

# Zähne und Kieferreste der Gattung *Birgeria* (Osteichthyes, Actinopterygii) aus der ostalpinen Obertrias der Bergüner Stöcke (Kanton Graubünden, Schweiz)

Autor(en): **Bürgin, Toni / Furrer, Heinz**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Eclogae Geologicae Helvetiae**

Band (Jahr): **85 (1992)**

Heft 3: **Symposium on Swiss Molasse Basin**

PDF erstellt am: **21.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-167063>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

# Zähne und Kieferreste der Gattung *Birgeria* (Osteichthyes, Actinopterygii) aus der ostalpinen Obertrias der Bergüner Stöcke (Kanton Graubünden, Schweiz)

Von TONI BÜRGIN<sup>1)</sup> und HEINZ FURRER<sup>2)</sup>

## ABSTRACT

Three isolated parts of lower jaws and eight isolated teeth are described. They have been collected from Upper Triassic beds of Graubünden (Eastern Switzerland). The form and ornamentation of the isolated teeth are those of *Birgeria acuminata* (AGASSIZ 1843). Although less certain, the jaw fragments are classified as *Birgeria acuminata*, too. The best preserved specimen is a right side dentary which allows a partial reconstruction of the lower jaw.

## ZUSAMMENFASSUNG

Es werden drei einzelne Unterkieferteile und acht isolierte Zähne aus der Obertrias Graubündens beschrieben. Die isolierten Zähne lassen sich aufgrund der Form und der Ornamentierung grösstenteils dem Taxon *Birgeria acuminata* (AGASSIZ 1843) zuordnen. Obwohl weniger sicher in der Zuordnung, werden die Kieferreste dennoch als *Birgeria acuminata* klassifiziert. Das am besten erhaltene Fundstück, ein rechtsseitiges Dentale, erlaubt eine Teilrekonstruktion des Unterkiefers.

## RÉSUMÉ

Trois fragments de mandibule et huit dents isolées, trouvés dans le Trias supérieur du Canton des Grisons, sont décrits. La forme et l'ornementation des dents isolées correspondent à *Birgeria acuminata* (AGASSIZ 1843). La détermination des fragments de mandibule est moins sûre; même ils sont classifiés comme *Birgeria acuminata*. L'objet le plus complet, une partie droite de mandibule, permet une reconstruction partielle de la mâchoire inférieure.

## REASUNT

Trais parts isoladas da gianoschas suot e ot daints isolats our dal Trias superiur dal Grischun vegnan descrits. A man da la fuorma e dals ornamentals dals daints isolats as tratta dal taxon *Birgeria acuminata* (AGASSIZ 1843). Main sgüra es l'identificaziun dals fragmants da las gianoschas; els vegnan perqué classificchà provisoricamaing sco *Birgeria acuminata*. Il toc il plü bain preservà, üna part dretta da la daintadüra, permetta almain per part üna reconstrucziun da la gianoscha suot.

## 1. Einleitung

Im Rahmen von geologisch-stratigraphischen Untersuchungen in den ostalpinen Decken Graubündens (Furrer 1974, 1981; Rohrbach 1977), wurden in der Obertrias der Bergüner Stöcke – neben weiteren Wirbeltierresten (Duffin & Furrer 1981) – auch acht isolierte Zähne und drei Kieferfragmente gefunden, die sich vor allem aufgrund der Zahnmorphologie der Actinopterygier-Gattung *Birgeria* STENSIÖ 1919 zuordnen lassen. Funde dieser Gattung umfassten in der Schweiz bisher die teilweise vorzüglich erhaltenen Exemplare von *B. stensioei* ALDINGER 1931 aus der Mitteltrias des Monte San Giorgio

<sup>1)</sup> Hilwilerstrasse, Hellberg, CH-8626 Ottikon.

<sup>2)</sup> Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, Künstlergasse 16, CH-8006 Zürich.

(Aldinger 1931; Kuhn 1946; Schwarz 1970) sowie isolierte Zähne von *B. acuminata* (AGASSIZ 1843) aus dem Rhaet der Nordschweiz (Deecke 1926; Fischer et al. 1965).

Zweck der vorliegenden Arbeit ist, neben der reinen Beschreibung der neuen Funde, vor allem der Vergleich mit dem bislang raren Skelettmaterial von *B. acuminata* (Woodward 1889; Boni 1937; Savage & Large 1966).

Die unten beschriebenen Kieferfragmente wurden mit verdünnter Ameisensäure aus dem umgebenden Kalkgestein gelöst. Alle Stücke werden in der Sammlung des Paläontologischen Instituts und Museums der Universität Zürich (PIMUZ) aufbewahrt.

## 2. Fundorte und Stratigraphie

Die acht isolierten Zähne und die drei Kieferfragmente stammen alle aus der Kössen-Formation (Obertrias) der Bergüner Stöcke, der markanten Bergkette zwischen dem Oberhalbstein und dem Albulatal in Mittelbünden. Die Bergüner Stöcke sind Teil der Ela-Decke, die im Sinne von Trümpy (1980) zum Zentralostalpin gezählt wird. Eine geologische Übersichtskarte und ein stratigraphisches Profil finden sich in Duffin & Furrer (1981). Während die steilen Südwände der drei Gipfel Piz Mitgel, Corn da Tinizong und Piz Ela vom etwa 800 m mächtigen Hauptdolomit (Nor) aufgebaut werden, sind an den flacher gegen Norden abfallenden Graten ausgezeichnete Profile der Kössen-Formation (Nor-Rhaet) und der Allgäu-Formation (Lias-?Dogger) aufgeschlossen. Der besterhaltene Kieferrest PIMUZ A/I 2114 wurde 1974 von H. Furrer im Schutt der Valletta da Mitgel (768.250/165.850; Gemeinde Tiefencastel), die beiden anderen, tektonisch stärker deformierten Kiefernreste (PIMUZ A/I 2115 und 2116) sowie die acht isolierten Zähne (PIMUZ A/I 2117–24) 1976 von A. Rohrbach in der Schutthalde östlich des Fil da Stidier (771.900/165.700; Gemeinde Filisur) gefunden.

Die Kössen-Formation der Bergüner Stöcke ist etwa 200 m mächtig und besteht aus einer Wechsellagerung von dunklen Schiefertönen, Mergeln und tonigen, oft fossilreichen Kalken. Im unteren Teil (Alplihorn-Member) sind laminierte Siltsteine eingeschaltet. Im mittleren Teil (Schesaplana-Member) sind deutliche Zyklen ausgebildet (Furrer 1981): Die basalen schwarzen bis dunkelgrauen Schiefertöne gehen über in graue Mergel und tonige Kalke mit einer reichen Muschelfauna und intensiver Bioturbation (u. a. *Thalassinoides*). Darüber folgen Kalkoolithe und bioklastische Kalke, die von deutlich gebankten Korallen- und Brachiopodenkalken überlagert werden. Massige, hellgraue Kalke mit dickschaligen Muscheln (Megalodonten), benthischen Foraminiferen und Peloiden sowie gelblich anwitternde mikritische Dolomite mit stromatolithischen Lagen und Pseudomorphosen nach Gipskristallen bilden den Abschluss der mehrere Meter mächtigen Zyklen. Die Gesteine dieser regressiven ("shallowing upward"-) Zyklen sind oft intensiv bioturbiert und häufig von Schillbänken unterbrochen, die als Sturmbänke (Tempestite) gedeutet werden. Der obere Teil der Kössen-Formation in der Ela-Decke (Ramoz- und Mitgel-Member) besteht zum grössten Teil aus fossilarmen, massigen Kalk- und Dolomitbänken, die nur noch selten von Mergeln und bioklastischen Kalken unterbrochen werden.

Alle hier beschriebenen *Birgeria*-Reste wurden in Schutthalden gefunden, so dass deren genaue stratigraphische Position innerhalb der Kössen-Formation nicht bekannt ist. In den Profilen finden sich isolierte Wirbeltierreste in der ganzen Kössen-Formation: Neben häufigen Resten von Knorpelfischen (Hybodontiformes: Zähne und Flossensta-

cheln von Hybodontiden; Chimaeriformes: Zähne und Flossenstacheln von Myriacanthiden, Duffin & Furrer 1981) und Knochenfischen (Schuppen, Zähne und Gebissreste von Actinopterygiern) auch Zähne und Knochen diverser Reptilien (Ichthyosaurier, Placodontier und Phytosaurier). Besonders fossilreich ist die untere Kössen-Formation mit Konzentrationen isolierter, oft auch zerbrochener Vertebratenreste in Form dünner Bonebeds.

