taxonomisch als auch ihre Form und ihr Gewicht betreffend). In randlichen Bereichen finden sich vorzugsweise kleinere zylindrische Knochen oder spezifisch leichte Knochenplatten. Diese Befunde bezeugen eine gewisse Frachtsonderung, die aber nicht sehr weit fortgeschritten sein kann.

Interpretation. – Die heterogene Fauna und die ausgeprägte Frachtsonderung lassen darauf schließen, daß die erwähnten Schichten allochthone Fossilagerstätten darstellen. Eine echte Anreicherung durch wiederholte Aufarbeitung scheidet aus, was durch mehrere Lagen, in denen vollständige und unversehrte Bivalven (*Unionites*, *Bakevellia*) vorkommen, unterstrichen wird. Andererseits bezeugt die Häufigkeit vollständiger Wirbel und Rippen von Nothosauriden, daß der Ablagerungsraum sich im marinen Milieu befunden hat. Das Vorkommen von *Mastodonsaurus*, Trematosauriden und *Kupferzellia* ist leider nicht sehr aufschlußreich, da diese Reste häufig präfossilisiert sind und außerdem hinsichtlich des Lebensraums keine eindeutige Aussage zulassen. Osteoderme kleiner Archosaurier sind seltener als in der hangenden Schicht 6 und durch längeren Transport stark abgeschliffen; die Skulptur ist oft randlich völlig abgefräst.

Je nach Karbonatgehalt und Glaukonitführung läßt sich auf flachere oder tiefere Bereiche einer von der Küste nicht allzu fernen Lagune oder eines Ästuars schließen. Eine Barriere für marin gebundene Arten wie etwa *Nothosaurus* ist auszuschließen. [Der oft getroffene Vergleich von Nothosauriden mit Robben ist problematisch, da jene kein Ellbogengelenk besitzen, das den Landgang und damit die Überwindung von Barrieren ermöglicht hätte. Die funktionsmorphologischen Ergebnisse von SCHMIDT (1985) sind meines Erachtens fragwürdig und verdienen eine sorgfältige Neuuntersuchung.]

Hält man sich die Skelettanatomie von *Nothosaurus* vor Augen, ist also kaum anzunehmen, daß die untersuchten Sedimente in abgetrennten brackischen Seen oder Residualsümpfen entstanden sind. Das wird auch durch das Fehlen eindeutiger Anzeiger für Bodenbildung in diesen Horizonten, also etwa Trockenrisse, Calichebildung oder Wurzelhorizonte, bestätigt. Es kommen vielmehr eher größere lagunäre oder ästuarische Lebensräume in Betracht, was von neueren Untersuchungen bestätigt wird (PÖPPELREITER 1999). Für ein Verständnis des Ablagerungsraums im

süddeutschen Unterkeuper fehlen allerdings noch genauere Untersuchungen, die bestehende Widersprüche, vor allem in der Deutung des Hauptsandsteins, aufklären könnten (BEUTLER et al. 1999; PÖPPELREITER 1999).

In Kupferzell-Bauersbach wurden von R. WILD und M. URLICHS Trockenrisse nachgewiesen und photographisch dokumentiert (WILD 1980, und mündl. Mitteilung). Diese sind mit hangendem Sedimentmaterial verfüllt, in dem auch eine andere Wirbeltier-Fauna enthalten ist (URLICHS 1982). Dort fanden sich allerdings keinerlei Reste von *Nothosaurus*; diese Gattung trat nur in einem Karbonathorizont im Hangenden der Saurierschichten auf. WILD (1980) deutet die fundreichsten Schichten in Kupferzell als limnisch beeinflusste Randbecken, die vermutlich vom eigentlichen marinen Bereich abgetrennt waren.