Die genaue altersmässige Einstufung der Kössen-Formation ist nicht bekannt, da in Graubünden weder Ammoniten noch Conodonten gefunden wurden. Zudem ist die Stufeneinteilung der späten Trias immer noch umstritten (Tozer 1990). Die benthische Foraminifere *Triasina hantkeni* MAJZON, die von Piller (1978) und Gazdzicki (1983) als brauchbare Leitform des Rhaet angesehen wird, konnte in der mittleren und oberen Kössen-Formation Graubündens mehrfach nachgewiesen werden (Furrer 1981). Das Auftreten des Brachiopoden *Austrirhynchia cornigera* (SCHAFHÄUTL) im Schesaplana-Member belegt ebenfalls ein rhaetisches Alter (Pearson 1977) der mittleren und oberen Kössen-Formation und würde eine Grenzziehung Nor/Rhaet im Sinne von Krystyn (1990) und Golebiowski (1990) etwa zwischen Alplihorn- und Schesaplana-Member ermöglichen. Damit könnten die nachstehend beschriebenen *Birgeria*-Reste aus der Kössen-Formation Graubündens ins späte Nor oder frühe Rhaet eingestuft werden.

### 3. Paläogeographie und Palökologie

Die ostalpinen Decken Graubündens gehörten in der späten Trias zusammen mit dem übrigen Ostalpin und dem Südalpin zum nordwestlichen Randbereich des damaligen Tethys-Ozeans. Dieser «alpin-mediterrane» Trias-Raum mit einem ausgeprägten Relief von Karbonatplattformen und Becken stand vor der Öffnung der jurassischen Tethys im frühen Jura noch im Zusammenhang mit dem epikontinentalen «germanischen» Trias-Raum (Laubscher & Bernoulli 1977; Bernoulli et al. 1990). Im Nor existierte im Gebiet des zukünftigen Ost- und Südalpins eine gosse Karbonatplattform mit Riffen und Karbonatsandbarren (Dachstein-Riffkalk), offenen Lagunen (Dachstein-Kalk) sowie mehr oder weniger abgeschlossenen Lagunen in Sabkha-artigen Wattflächen (Hauptdolomit/Dolomia Principale; Tollmann 1976; Prey 1980; Flügel 1981/Pisa 1974; Jadoul 1985). Der geringmächtige Hauptdolomit der unterostalpinen Decken mit bunten tonigen Einschaltungen (Prey 1980; Naef 1987) zeigt bereits einen Übergang in die Keuper-Fazies.

Im späten Nor und im Rhaet führte verstärkte Subsidenz und eine rasch einsetzende Zufuhr von feinem siliziklastischen Detritus (Ton und Silt) zur Ausbildung eines schlammigen Beckens in weiten Teilen des Ostalpins (Kössen-Formation) und der Südalpen (Argillite di Riva di Solto und Calcare di Zu, Gnaccolini 1965; Gaetani 1979). Karbonatplattformen überdauerten in den östlichen Bergamasker Alpen (Corna) und den Dolomiten (Dolomia Principale), aber auch in den zentralen und östlichen Teilen der Ostalpen (Oberer Dachsteinkalk). Ende Trias zeigen biostromale Buildups und verbreitete bioklastische Karbonatsande in weiten Teilen der Ostalpen (Oberrhätkalk, Flügel 1981; Stanton & Flügel 1989; Zirmenkopf-Kalk, Furrer 1981; Furrer et al. 1992) und Südalpen (Dolomia a Conchodon, Gnaccolini 1965) ein verstärktes Progradieren der Karbonatplattformen. Vergleichbare litho- und biofazielle Ablagerungen der obersten Trias sind auch aus den westlichen Karpaten bekannt (Fatra- und Norovica-Formation,

Michalik & Gazdzicki 1983), wo auch Bonebeds mit isolierten Zähnen von *Birgeria acuminata* beschrieben wurden (Duffin & Gazdzicki 1977).

Ein direkter Zusammenhang mit dem epikontinentalen Rhaet, wie es im Jura-Gebirge, in Deutschland, Frankreich und England ausgebildet ist, kann nicht beobachtet werden, muss aber auf Grund der übereinstimmenden Fauna bei den Wirbellosen und Wirbeltieren angenommen werden (Golebiowski 1990). Verbindungen sind möglich über das Unterostalpin, das Penninikum (v. a. Préalpes Romandes), den Burgundischen Trog und das Pariser Becken (Ziegler 1982).

Die bisher nur aus der Trias bekannten Arten der Gattung *Birgeria* werden als grosse Raubfische des offenen Wassers gedeutet (Schwarz 1970). Artikulierte Skelette wurden hauptsächlich in feingeschichteten, bituminösen Ablagerungen von mehr oder weniger abgeschlossenen Becken der Mitteltrias (Monte San Giorgio/Tessin, Aldinger 1937; Schwarz 1970) und der Obertrias (Raibl und Preone/Karnische Alpen, Tintori et al. 1990) gefunden. Dagegen stammen die fragmentarischen Reste aus der Obertrias der Bergamasker Alpen (Boni 1937) und Graubündens aus oft intensiv bioturbirten und damit besser durchlüfteten Sedimenten. Fossilinhalt, Sedimentstrukturen und die regressiven Zyklen lassen den ursprünglichen Ablagerungsraum der Kössen-Formation Graubündens als relativ seichtes, vom offenen Meer weitgehend abgeschlossenes Meeresbecken oder grossräumige Lagune erklären. Wiederholte relative Meeresspiegelschwankungen führten zu rasch wechselnden Lebensräumen und zur Ausbildung der zyklischen Sedimentation, die sich besonders im mittleren Teil der Kössen-Formation mit eigentlichen Verlandungs-Sequenzen äussert. Die isolierten, oft auch zerbrochenen Vertebratenreste finden sich vor allem in der unteren Kössen-Formation und sind teilweise in Bonebed-artigen Lagen an der Unter- und Obergrenze von bioklastischen Kalken (Tempestite) konzentriert. Die begleitenden, artenarmen aber individuenreichen Muschelfaunen deuten für diesen Abschnitt auf ein weitgehend vom offenen Meer abgetrenntes Becken, dessen schlammiger Grund unter der normalen Wellenbasis, aber noch im Bereich der Sturmwellenbasis lag. Im Laufe ausserordentlicher Sturm-Ereignisse wurden vermutlich bereits eingesedimentierte und präfossilisierte Wirbeltierreste aufgearbeitet und in den Bonebeds konzentriert (Reif 1971, 1981; Aigner 1981). Die häufigen Vorkommen von *Birgeria*-Zähnen in den Rhaet-Bonebeds NW-Europas, die als Konzentrat-Lagerstätten im Bereich sturmbeeinflusster Lagunen und Deltas interpretiert werden (Aepler 1974), zeigen, dass diese grossen Raubfische oft in seichten Küstengewässern jagten.

#### 4. Systematische Paläontologie

Klasse **Osteichthyes** HUXLEY 1880

Subklasse **Actinopterygii** KLEIN 1885

Ordnung **Palaeonisciformes** HAY 1929

Familie **Birgeriidae** sensu BERG 1940

*Birgeria* STENSIÖ 1919

Bei den Arten der Gattung *Birgeria* handelt es sich um mittelgrosse bis grosse, spindelförmige Raubfische, welche in den Meeren der Trias weltweit verbreitet waren (Nielsen 1949; Schwarz 1970; Schaeffer & Mangus 1976). Isolierte Zähne und Kieferreste der Gattung *Birgeria* sind – damals allerdings noch in der Gattung *Saurichthys*

AGASSIZ 1832 zusammengefasst – bereits in der ersten Hälfte des letzten Jahrhunderts beschrieben worden (Agassiz 1833–43; von Münster 1843; von Meyer & Plieninger 1844). Dass es sich dabei um zwei, deutlich voneinander verschiedene Gattungen handelte, ist erstmals von Andersson-Stensiö (1919) erkannt worden. Gegenwärtig werden je nach Autor 7 oder 8 valide Arten aufgeführt, von denen aber lediglich *B. groenlandica* STENSIÖ 1921, *B. nielseni* LEHMANN 1952, *B. aldingeri* SCHWARZ 1970 und *B. stensoiei* ALDINGER 1931 als anatomisch gut bekannt gelten können (Stensiö 1921, 1932; Aldinger 1931; Nielsen 1949, Lehmann 1952; Schwarz 1970; Beltan 1980).

Für die obertriassische Art *B. acuminata* konnte Boni (1937, Fig. 4) in seinem Werk «Vertebrati Retici Italiani» erstmals eine Teilrekonstruktion des Schädels wiedergeben. Ansonsten ist diese Art hauptsächlich aus isolierten Zähnen und einigen wenigen Kieferfragmenten bekannt (Woodward 1889; Deecke 1926; Savage & Large 1966). Neben *B. acuminata* ist von Boni auch ein Kieferrest beschrieben worden, den er aufgrund der Zahnmorphologie zu *B. costata* (MÜNSTER 1843) stellte. Ob es sich dabei wirklich um einen Vertreter dieses Taxons handelt, wird sich im Laufe der Bearbeitung eines Neufundes ebenfalls aus der Kössen-Formation der Bergüner Stöcke zeigen (Bürgin & Furrer in Vorb.).

#### 4.1. Morphologische Beschreibung der Funde

Das grösste Stück, PIMUZ A/I 2114, ist ein relativ gut erhaltenes rechtes Dentale. Es weist eine Länge von 114 mm und eine grösste Höhe (ohne Zähne) von 32 mm auf (Fig. 1). Der undeformierte Fund zeigt auf der Innenseite eine geräumige Kammer, die beim lebenden Tier der Aufnahme eines mandibulären Teils der Kieferadduktoren diente (Fig. 1 C; siehe auch Nielsen 1949: 241). Auf der Aussenseite findet sich eine ausgeprägte Ornamentierung, die aus kleinen Tuberkeln besteht (zum histologischen Aufbau siehe Ørvig 1978, Fig. 1–6). Die fehlenden Teile des Stückes umfassen die Spitze mit der Symphysenregion sowie den Hinterrand, wo im artikulierten Zustand die Überlappung mit dem Angulare stattgefunden hat. Rechtwinklig ragt im oberen Teil auf der Innenseite eine starke Kante hervor (Fig. 1 C); sie trägt auf ihrer Oberseite die grossen Fangzähne. Vom Verlauf des mandibulären Teils der Kopf-Sinneskanäle sind keine Spuren auszumachen.

Die Bezahnung des Dentale bestand aus einer lingualen Reihe von mindestens 14 grossen, konisch zugespitzten Fangzähnen und einer labialen Reihe mit zahlreichen (über 55), deutlich kleineren Randzähnen (Fig. 1 B). Von den grossen, leicht nach medial gekrümmten Fangzähnen sind lediglich zwei mehr oder weniger vollständig und zwei teilweise erhalten geblieben (Fig. 2); die Position der übrigen lässt sich aber noch aufgrund der deutlich sichtbaren Anwachsstellen erkennen. Ihre leicht nach rostral gerichtete Position ist möglicherweise erhaltungsbedingt; dennoch zeigen auch die Fangzähne in dem von Boni (1937; Taf. II) beschriebenen Exemplar eine leichte Vorwärtsneigung. Die grossen Fangzähne weisen beim hier beschriebenen Stück eine maximal erhaltene Höhe von 15 mm auf; ihr grösster Basisdurchmesser beträgt ca. 6,5 mm. Bei der Rekonstruktion der fehlenden Spitze ergibt sich ein Höhe/Basisdurchmesser-Faktor von etwa 2,5. Die Länge der terminalen Enameloid-Kappe (Poole 1967; Carlson 1990) erreichte wahrscheinlich bis zu 6 mm, womit sie rund 1/3 der Gesamthöhe eines Zahns einnahm. Die Spitze ist zudem durch zwei, parallel zur Sagittalebene orientierte, vertikal

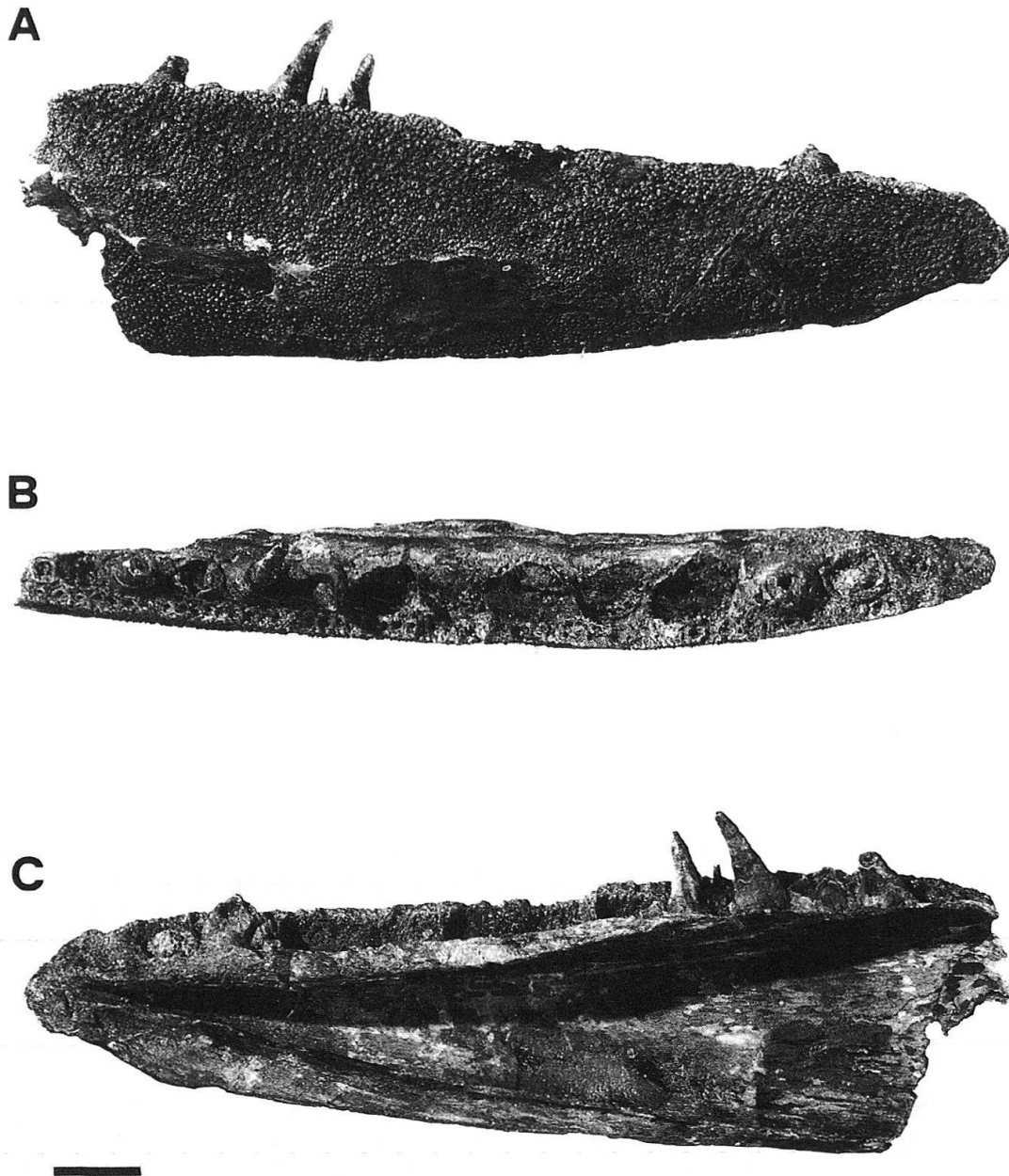


Fig. 1. *Birgeria acuminata* (AGASSIZ 1843). PIMUZ A/I 2114 aus der Kössen-Formation (Obertrias) der Berggrüner Stöcke. Rechtes Dentale. A: Lateralansicht, B: Dorsalansicht, C: Medialansicht. Der Massstab entspricht 1 cm.

verlaufende Schneidekanten charakterisiert. Gegenüber der Basis ist sie durch eine leichte Einschnürung abgetrennt. Die Enameloid-Kappe ist labial glatt und lingual grob gerieft. Diese Riefen setzen sich auf dem obersten Teilstück der Basis fort. Zusätzlich finden sich hier noch feine Riefen, welche parallel zu den groben laufen. Die unvollständig erhaltenen Zähne geben gute Hinweise auf die Gestalt der Pulpahöhle. Sie ist an der Basis, wo der Zahn auf der dorso-medialen Kante des Dentale festgewachsen ist, sehr

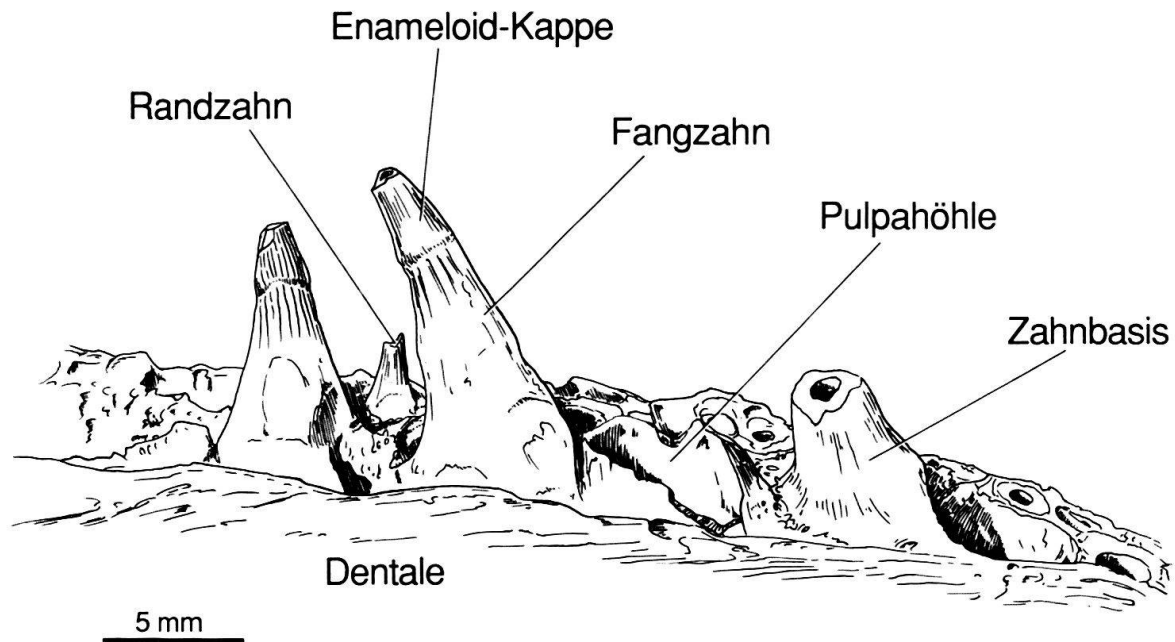


Fig. 2. *Birgeria acuminata* (AGASSIZ 1843). PIMUZ A/I 2114 aus der Kössen-Formation (Obertrias) der Bergüner Stöcke. Detail des rechten Dentale in Medialansicht.

weit, verengt sich etwa auf der Mitte der Zahnhöhe und zieht mit kleinem Durchmesser bis weit in die Spitze hinauf (siehe auch Fig. 2). Eine ähnliche Form der Pulpahöhle wurde bereits von Guttormsen (1937), Boni (1937), Schwarz (1970) und Ørvig (1978) an *B. mougeoti*, *B. stensioei* und *B. acuminata* nachgewiesen. Die deutlich kleineren Randzähne, von denen lediglich einer teilweise erhalten geblieben ist, verlaufen in einer parallelen Serie lateral der grossen Fangzähne. Ihre minimale Anzahl (55) und Anordnung lässt sich aber gut aus den Bruchstellen erschliessen. In der Form scheinen sie den grossen Fangzähnen sehr ähnlich zu sein.

Beim zweiten Stück, PIMUZ A/I 2115, handelt es sich ebenfalls um ein rechtsseitiges Dentale, das bis auf Teile der Spitze und des hinteren Randes gut erhalten, offensichtlich aber durch die tektonische Beanspruchung deformiert ist (Fig. 3). Die erhaltene Länge liegt bei 107 mm und die grösste Höhe bei 23 mm. Im Gegensatz zu PIMUZ A/I 2114 ist hier die Kammer des mandibulären Kieferadduktor-Teils – zumindest im vorderen Abschnitt – stark zusammengedrückt. Ganz unterschiedlich ist auch die Form der Spitze, die bei PIMUZ A/I 2115 deutlich verlängert ist. Die Aussenseite dieses Dentale ist ebenfalls mit kleinen Tuberkeln besetzt. Von der Bezahnung sind lediglich noch 3 der grossen, durch tektonische Verzerrungen nach vorn geneigten Fangzähne und wenige der kleinen Randzähne erhalten. Die Zahl der grossen Fangzähne dürfte zwischen 15 und 16 betragen haben. Auch hier finden sich keine Hinweise zum Verlauf des mandibulären Teils der Kopf-Sinneskanäle. Die grossen Fangzähne weisen an den erhaltenen Exemplaren eine rekonstruierte Höhe von etwa 16 mm auf; ihr maximaler Basisdurchmesser liegt zwischen 3,9 und 5,3 mm. Der Höhe/Basisdurchmesser-Faktor liegt hier also bei etwa 3,5 : 1, und ist damit deutlich grösser als beim vorhergehenden Exemplar, was aber durch die tektonische Streckung bedingt sein könnte. Eine mediale Krümmung ist nicht nachweisbar. Da sich erhaltungsbedingt die Länge der Enameloid-Kappe an



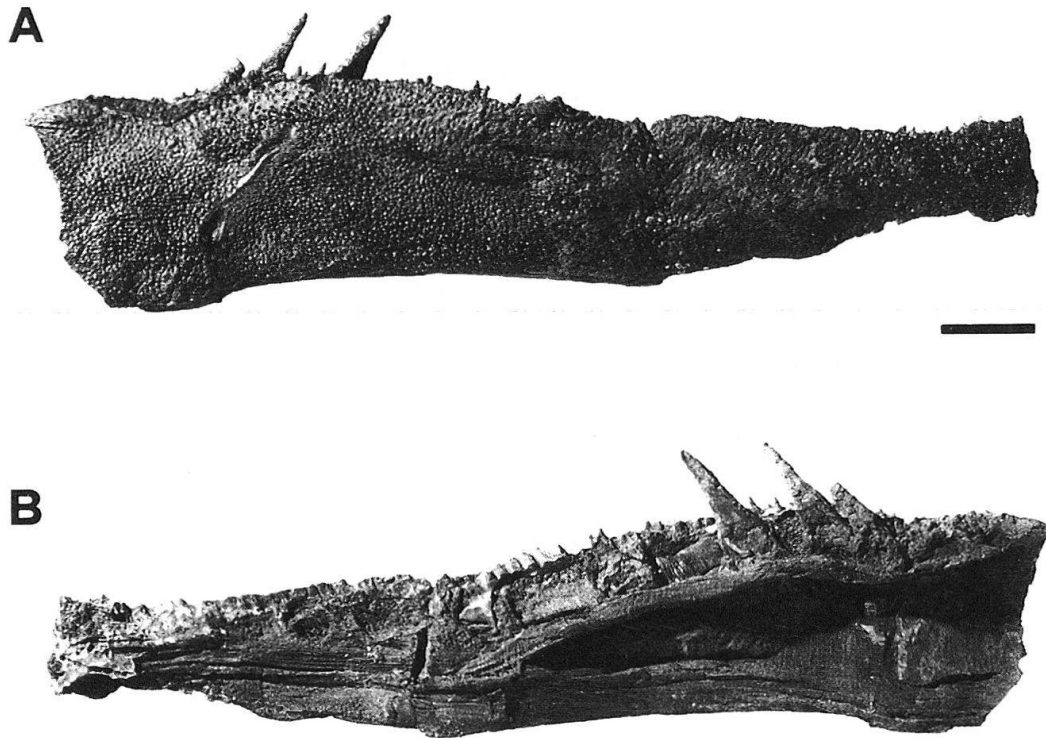


Fig. 3. *Birgeria acuminata* (AGASSIZ 1843). PIMUZ A/I 2115 aus der Kössen-Formation (Obertrias) der Bergüner Stöcke. Rechtes Dentale. A: Lateralansicht, B: Medialansicht. Der Massstab entspricht 1 cm.

diesem Stück nicht genau messen lässt, kann nur ein relativ ungenau bestimmtes Verhältnis zwischen ihr und der Gesamthöhe eines grossen Fangzahns ermittelt werden; sie liegt bei etwa 1 : 3. Die Spitze weist ebenfalls zwei Schneidekanten auf; ihre Ornamentierung ist nicht mehr feststellbar. Weniger deutlich ist hier – erhaltungsbedingt – die Einschnürung zwischen Spitze und Zahnbasis sichtbar. Die wenigen erhalten gebliebenen labialen Randzähne weisen eine Höhe zwischen 2 und 3 mm auf. Ihre Form ist der der grossen Fangzähne sehr ähnlich. Zwischen und vor allem lateral dieser Randzähne finden sich hier eine ganze Serie kleinster, knapp 0,5 mm hoher, spitzer Zähnchen.

Beim dritten Stück, PIMUZ A/I 2116, handelt es sich um eine 79 mm lange und 23 mm hohe, flache Platte (Fig. 4). Die eine Seite – vermutlich die Aussenseite – zeigt einen Besatz mit kleinen Tuberkeln (Fig. 4A). Der Hinterrand verläuft praktisch vertikal, während die Spitze in einem leicht nach oben geschwungenen Bogen ausläuft. Mit grossen Wahrscheinlichkeit handelt es sich hier um ein fragmentarisch erhaltenes, linksseitiges Dentale, bei dem alle Spuren einer Bezahnung verloren gegangen sind.

Die acht isolierten Zähne (PIMUZ A/I 2117–2124) sind einander in Bezug auf ihre Form und Ornamentierung recht ähnlich (Fig. 5). Sie zeigen mehrheitlich eine labial glatte und lingual grob vertikal gefurchte Spitze (Enameloid-Kappe), die deutlich durch eine Einschnürung von der fein gerieften Basis abgesetzt ist (Fig. 5B, D & E, 6A, B, C, E & F). An mehreren Exemplaren sind an der konischen Enameloid-Kappe zwei



Fig. 4. *Birgeria acuminata* (AGASSIZ 1843). PIMUZ A/I 2116 aus der Kössen-Formation (Obertrias) der Berggüner Stöcke. Vermutlich linkes Dentale. A: Lateralansicht, B: Medialansicht. Der Massstab entspricht 1 cm.

markante, vertikal verlaufende Schneidekanten erhalten (Fig. 5 B, D, F & H, 6 B, F & G). An zwei Exemplaren (Fig. 6 E & F) ziehen die groben Riefen auf der Lingualseite der Enameloid-Kappe auch auf den obersten Teil der Basis über. Die Basis weist eine rauhere Oberfläche auf und ist zudem mit einer grossen Zahl, vertikal verlaufender, feiner Riefen versehen (Fig. 5 A–E & 6 A–F). Diese Art der Ornamentierung ist recht ähnlich derjenigen der eingangs beschriebenen grossen Fangzähne auf den zwei Unterkieferfragmenten PIMUZ A/I 2114 und 2115. An einigen Zähnen ist eine deutliche, nach medial gerichtete Krümmung erkennbar (PIMUZ A/I 2118, Fig. 5 B & 6 B). Aussagen zur Gestalt der Pulpahöhlen sind nur anhand der beiden Stücke PIMUZ A/I 2123 & 2124 (Fig. 5 G & H), bei denen es sich um isolierte Enameloid-Kappen handelt, zu machen. Wie bereits bei den einzelnen grossen Fangzähnen auf den beiden Kieferfragmenten PIMUZ A/I 2114 & 2115 beschrieben, zieht die Pulpahöhle bis weit in die Enameloid-Kappe hoch. Das Verhältnis zwischen der Höhe der Enameloid-Kappe und der Höhe der Basis ist bei diesen isolierten, abgebrochenen Zähnen nicht genau zu ermitteln.

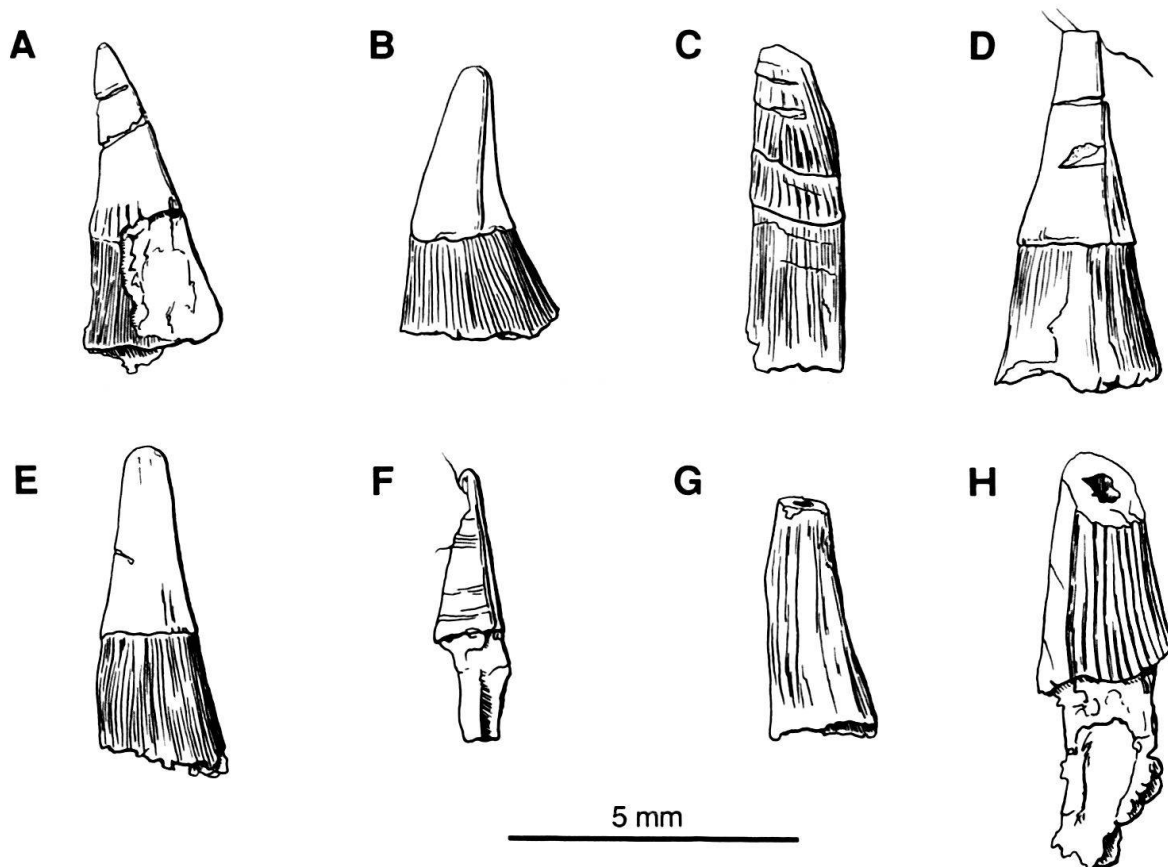


Fig. 5. *Birgeria acuminata* (AGASSIZ 1843). Isolierte Zahnfunde aus der Kössen-Formation (Obertrias) der Bergüner Stöcke. A: PIMUZ A/I 2117, B: A/I 2118, C: A/I 2119, D: A/I 2120, E: A/I 2121, F: A/I 2122, G: A/I 2123, H: A/I 2124.

## 5. Diskussion

Aus der Obertrias Europas sind bislang 2 Arten der Gattung *Birgeria* beschrieben worden: *B. acuminata* und *B. costata*. Während die generische Zugehörigkeit der ersten Art unbestritten ist, herrschen bei der zweiten auch nach Bonis (1937) Beschreibung noch begründete Zweifel. In dieser Hinsicht wird, wie bereits oben erwähnt, die zur Zeit laufende Bearbeitung eines grossen Kieferrestes hoffentlich klärende Ergebnisse liefern.

*B. acuminata* wurde von Agassiz (1833–43, 86–87, Taf. 55a, Fig. 1–5) – damals noch unter dem Artnamen *Saurichthys acuminatus* – aufgrund isolierter Zähne von Aust Cliff (Bristol, Grossbritannien) beschrieben. Als wichtigstes Artkriterium erwähnte er die, bei isolierten Zähnen, im Verhältnis zur Länge der Schmelzkappe kurze Basis, welche durch einen deutlichen Wulst von der Spitze getrennt ist. Demgegenüber konnte Woodward (1889) anhand eines Maxillarrestes zeigen, dass die Variabilität der Zahnform bei dieser Art deutlich grösser ist; er erstellte in der Folge eine erste ausführliche Synonymie-liste (Woodward 1895). Die Zugehörigkeit von *Saurichthys acuminatus* zur Gattung *Birgeria* wurde erstmals von Stensiö (1921, 150) anhand der Zahnmorphologie signalisiert. Das bisher bekannte Vorkommen von *B. acuminata* erstreckt sich von Irland, England und Schweden im Norden, über Deutschland, Frankreich, die Schweiz und Österreich bis nach Italien (von Meyer & Plieninger 1844; Quenstedt 1856–57; Zug-

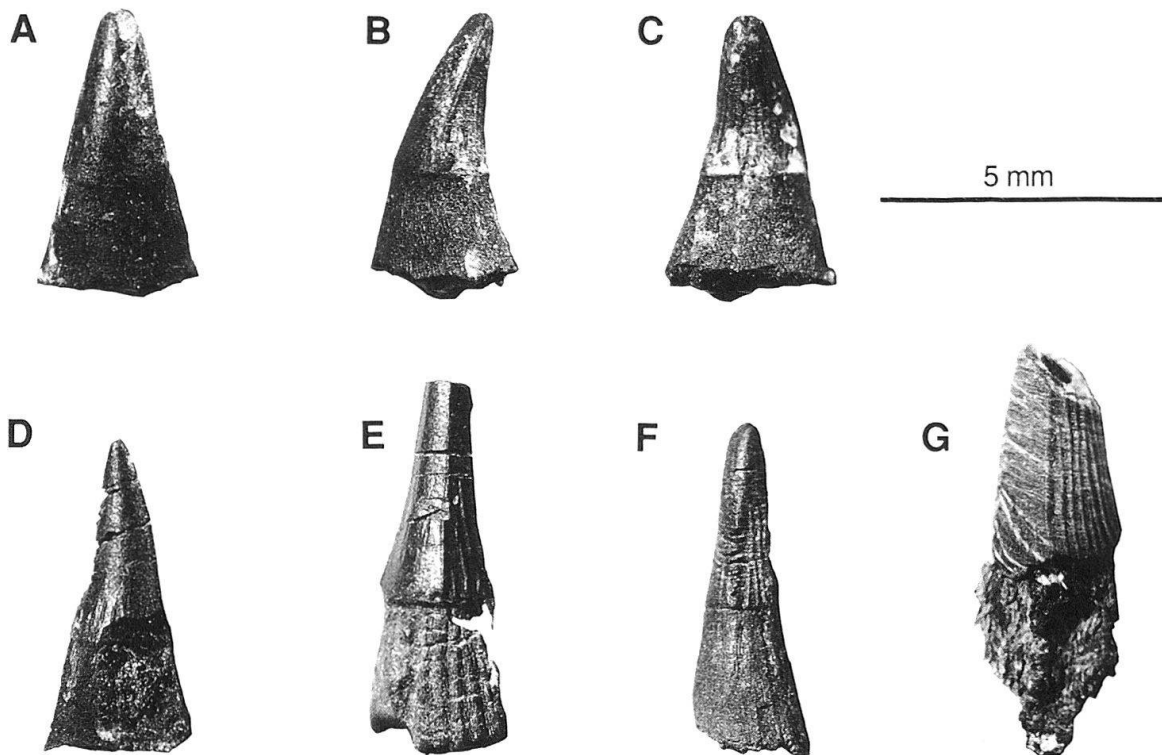


Fig. 6. *Birgeria acuminata* (AGASSIZ 1843). Isolierte Zahnfunde aus der Kössen-Formation (Obertrias) der Berggüner Stöcke. PIMUZ A/I 2118, A: Labialansicht, B: Seitenansicht (in parasagittaler Ebene), C: Lingualansicht; gut sichtbar sind hier die vertikal verlaufenden, groben Riefen. D: PIMUZ A/I 2117 in Lingualansicht. E: PIMUZ A/I 2120 in Seitenansicht, links labial, rechts lingual. F: PIMUZ A/I 2121 in Lingualansicht, deutlich erkennbar die groben Riefen auf der Enameloid-Kappe in Seitenansicht, rechts labial, links lingual mit deutlich sichtbaren Riefen; ventral sind Reste der Pulpawandung erhalten geblieben.

mayer 1875; Woodward 1889; von Wöhrmann 1893; Deecke 1926; Corroy 1928; Schmidt 1928; E. von Huene 1933; Boni 1937; Kühn, O. 1940; Sieber 1958; Fischer et al. 1965; Savage & Large 1966; Sykes et al. 1970; Duffin 1980). Der grösste Teil dieser Funde besteht lediglich aus isolierten Zähnen. Auf die Problematik der Beschreibung von Arten aufgrund isolierter Zahnfunde ist bereits Boni (1938) ausführlich eingegangen. Die wenigen, bisher beschriebenen Knochenfunde umfassen Kieferreste (Woodward 1889; Savage & Large 1966) sowie Teile eines Kopfskelettes (Boni 1937). Neufunde aus der Obertrias Norditaliens (Tintori et al. 1985), zu denen auch ein praktisch vollständiges Skelett gehört (Frickhinger 1991: 296), sind gegenwärtig in Bearbeitung durch Paläontologen der Universität Mailand und des Museo Friulano di Storia Naturale in Udine (A. Tintori, pers. Mitt. 1992).

Die äussere Form und die Ornamentierung ist bei vier der acht isoliert gefundenen Zähne nahezu identisch mit den Abbildungen, die Agassiz (1833–1843, Taf. 55 a, Fig. 1–5) zur Illustration seiner Typusbeschreibung von *Saurichthys acuminatus* [= *Birgeria*

*acuminata*] geliefert hat. Eine weitgehende Übereinstimmung herrscht auch mit Funden aus der Obertrias Englands (Sykes et al. 1970, Taf. 16, Fig. 1), Deutschlands (Schmidt 1928: Fig. 990b) und der Nordwestschweiz (pers. Beobachtung an Material in der Sammlung des PIMUZ). Damit dürfte eine Zuordnung zu diesem Taxon gesichert sein. Die von Oertle (1928) geäußerte Ansicht, dass *B. acuminata* lediglich eine stratigraphische Art von *B. mougeoti* (AGASSIZ 1843) aus der Mitteltrias Europas sei, ist bereits von Boni (1937) entschieden widersprochen worden. Als wesentlichstes Artunterscheidungsmerkmal nennt er die Relation zwischen Höhe der Enameloid-Kappe und Gesamthöhe des Zahns, welche bei *B. acuminata* grösser und bei *B. mougeoti* kleiner als ein Drittel sein soll (Boni 1937, 587).

Der Vergleich der oben beschriebenen drei Unterkieferfragmente mit Kieferfragmenten aus gleichaltrigen Ablagerungen Englands und Italiens zeigt, vor allem was die Zahnform betrifft, eine grosse morphologische Übereinstimmung (vgl. Boni 1937, Taf. II, Fig. 1 und Savage & Large 1966, Taf. 20). Hinsichtlich der Form des Unterkiefers scheint derjenige des teilweise erhaltenen Schädels aus der Valle Imagna (Bergamasker Alpen) äusserst langgestreckt und wenig hoch gewesen zu sein (Boni 1937, Text-Fig. 4); er gleicht damit derjenigen, welche von Stensiö (1932, Text-Fig. 41) und Nielsen (1949, Text-Fig. 69) für *B. groenlandica* beschrieben worden sind. Demgegenüber zeigt eine aufgrund eines hier beschriebenen Stückes, PIMUZ A/I 2114, erstellte Rekonstruktion einen deutlich höher gebauten Unterkiefer (Fig. 7). Dieser Unterschied könnte einerseits auf die unterschiedlichen Erhaltungsbedingungen und andererseits auf eine gewisse morphologische Variabilität dieses Schädelteils zurückzuführen sein. Weitgehend identisch ist aber die Art der Bezahnung des Dentale, insbesondere was auch die leicht nach vorne geneigte Implantation der grossen, kegelförmigen Fangzähne betrifft. Diese sind mit dem Dentale fest verwachsen und entsprechen dem ursprünglichen Typ 1 von Fink (1981). Eine Betrachtung der Querschnitte (Fig. 7 unten) zeigt die Besonderheiten dieser Unterkieferkonstruktion: Die grossen Fangzähne sitzen fest auf einer horizontal nach innen ragenden Knochenleiste des Dentale. Im lebenden Tier war der darunter liegende Raum gegen median mit weiteren Unterkieferelementen (Praeartikulare, Coronide, verknöchertes Meckel'scher Knorpel, Mentomecklium) abgeschlossen; einzelne dieser Elemente sind zum Beispiel bei *B. stensioei* erhalten geblieben (Schwarz 1970). Die Ornamentierung der Aussenseite des Dentale zeigt, wie bereits oben erwähnt, einen dichten Besatz an rundlichen, warzenförmigen Tuberkeln. Die grössten Tuberkeln finden sich an der Spitze des Dentale, entlang seiner Oberkante und im hinteren, unteren Winkel, wo es vom Angulare unterlagert wurde (Fig. 7). Die Ornamentierung der grossen Fangzähne zeigt bei PIMUZ A/I 2114 eine recht gute Übereinstimmung mit derjenigen der isolierten Zahnfunde auf. Der Umstand, dass bei den isolierten Zahnfunden die Basis deutlich kürzer als die Enameloid-Kappe ist, kann darauf zurückgeführt werden, dass sie praktisch immer an der schwächsten Stelle des Zahns, dort wo sich die Pulpahöhle verengt, abgebrochen sind. Es könnte aber auch damit zusammenhängen, dass es sich bei den isoliert gefundenen Zähnen um Ersatzzähne handelt, die noch nicht mit dem zahntragenden Kieferelement verwachsen waren und dementsprechend eine im Vergleich kürzere Basis aufweisen.

Der hier rekonstruierte Bau des Unterkiefers und insbesondere die grossen Fangzähne weisen auf einen typischen Beutegreifer hin (Schwarz 1970). Ähnliche Kiefer sind auch von verschiedenen paläozoischen Actinopterygier-Gattungen bekannt [z. B. *Ne-*

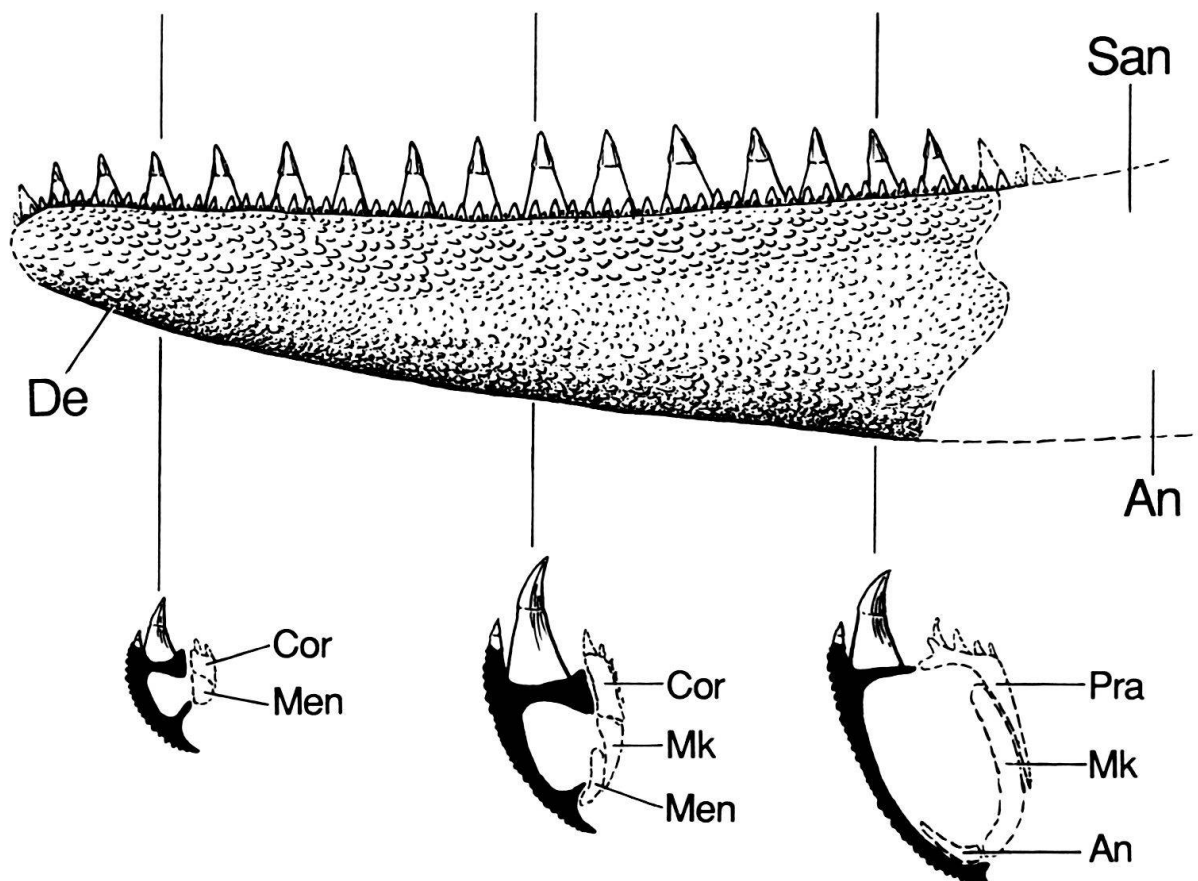


Fig. 7. *Birgeria acuminata* (AGASSIZ 1843). Rekonstruktion des linken Unterkiefers mit Querschnitten durch das Dentale. Gestrichelt dargestellt sind die ergänzten Teile. An – Angulare; Ar – Artikulare; Cor – Coronoid; De – Dentale; Men – Mentomeckelium; Mk – verknöchertes Meckel'scher Knorpel; Pra – Praeartikulare; San – Supraangulare.

*matoptychius greenocki* (TRAQUAIR 1877) und *Rhabdolepis macropterus* (BRONN 1829) in Gardiner 1963]. Das Vorhandensein von scharfen Schneidekanten an der Zahnschmelzspitze findet sich zudem auch bei fischfressenden Meeresreptilien aus dem Mesozoikum und stellt eine Anpassung an die spezielle Art des Beutegreifens dar (vgl. Massare 1987).

## 6. Schlussfolgerung

Aufgrund isolierter Zahnfunde ist für die Kössen-Formation der Bergrüner Stöcke die Actinopterygier-Art *Birgeria acuminata* sicher nachgewiesen. Die zwei im gleichen Gebiet aufgesammelten, zahntragenden Unterkieferfragmente zeigen – soweit erhalten – eine im wesentlichen ähnliche äussere Form und Ornamentierung der grossen Fangzähne. Diese stimmen gut mit denjenigen überein, welche für einige Kieferfragmente aus der Obertrias Englands (Savage & Large 1966) und Teile eines Schädels aus der Obertrias der Bergamasker Alpen (Boni 1937) unter dem Namen *Birgeria acuminata* beschrieben und illustriert worden sind. Aus dieser grundsätzlichen Übereinstimmung bezüglich der Artdiagnose werden die beiden Kieferfragmente aus der Obertrias Graubündens ebenfalls als *Birgeria acuminata* bestimmt.

## Verdankungen

Wir danken an dieser Stelle A. Rohrbach für die Überlassung des von ihm gesammelten Fossilmaterials, U. Oberli für die fachgerechte Präparation der Fundstücke und H. Lanz für die kompetenten photographischen Arbeiten. H. Rieber (Zürich), D. Thies (Hannover) und R. Böttcher (Stuttgart) verdanken wir die kritische Durchsicht des Manuskripts.

## LITERATURVERZEICHNIS

- AEPLER, R. 1974: Der Rhätsandstein von Tübingen – ein kondensiertes Delta. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 174/2, 113–162.
- AGASSIZ, L. 1833–43: Recherches sur les poissons fossiles. Vol. 2. Petitpierre, Neuchâtel.
- AIGNER, T. 1981: Calcareous Tempestites: Storm-dominated Stratification in Upper Muschelkalk Limestones. (Middle Trias, SW-Germany). In: Cyclic and Event Stratification. (Ed. by EINSELE, G. & SEILACHER, A.). Springer-Verlag, Berlin, 180–189.
- ALDINGER, H. 1931: Über Reste von *Birgeria* (Pisces, Palaeoniscidae) aus der alpinen Trias. N. Jb. Mineral. etc. 66, Abt. B, 167–180.
- ANDERSSON-STENSIÖ, E. 1919: Einige Bemerkungen über die systematische Stellung von *Saurichthys mougeoti* AGASSIZ. Senckenbergiana 1/6, 177–181.
- BELTAN, L. 1980: Eotrias du Nord-Quest de Madagascar: Etude de quelques poissons dont un est en parturition. Ann. Soc. géol. Nord, 99, 453–464.
- BERNOULLI, D., WEISSERT, H. & BLOME, C. D. 1990: Evolution of the Triassic Hawasina Basin, Central Oman Mountains. In: The Geology and Tectonics of the Oman Region. (Ed. by ROBERTSON, A. H. F., SEARLE, M. P. & RIES, A. C.). Geol. Soc. Spec. Publ. 49, 189–202.
- BONI, A. 1937: Vertebrati Dental Structures. In: Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends. (Ed. by CARTER, J. G.) 1, 531–556.
- CORROY, G. 1928: Les vertébrés du Trias de Lorraine et le Trias Lorrain. Ann. Paléont. 17, 83–136.
- DEECKE, W. 1926: Pisces triadici. In: Fossilium Catalogus. I: Animalia. (Hrsg. DIENER, C.). 33, 1–201.
- DUFFIN, C. J. 1980: The Upper Triassic Section at Chilcompton, Sommerset, with Notes on the Rhaetic of the Mendips in General. Mercian. Geol. 7/4, 251–268.
- DUFFIN, C. J. & FURRER, H. 1981: Myriacanthid holocephalan remains from the Rhaetian (Upper Triassic) and Hettangian (Lower Jurassic) of Graubünden (Switzerland). Eclogae geol. Helv. 74/3, 803–829.
- DUFFIN, C. J. & GAZDZICKI, A. 1977: Rhaetian fish remains from the Tatra Mountains. Acta geol. pol. 27/3, 335–348.
- FINK, W. L. 1981: Ontogeny and Phylogeny of Tooth Attachment Modes in Actinopterygian Fishes. J. Morphol. 167, 167–184.
- FISCHER, H., HAUBER, L. & OESTERLE, H. 1965: Das Rhät und der untere Lias in der Baugrube des Schulhauses Erlimatt in Pratteln. Tätber. natf. Ges. Basell. 24, 93–102.
- FLÜGEL, E. 1981: Paleocology and Facies of Upper Triassic Reefs in the Northern Calcareous Alps. In: European fossil reef models. (Ed. by TOOMEY, D.F.). Spec. Publ. Soc. econ. Paleont. Mineral. 30, 291–359.
- FRICKHINGER, K. A. 1991: Fossilien Atlas Fische. Mergus, Verlag für Natur- und Heimtierkunde, Melle.
- FURRER, H. 1974: Geologie des Piz Son Mitgel, Mittelbünden. Unpubl. Diplomarb. ETH Zürich; Bibl. geol. Inst. ETH Zürich.
- 1981: Stratigraphie und Fazies der Trias-Jura-Grenzsichten in den Oberostalpinen Decken Graubündens. Unpubl. Diss. Univ. Zürich.
- FURRER, H., FROITZHEIM, N., EICHENBERGER, U. & WURSTER, D. 1992: Geologie, Stratigraphie und Fossilien der Ducankette und des Landwassergebietes (Silvretta-Decke, Ostalpin). Eclogae geol. Helv. 85/1, 245–256.
- GARDINER, B. G. 1963: Certain Palaeoniscoid Fishes and the Evolution of the Snout in Actinopterygians. Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Geol., 8/6, 257–325.
- GAETANI, M. 1979: Riccardo Assereto and Giulio Pisa Field Symposium on Triassic Stratigraphy in Southern Alps. Field Guide-Book. Milano.
- GAZDZICKI, A. 1983: Foraminifers and Biostratigraphy of Upper Triassic and Lower Jurassic of the Slovakian and Polish Carpathians. Palaeontologia Polonica 44, 109–169.
- GNACCOLINI, M. 1965: Il Trias in Lombardia. (Studi geologici e paleontologici). XV. Calcare di Zu e Argillite di Riva di Solto: due formazione del Retico lombardo. Riv. ital. Paleont. Strat. 71/4, 1099–1121.

- GOLEBIEWSKI, R. 1990: The Alpine Kössen Formation, a key for European topmost Triassic correlations. *Albertiana* 8, 25–35.
- GUTTORMSEN, S. E. 1937: Beiträge zur Kenntnis des Ganoidengebisses, insbesondere des Gebisses von *Colobodus*. In: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen XIII. (Hrsg. PEYER, B.) Schweiz. Paläont. Abh. 60, 1–41.
- HUENE, E. von 1933: Zur Kenntnis des württembergischen Rhätbonebeds, mit Zahnfunden neuer Säuger und säugerähnlicher Reptilien. *Jh. V. vaterl. Nat. Württemberg* 89, 65–128.
- JADOUL, F. 1985: Stratigrafia e paleogeografia del Norico nelle Prealpi Bergamasche occidentali. *Riv. it. Paleont. Strat.* 91/4, 479–512.
- KUHN, E. 1946: Über einen Fund von *Birgeria* aus der Trias vom Monte San Giorgio, Kanton Tessin. *Eclogae geol. Helv.* 39/2, 363–364.
- KÜHN, O. 1940: Zur Kenntnis des Rhät von Vorarlberg. *Mitt. geol. Ges. Wien* 33, 111–157.
- KRZYSTYN, L. 1990: A Rhaetian stage – chronostratigraphy, subdivisions and their intercontinental correlation. *Albertiana* 8, 15–24.
- LAUBSCHER, H. & BERNOULLI, D. 1977: Mediterranean and Tethys. In: The Ocean Basins and Margins IV. (Ed. by NAIRN, A. E. M., STEHLI, F. G. & KANES, W.). Plenum Publ. Corp. New York, 129–132.
- LEHMANN, J. P. 1952: Étude complémentaire des poissons de l'Eotrias de Madagascar. *K. Svenska Vet. Akad. Handl. Ser. 4, 2/6*, 1–201.
- MASSARE, J. A. 1987: Tooth Morphology and Prey Preference of Mesozoic Marine Reptiles. *J. Vert. Pal.* 7/2, 121–137.
- MEYER, H. von & PLIENINGER, T. 1844: Beiträge zur Paläontologie Württemberg's enthaltend die fossilen Wirbeltierreste aus den Triasgebilden mit besonderer Berücksichtigung auf die Labyrinthodonten des Keupers. Schweizerbart, Stuttgart.
- MICHALIK, J. & GAZDZICKI, A. 1983: Stratigraphic and environmental correlations in the Fatra- and Norovica-Formation (Upper Triassic, Western Carpathians). *Schriftenr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.* 5, 267–276.
- MÜNSTER, G. von 1843: Über einige merkwürdige Fische aus dem Kupferschiefer und dem Muschelkalk. *Beiträge zur Petrefacten-Kunde* 1, 2. Aufl., 121–127.
- NAEF, M. H. 1987: Ein Beitrag zur Stratigraphie der Trias-Serien im Unterostalpin Graubündens (Grisoniden). *Diss. ETH Zürich* Nr. 8236.
- NIELSEN, E. 1942: Studies on Triassic Fishes from East Greenland. I. *Glaucolepis* and *Boreosomus*. *Palaeozool. Groenl.* 1, 1–403.
- 1949: Studies on Triassic Fishes from East Greenland. II. *Australosomus* and *Birgeria*. *Palaeozool. Groenl.* 3, 1–309.
- OERTLE, G. F. 1928: Das Vorkommen von Fischen in der Trias Württembergs. *N. Jb. Mineral. Beil.* 60, Abt. B, 325–472.
- ØRVIG, T. 1978: Microstructure and Growth of the Dermal Skeleton in Fossil Actinopterygian Fishes: *Birgeria* and *Scanilepis*. *Zoologica Scripta* 7, 33–56.
- PEARSON, D. A. B. 1977: Rhaetian brachiopods of Europe. *Denkschr. naturhist. Mus. Wien* 1, 1–70.
- POOLE, D. F. G. 1967: Phylogeny of Tooth Tissues: Enameloid and Enamel in Recent Vertebrates with a Note on the History of Cementum. In: *Structural and Chemical Organization of Teeth*. (Ed. by MILES, E. A. W.). 1, 11–149. Academic Press, New York.
- PILLER, W. E. 1978: Involutinacea (Foraminifera) der Trias und des Lias. *Beitr. Paläont. Österr.* 5/1, 1–164.
- 1981: The Steinplatte reef complex, part of an Upper Triassic carbonate platform near Salzburg, Austria. In: *European fossil reef models*. (Ed. by TOOMEY, D. F.). *Spec. Publ. Soc. econ. Paleont. Mineral.* 30, 261–290.
- PISA, G. 1974: Stratigraphische Tabelle der südalpinen Trias. *Schriftenr. Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.* 2, 159.
- PREY, S. 1980: Das Frühalpidikum. In: *Der geologische Aufbau Österreichs*. (Ed. by OBERHAUSER, R.). Springer, Wien, 21–34.
- QUENSTEDT, F. A. 1856–57: *Der Jura*. Laupp, Tübingen.
- REIF, W.-E. 1971: Zur Genese des Muschelkalk-Keuper-Grenzbonebeds in Südwestdeutschland. *N. Jb. Geol. Paläont.* 139/3, 369–404.
- 1981: Muschelkalk/Keuper Bone-Beds (Middle Triassic), SW-Germany) – Storm Condensation in a Regressive Cycle. In: *Cyclic and Event Stratification*. (Ed. by EINSELE, G. & SEILACHER, A.). Springer, Berlin, 229–325.
- ROHRBACH, A. 1976: Ela- und Silvretta-Decke zwischen Tinzenhorn und Alvaneu (GR). Unpubl. Diplomarb. ETH Zürich.



- SAVAGE, J. G. & LARGE, N. F. 1966: On *Birgeria acuminata* and the Absence of Labyrinthodonts from the Rhaetic. *Palaeontology* 9/1, 135–141.
- SCHAEFFER, B. & MANGUS, M. 1976: An Early Triassic Fish Assemblage from British Columbia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 156/5, 515–564.
- SCHMIDT, M. 1928: Die Lebewelt unserer Trias. Hohenlohe, Oehringen.
- SCHWARZ, W. 1970: *Birgeria stensiöi* ALDINGER. In: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen XX. (Hrsg. KUHN-SCHNYDER, E. & PEYER, B.). *Schweiz. Paläont. Abh.* 89, 1–93.
- SIEBER, R. 1958: Vorkommen, Zusammensetzung und Verbreitung von Wirbeltierfaunen des nordalpinen Rhät. *Anz. Österr. Akad. Wiss. math.-natw. Kl. Jg.* 1958/1.
- STANTON, R. J. & FLÜGEL, E. 1989: Problems with Reef Models: The Late Triassic Steinplate “Reef” (Northern Alps, Salzburg/Tyrol, Austria). *Facies* 20, 1–138.
- STENSIÖ, E. A. 1921: Triassic Fishes from Spitzbergen. Part I. Holzhausen, Wien, XXVIII, 1–307.
- 1932: Triassic Fishes from East Greenland. *Medd. Gronland* 83/3, 1–298.
- SYKES, J. H., CARGILL, J. S. & FRYER, H. G. 1970: The Stratigraphy and Palaeontology of the Rhaetic Beds (Rhaetian: Upper Triassic of Barnstone, Nottinghamshire). *Mercian Geol.* 3/3, 233–264.
- TINTORI, A., MUSCIO, G. & BIZZARINI, F. 1990: Pesci fossili italiani – scoperte e riscoperte. *Mostra Paleontologica. New Interlitho, Trezzano-Milano.*
- TINTORI, A., MUSCIO, G. & NARDON, S. 1985: The Triassic fossil fish localities in Italy. *Riv. it. Paleont. Strat.* 91/2, 197–210.
- TOLLMANN, A. 1976: Analyse des klassischen nordalpinen Mesozoikums. *Stratigraphie, Fauna und Fazies der Nördlichen Kalkalpen.* Deuticke, Wien.
- TOZER, E. T. 1990: How many Rhaetians? *Albertiana* 8, 10–14.
- TRÜMPY, R. 1980: *Geology of Switzerland.* Schweiz. Geol. Komm., Wepf & Co., Basel.
- WÖHRMANN, S. Frh. von 1893: Die Raibler Schichten. *Jb. k. k. geol. Reichsanstalt* 43, 617–768.
- WOODWARD, A. S. 1889: Palaeichthyological Notes. 4. On a maxilla of *Saurichthys* from the Rhaetic of Aust Cliff, near Bristol. *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser.* 6, 3, 297–302.
- 1895: *Catalogue of Fossil Fishes in the British Museum (Nat. Hist.)* 3, XXXIX. London.
- ZIEGLER, P. A. 1982: *Geological atlas of Western and Central Europe.* Shell Int. Petroleum Maatschappij B.V., Amsterdam.
- ZUGMAYER, H. 1875: Über bonebedartige Vorkommnisse im Dachsteinkalke des Piestingthales. *Jb. k. k. geol. Reichsanst.* 25, 79–88.

Manuskript eingegangen am 16. Juni 1992

Revision angenommen am 24. Juli 1992