6. Dank

Diese Arbeit wäre ohne die Unterstützung von Herrn Schumann, dem Besitzer des Steinbruchs, unmöglich gewesen. Seine Mitarbeiter leisteten vielfältige technische Hilfe, die bei der Bergung größerer Funde von großem Nutzen war. Den Leitern des DFG-Projektes „Lettenkeuper-Tetrapoden“ (WI 1856), Dr. R. Wild und Prof. J. A. Boy, danke ich für ihr Engagement und für zahlreiche Diskussionen. N. Adorf, A. Lehmkuhl, J. Wegele, A. Gottmann, S. Siegel, Dr. J. Weinstock ermöglichten mit großem Einsatz die Durchführung der Grabung, und für deren Freistellung bin ich Dr. R. Wild, Dr. M. Urlichs und Dr. R. Ziegler zu Dank verpflichtet. Die Bergung eines Skeletts im Gipsmantel wurde von P. Riederle vorgenommen, für dessen Bereitstellung ich Dr. E. Heizmann danke. Das Naturkundemuseum und die DFG übernahmen Teile der angefallenen Reisekosten. Das Landesdenkmalamt Baden-Württemberg erteilte auf Anfrage von Dr. Wild umgehend eine Grabungserlaubnis. Für fachliche Diskussionen bzw. Einsicht in Fundmaterial danke ich Dr. M. Warth, Dr. h.c. H. Hagdorn, W. Kugler und Dr. M. Weinert. Von meinen Tübinger Kollegen Dr. M. Maisch und Dipl.-Geol. A. Matzke erhielt ich einige wertvolle Hinweise. A. Bartholomä, T. Haubold, H. M. Salomon und F. Ullmann sorgten für technischen Beistand und gaben viele hilfreiche Hinweise. Die Durchsicht des Manuskriptes erledigten Dr. R. Wild und Dr. G. Bloos.

7. Literatur

- AIGNER, T., BACHMANN, G. & HAGDORN, H. (1990): Zyklische Stratigraphie und Ablagerungsbedingungen von Hauptmuschelkalk, Lettenkeuper und Gipskeuper in Nordost-Württemberg (Exkursion E am 19. April 1990). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., 72: 125–143; Stuttgart.
- AIGNER, T. & BACHMANN, G. (1992): Sequence stratigraphic framework of the German Triassic. – Sediment. Geol., 80: 115–135; Amsterdam.
- AUST, H. (1969): Lithologie, Geochemie und Paläontologie des Grenzbereiches Muschelkalk-Keuper in Franken. – Abh. naturwiss. Ver. Würzburg, 10: 3–155; Würzburg.
- BADER, E. (1936): Zur Stratigraphie und Bildungsgeschichte des Unteren Keupers zwischen Ostwürttemberg und Unterfranken. – Abh. geol. Landesunters. Bayer. Oberbergamt, 24: 1–72; München.
- BEUTLER, G., HAUSCHKE, N. & NITSCH, G. (1999): Faziesentwicklung des Keupers im Germanischen Becken. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias – Eine ganz andere Welt, pp. 129–174; München (Pfeil).
- BRUNNER, H. (1973): Stratigraphische und sedimentpetrographische Untersuchungen am Unteren Keuper (Lettenkeuper, Trias) im nördlichen Baden-Württemberg. – Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart, N.F., 70: 1–86; Stuttgart.
- (1977): Zur Stratigraphie und Sedimentpetrographie des unteren Keupers (Lettenkeuper, Trias) im nördlichen Baden-Württemberg. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., 59: 169–193; Stuttgart.
 - (1980): Zur Stratigraphie des unteren Keupers (Lettenkeuper, Trias) im nordwestlichen Baden-Württemberg. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., 62: 207–216; Stuttgart.
 - (1995): Geologie und Tektonik im Bereich der Vellberger Störungzone (GK 25: Blatt 6925 Obersontheim). – Jber. oberrhein. geol. Ver., N. F., 80: 483–516; Stuttgart.

- BRUNNER, H. & BRUDER, J. (1981): Standardprofile des Unteren Keupers (Lettenkeuper; Trias) im nördlichen Baden-Württemberg. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., 72: 125–143; Stuttgart.
- FRAAS, E. (1889): Die Labyrinthodonten der schwäbischen Trias. – *Palaeontographica*, 36: 1–158; Stuttgart.
- (1896): Die schwäbischen Trias-Saurier. 18 pp.; Stuttgart (Schweizerbart).
 - (1913): Neue Labyrinthodonten aus der schwäbischen Trias. – *Palaeontographica*, 60: 275–294; Stuttgart.
- FRANK, M. (1928): Zur Stratigraphie und Bildungsgeschichte der Lettenkohle zwischen Süd-württemberg und dem Kettenjura. – Cbl. Min. Geol. Paläont., 1928: 465–473, 481–497; Stuttgart.
- GOWER, D. J. (1999): The cranial and mandibular osteology of a new raurisuchian archosaur from the Middle Triassic of southern Germany. – *Stuttgarter Beitr. Naturkd.*, B, 280: 1–49; Stuttgart.
- GROSSMANN, F. (2001): *Nothosaurus* aus dem Lettenkeuper. – Diplarb. Univ. Tübingen.
- HAGDORN, H. (1980): Saurierreste aus dem Lettenkeuper im Landkreis Schwäbisch Hall (I). – *Der Haalquell*, 32: 21–23; Schwäbisch Hall.
- (1988): Der Lettenkeuper von Gaildorf. – In: WEIDERT, K. (Hrsg.): *Klassische Fundstellen der Paläontologie*, 1: 54–61; Korb (Goldschneck).
- HAGDORN, H. & REIF, W.-E. (1988): “Die Knochenbreccie von Crailsheim“ und weitere Mitteltrias-Bonebeds in Nordost-Württemberg – Alte und neue Deutungen. – In: HAGDORN, H. (Hrsg.): *Neue Forschungen zur Erdgeschichte von Crailsheim*, S. 116–143; Stuttgart (Goldschneck).
- HUENE, F. v. (1907-08): Die Dinosaurier der europäischen Triasformation. – *Geol. u. paläont. Abh., Suppl. vol. I*.
- (1922): Beiträge zur Kenntnis der Organisation einiger Stegocephalen der schwäbischen Trias. – *Acta zool.*, 3: 395–460; Stockholm.
- JAEGER, G. F. (1824): De Ichthyosauri sive Proteosauri fossilis speciminibus in Agro Bollensi in Würtembergia repertis. 14 S., 1 pl.; Stuttgart (Cotta).
- (1828): Über die fossile [sic] Reptilien, welche in Württemberg aufgefunden worden sind. 48 S., 6 Taf.; Stuttgart (Metzler).
- KLINGLER, K. (1914): Die Lettenkohle im westlichen Württemberg. – *Prüfungsarb. Württ. wiss. Staatsexamen*; Tübingen.
- KREBS, B. (1965): *Ticinosuchus ferox* nov. gen. nov. sp. Ein neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio. – *Schweiz. paläont. Abh.*, 81: 1–140; Basel.
- MEYER, H. v. (1847–55): Zur Fauna der Vorwelt. Die Saurier des Muschelkalks mit Rücksicht auf die Saurier aus buntem Sandstein und Keuper. 167 S.; Frankfurt (Keller).
- MEYER, H. v. & PLIENINGER, TH. (1844): Beiträge zur Paläontologie Württembergs, enthaltend die fossilen Wirbelthierreste aus den Triasgebilden mit besonderer Rücksicht auf die Labyrinthodonten des Keupers. 132 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- MUNDLOS, R. & WEGELE, J. G. (1978): Die Kupferzeller Sauriergrabung, 14. März bis 3. Juni 1977. Ein Report. – *Aufschluß*, 29: 13–19; Heidelberg.
- PATZELT, J. (1964): Lithologische und paläogeographische Untersuchungen im unteren Keuper Süddeutschlands. – *Erlanger geol. Abh.*, 52: 1–30; Erlangen.
- PÖPPELREITER, M. (1999): Controls on epeiric successions exemplified with the mixed siliclastic-carbonate Lower Keuper (Ladinian, German Basin). – *Tübinger geowiss. Arb.*, A 51: 1–116; Tübingen.
- PROSI, A. (1922): Beiträge zur Kenntnis der Lettenkohle und des untersten Gipskeupers in Schwaben. – *Diss. Univ. Tübingen*; Tübingen.
- QUENSTEDT, F. A. (1880): Begleitworte zur Geognostischen Specialkarte von Württemberg, Atlasblatt Hall. 40 pp.; Stuttgart.
- REIF, W.-E. (1971): Zur Genese des Muschelkalk-Keuper-Grenzbonebeds in Südwestdeutschland. – *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, 139: 369–404; Stuttgart.
- (1982): Muschelkalk/Keuper bone-beds (Middle Triassic, SW-Germany) – storm condensation in a regressive cycle. – In: EINSELE, G. & SEILACHER, A. (Hrsg.): *Cyclic and Event Stratification*, S. 299–325; Berlin (Springer).
- RIEPEL, O. & WILD, R. (1996): A revision of the genus *Nothosaurus* (Reptilia: Sauropterygia) from the Germanic Triassic, with comments on the status of *Conchiosaurus clavatus*. – *Fieldiana*, 34: 1–82; Chicago.

- SCHMIDT, M. (1928): Die Lebewelt unserer Trias. 461 pp.; Öhringen (Rau).
- (1931): Labyrinthodonten und Reptilien aus den Thüringischen Lettenkohleschichten. – Geol.-paläont. Abh., **18**: 229–276; Berlin.
- SCHOCH, R. R. (1997): A new capitosaur amphibian from the Upper Lettenkeuper (Triassic: Ladinian) of Kupferzell (Southern Germany). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **203**: 239–272; Stuttgart.
- (1999): Comparative osteology of *Mastodonsaurus giganteus* (JAEGER, 1828) from the Middle Triassic (Lettenkeuper: Longobardian) of Germany (Baden-Württemberg, Bayern, Thüringen). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **278**: 1–49; Stuttgart.
 - (2000): The stapes of *Mastodonsaurus giganteus* (JAEGER, 1828) – structure, articulation, ontogeny, and functional implications. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **215**: 177–200; Stuttgart.
 - (2002): A new trematosaurid amphibian from the Middle Triassic (Unterkeuper: Upper Ladinian) of Germany. – Stuttgarter Beitr. Naturkde.; Stuttgart. – [Im Druck]
- SCHOCH, R. R. & WERNEBURG, R. 1998. The Triassic labyrinthodonts from Germany. – Zentralbl. Geol. Paläont., **3**, 1998: 629–650; Stuttgart.
- SCHOCH, R. R. & WILD, R. (1999): Die Saurier von Kupferzell – Der gegenwärtige Forschungsstand. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias – Eine ganz andere Welt, S. 409–418; München (Pfeil).
- SCHOCH, R. R. & MILNER, A. R. (2000): Stereospondyli. – In: WELLNHOFER, P. (Hrsg.): Handbuch der Paläoherpétologie. 203 S.; München (Pfeil).
- SCHULTZE, H.-P. (1981): Das Schädeldach eines ceratodontiden Lungenfisches aus der Trias Süddeutschlands (Dipnoi, Pisces). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **70**: 1–31; Stuttgart.
- SCHWARZ, H. U. (1970): Zur Sedimentologie und Fazies des Unteren Muschelkalks in Südwestdeutschland und angrenzenden Gebieten. Diss. Univ. Tübingen, 297 pp.; Tübingen.
- SEEGIS, D. (1999): Die Wirbellosen-Fauna des Keupers: Zusammensetzung und ökologische Aussagemöglichkeiten. – In: HAUSCHKE, N. & WILDE, V. (Hrsg.): Trias – Eine ganz andere Welt, S. 371–382; München (Pfeil).
- URLICHS, M. (1982): Zur Stratigraphie des Lettenkeupers (Trias) bei Schwäbisch Hall (Baden-Württemberg). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **64**: 213–224; Stuttgart.
- WAGNER, G. (1913): Beiträge zur Stratigraphie und Bildungsgeschichte des Oberen Hauptmuschelkalks und der Unteren Lettenkohle in Franken. – Geol. Paläont. Abh., N. F., **12**: 275–452; Jena.
- WALKER, D. A. (1961): Triassic reptiles from the Elgin area: *Stagonolepis*, *Dasygnathus* and their allies. – Philos. Trans. roy. Soc. London, B, **244**: 103–204; London.
- WARTH, M. (1982): Vorkommen von *Spirorbis* (Annelida, Polychaeta) im Lettenkeuper (Unterkeuper, Obere Trias) von Nordwürttemberg. – Jh. Ges. Naturkde. Würt., **137**: 87–98; Stuttgart.
- WEBER, H. (1996): Zur Geschichte des württembergischen Vitriolbergbaus. – Aufschluß, **47**: 49–68; Heidelberg.
- WEIGELT, J. (1930): Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung. 3. Aufl. 288 S.; Bad Vilbel (Berger). – [Nachdruck]
- WILD, R. (1973): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXIII. *Tanystropheus longobardicus* (BASSANI). (Neue Ergebnisse). – Schweiz. paläont. Abh., **95**: 1–163; Basel.
- (1980): The fossil deposits of Kupferzell, southwest Germany. – Mesozoic Vertebr. Life, **1**: 15–18; San Diego.
 - (1998): Zwischen Land und Meer – Saurier der Keuperzeit. – In: HEIZMANN, E. P. J. (Hrsg.): Vom Schwarzwald zum Ries, S. 57–66; München (Pfeil).
- YATES, A. M. & WARREN, A. A. (2000): The phylogeny of the 'higher' temnospondyls (Vertebrata: Choanata) and its implications for the monophyly and origins of the Stereospondyli. – Zool. J. Linn. Soc. London, **128**: 77–121; London.
- ZELLER, F. (1908): Beiträge zur Kenntnis der Lettenkohle und des Keupers in Schwaben. – N. Jb. Min. Geol. Paläont., **25**: 1–125; Stuttgart.

Address of the author:

Dr. R. Schoch, Museum für Naturkunde, Humboldt-Universität Berlin, Invalidenstr. 43, D-10115 Berlin.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen