

# Die Prosanto-Formation : eine fischreiche Fossil-Lagerstätte in der Mitteltrias der Silvretta-Decke (Kanton Graubünden, Schweiz)

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

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Eclogae Geologicae Helvetiae**

Band (Jahr): **84 (1991)**

Heft 3: **[Emile Argand 1879-1940]**

PDF erstellt am: **24.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-166804>

## **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.

# Die Prosanto-Formation – eine fischreiche Fossil-Lagerstätte in der Mitteltrias der Silvretta-Decke (Kanton Graubünden, Schweiz)

VON TONI BÜRGIN<sup>1)</sup>, URS EICHENBERGER<sup>2)</sup>, HEINZ FURRER<sup>3)</sup> UND KARL TSCHANZ<sup>4)</sup>

## ZUSAMMENFASSUNG

Aus der Prosanto-Formation, einer über 200 m mächtigen Abfolge von dunklen Kalken und Dolomiten in der marinen Mitteltrias (Ladin) der Silvretta-Decke von Graubünden, konnte in den letzten Jahren eine artenreiche Fauna von Wirbeltieren, Wirbellosen und Pflanzen geborgen werden. Das weitgehende Fehlen von autochthonem Makrobenthos in der typischen Konservat-Lagerstätte deutet auf eine relativ stabile Wasserschichtung mit stagnierendem Bodenwasser in einem kleinen, vom offenen Meer abgeschnittenen plattforminternen Becken hin. Kalkalgen und die grösstenteils euryhalinen benthischen Invertebraten wurden wohl durch Stürme und Turbidite von der angrenzenden Plattform eingeschwemmt. Auch die Reptilfauna mit kleinen und grossen Nothosauriden und die überraschend reiche Fischfauna besteht zum grössten Teil aus Bewohnern untiefer Meeresbereiche. Die eingehende Bearbeitung der Ichthyofauna führte zum Nachweis von 11 Gattungen und der Aufstellung von drei neuen Taxa: Eosemionotidae fam. nov., *Peltoperleidus ducanensis* gen. und sp. nov. und *Ducanichthys aculeatus* gen. und sp. nov.

## RÉSUMÉ

Depuis quelques années, la formation de Prosanto qui consiste en 200 m de calcaires et dolomie foncés du Trias moyen marin (Ladinien) de la nappe de Silvretta des Grisons, comprend une faune nombreuse et diverse de vertébrés, invertébrés et de plantes. L'absence presque complète de macrofauna benthique dans le petit bassin de la plate-forme – coupée de la mer ouverte – laisse présager une stratification stable de l'eau, ainsi que des nappes stagnantes au sol. Il semble que les algues calcaires et les invertébrés benthiques et euryhalins ont été charriés de la plate-forme avoisinante à la suite des tempêtes et de turbidites. Les reptiles consistant en petits et grands nothosaurides, de même que les poissons dont la diversité de la faune est surprenante, proviennent en grande partie de zones marines peu profondes. L'étude intensive de la ichthyofauna a permis de déterminer 11 genres différentes et 3 nouveaux taxa: Eosemionotidae fam. nov., *Peltoperleidus ducanensis* gen. et sp. nov. et *Ducanichthys aculeatus* gen. et sp. nov.

## RESUMAZIUN

Ord la furmazium da Prosanto, ina sequenza da chaltschinas stgiras e dolomits da passa 200 m grossezza en il trias mesaun marin (Ladin) da la stresa dal Silvretta, han ins pudì chattar ils davos onns ina ritga fauna da vertebrads, invertibrads e plantas. La mancanza generala da la macrofauna bentonica en pitschens batschigls plats ch'èn separads da la mar averta, èn indizis dad in sistem quiet cun aua da fund stagnanta. Algas chaltschinusas ed ils invertibrads bentic, per gronda part na sensibels al sal, èn probablamain vegnids transportads tras stemprads e turbidits

<sup>1)</sup> Im Tobel 13, CH–8706 Feldmeilen.

<sup>2)</sup> Voorstraat 96, NL–2611 JT Delft.

<sup>3)</sup> Paläontologisches Institut und Museum der Universität, Kunstlergasse 16, CH–8006 Zürich.

<sup>4)</sup> Letzigraben 6, CH–8003 Zürich.

giu da las planiras vischinatas en ils tipics areals da deposit. Er la fauna da reptils cun ils notosaurids pitschens e gronds e la ritgezza nunspegtada da peschs sa cumpona generalmain da sorts che vivan en mars pauc profundas. Il studi intensiv da la populaziun da peschs ha furnì 11 geners e la preschentaziun da trais novas gruppas: Eosemionotidae fam. nov., *Peltoerleidus ducanensis* gen. e sp. nov. e *Ducanichthys aculeatus* gen. e sp. nov.

#### ABSTRACT

The Prosanto Formation consists of up to 200 m of dark limestone and dolomite which form part of the marine Middle Triassic (Ladinian) of the Silvretta Nappe. During the last few years a large number of specimens of vertebrates, invertebrates and plants have been found. However autochthonous macrobenthos is extremely scarce. Calcareous algae and euryhaline benthic invertebrates are presumably washed into the restricted basin during storms. The reptil fauna with small and large nothosaurids and also the rich ichthyofauna consist of mainly shallow water inhabitants. The Prosanto basin is interpreted to be a platform interior basin with a stratified waterbody and resulting stagnation in the bottom water. The detailed study is focussing on the ichthyofauna and describes 11 genera. Three new taxa have been established: Eosemionotidae fam. nov., *Peltoerleidus ducanensis* gen. and sp. nov. and *Ducanichthys aculeatus* gen. and sp. nov.

### 1. Einleitung

Im Sommer 1942 wurde in einer Schutthalde der Stulseralp bei Bergün (Kanton Graubünden, Schweiz), ein Teil eines gut erhaltenen Pachypleurosauriden gefunden, der später durch KUHN-SCHNYDER (1959) als neue Art, *Pachypleurosaurus staubi*, beschrieben wurde. Ein weiterer Rest eines Pachypleurosauriers kam im Naturalienkabinett der Sekundarschule Davos-Platz zum Vorschein (KUHN-SCHNYDER 1952); dieses Stück stammte aus dem benachbarten Ducantal. Nach den geologisch-stratigraphischen Untersuchungen von LEUPOLD (1920) und EUGSTER (1922, 1923) gehören die Funde sehr wahrscheinlich in die Prosanto-Schichten, die erst ins Karn, später ins Ladin gestellt wurden. Obwohl bereits EUGSTER (1923) einige Fischreste aus dem Ducangebiet erwähnte, wurden erst im Rahmen von Diplomarbeiten des Geologischen Instituts der ETH Zürich (GÜBELI 1977; MARTIN 1978) und bei einer detaillierten stratigraphisch-faziellen Bearbeitung (EICHENBERGER 1986) eine Anzahl zum Teil ausgezeichnet erhaltener Knochenfische im Ducan- und Landwassergebiet gefunden. Neue Diploporenfunde erlaubten damals eine Einstufung in die Mitteltrias (Ladin oder Anis).

Angeregt durch weitere interessante Funde von Diplomanden des Geologischen Instituts der Universität Bern (GRAF 1987; ZAUGG 1987) und die laufende Bearbeitung der mitteltriassischen Strahlenflosser vom Monte San Giorgio, Kanton Tessin (BÜRGIN in Vorb.), entschlossen wir uns im Herbst 1989 zu einer dreitägigen Sammel-exkursion ins Ducan- und Landwassergebiet. Die reiche Ausbeute dieser gezielten Fossilsuche bestand aus einigen interessanten Wirbellosen- und über 200 Wirbeltierfossilien, welche den Grundstock der vorliegenden Arbeit bilden. In der Zwischenzeit sind uns von privaten Sammlern weitere schöne Funde überlassen worden. Ziel dieser Arbeit ist es, eine erste Übersicht über die Fauna dieser bemerkenswerten Fossil-Lagerstätte zu geben.

Mit Ausnahme eines Stücks aus dem Bündner Natur-Museum in Chur (*Saurichthys curionii* BNMC 1) ist das beschriebene Fossilmaterial in der Sammlung des Paläontologischen Instituts und Museums der Universität Zürich (PIMUZ) deponiert. Dort sind auch die genauen Fundortangaben hinterlegt.

## 2. Geologie, Stratigraphie und Paläogeographie

### *Geologische Übersicht*

Im Ducan- und Landwassergebiet zwischen Davos, Bergün und Tiefencastel (Fig. 1) sind mitteltriassische Karbonatgesteine grossflächig aufgeschlossen, die zur ursprünglichen Sedimentbedeckung der zentralostalpinen Silvretta-Decke gehören (Übersicht in TRÜMPY 1980). Im Ducangebiet liegt die Schichtreihe von der permischen Ruina-Formation bis zur rhaetischen Kössen-Formation in direktem stratigraphischen Kontakt auf den Gneissen und Amphiboliten des Silvretta-Kristallins (EUGSTER 1923; EICHENBERGER 1986). Während die permischen bis mitteltriassischen Formationen im steilgestellten und überkippten Südschenkel der Ducan-Synklinale prachtvoll aufgeschlossen sind, bilden die obertriassischen Schichten den durch alpine Abschiebungen stark gestörten Kern und den enorm ausgedünnten Nordschenkel (Fig. 2). Das Landwassergebiet besteht grösstenteils aus einer vom Silvretta-Kristallin abgescherten Platte von Sedimenten permischen bis spättriassischen Alters.

### *Stratigraphische Übersicht*

In der Trias der Silvretta-Decke sind vier grössere Transgressions-Regressionen-Zyklen erkennbar (EICHENBERGER 1986). Der erste Zyklus beginnt im Perm mit bunten kontinentalen Konglomeraten und Sandsteinen (Ruina- und Chazforà-Formationen), die allmählich von küstennahen Sandsteinen und Dolomiten (Fuorn-Formation) ersetzt und von offenmarinen knolligen Kalken des Oberanis (Brachiopodenkalk der Ducan-Formation) überlagert werden. Den regressiven Abschluss bildet der flachmarine Trochitendolomit (Ducan-Formation) und eine Rauhwaacke an der Basis der S-charl-Formation (Fig. 3).

Ein zweiter Zyklus ist im späten Anis und Ladin durch den Aufbau einer komplexen Karbonatplattform ohne siliziklastischen Einfluss belegt: Bioturbirte Kalke und blonde Dolomite (S-charl-Formation) gehen in massige Dolomitbänke mit intraformationellen diagenetischen Brekzien (Vallatscha-Formation) und Einschaltungen dünnbankiger bitumenführender Kalke über (Prosanto-Formation). Hellgraue peritidale Dolomite der Altein-Formation und der Mingèr-Formation (Raibl-Gruppe) mit ihren siliziklastischen und evaporitischen Einschaltungen markieren den Höhepunkt der regressiven Phase im Karn (EICHENBERGER 1986; FRANK 1986).

Der mächtige peritidale Hauptdolomit des Nor dokumentiert den dritten, die (norisch)-rhaetische Kössen-Formation mit ihrer fossilreichen flachmarinen Wechselagerung von feinen Siliziklastika und Karbonaten einen vierten Zyklus.

### *Verbreitung, Lithologie und Alter der Prosanto-Formation*

Der Name «Prosantoschichten» wurde erstmals von LEUPOLD (1920) und EUGSTER (1922) für die kalkigen Einschaltungen über den «ladinischen» Dolomiten verwendet. Mit «Prosanto» wurde auf den topographischen Karten bis 1877 der heutige Piz Prosonch bei Bergün bezeichnet, wo die Mächtigkeit der dunklen Kalke mit 240 m ihr Maximum erreicht. Das Typusprofil der Prosanto-Formation (Fig. 3) von EICHEN-

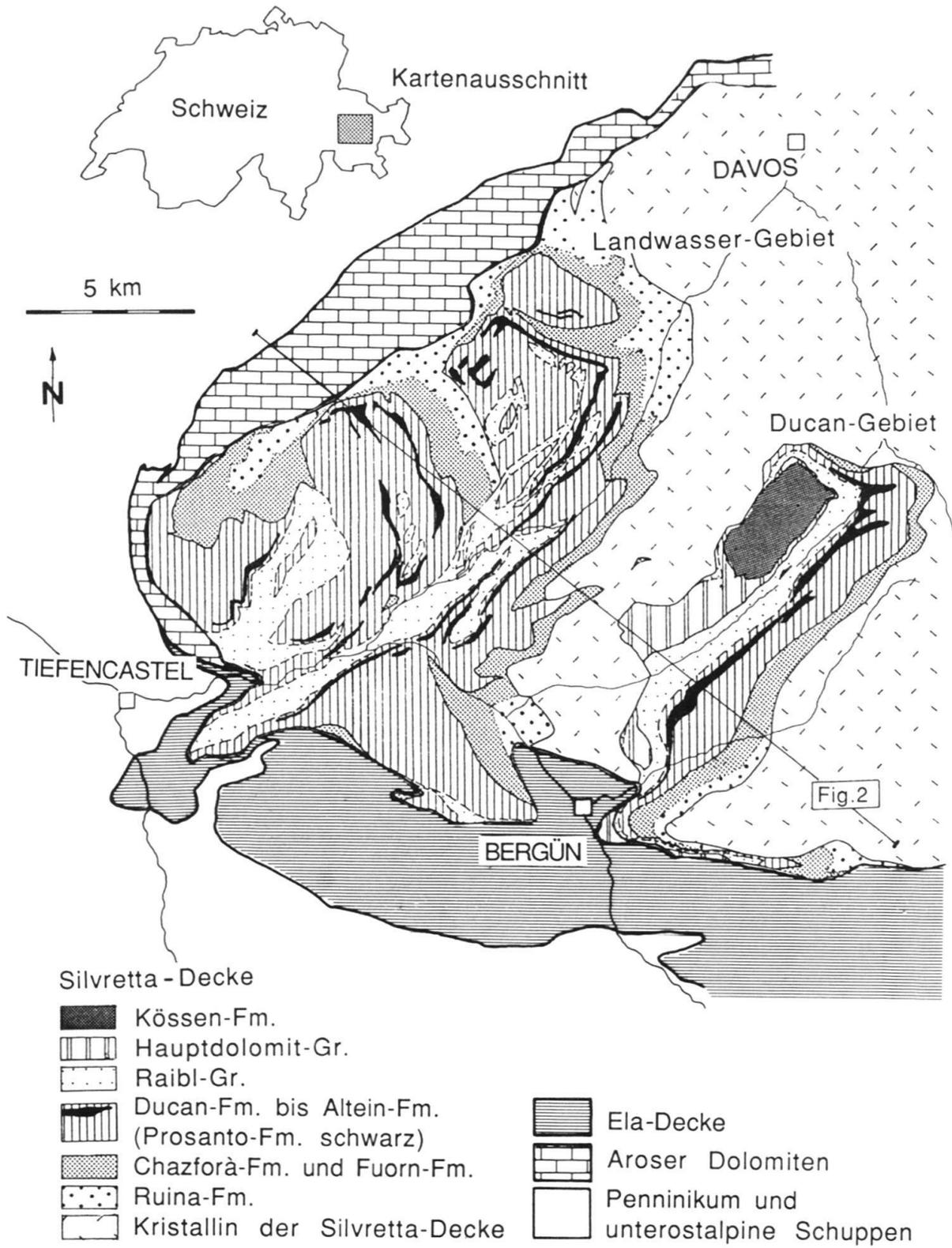


Fig. 1. Geologische Übersicht der Zentralostalpinen Decken in Mittelbünden. Die Verbreitung der Prosanto-Formation ist schwarz hervorgehoben.

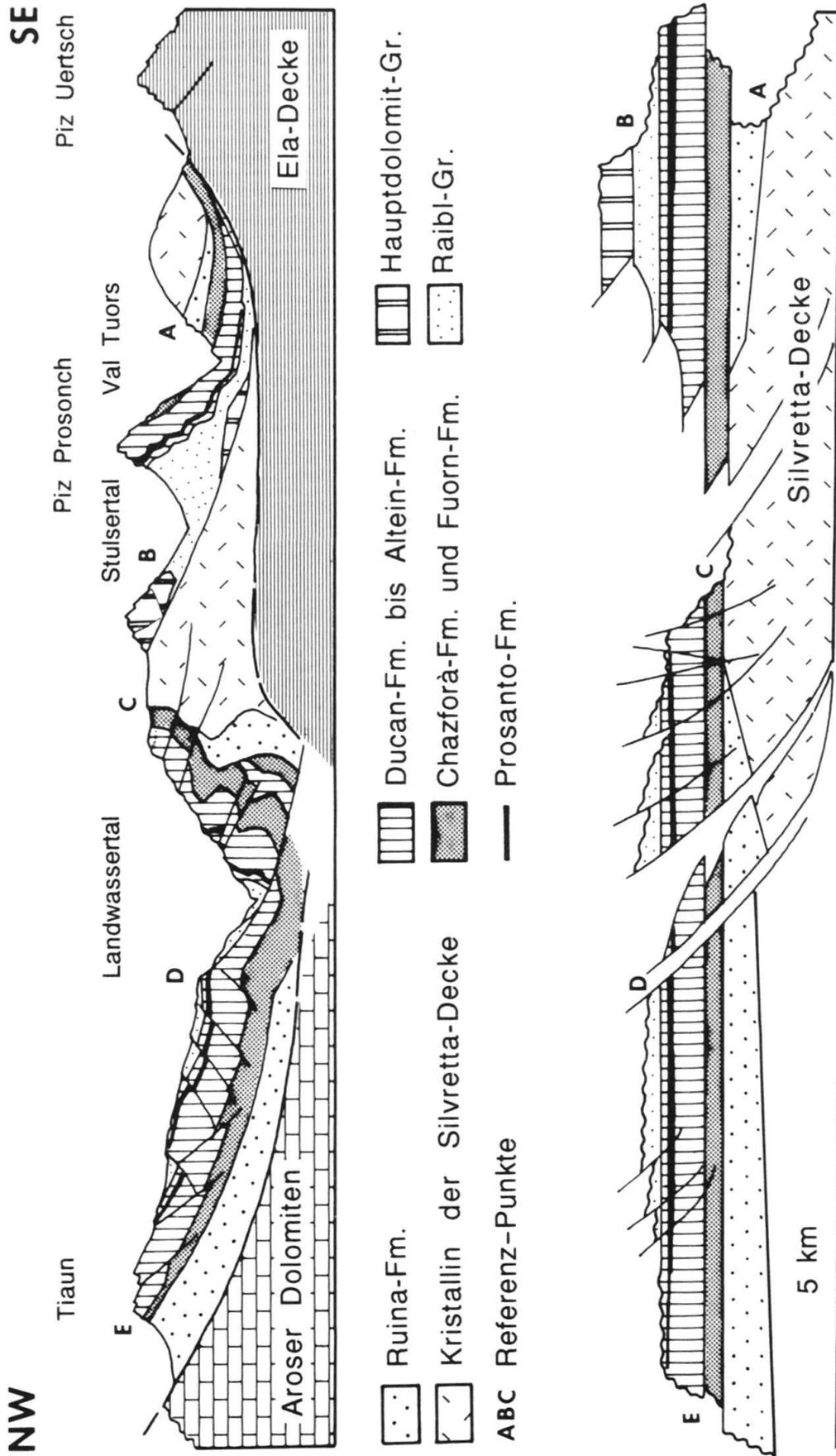


Fig. 2. Schematisches Profil durch das Ducan- und Landwassergebiet, westliche Silvretta-Decke (oben, Orientierung siehe Fig. 1). Die Abwicklung unten zeigt eine Rekonstruktion vor der Bildung der alpinen Falten und Abschiebungen (nach EICHENBERGER 1986).

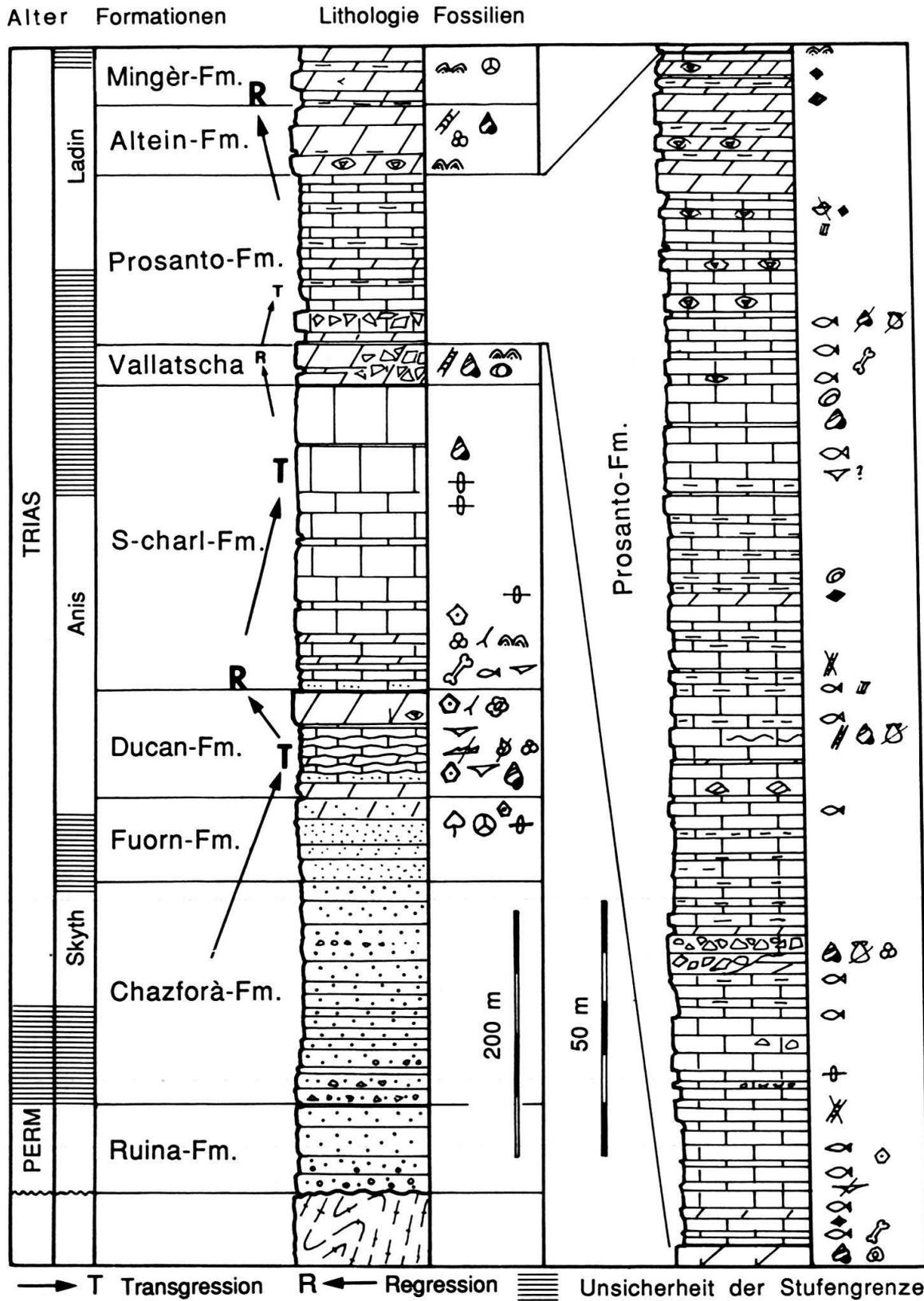


Fig. 3. Stratigraphisches Profil der Ducankette (westliche Silvretta-Decke): Die Schichtreihe vom oberen Perm bis zum Ladin kann in zwei grössere Transgressions (T)-Regressions (R)-Zyklen gegliedert werden. Der vergrösserte Ausschnitt rechts zeigt das Typusprofil der Prosanto-Formation am Piz Prosonch (nach EICHENBERGER 1986).

BERGER (1986) liegt am Nordgrat von P. 2760 (Koordinaten: 780.000/170.350/2400–780.200/170.150/2510).

Die Prosanto-Formation stellt eine besondere Fazies in der mittleren und oberen Vallatscha-Formation dar. Ihre dunkelgrauen bis schwarzen Kalkschiefer, plattigen Kalke und Dolomite heben sich deutlich von den aschgrauen, grobbankigen bis massigen Vallatscha-Dolomiten und den hangenden hellgrauen Altein-Dolomiten ab. Die Prosanto-Formation ist in der zentralen Ducankette mit über 200 m am mächtigsten ausgebildet und nimmt gegen Nordosten wie auch gegen Südwesten, wo sie im unteren Teil durch die obere Vallatscha-Formation vertreten wird, auf 80–100 m ab (Fig. 4). Der mittlere Teil ist teilweise dolomitisiert und enthält etwas mehr Ton. Im Landwassergebiet sind kalkige Prosanto-Schichten nur im Norden zwischen Strel und Tiaun erhalten. Im unteren Landwassertal, der Zügenschlucht und an der Muchetta werden die typischen Prosanto-Kalke in mehreren Niveaus durch etwas hellere feinkörnige Dolomite unterbrochen und schliesslich gegen Südwesten durch dickbankige Dolomite mit Pseudomorphosen nach Sulfatmineralen ersetzt, die sich am Lenzerhorn ganz im Vallatscha-Dolomit verlieren.

In den Unterengadiner Dolomiten finden sich nur in der Val Sesvenna und Val d'Uina dünnbankige plattige «Kalkschiefer» (KELLERHALS 1966) im oberen Vallatscha-Dolomit, die mit der Prosanto-Formation verglichen werden können.

Die Prosanto-Formation besteht überwiegend aus dünnbankigen, teils laminierten Kalken und Dolomiten (Mud- und Wackestones) und häufigen zentimeter- bis dezimetermächtigen Einschaltungen von Kalkareniten und Konglomeraten (Grain-, Pack- und Floatstones), die auch gradiert sein können. Kalkarenite, Konglomerate und Slumps wurden hauptsächlich in den unteren Prosanto-Schichten der östlichen Ducan-

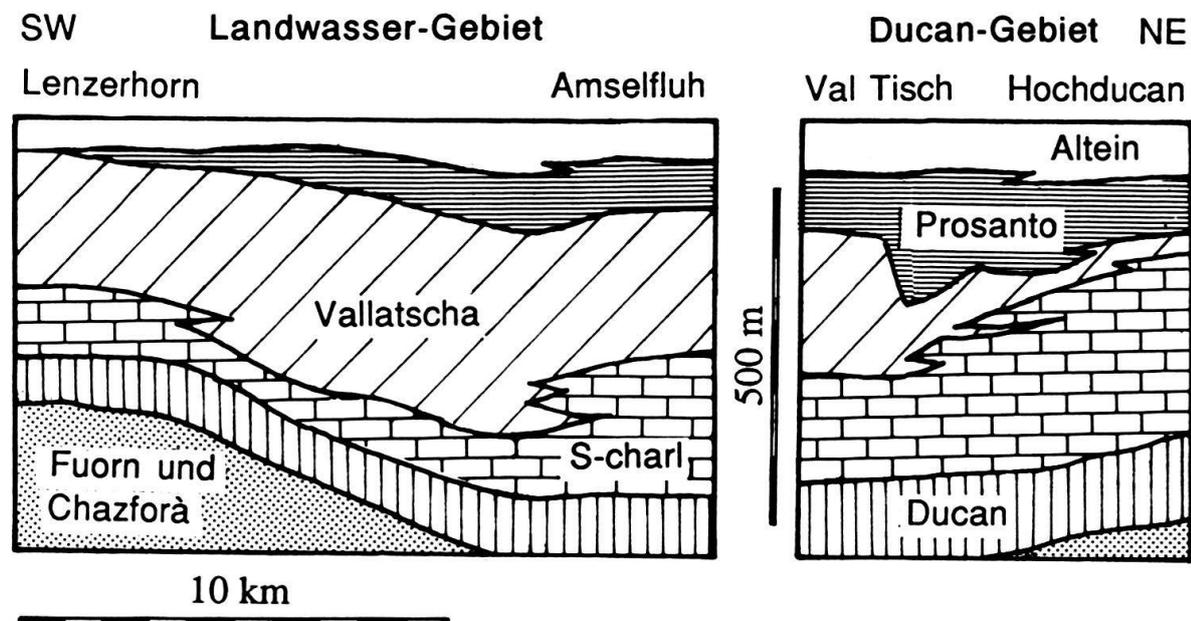


Fig. 4. Stratigraphisches Schema der Mitteltrias der Silvretta-Decke im Ducan- und Landwassergebiet. Die Prosanto-Formation erscheint als linsenartige Einschaltung im oberen Teil der Vallatscha-Formation. Die grösste Mächtigkeit wird im zentralen Ducangebiet erreicht und nimmt gegen NE wie gegen SW rasch ab (nach EICHENBERGER 1986).

kette und im südlichen Landwassergebiet beobachtet, wo die Kalkarenite bis in die oberen Prosanto-Schichten anhalten (EICHENBERGER 1986). Die Mudstones/Mikrite enthalten bis zu 2% Pelloide, Calcisphaeren, Schwammspiculae, Gastropoden, Bivalven und Ostracoden. Die Wackestones bestehen aus Gastropoden-Bio-Pelmikriten und Dasycladaceen-Bio-Intramikriten. Die Pack-, Float- und Grainstones führen Pelloide, Gastropoden, Bivalven, Serpuliden, Dasycladaceen, Intraklasten und selten Ooide. Der Anteil an detritischem Quarz und Muskowit in Silt- und Feinsandgrösse beträgt maximal 0,5%. Die fossilführenden, typisch laminierten Kalke im unteren und oberen Teil der Formation enthalten etwa 2% organisches Material. Authigener Pyrit ist sehr selten. Pseudomorphosen nach Sulfatmineralen (Anhydrit-, Gips- und Cölestinkristalle) treten vereinzelt in Kalken und Dolomiten auf. Quarzinsphärolithe und grössere Chertknollen konnten vor allem unter dem Altein-Dolomit beobachtet werden.

Das genaue Alter der Prosanto-Formation ist noch nicht geklärt. EUGSTER (1923) stellte sie nach lithostratigraphischen Vergleichen ins Karn. Mit Diploporen, die 1984 freundlicherweise von E. Ott (München) bestimmt wurden (siehe auch OTT 1972), konnten EICHENBERGER (1986) und FRANK (1986) aber zeigen, dass der hangende Altein-Dolomit noch ins Ladin gehören und die Ladin/Karn-Grenze höher in der Mingèr-Formation (untere Raibl-Gruppe) liegen dürfte. Mischpopulationen von *Diplopora annulatissima* PIA und *D. annulata* (SCHAFHÄUTL), wie sie von EICHENBERGER (1986) in der mittleren Prosanto-Formation am Piz Prosonch, in Prosanto-Dolomiten der Landwasserkette und aus der liegenden Vallatscha-Formation gefunden wurden, können nach E. Ott aus dem späten Anis oder Ladin stammen. Ein Fund von *Physoporella leptotheca* KOCHANSKY-DEVIDÉ in der unteren Prosanto-Formation des Stulsertals (EICHENBERGER 1986) schien auf spätanisisches Alter hinzuweisen, da diese Form damals nur im Oberanis des M. Popera in den Dolomiten (FOIS 1979) sicher datiert war. BRAGA (1986) konnte jedoch zeigen, dass *P. leptotheca* auch noch im Nor der Betischen Kordilleren (Spanien) auftritt.

Da etwa 300 m tiefer in der Ducan-Formation Conodonten des späten Anis entdeckt wurden (OUWEHAND 1984), dürfte anisisches Alter für die Prosanto-Formation wohl kaum in Frage kommen. Vergleiche der Wirbeltierfaunen (Kap. 9) zeigen eine gute Übereinstimmung mit den unteren Meride-Kalken des Monte San Giorgio. Dort liegen die Schichten mit *Neusticosaurus pusillus*, mit denen die Pachypleurosaurier der Prosanto-Formation am ehesten übereinstimmen dürften, stratigraphisch klar über der Anis-Ladin-Grenze (SANDER 1989a). Aufgrund der Reptilfauna ist eine Einordnung der Prosanto-Formation in das frühe Ladin möglich.

### *Paläogeographie*

In der Mitteltrias gehörte die Silvretta-Decke wie das übrige Ostalpin und das Südalpin zum nordwestlichen Randbereich der triassischen Tethys (BRANDNER 1984). In den Dolomiten und Bergamasker Alpen sowie in den zentralen und östlichen Nördlichen Kalkalpen war eine engräumige paläogeographische Gliederung von tieferen Becken und teilweise isolierten Karbonatplattformen entwickelt (BOSELLINI 1982). Das Zentralostalpin dagegen gehörte, zusammen mit dem Unterostalpin, den westlichen Nördlichen Kalkalpen und den westlichen Südalpen zu einer grossen, nur wenig

gegliederten Karbonatplattform, die sich über mehr als hundert Kilometer Länge und Breite zwischen dem offenen Ozean und den seichten epikontinentalen Randmeeren der sogenannten germanischen Fazies ausbreitete. Innerhalb dieser relativ seichten Karbonatplattform bildeten sich an verschiedenen Orten kleinere Becken, deren Verbindung zum offenen Meer oft stark eingeschränkt war. Tektonische Bewegungen, differentielle Subsidenz einzelner Schollen und globale Meeresspiegelschwankungen kontrollierten offenbar die Entstehung und Wiederauffüllung dieser plattforminternen Becken.

Wegen der alpin-tektonischen Deformation und anschließenden Erosion im Alpenraum, aber auch wegen der allgemein schwierigen Datierung von Plattformkar-

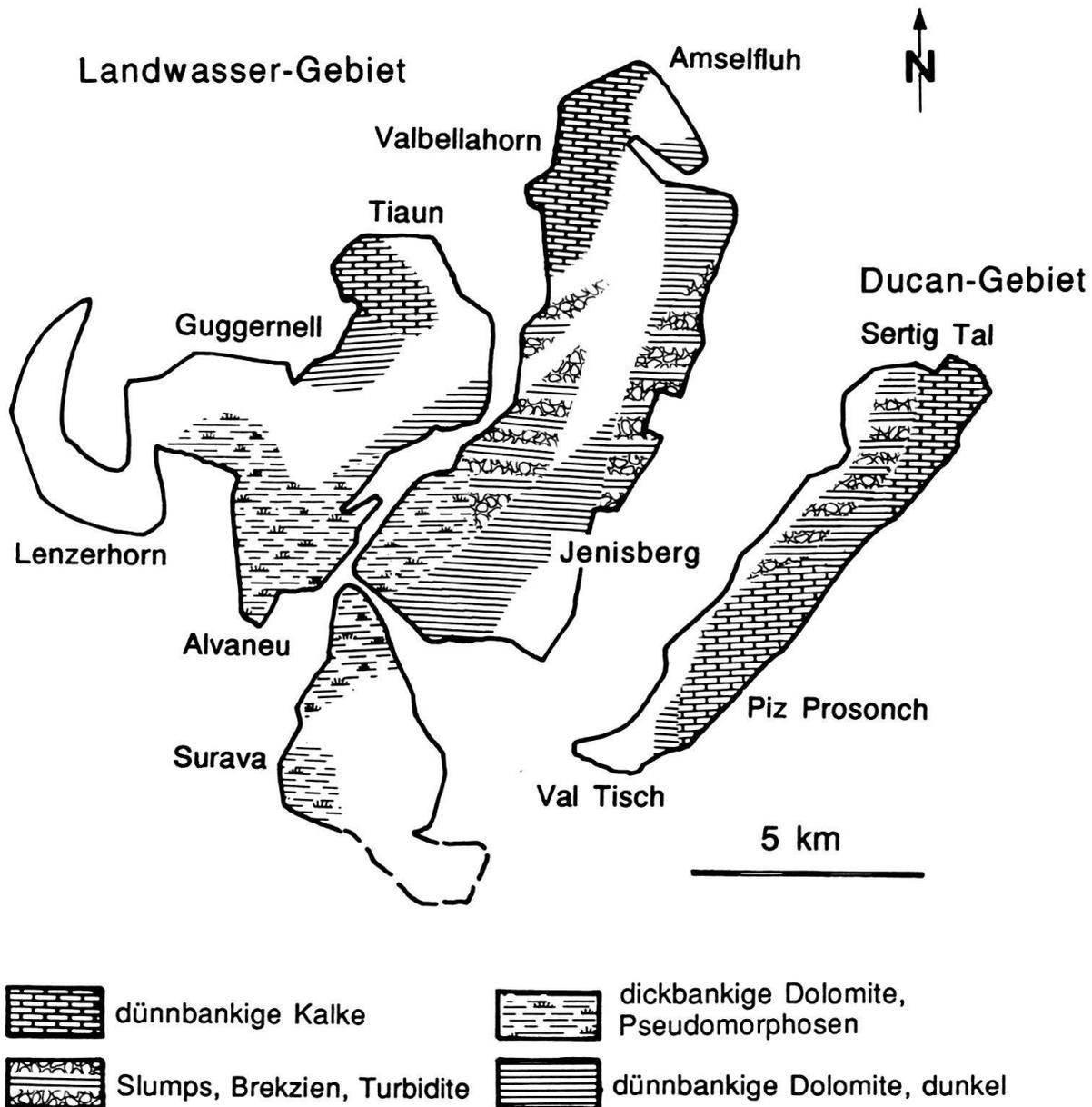


Fig. 5. Paläogeographie und Fazies der Prosanto-Formation in einer palinspastischen Rekonstruktion. In den leer gelassenen Flächen ist die Prosanto-Formation nicht erhalten geblieben (nach EICHENBERGER 1986).

bonaten, ist deren geographische und stratigraphische Verbreitung noch immer schlecht bekannt. Das trifft auch für die Mitteltrias der Silvretta-Decke zu, die im Ducan- und Landwassergebiet relativ grossflächig aufgeschlossen ist. Die rasche Zunahme der Gesamtmächtigkeit der Mitteltrias im Landwassergebiet (Fig. 4) dokumentiert eine verstärkte Subsidenz in dessen Nordostabschnitt und im Ducangebiet. Das schon in der Fuorn-Formation beobachtete Paläorelief mit verstärktem marinen Einfluss im Nordosten hielt offenbar bis Ende Mitteltrias an. Dies zeigt sich im nördlichen und östlichen Bereich im Andauern der kalkigen Stillwassersedimentation der S-charl-Formation, die sich nach kurzfristigem Unterbruch durch die von Südwesten progredierende flachmarine Plattformfazies der Vallatscha-Formation wieder in der Prosanto-Formation fortsetzte (EICHENBERGER 1986).

Nach der Fazieskarte (Fig. 5) liegt der zentrale Beckenbereich der Prosanto-Formation mit dunklen Kalken und Dolomiten im Ducan- und im nordöstlichen Landwassergebiet. Slumps, Brekzien und Turbidite markieren den Beckenrand im zentralen Landwassergebiet und möglicherweise eine beckeninterne Bruchstufe in der nordwestlichen Ducankette. Die Wechsellagerung von typisch dünnbankigen Prosanto-Dolomiten und helleren dickbankigen Dolomiten mit Pseudomorphosen nach Sulfatmineralen im südwestlichen Landwassergebiet deutet auf eine rampenartige Übergangszone zu den Flachwasserkarbonaten der Vallatscha-Formation. Nach der palinspastischen Rekonstruktion von EICHENBERGER (1986) nahmen die heute noch erhaltenen Prosanto-Schichten ursprünglich eine Fläche von  $15 \times 15$  km ein (Fig. 5), sind aber am Nordrand in der Landwasserkette und am Ostrand in der Ducankette erosiv abgeschnitten. So dürfte das ganze Becken einen Durchmesser von mindestens 20 km aufgewiesen haben.

### 3. Pflanzen

#### Stromatolithen

Typisch für die Prosanto-Formation sind laminierte Kalke welche aus einer unregelmässigen Wechsellagerung von dunkelgrauen mikritischen Kalklagen und schwarzen, tonreichen Häutchen bestehen. Die ebenen Kalklagen sind 0,1–3 mm dick und oft undeutlich gradiert. Die nur 0,1–0,3 mm dünnen tonreichen Häutchen oder Laminae sind meist gekräuselt. Dazwischen treten etwas dickere, gefleckte Kalklagen mit sparitisch zementierten Hohlraumgefügen auf. Vereinzelt sind Lagen dolomitiert und heben sich durch ihre beige Anwitterungsfarbe deutlich ab. Sie zeichnen deutlich die Slump-Strukturen nach und sind als flache, kantengerundete Komponenten in «flat pebble»-Konglomeraten enthalten.

Die gekräuselten Laminae werden im Sinne von BURNE & MOORE (1987) als Stromatolithen bezeichnet. Nach der von KRUMBEIN (1983) vorgeschlagenen Definition sollte der Begriff Stromatolithen auf laminierte Gesteine beschränkt werden, deren Entstehung eindeutig auf die Aktivität von Mikroben-Gemeinschaften zurückgeführt werden kann. Rezente oder potentielle «Stromatolithen» verdanken ihre Bildung hauptsächlich der Aktivität von Cyanophyceen, die einerseits Sedimentpartikel binden, andererseits in ihren Schleimhüllen eine extracelluläre Mineralisierung durch Calcit ermöglichen. Neben den phototrophen Cyanophyceen sind in potentiellen Stro-

matolithen aber auch chemotrophe Bakterien und Pilze nachgewiesen (KRUMBEIN 1983, Tab. 2). Selten bleiben in Stromatolithen Mikrobenreste wie Filamente und Calcisphaeren fossil erhalten, die jedoch in der Prosanto-Formation nicht nachgewiesen werden konnten.

### Dasycladaceen

Reste von Kalkalgen (Dasycladaceen) sind relativ häufig im Profil zu beobachten. Die teils kalkig, teils dolomitisch überlieferten Röhrchen sind oft unregelmässig auf Schichtflächen verteilt, können aber auch in kleinen Bruchstücken gradierte Lagen mit mikritischer Matrix bilden (Packstone). Einzelne Thalli sind bis 12 cm lang und nehmen im Durchmesser von 3 auf 1 mm ab. E. Ott (München) wies die folgenden Formen nach:

<i>Physoporella leptotheca</i> KOCHANSKY-DIVIDÉ	selten
<i>Oligoporella</i> sp.	selten
<i>Diplopora annulatissima</i> PIA	häufig
<i>Diplopora annulata</i> (SCHAFHÄUTL)	selten

---

Foraminifera	Nodosaridae	gen. indet.	selten	
Porifera	Hexactinellida	gen. indet.	selten	
Brachiopoda	Inarticulata	<i>Lingula</i> sp.	selten	
Gastropoda		kleinwüchsige Schnecken	vereinzelt	
Bivalvia		<i>Palaeocardita</i> sp. <i>Bakevellia</i> sp. <i>Myophoria</i> sp. Pteriidae gen. indet.	selten vereinzelt selten selten	
Cephalopoda	Coleoidea	Haken eines Coleoiden-Arms	sehr selten	
Annelida	Serpulidae	<i>Spirorbis</i> sp.	vereinzelt	
Crustacea	Ostracoda	gen. indet.	vereinzelt - häufig	
	Malacostraca	Mysidacea Halicyna	<i>Schimperella beneckeii</i> BILL <i>Halicyna</i> sp.	sehr selten sehr selten
	Thylacocephala	<i>Atropicaris</i> sp.	sehr selten	
Spurenfossilien		<i>Thalassinoides</i> sp. <i>Palaeodictyon</i> sp. Kotpillen	sehr selten sehr selten vereinzelt - häufig	

---

Tabelle 1: Wirbellosen-Fossilien aus der Prosanto-Formation des Ducan- und Landwassergebietes mit Angabe ihrer relativen Häufigkeit.

## Coniferen

Reste von Coniferen sind bisher nur im Schutt des Ducangebietes gefunden worden. Meist nur als Abdruck oder Hohlform erhaltene Zweige (PIMUZ 6480–84) können mit der Gattung *Voltzia* verglichen werden. Ein durch Verwitterung freigelegtes, 10 cm langes Fragment eines Stammes lässt einen grösseren und einen kleineren Astansatz erkennen (PIMUZ 6474). Die ursprüngliche Substanz ist vollständig verkieselt und praktisch undeformiert erhalten. Im Querschnitt des etwa 10 cm dicken Holzes sind ausgeprägte Zuwachsringe ausgebildet. Die Dünnschliffe zeigen ein feinzelliges Nadelholz ohne Harzkanäle. Eine genaue Bestimmung steht noch aus.

## 4. Wirbellose

*Zusammenstellung der Wirbellosenfauna in Tabelle 1 (S. 931).*

### Cephalopoden

(Fig. 6)

Da trotz intensiver Suche bisher keine Ammonoideen in den Prosanto-Schichten entdeckt wurden, war der Fund von Tintenfischhaken auf einem Kalkplättchen (PIMUZ 6475) im Schutt des Ducantals eine grosse Überraschung (Fig. 6). Es handelt sich um 6 in einer Reihe angeordnete Haken, die von weiteren Hakenresten umgeben sind. An der Basis des Systems befinden sich zwei gleichgrosse dunkle Knöllchen. Die einzelnen Haken sind ca. 1,5 mm lang und an der Basis ca. 0,3 mm breit. Sie sind

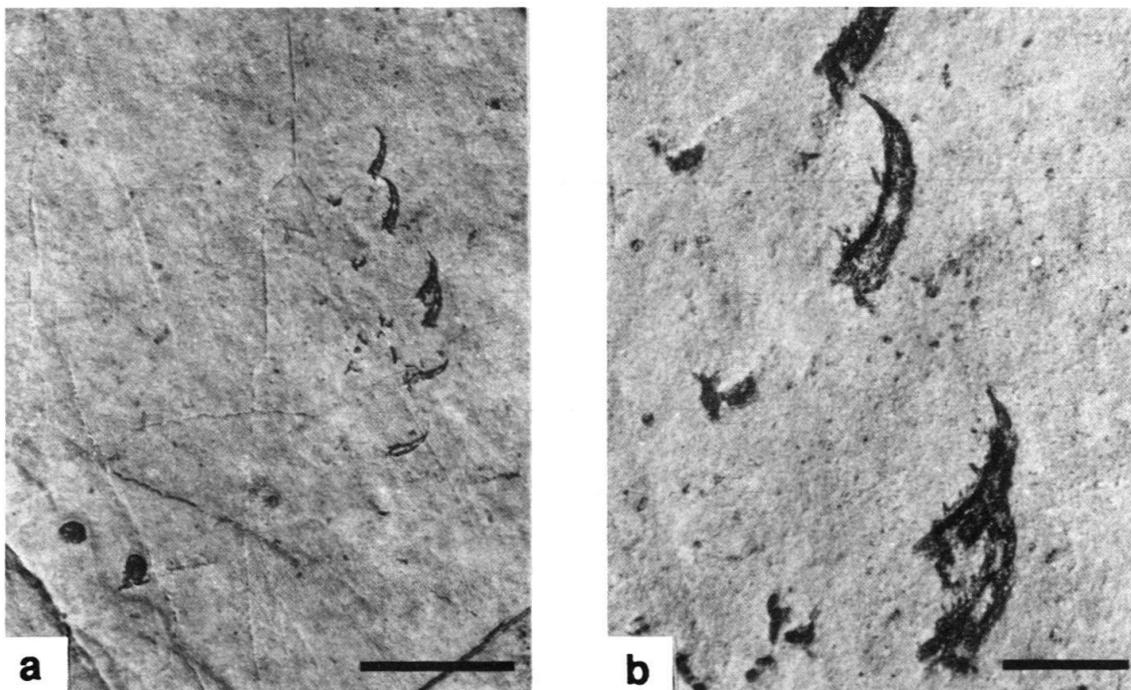


Fig. 6. Rest eines Coleoiden-Arms (PIMUZ 6475) aus dem Ducantal. (a) Hakenreihe mit zwei basalen (?) Knöllchen (links unten); (b) Vergrößerung einzelner Haken mit innenliegenden Dornen. Der Massstab entspricht 5 mm (a) resp. 1 mm (b).

mässig gekrümmt und an der Innenseite unregelmässig mit nach oben gerichteten Dornen versehen. Der zentrale Bereich ist mit unterschiedlich grossen Poren durchsetzt, in denen sich ursprünglich vermutlich Gewebematerial befand. Die Basis ist komplex gebaut und zeigt ein wurzelähnliches System von Fortsätzen, die als Ankersystem im Weichkörper des Armes angesehen werden («orbicular scar»). Nach schriftlicher Mitteilung von J. Reitner (Berlin), der freundlicherweise die Bestimmung übernahm, handelt es sich ohne Zweifel um Reste eines Coleoiden-Armes (Dibranchiata) mit einem neuen Hakentyp. Er zeigt keine Übereinstimmung mit der Gattung *Phragmoteuthis*. Deren Typusart *P. bisinuata* (BRÖNN 1859) aus den schwarzen Fischeschiefern des Karn bei Raibl (heute Cave del Predil, Karnische Alpen) besitzt vollkommen abweichende Hakentypen ohne innenliegende Dornen. Das gleiche gilt auch für *P. ? ticinensis* RIEBER 1970 aus der mitteltriassischen Grenzbitumenzone des Monte San Giorgio (Tessin) und die bekannten Hakentypen aus dem Jura (REITNER & URLICHS 1983).

### Crustaceen

(Fig. 7 und 8)

Neben den lagenweise recht häufigen, kaum zu bestimmenden glattschaligen Ostracoden fanden sich überraschenderweise mehrere kleine Vertreter von höheren Krebsen (Malacostraca).

*Schimperella beneckeii* BILL 1914, ein Vertreter der Mysidacea, liegt gespalten auf Platte und Gegenplatte (PIMUZ 6476), so dass der Carapax nicht sichtbar ist (Fig. 7). Bei einer Gesamtlänge von 14 mm misst der kleine Thorax etwa 3 mm, das Abdomen mit 5 kurzen und einem letzten, fast doppelt so langen Segment 6 mm. Das Telson und ein Uropodenpaar sind etwa 2 mm lang. Charakteristisch ist ein Paar 2,5 mm langer Antennenschuppen. Ein Antennenrest ist 4 mm lang erhalten geblieben. *Schimperella* ist bisher nur aus dem Oberen Buntsandstein (Grès à Voltzia) der Vogesen bekannt, wo sie grössere Populationen bildete (GALL 1971). Die heutigen Mysidaceen oder Schwebgarnelen leben meist als epi- oder endobenthische Kleinkrebse im Meer, kommen aber auch im Süss- oder Brackwasser vor.

Die seltene Crustaceengattung *Halicyne* ist bisher durch zwei fragmentarisch erhaltene Funde aus dem Ducan- und Landwassergebiet vertreten (Fig. 8a). Das besser erhaltene Stück (PIMUZ 6477) zeigt die angewitterte Dorsalseite des verkalkten schildförmigen Carapax von 8 mm Länge und ca. 9 mm Breite. Gut erhalten ist der hufeisenförmige Randsaum mit kleinen dornenartigen Fortsätzen und einer hinteren Spitze. Der Vorderrand wird durch brauenartige Kanten im Medianbereich und über den Augenhöhlen geprägt. Ein frontaler Medianhöcker und ein linker Lateralhöcker sind zu erkennen. Beide hinteren Flanken tragen fein granulierte radiale Streifen. Auch beim zweiten, die Ventralseite zeigenden Stück (PIMUZ 6478), ist der charakteristische Randsaum mit den regelmässigen Dornen zu sehen. Die Breite beträgt 12 mm. Im Zentrum sind phosphatisch erhaltene Reste eines segmentierten Bauchschildes erhalten. *Halicyne agnota* VON MEYER 1851 wurde erstmals aus dem deutschen Muschelkalk beschrieben. TRÜMPY (1957) beschrieb einen gut erhaltenen Dorsalpanzer aus dem Mittleren Muschelkalk des Wutachtals als *H. ornata*. Inzwischen sind weitere Funde von *H. agnota* aus dem Mittleren und Oberen Muschelkalk bekannt geworden (LINCK 1961; ZORN 1971). *Halicyne* ist auch im Mittleren Buntsandstein bei

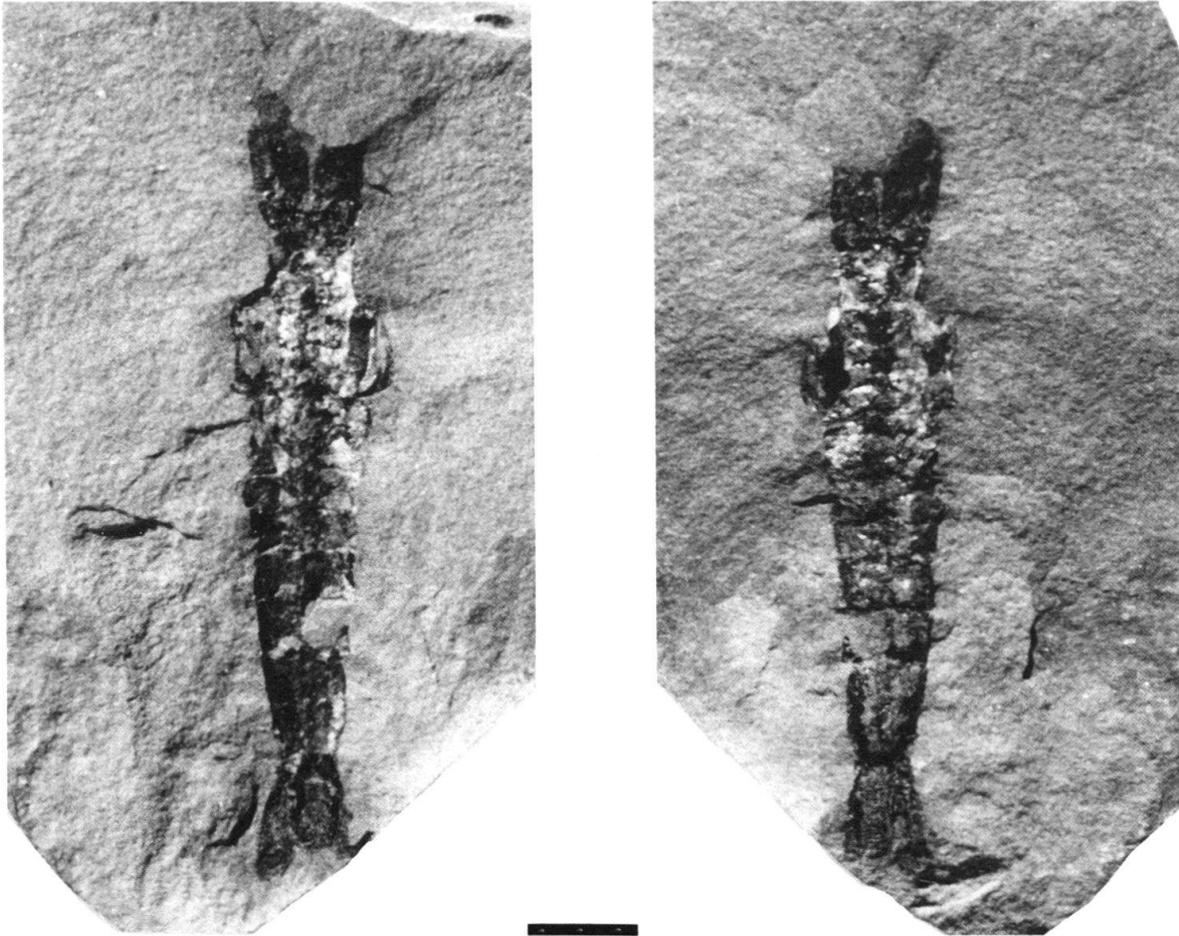


Fig. 7. *Schimperella beneckeii* BILL 1914, Platte und Gegenplatte (PIMUZ 6476) vom Landwassergebiet. Der Massstab entspricht 2 mm.

Göttingen nachgewiesen (MEISCHNER 1963). GALL & GRAUVOGEL (1967) und GALL (1971) konnten dank ausgezeichnet erhaltenen Exemplaren aus dem Oberen Buntsandstein (Grès à Voltzia) der Vogesen eine Rekonstruktion von *H. ornata* präsentieren. Mit *H. elongata* REUSS 1867 und *H. alpina* VON BUBNOFF 1921 wurden auch aus der alpinen Mitteltrias fragmentarische Dorsalpanzer beschrieben. ZORN (1971) konnte *H. agnota* im ladinischen Salvatore-Dolomit der Südalpen nachweisen. Die fragmentarische Erhaltung der Prosanto-Funde erlaubt keine sichere Artbestimmung. Die auf dem hinteren Dorsalpanzer erhaltene Ornamentation stimmt allerdings mit *H. ornata* überein. Beide Exemplare zeigen jedoch deutliche Dornen am Randsaum, die bei dieser Art fehlen. Vielen bisherigen Funden von *Halicyne* ist das Vorkommen in einer kleinwüchsigen, artenarmen und individuenreichen Muschelfauna gemeinsam, die auf erhöhte oder stark schwankende Salinität zurückgeführt wird.

Die von PINNA et al. (1982) aufgestellte Klasse Thylacocephala ist durch einen Fund von *Atropicaris* sp. aus dem Landwassergebiet vertreten. Figur 8b zeigt die Seitenansicht des flachgedrückten, durch die Verwitterung randlich angegriffenen Carapax (PIMUZ 6479; erhaltene Länge: 12,5 mm, Höhe: 6 mm) mit deutlicher sig-

moidaler Ornamentation durch mehr oder weniger parallele Terrassen von 0,5 mm Breite. Da der Vorderrand zerstört ist, kann nichts über ein mögliches Rostrum ausgesagt werden. Eine teilweise erhaltene dorsale Scharnierlinie ist durch kurze Dornen an den hinteren Terrassenrändern klar markiert. Im mittleren Abschnitt ist eine dorso-laterale Reihe von 9 doppelten Tuberkeln ausgebildet. Darunter ist ein gestreckter Abdruck unter dem Carapax zu erkennen (? Muskelansatzlinie). Im postero-ventralen Bereich sind 6 deutliche und 2 weitere undeutliche Abdrücke paariger Extremitäten (? Pleopoden) erkennbar.

Von *Austriocaris carinata* GLAESSNER 1931 aus den karnischen Lunzer Schichten von Österreich unterscheidet sich der Prosanto-Fund durch die fehlende Carina, die deutlichere Ornamentierung und die viel geringere Grösse. *A. striata* GLAESSNER 1931 vom selben Fundort ist ebenfalls grösser, schwächer ornamentiert und zeigt keine dorso-laterale Tuberkelreihe. ARDUINI & BRASCA (1984) stellten die Art *striata* zu ihrer neu errichteten Gattung *Atropicaris*, deren Typusart *A. rostrata* aus den obertriassischen Argillite di Riva di Solto der Valle Imagna bei Bergamo stammt. *A. rostrata* stimmt in der Form und Ornamentation am besten mit dem Prosanto-Fund überein; nur fehlt auch ihr die dorso-laterale Tuberkelreihe. *Microcaris minuta* PINNA 1974 aus den norischen Calcare di Zorzino von Cene bei Bergamo würde in Form und Dimension gut übereinstimmen, ist jedoch deutlich schwächer ornamentiert und besitzt eine dorso-laterale Carina. Mit *Ostenocaris cypriformis* ARDUINI, PINNA & TERUZZI 1980 aus dem Sinemurian und *Rugocaris indunensis* TINTORI, BIGI, CRUGNOLA & DANINI 1986 aus dem Domerian der Lombardei sind inzwischen zwei weitere Gattungen und Arten aus dem Lias der Südalpen dazugekommen. Für *Paraostenia vouldensis* SECRETAN 1985 aus dem Callovien von La Voulte (Südfrankreich) ist eine girlandenartige dorso-laterale Tuberkelreihe typisch, diese Art zeigt aber einen glatten Carapax. Nach SECRETAN (1985) kommen solche Tuberkelreihen, deren Funktion noch unge-

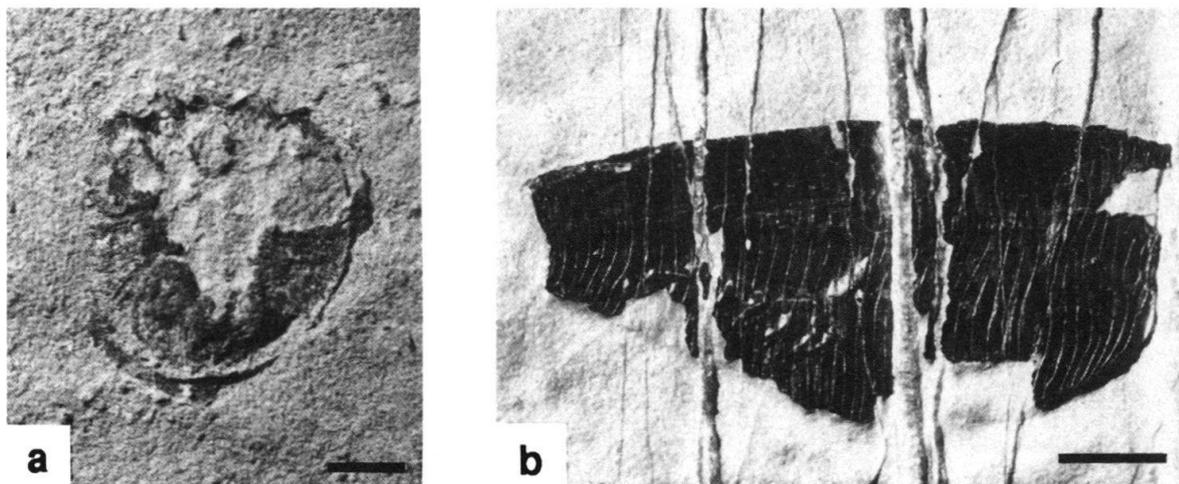


Fig. 8. a) *Halicyne* sp. (PIMUZ 6477) vom Landwassergebiet. Angewitterte Dorsalseite des verkalkten schildförmigen Carapax. Der Massstab entspricht 2 mm.

b) *Atropicaris* sp. (PIMUZ 6479) vom Landwassergebiet. Lateralansicht des Carapax mit sigmoidalen Terrassenlinien. Im postero-ventralen Bereich (links unten) sind Abdrücke paariger Extremitäten erkennbar. Der Massstab entspricht 2 mm.

klärt ist, im Material von La Voulte aber auch auf einzelnen Vertretern anderer Gattungen vor. Nach ARDUINI & PINNA (1989) ist mit *Yangzicaris xiangxiensis* SHEN YAN-BIN 1983 auch eine Art aus der Mittleren Trias von China bekannt. DALLA VECCHIA & MUSCIO (1990) beschrieben das Vorkommen von Thylacocephala aus der Obertrias der Karnischen Alpen südlich von Preone. Noch unbeschriebene Vertreter der Thylacocephala sind auch in der Mitteltrias des Monte San Giorgio vertreten.

Morphologie und Systematik der Thylacocephala sind noch umstritten (Diskussion in ROLFE 1985). Auch die Lebensweise ist noch ungeklärt. Alle erwähnten Funde aus der Trias und dem Jura stammen aus bituminösen Schichten mit ausserordentlich guter Fossilerhaltung. PINNA et al. (1985) sehen in *Ostenocaris* aus dem Lias von Osteno einen im Sediment wühlenden Aasfresser, SECRETAN (1985) stellt sich *Dollocaris* aus dem Callovien von La Voulte als benthischen Räuber vor und ROLFE (1985) möchte zumindest einige Thylacocephala in Analogie zu rezenten hyperiidischen Amphipoden (Flohkrebse) als mesopelagische Räuber deuten. Die ausgeprägten Terrassenlinien von *Atropicaris* stützen die Hypothese einer im Sediment grabenden Lebensweise, da vergleichbare Skulpturen bei Muscheln, Brachiopoden und Crustaceen (z.B. bei der rezenten Krabbe *Emerita talpoida*) auf grabende Formen beschränkt zu sein scheinen (SEILACHER 1974).

### Spurenfossilien

Die deutliche Lamination der typischen Prosanto-Schichten wird nur ausnahmsweise durch Bioturbation gestört. Im Ducantal konnte an der Unterseite einer hellgrauen Dolomitbank ein deutliches Netz von Y-artig verzweigten Grabgängen von 1–2 cm Durchmesser beobachtet werden. Solche zum Ichnogenus *Thalassinoides* EHRENBERG 1944 gestellte Spuren werden allgemein als kombinierte Fress- und Wohnbauten von Maulwurfskrebse (Callianassidae und Thalassinidae) gedeutet (EKDALE, BROMLEY & PEMBERTON 1984). Nach FÜRSICH (1973) müsste diese Form zu *Spongiomorpha suevica* (RIETH 1932) gestellt werden.

Im Schutt des Ducantals fanden sich zwei Kalkplatten mit netzartigen Spuren des Ichnogenus *Palaeodictyon* (PIMUZ 6485 und 6486). Die 2 resp. 4 mm breiten Spuren mit Abständen zwischen 10 und 18 mm sind als Hyporelief an der Basis von dünnen, schwach gradierten Kalklagen erhalten, die in typische laminierte Prosanto-Kalke eingeschaltet sind. Im Gegensatz zu früheren Interpretationen als oberflächliche Weidespuren oder als infaunale Fressbauten deutet SEILACHER (1977) *Palaeodictyon* und andere graphoglyptide Spuren als offene schichtparallele Grabbauten im Sediment, die durch vertikale Schächte mit der Oberfläche verbunden waren.

EICHENBERGER (1986) beschreibt aus der Ducankette ca. 1,5 m über der Basis der Prosanto-Formation eine markante Dolomitbank, deren unterste gradierte Schicht kleine, nicht näher bestimmte Grabbauten ausfüllt. In regelmässig laminierten, hellgrauen kalkigen Dolomiten der mittleren und oberen Prosanto-Formation des Ducangebietes finden sich einige auffallende Bänke mit intensiver Bioturbation. Die nicht näher bestimmbareren Fressbauten zeigen ein deutliches Stopfgefüge mit Kotpillen.

Während *Thalassinoides* hauptsächlich in den flachmarinen *Skolithos*- und *Cruziana*-Ichnofazies auftritt, ist *Palaeodictyon* ein typisches Spurenfossil der tiefmarinen *Nereites*-Ichnofazies (EKDALE, BROMLEY & PEMBERTON 1984).

## 5. Fische

Klasse **Osteichthyes** HUXLEY 1880  
 Subklasse **Actinopterygii** KLEIN 1885  
 Ordnung **Saurichthyiformes** ALDINGER 1937  
 Familie **Saurichthyidae** STENSIÖ 1925

*Saurichthys* AGASSIZ 1834

Bei der Gattung *Saurichthys* AGASSIZ 1834 handelt es sich um mittelgrosse bis grosse Fische mit einer langgestreckten, zylindrischen Körperform. Ihre charakteristischen Merkmale umfassen den länglichen, in ein spitzes Rostrum auslaufenden Schädel, den einteiligen Kiemendeckel, weit rückwärtig liegende und sich direkt gegenüberstehende Rücken- und Afterflosse sowie eine symmetrische, diphycerke Schwanzflosse [weitere Angaben können der Monographie von RIEPPEL (1985a) entnommen werden].

Hinsichtlich der Beschuppung zeigen sich bei einzelnen Arten starke Reduktionen der ursprünglich vollständigen Hautpanzerung (RIEPPPEL 1980a). Die frühesten bekannten Formen der Gattung stammen aus der Eotrias von Madagaskar (LEHMAN 1952), während die jüngsten Vertreter aus der späten Trias bekannt sind (z.B. GRIFFITH 1977). Die Gattung *Saurichthys* hatte bereits in der frühen Trias eine weltweite Verbreitung (BELTAN & TINTORI 1980).

Die bisher in der Prosanto-Formation gefundenen und zur Gattung *Saurichthys* gestellten Stücke lassen sich mit Sicherheit zwei, allenfalls drei bereits bekannten Arten aus der alpinen Mitteltrias zuschreiben.

*Saurichthys curionii* (BELLOTTI 1857)

(Fig. 9)

Zu dieser Art gehört ein vollständiger Schädel in Lateralansicht (ZAUGG 1987), der in der Landwasserkette gefunden und der Sammlung des Bündner Natur-Museums in Chur (BNMC 1) überlassen wurde. Das Exemplar, mit einer Kieferlänge von 116,5 mm und einem Orbita-Durchmesser von zirka 9 mm, zeigt die für *S. curionii* typischen Merkmale und Proportionen. Dazu gehören das relativ lange und schlanke Rostrum, das im Gegensatz zu anderen Arten feinzahnige Gebiss und das relativ breite und rundliche Operculum (RIEPPPEL 1985a). Dieser Art lassen sich vermutlich auch die Stücke PIMUZ A/I 1105 (Fig. 9), 1106 und 1107 zuordnen. Bei PIMUZ A/I 1105 handelt es sich ebenfalls um einen Schädel in Lateralansicht; seine Gesamtlänge liegt bei 66 mm. Deutlich kleiner ist PIMUZ A/I 1106 mit einer Schädellänge von 27 mm; hier sind zudem auch Reste des Axialskelettes erhalten.

*S. curionii* war bisher nur aus der Mitteltrias vom Monte San Giorgio und von Besano bekannt (RIEPPPEL 1985a).

*Saurichthys costasquamosus* RIEPPEL 1985

(Fig. 10)

Dieser 1985 von RIEPPEL neu beschriebenen Art lässt sich bis jetzt mit Sicherheit einzig PIMUZ A/I 990 aus dem Landwassergebiet zuordnen. Gestützt wird die Identi-

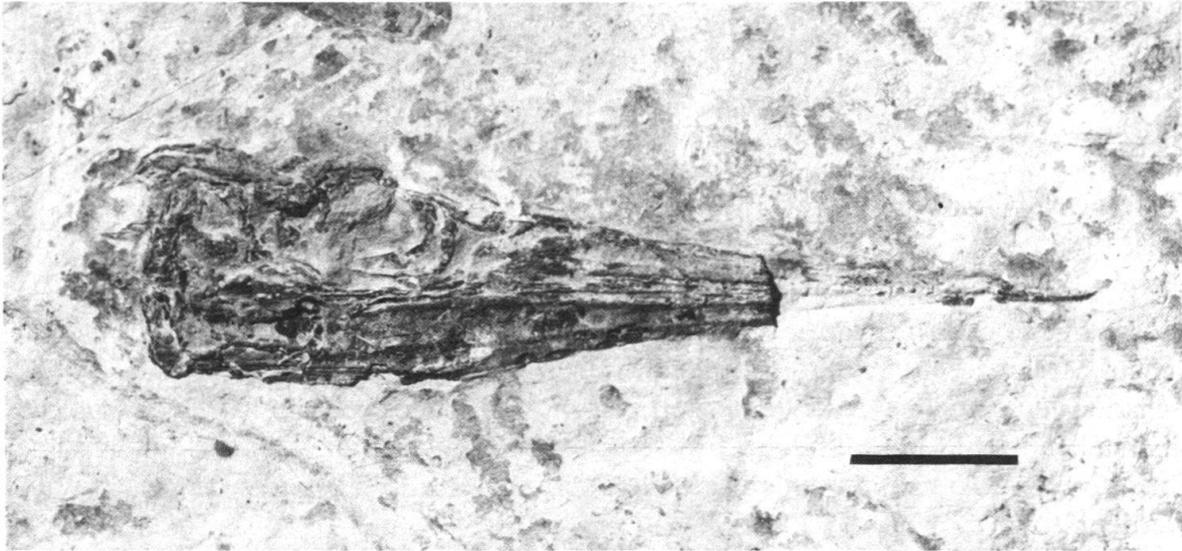


Fig. 9. *Saurichthys curionii* (BELLOTTI) (PIMUZ A/I 1105) vom Landwassergebiet. Deutlich sichtbar sind die grosse Augenhöhle und das langgestreckte, spitz zulaufende Rostrum. Der Massstab entspricht 1 cm.

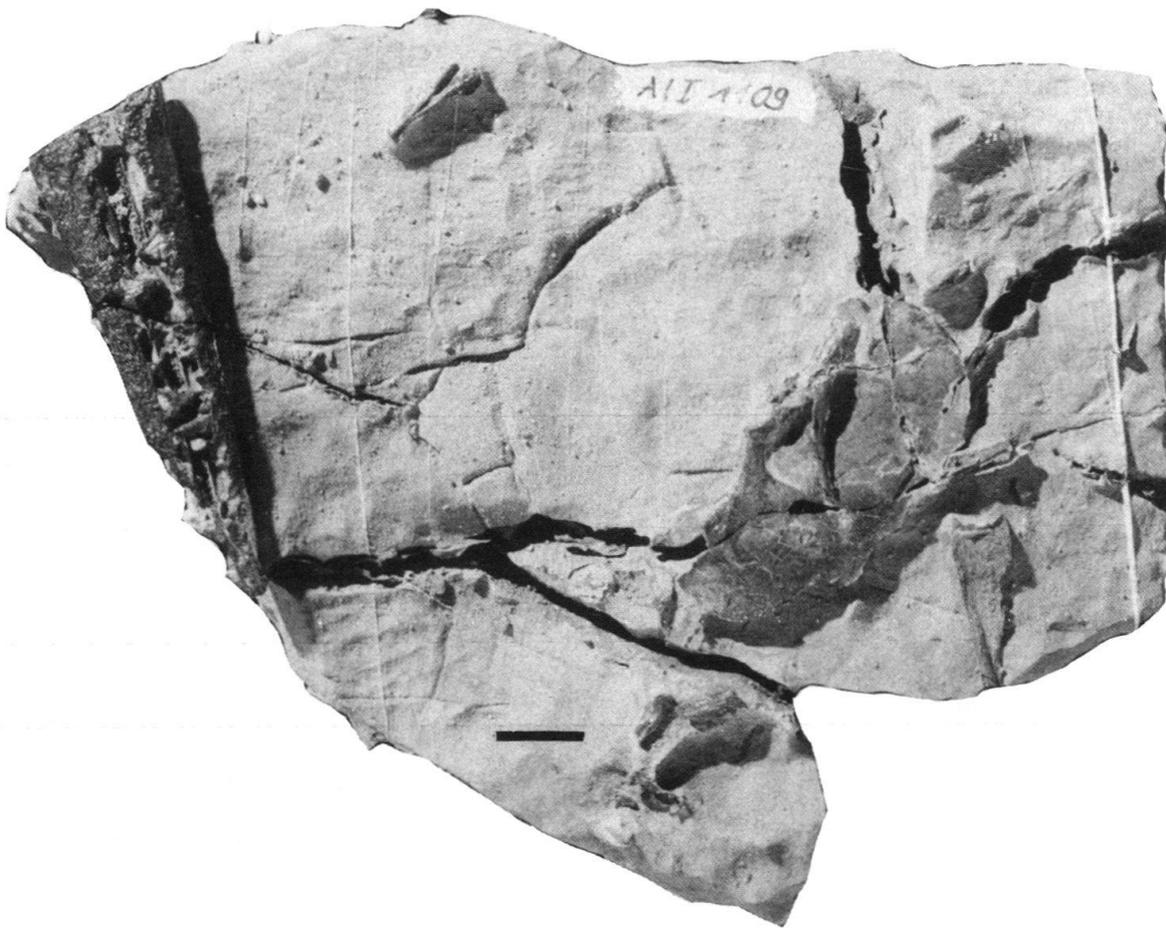


Fig. 10. *Saurichthys* cf. *costasquamosus* RIEPPEL (PIMUZ A/I 1109) vom Landwassergebiet. Links ist ein Teil des bezahnten Rostrums zu sehen. Rechts findet sich ein Kiemendeckel in Medianansicht; dabei ist deutlich die Gelenkfacette, in welcher die Hyomandibula artikuliert zu erkennen. Der Massstab entspricht 1 cm.

fikation dieses relativ vollständig erhaltenen Exemplares von geschätzten 180 mm Gesamtlänge durch das Vorhandensein der arttypischen Rippenschuppen im vorderen Rumpfbereich. Der Kopf ist teilweise vom übrigen Körper gelöst und disartikuliert. Die starke Verwitterung verunmöglicht eine Beobachtung weiterer Details.

Ebenfalls *S. costasquamosus* oder allenfalls *S. macrocephalus* (DEECKE 1889) zuzuordnen sind die Stücke PIMUZ A/I 1108, 1109 (Fig. 10) und 1110. Bei beiden oben genannten Arten handelt es sich um recht grosse, robuste Formen mit kräftiger Bezahnung, deren Unterscheidung sich vor allem auf Merkmale und Proportionen des postcranialen Skelettes abstützt (RIEPPPEL 1985a). Die hier erwähnten drei Stücke umfassen ausschliesslich Reste des Schädelskelettes, weshalb eine genaue Artzuteilung nicht möglich ist.

Bei PIMUZ A/I 1108 handelt es sich um ein Schnauzenstück eines grossen Individuums. Deutlich sichtbar sind in Ober- als auch in Unterkiefer Zähne drei verschiedener Grössenklassen. Die grössten Zähne sind spitzkegelig, maximal 5 mm hoch, mit glatter Basis und leicht abgesetzter, ebenfalls glatter Spitze; das Zwischenstück weist feine Längsrillen auf. Zwischen diesen grossen Zähnen stehen kleinere Ersatzzähne; beide Zahnarten sitzen auf dem Kieferrand. Median des Kieferrandes finden sich Reihen sehr kleiner, spitzer Zähne (Tuberkelzähne RIEPPPEL 1985a), welche im Oberkiefer auf der Gaumenfläche (Vomer) und im Unterkiefer auf den Mixicoronoiden sitzen.

Details der Bezahnung sind auch bei PIMUZ A/I 1109 und 1110 sichtbar. Bei PIMUZ A/I 1109 sind zusätzlich Details des Kiemendeckels (Operculum), wie etwa die Artikulationsfacette zum Hyomandibulare erkennbar. Die hochovale Form des Operculums ist charakteristisch für *S. costasquamosus* und *S. macrocephalus* und lässt ebenfalls keine sichere Einordnung zu.

### *Saurichthys* sp.

(Fig. 11)

12 weitere Stücke (PIMUZ A/I 1111–1121, 1921) lassen sich in die Gattung *Saurichthys* stellen; bei A/I 1122 ist die Zuordnung wahrscheinlich, bei PIMUZ A/I 1123 fraglich. Als Besonderheit zeigt PIMUZ A/I 1921, neben Details des Achsenskelettes, das Vorhandensein eines «Gonopodiums», d.h. eines möglichen Begattungsorganes (Fig. 11). Ähnliche Funde wurden bereits bei *S. curionii* und *S. macrocephalus* vom Monte San Giorgio gemacht (RIEPPPEL 1985a, BÜRGIN 1990a).

Ordnung **Perleidiformes** BERG 1940

Familie **Perleididae** BROUGH 1931

*Colobodus* AGASSIZ 1844

Die Gattung *Colobodus* wurde erstmals im zweiten Band von Agassiz Monographie «Recherches sur les Poissons fossiles» (1833–1843) für ein Kieferfragment aus dem Muschelkalk verwendet. Das Taxon wurde im Anschluss daran zu einer Sammelgattung verschiedenster, nicht nah verwandter Formen (siehe DAMES 1888, DE ALESSANDRI 1910). Andersson, der sich ab 1921 Stensiö nannte, brachte erstmals Klarheit

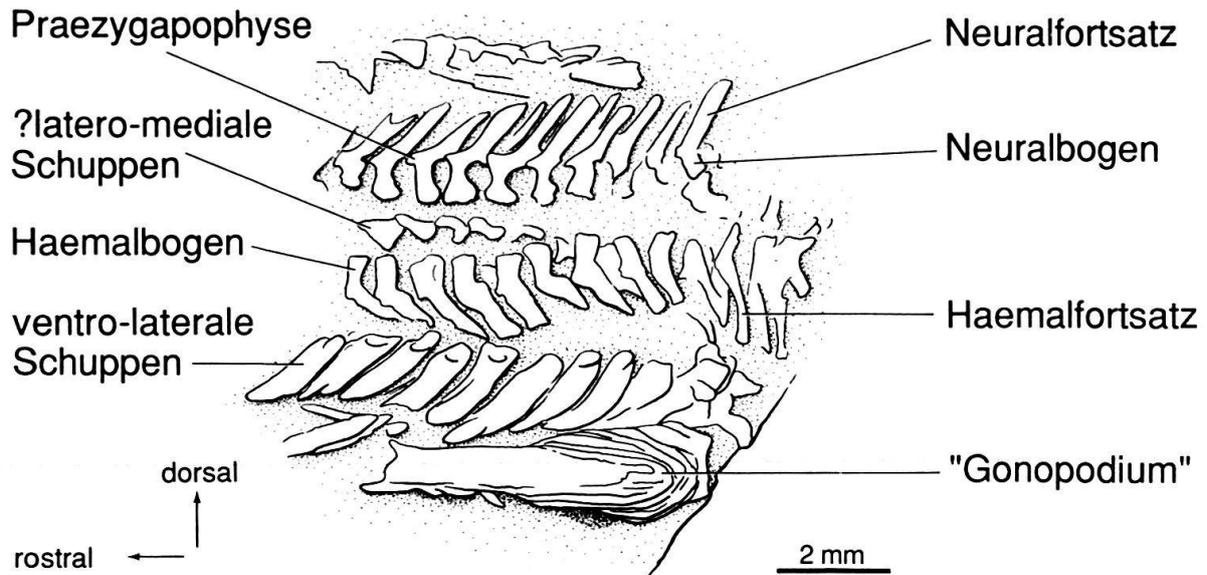


Fig. 11. *Saurichthys* sp. (PIMUZ A/I 1921) vom Ducantal. Das Stück zeigt Teile des Axialskelettes und eines möglichen Begattungsorgans («Gonopodium»).

in diese Angelegenheit (ANDERSSON 1916; STENSIÖ 1921). Eine moderne Bearbeitung ist aber – trotz reichhaltigen und gut erhaltenen Materials – bisher ausgeblieben.

#### *Colobodus* sp.

Aus der Prosanto-Formation ist bis anhin nur ein Schuppenfragment gefunden worden, PIMUZ A/I 1137, welches sich mit einiger Wahrscheinlichkeit der Gattung *Colobodus* zuordnen lässt. Ein Kieferfragment, PIMUZ A/I 1136, zeigt Ähnlichkeiten mit der typischen Bezahnung von *Colobodus*, während der distale Teil eines Flossenstrahls (PIMUZ A/I 1171) ebenfalls zu einem Vertreter der Gattung *Colobodus* gehören könnte.

#### *Peltoperleidus* gen. nov.

*Derivatio nominis.* Der gewählte Namen setzt sich aus griechisch *peltos*, d.h. Schiene und dem Gattungsnamen *perleidus* zusammen und nimmt Bezug auf die medio-laterale Doppelreihe stark erhöhter Flankenschuppen sowie auf die starke Ähnlichkeit mit der Gattung *Perleidus*.

*Diagnose.* Eine kleinere Form aus der Familie Perleididae, welche sich von allen übrigen bisher bekannten Gattungen der Familie durch die charakteristische Beschuppung unterscheidet. Diese Beschuppung besteht im vorderen Rumpfbereich aus zwei medio-lateralen Reihen beträchtlich erhöhter Flankenschuppen. Das Schädeldach ist relativ breit und die Kiefer sind labial mit einer Serie stiftartiger Zähne besetzt. Die Brustflosse besteht aus etwa 13 Flossenstrahlen. Die Rückenflosse liegt gegenüber der Strecke zwischen Bauchflossen und Afterflosse. Die Schwanzflosse ist deutlich gega-

belt, äusserlich beinahe symmetrisch und setzt sich aus 21–22 Flossenstrahlen zusammen. Die Beschuppung besteht aus 36–38 vertikalen Schuppenreihen.

*Genotyp. Peltoperleidus ducanensis* gen. und sp. nov.

*Bemerkungen.* *Peltoperleidus* gen. nov. unterscheidet sich von der nah verwandten Gattung *Perleoidus* DE ALESSANDRI 1910 in erster Linie durch die charakteristische Beschuppung. *Perleoidus altolepis* DEECKE 1889 aus dem Ladin von Perledo und Ca' del Frate zeigt zwar im vorderen Rumpfbereich etwas erhöhte Schuppen, dies aber in vier horizontalen Reihen (TINTORI et al. 1990). Zudem besitzt diese Art am Hinterrand der Schuppen eine deutliche Zähnelung (STENSIÖ 1921: Text-Fig. 79). Die zweifache Ausbildung der Kieferbezahnung, mit einer labialen Reihe stiftförmiger und lingual im Unterkiefer stumpfkönischer Zähne weist die Gattung *Peltoperleidus* gen. nov. als typischen Vertreter der Familie Perleoididae aus. Ein weiteres, charakteristisches Familienmerkmal ist der sehr kurze terminale Achsenlobus des Schuppenpanzers. Neuere Untersuchungen weisen allerdings auf eine mögliche Paraphylie der Familie Perleoididae hin (GARDINER & SCHAEFFER 1989: 179).

*Peltoperleidus ducanensis* sp. nov.

(Fig. 12–15)

*Holotypus.* PIMUZ A/I 1174, ein recht gut erhaltenes Exemplar in Lateralansicht (rechte Körperseite) aus dem Ducantal (Fig. 12 und 13). Der Schädel ist stark angewittert und es fehlen Teile des Schädeldachs, der Kiefer und des Kiemendeckels; etwas unvollständig erhalten sind auch die Flossen.

*Locus typicus.* Ducantal, Schutthalde N. Hoch Ducan, Kanton Graubünden, Schweiz.



Fig. 12. *Peltoperleidus ducanensis* gen. und sp. nov. (PIMUZ A/I 1174) vom Ducantal. Holotyp in rechter Lateralansicht. Deutlich erkennbar der Schädel, die charakteristische Beschuppung und die Schwanzflosse. Der Massstab entspricht 1 cm.

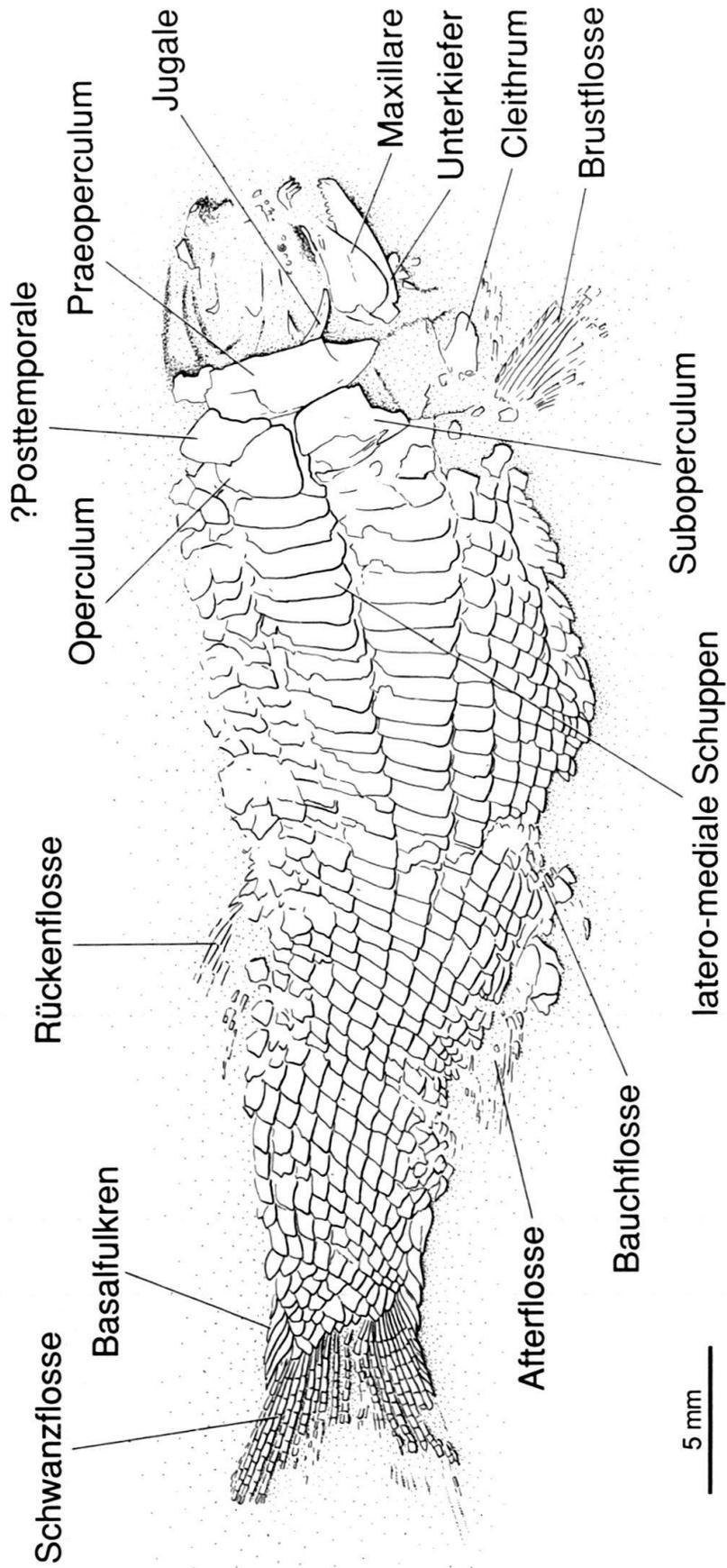


Fig. 13. *Peltoperleidus ducanensis* gen. und sp. nov. (PIMUZ A/I 1174) vom Ducantal. Erläuternde Zeichnung des Holotyps.

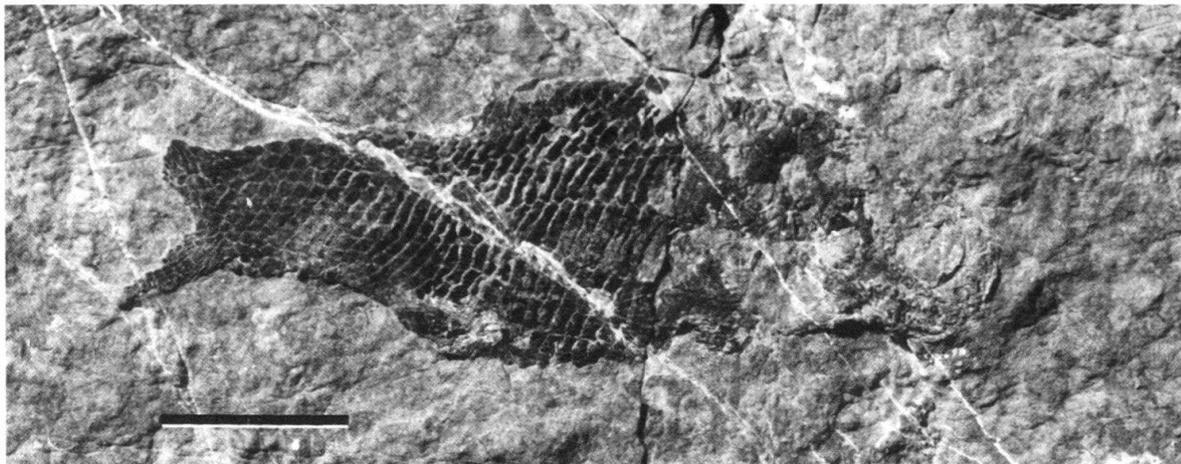


Fig. 14. *Peltoperleidus ducanensis* gen. und sp. nov. (PIMUZ A/I 1124) vom Landwassergebiet. Bei diesem Exemplar sind Teile der Kieferbezahnung und der Beschuppung deutlich erkennbar. Der Massstab entspricht 1 cm.

*Stratum typicum.* Prosanto-Formation der Silvretta-Decke, Ladin, Alpine Mitteltrias.

*Derivatio nominis.* Der Arname *ducanensis* nimmt Bezug auf die Fundstelle des Holotyps, dem Ducantal im Kanton Graubünden.

*Diagnose.* Gleich wie Gattung, da bisher einzig beschriebene Art.

*Zugeordnetes Material.* Nebst dem Holotyp 2 weitere, ebenfalls recht gut erhaltene Exemplare, nämlich PIMUZ A/I 1124 (Fig. 14) und PIMUZ A/I 1173 aus der Landwasserkette.

#### Morphologische Beschreibung

*Form und Grösse.* Ein spindelförmiger Fisch von etwa 50 mm Gesamt- und 42 mm Standardlänge – hier definiert als Länge zwischen Schnauzenspitze und dem Hinterrand der letzten Schuppe auf Höhe des Seitenlinienkanals (Fig. 15). Der Schädel ist stumpf und abgerundet und nimmt etwa 25% der Standardlänge ein. Die kleine Rückenflosse liegt ungefähr auf Höhe der Körpermitte und steht dem Abschnitt zwischen Bauchflossen und Afterflosse gegenüber. Die eher kleine Schwanzflosse ist deutlich gegabelt und äusserlich beinahe symmetrisch.

*Schädel.* Der Schädel aller bis jetzt gefundenen Stücke ist nur unvollständig erhalten. Dennoch lässt sich aus der Kombination der bekannten Individuen ein recht genaues Bild seines Aufbaues geben, der etwa demjenigen von *Perlepidus altolepis* gleicht (STENSIÖ 1921: Text-Fig. 78). Das Schädeldach ist relativ breit und setzt sich aus einem jeweils paarigen, grossen Frontale, einem kleinen, rechteckigen Parietale und einem schmalen Dermopteroticum zusammen (PIMUZ A/I 1174). Der Verlauf der Sinneskanäle und die Oberflächen-Ornamentierung des Schädeldaches sind nicht rekonstruierbar. Ebenfalls Unklarheit besteht über die Form der Extrascapularia. Die Schnauzenregion ist unvollständig erhalten und lässt keine Aussagen über die einzelnen Komponenten zu. Die Wangenregion umfasst ein hohes und plattenförmiges, aufrecht stehendes Praeoperculum an dessen Vorderrand dorsal ein annähernd qua-

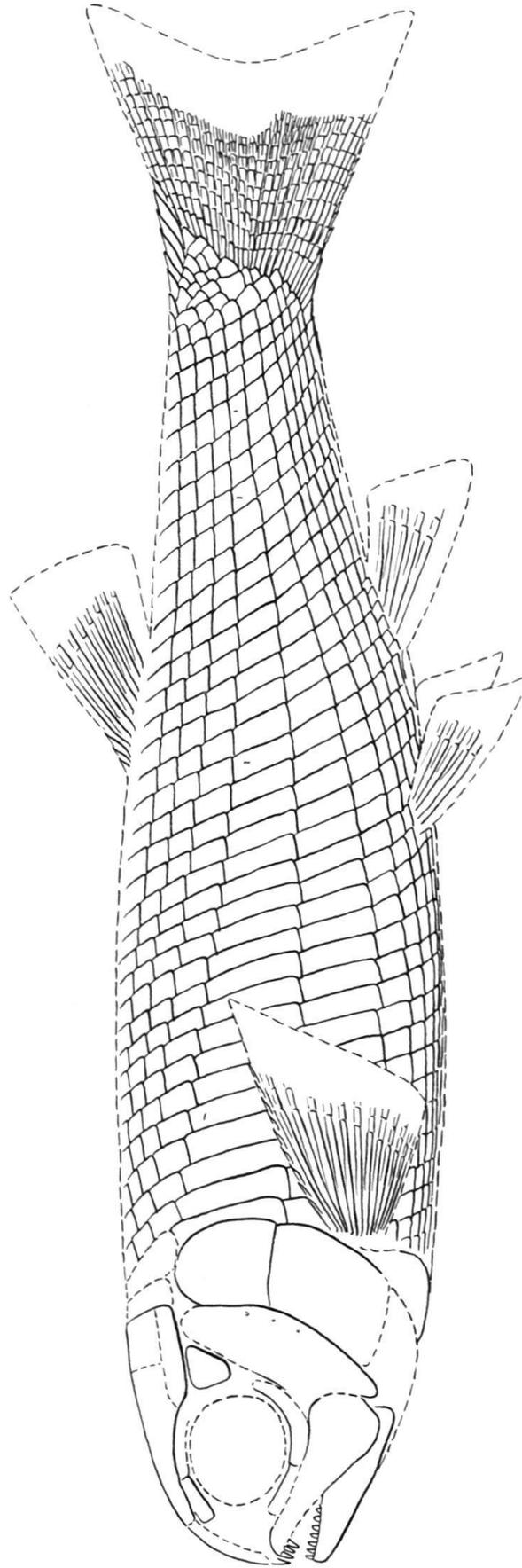


Fig. 15. *Peltoperleidus ducanensis* gen. und sp. nov. Rekonstruktion, basierend auf den drei bisher gefundenen Exemplaren aus der Prosanto-Formation.

dratisches, kleines anamestisches Postorbitale (= Suborbitale auct.) sitzt. Entlang dem Hinterrand des Praeoperculum läuft vertikal der praeoperculare Sinneskanal. Von der Circumorbital-Serie sind einerseits ein deutlich erkennbares, sichelförmiges Jugale sowie einzelne, kleine Supraorbitalia erkennbar. Beim Kiefer ist das Maxillare unvollständig erhalten. Deutlich sichtbar ist beim Holotyp A/I 1174 die rostrale Spitze des Maxillare; sie ist mit zwei bis drei spitzen und stiftförmigen Zähnen versehen. Davor befand sich vermutlich ein kleines, zahntragendes Praemaxillare. Der Unterkiefer ist relativ schmal und keilförmig mit der grössten Höhe am Hinterende. Gut erkennbar ist die Bezahnung des Unterkiefers. Sie besteht lateral aus einer einfachen Reihe spitzer, stiftförmiger Zähne und medial aus solchen mit breiter Basis und spitzkonischer Form. Ähnliche Zähne befinden sich auch auf dem Palatalbogen. Der Kiemendeckel und die Branchiostegalstrahlen sind nur unvollständig erhalten. Ersterer besteht aus einem etwas kleineren, schildförmigen Operculum und einem deutlich grösseren Suboperculum, die beide mit dichten, unregelmässigen Tuberkeln besetzt sind. Bei PIMUZ A/I 1124 sind zwei bis drei relativ schmale Branchiostegalstrahlen erkennbar. Ebenfalls unvollständig erhalten ist der Schultergürtel; hier sind die einzelnen Elemente nicht erkennbar.

*Flossen.* Von den paarigen Flossen ist nur die Brustflosse einigermaßen gut erhalten. Sie besteht aus etwa 13 distal segmentierten und verzweigten Flossenstrahlen. An ihrer Vorderkante sitzen kleine Randfulkren. Die Bauchflosse inseriert etwa auf Höhe der 12. Schuppenquerreihe. Die genaue Zahl der distal segmentierten Flossenstrahlen ist nicht erkennbar. Die unpaaren Flossen sind mit Ausnahme der Schwanzflosse ebenfalls nur unvollständig erhalten. Die kleine Rückenflosse beginnt etwa auf Höhe der 20. Schuppenquerreihe und besteht aus mindestens 8 distal segmentierten und gegabelten Strahlen. An der Basis ihrer Vorderkante stehen drei spitze Basalfulkren; das Vorhandensein von distalen Randfulkren ist unsicher. Die ebenfalls kleine Afterflosse ist nur unvollständig bekannt und beginnt etwa auf der Höhe der 18. Schuppenquerreihe. Sie besteht aus mindestens drei Flossenstrahlen, denen zwei spitze Basalfulkren vorgelagert sind. Die gut erhaltene, schwach gegabelte Schwanzflosse ist äusserlich beinahe symmetrisch und setzt sich aus 21 bis 22 segmentierten, teilweise distal gegabelten Strahlen zusammen. An der Basis des dorsalen und des ventralen Flossenrandes sitzen 4 bis 5 respektive 3 bis 4 Basalfulkren. Diese Ränder tragen zudem jeweils kleine Randfulkren.

*Beschuppung.* Die Beschuppung besteht auf Höhe der Seitenlinie aus 36 bis 38 vertikalen Schuppenreihen. Der terminale axiale Schuppenlobus ist kurz und stumpf. Das charakteristische Merkmal dieser neuen Art sind die beiden medio-lateralen horizontalen Schuppenreihen, welche im vorderen Flankenbereich deutlich erhöhte Schuppen aufweisen; das maximale Höhe/Breite-Verhältnis beträgt etwa 3:1. Über diesen erhöhten Schuppen sitzen bis zu den caudal abgerundeten medio-dorsalen Firstschuppen noch drei Reihen rhombischer Schuppen. Die ventral gelegenen horizontalen Schuppenreihen umfassen eine obere Reihe mit leicht erhöhten Schuppen sowie 5 bis 6 Reihen rhombischer und schmaler Schuppen. Die einzelnen Schuppen haben alle glatte Hinterränder und sind oberflächlich nicht ornamentiert. Die Seitenlinie verläuft deutlich sichtbar, in der oberen Reihe der erhöhten Flankenschuppen. Sie liegt etwa im oberen Drittel dieser Schuppen, von denen einige wenige ein kleines, vertikal orientiertes Sinnesgrübchen aufweisen.

*Bemerkungen.* Aus der Grenzbitumenzone des Monte San Giorgio sind ebenfalls, bisher unbeschriebene Exemplare dieser neuen Gattung (BÜRGIN in Vorb.), bekannt. Allerdings sind hier die beiden Frontalia median verschmolzen und bilden eine einheitliche Platte.

#### Familie *Cleithrolepididae* WADE 1935

##### *Dipteronotus* EGERTON 1854

Die Gattung *Dipteronotus* EGERTON umfasst hochrückige Formen mit einem charakteristischen dorsalen Buckel, der eine Reihe stark verlängerter, stachelförmiger Firstschuppen trägt (MILNER et al. 1990). Die bisher beschriebenen drei Arten sind aus der Untertrias von Frankreich und Deutschland, aus der Mitteltrias von England und aus der Obertrias von Marokko bekannt (MILNER et al. 1990).

##### ?*Dipteronotus* sp.

(Fig. 16)

Eine kleine Gesteinsplatte vom Landwassergebiet (PIMUZ A/I 1199) zeigt neben einzelnen Schuppen auch Reste der Kieferbezahnung (Fig. 16). Beim Kieferrest dürfte es sich um Teile des rechten Unterkiefers handeln, der in Medialansicht rostral fünf grosse, verdickte und caudal etwa 10 kleine, kegelförmige Zähne aufweist. Beide Zahntypen zeigen eine farblich deutlich abgesetzte, dunkle Spitze. Die mögliche Zuordnung zur Gattung *Dipteronotus* ergibt sich vor allem aus der Form der Schuppen. Ihre hohe und schmale Gestalt deutet auf eine hochrückige Form hin. Der dorsale Dorn ist spitz und hat eine breite Basis; er artikuliert im lebenden Tier mit einer markanten, ventromedialen Grube der darüberliegenden Schuppe. Das freie Schuppenfeld ist mit zahlreichen Tuberkeln besetzt, welche in ihrer Grösse gegen caudal abnehmen.

Schuppen mit ähnlicher Form finden sich bei Vertretern der Gattung *Dipteronotus*, wobei *D. cyphus* im vorderen Teil des dorsalen Buckels eine vergleichbare Ornamentierung aufweist (MILNER et al. 1990). Alle bisher bekannten Arten der Gattung *Dipteronotus* weisen zudem eine kräftige Kieferbezahnung auf, was ebenfalls mit dem oben beschriebenen Stück übereinstimmt. Ein neuer Vertreter der Gattung *Dipteronotus* konnte anhand zweier Exemplare auch aus der Mitteltrias des Monte San Giorgio belegt werden (BÜRGIN in Vorb.).

#### Familie *Peltopleuridae* BROUGH 1939

##### *Peltopleurus* KNER 1866

Die Gattung *Peltopleurus* wurde 1866 von KNER für die Art *P. splendens* aus dem Asphaltschiefer von Seefeld (Nor) errichtet. Es handelt sich um kleinere Formen der Mittel- und Obertrias, welche bisher aus Österreich, Italien, der Schweiz, Spanien und China bekannt geworden sind (GRIFFITH 1977). Charakterisiert wird die Gattung vor allem durch eine horizontale Reihe, im vorderen Flankenbereich stark erhöhter, schienenartiger Schuppen (BROUGH 1939).



Fig. 16. ? *Dipteronotus* sp. (PIMUZ A 1199) vom Landwassertal. Schuppen und Kieferreste. Die hohen, schmalen Schuppen weisen eine charakteristische Ornamentierung auf. Bei den Kieferresten sind einzelne, kräftige Zähne erkennbar. Der Massstab entspricht 1 cm.

*Peltopleurus lissocephalus* BROUGH 1939

(Fig. 17)

Dieser Art lässt sich aufgrund der Form des Schädeldaches, des Praeoperculum und der Beschuppung das gut erhaltene Stück PIMUZ A/I 1125 (Fig. 17) und möglicherweise auch PIMUZ A/I 1172 zuordnen.

Morphologische Beschreibung

*Form und Grösse.* Es handelt sich um einen spindelförmigen Fisch von etwa 49 mm Gesamt- und 41,5 mm Standardlänge. Die Kopflänge beträgt zirka 12 mm und die geschätzte maximale Körperhöhe 10 mm. Der Kopf ist gerundet. Die Rücken- und Afterflosse stehen sich, ungefähr auf Höhe der Rumpfmittle, gegenüber; die Schwanzflosse ist deutlich gegabelt und äusserlich beinahe symmetrisch.

*Schädel.* Der hohe und stumpfe Schädel weist ein relativ breites Schädeldach auf (Längen/Breiten-Verhältnis 1,2:1). Dieses besteht aus einem jeweils paarigen grossen

Frontale, einem beinahe quadratischen Parietale und einem länglichen und schmalen Dermopteroticum. Letzteres zeigt in der Mitte seiner medianen Seite einen stumpfen Fortsatz, der die Sutura zwischen Frontale und Parietale beidseits begrenzt. Das Schädeldach, nebst weiteren Kopfelementen, wurde von BROUGH (1939: Text-Fig. 11) abgebildet. Deutlich sichtbar ist im vorliegenden Stück der leicht gekrümmte Verlauf des supraorbitalen Sinneskanals im Frontale; ebenfalls gut erkennbar ist der supratemporaler Kanal im Dermopteroticum. Am Hinterrand des Schädeldaches schliessen in der Mitte ein unpaares, halbkreisförmiges und beiderseits ein schmales, dreieckiges laterales Extrascapulare an; auch hier ist der T-förmige Sinneskanal deutlich erkennbar. Die Schnauzenregion ist, mit Ausnahme eines fragmentarischen Nasale, nicht mehr erhalten. Die Wangenregion besteht caudal aus einem schmalen und aufrecht stehenden Praeoperculum, dessen Sinneskanal gut sichtbar ist, und rostral aus einer dorso-ventralen Serie anamestischer Postorbitalia (= Suborbitalia auct.) mit unterschiedlichen Umrissen. Von der Circumorbital-Serie ist lediglich das sichelförmige Jugale erkennbar. Beim Kiefer lässt sich nur der ventrale Teil ausmachen. Es handelt sich um einen schmalen, rostral etwas zugespitzten Unterkiefer, dessen rechte Hälfte in Medianansicht deutlich den mandibularen Sinneskanal zeigt. Die Bezahnung besteht aus einer Reihe spitzkonischer Zähne, ist aber nur unvollständig erhalten. Über dem Unterkiefer findet sich ein Teil des Palatalbogens, der dicht mit Zähnen ähnlicher Form und Grösse wie denjenigen auf dem Unterkiefer versehen ist. Der hohe und schmale Kiemendeckel besteht aus einem grösseren, schildförmigen Operculum und einem kleineren, subquadratischen Suboperculum. Im Winkel zwischen den Spitzen des Operculums und des Praeoperculum findet sich ein kleines, keilförmiges

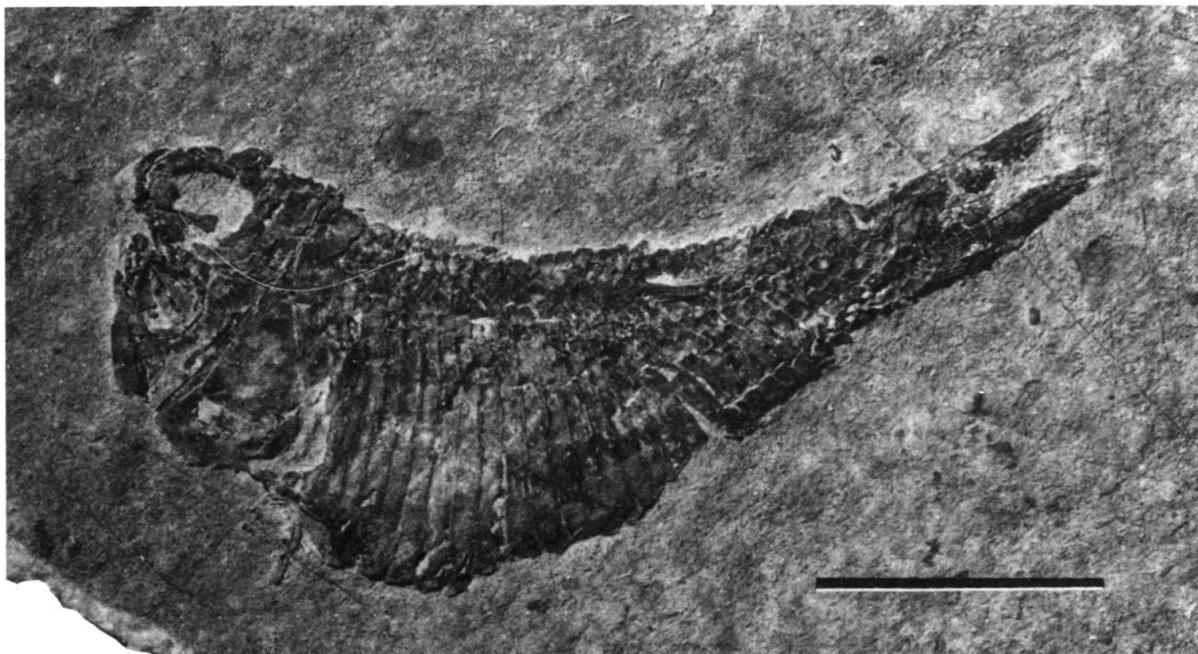


Fig. 17. *Peltopleurus lissocephalus* BROUGH (PIMUZ A/I 1125) vom Ducangebiet. Das Stück liegt in der linken Lateralansicht vor und zeigt das Schädeldach von dorsal. Deutlich erkennbar sind Details des Schädelskelettes, der Beschuppung und der Schwanzflosse. Der Massstab entspricht 1 cm.

Antoperculare. Elemente des Branchiostegalapparates sind am vorliegenden Exemplar nicht erhalten, dafür zeigt das der Gattung *Peltopleurus* zugeordnete Stück PIMUZ A/I 1134 eine Serie von 5 breiten und blattförmigen Branchiostegalstrahlen. Gegen caudal wird der Schädel durch einen kräftigen Schultergürtel abgeschlossen, dessen dorsalstes Element, das leicht dreieckige Posttemporale, den Anschluss an das Schädeldach bildet. Das ventral daran anschliessende Supracleithrum weist eine mehr rechteckige Form auf; in beiden Elementen ist die Fortsetzung des supratemporalen Sinneskanals gut sichtbar, welcher sich damit caudal mit der Seitenlinie verbindet. Alle erhaltenen, äusseren Schädelelemente sind glatt und zeigen keine Spuren einer Ornamentierung.

*Flossen.* Bei den paarigen Flossen ist nur ein Rest der Brustflosse erhalten; Einzelheiten sind hier aber undeutlich. Von den unpaaren Flossen sind die kleine Rücken- und die beinahe symmetrische Schwanzflosse überliefert. Der Beginn der Rückenflosse liegt etwa auf der Höhe der 20. Schuppenquerreihe. Ihre Vorderkante wird durch zwei bis drei Basalfulkren gebildet; eine genaue Zählung der einzelnen Flossenstrahlen ist, da die Flosse als ganzes stark gefaltet vorliegt, nicht möglich. Bei PIMUZ A/I 1172 ist der proximale Teil der Afterflosse erhalten. Sie zeigt einen zweifachen Bau, mit rostral normal ausgeprägten und caudal mit sehr dünnen Lepidotrichen-Segmenten. Dies deutet auf eine modifizierte Afterflosse hin, in der Art wie sie kürzlich für *P. lissocephalus* beschrieben wurde (BÜRGIN 1990a). Die tiefgegabelte Schwanzflosse weist um die 28 segmentierte und grösstenteils distal gegabelte Strahlen auf. An der Basis der dorsalen und der ventralen Kante stehen jeweils einige Basalfulkren.

*Beschuppung.* Die Beschuppung besteht auf der Höhe der Seitenlinie aus 34 Querreihen. Der terminale axiale Schuppenlobus ist sehr kurz und unscheinbar. Im vorderen Rumpfbereich finden sich hier die gattungstypischen erhöhten Flankenschuppen. Über dieser Reihe, und direkt an die etwas zugespitzten, halbkreisförmigen medio-dorsalen Firstschuppen anliegend, finden sich zwei Reihen mit rhombischen Einzelschuppen. Die ventral an die Flankenschuppen anschliessenden Reihen sind nicht erhalten.

*Bemerkungen.* Bei der systematischen Zuordnung von PIMUZ A/I 1125 zur Art *Peltopleurus lissocephalus* macht sich das Fehlen des Maxillare bemerkbar, das arttypisch eine keulenförmige Gestalt aufweist und zahnlos ist (BROUGH 1939). Allerdings zeigen Schädeldach und Praeoperculum eine mit *P. lissocephalus* vergleichbare Ausprägung, weshalb die Zuordnung angebracht erscheint.

#### *Peltopleurus* sp.

Eine Anzahl weiterer Exemplare lässt sich ohne genaue Artidentifikation der Gattung *Peltopleurus* zuweisen. Dazu gehören die recht gut erhaltenen Stücke PIMUZ A/I 1126–1130 und 1172 sowie die fragmentarischen Stücke PIMUZ A/I 1131–1345. Wie oben bereits erwähnt, zeigt PIMUZ A/I 1134 eine recht gut erhaltene ventrale Partie des Schädels. Diese umfasst neben 5 blattförmigen Branchiostegalstrahlen den unteren Teil von Suboperculum und Cleithrum, die Basis der Brustflosse sowie Reste des Unterkiefers und des Hyoidbogens.

Familie **Habroichthyidae** GARDINER 1967

*Habroichthys* BROUGH 1939

Zur Gattung *Habroichthys* wurden bis anhin die Art *H. minimus* aus der Grenzbitumenzone von Besano (BROUGH 1939) und *H. gregarius* aus dem Karn von Polzberg bei Lunz, Österreich, gestellt (GRIFFITH 1977). Aufgrund eines Vergleichs mit Material vom Monte San Giorgio erscheint es sinnvoll letztere Art nicht in die Gattung *Habroichthys* zu stellen, sondern näher an die Familie Peltopleuridae anzulehnen (BÜRGIN in Vorb.).

*H. minimus* ist, neben den unten beschriebenen Exemplaren aus der Prosanto-Formation, auch an verschiedenen Lokalitäten des Monte San Giorgio sowie im Ladin von Perledo gefunden worden (BÜRGIN 1990b). Seit jüngster Zeit liegen auch aus Besano zahlreiche Neufunde vor (BÜRGIN 1991).

*Habroichthys minimus* BROUGH 1939

(Fig. 18)

Zur Art *Habroichthys minimus* können 68 Exemplare gerechnet werden: PIMUZ A/I 986, 991–1046 (Fig. 18), 1151, 1153 und 1155–1160. Provisorisch zu *H. minimus* werden weitere 34 Exemplare gestellt: PIMUZ A/I 1047–1074, 1161–1164 und 1923.

Morphologische Beschreibung

*Form und Grösse.* Ein kleiner, spindelförmiger Fisch von etwa 30–45 mm Gesamt- und 25–30 mm Standardlänge. Der stumpfe, abgerundete Schädel umfasst 25–30% der Standardlänge. Die Rückenflosse befindet sich etwas hinter der Rumpfmittle und steht der Lücke zwischen Bauchflossen und Afterflosse gegenüber. Die deutlich gabelte Schwanzflosse ist äusserlich symmetrisch.

*Schädel.* Obwohl eine grosse Zahl an Funden vorliegt, ist die Struktur des Schädels nur unvollständig erkennbar; dies hängt sicher mit der fragilen Struktur der meisten Kopfelemente zusammen. Am besten erhalten sind das Schädeldach und der Kiemendeckel. Das Schädeldach zeigt sich als längliche, trapezförmige Platte, mit einer mehr oder weniger leichten, lateralen Einschnürung im Orbitalbereich (z.B. PIMUZ A/I 1007, 1039). Deutlich sichtbar sind einzelne Poren des S-förmig verlaufenden Supraorbitalkanals. Die erstmals von GRIFFITH (1977: Fig. 9) festgestellten Suturen im Schädeldach sind hier ebenfalls an einzelnen Exemplaren sichtbar (z.B. PIMUZ A/I 999). Am Hinterrand des Schädeldaches sitzt eine Serie von kleinen Extrascapularia, deren genaue Anzahl und Form aber undeutlich ist. Die Schnauzenregion ist bis jetzt ebenfalls nur bruchstückhaft überliefert. Gleiches trifft auch für die Wangenregion zu, wo einzig ein schmales, vertikal orientiertes Praeoperculum auszumachen ist. Die Circumorbital-Serie besteht aus wenigen, röhrenförmigen Elementen, deren genaue Form aber nicht rekonstruierbar ist. Unvollständig überliefert und schwer auszumachen ist die Form von Ober- und Unterkiefer, welche beide zahnlos zu sein scheinen. Das Maxillare ist ein leicht gebogenes Element mit einem etwas erhöhten caudalen Teil. Die rostral gelegene Spitze zeigt eine eigenartige, vertikal orientierte und hohe Artikulationskante (z.B. PIMUZ A/I 991 und 999). Ein separates Praemaxillare ist nicht

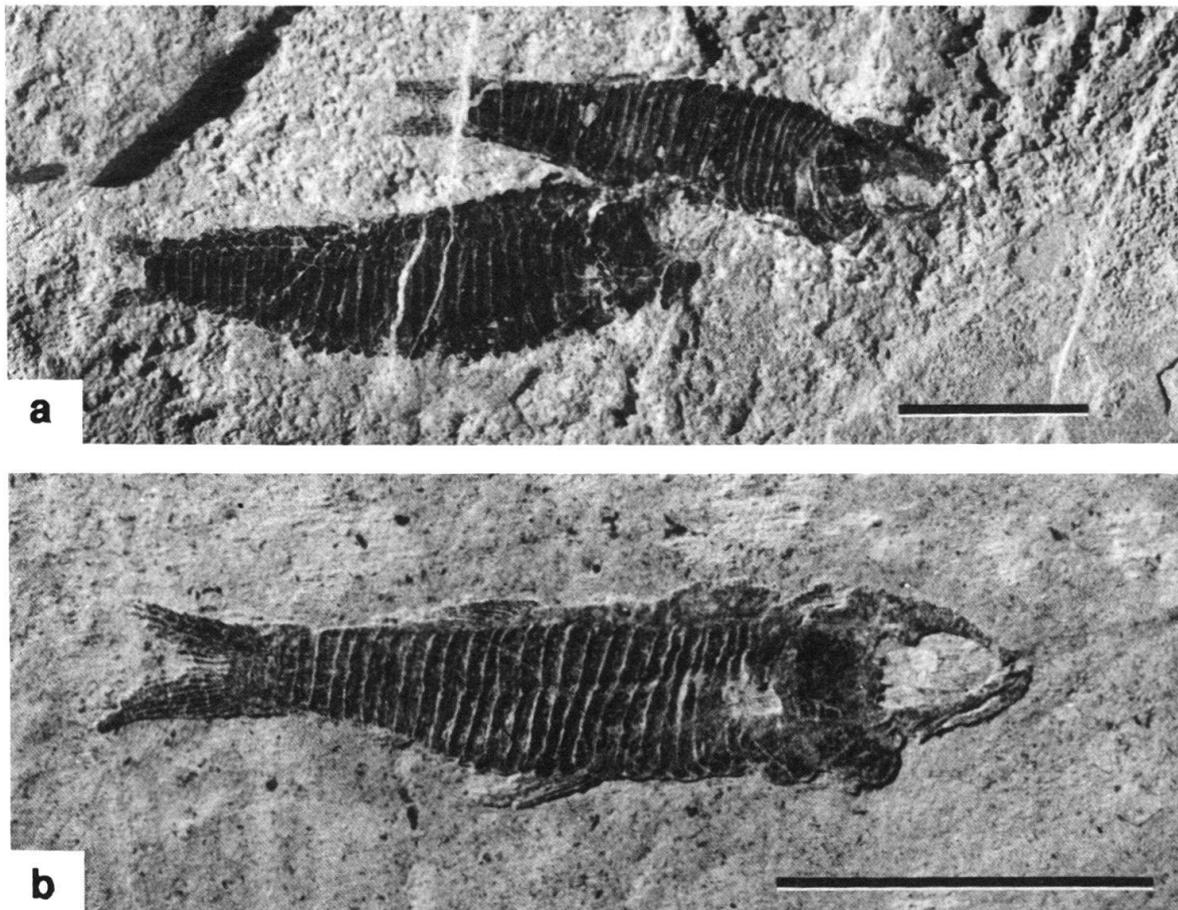


Fig. 18. *Habroichthys minimus* BROUGH: (a) PIMUZ A/I 1005 vom Landwassergebiet zeigt zwei Exemplare in rechter Lateralansicht. Deutlich erkennbar sind Schädel, Beschuppung und die Beflossung. (b) PIMUZ A/I 1016 aus dem Ducangebiet zeigt weitere Details im Schädel und bei der Beflossung. Der Massstab entspricht 1 cm.

sicher identifizierbar. Der Unterkiefer ist schwach keilförmig und recht niedrig gebaut; er läuft rostral in eine markante Spitze aus. Die Kieferaufhängung ist beinahe vertikal orientiert. Der hohe Kiemendeckel besteht aus einem grossen schildförmigen Operculum und einem sehr viel kleineren halbkreisförmigen Suboperculum. Bei einzelnen Exemplaren ragt das Suboperculum, welches über eine schräg orientierte Überlappungskante mit dem Operculum verbunden ist, recht weit nach vorne (z.B. PIMUZ A/I 1007). Vom Schultergürtel sind nur das subquadratische Posttemporale und das rechteckige Supracleithrum einigermaßen erkennbar. Das sichelförmige Cleithrum scheint ventral stark verbreitert. Alle Elemente des Syncranium sind glatt und tragen keinerlei erkennbare Ornamentierung.

*Flossen.* Die Gestalt der Flossen lässt sich aufgrund der hohen Zahl relativ gut erhaltener Exemplare recht gut rekonstruieren. Die Brustflossen bestehen aus etwa 9 distal segmentierten, verzweigten Strahlen und setzen relativ hoch an. Die kleineren Bauchflossen inserieren auf der Höhe der 11. Schuppenquerreihe und bestehen aus etwa 5 distal segmentierten und verzweigten Strahlen. An der Basis der Flossenvorderkante sitzen 2 Basalfulkren. Die Rückenflosse setzt zwischen der 15. und der

18. Schuppenquerreihe an und enthält etwa 7 distal segmentierte und verzweigte Strahlen. Zusätzlich sitzen an der Basis der Flossenvorderkante 3–4 Basalfulkren. Die Analflosse liegt zwischen der 19. und der 22. Schuppenquerreihe und besteht aus etwa 5 distal segmentierten und verzweigten Strahlen. Bei einigen Exemplaren (PIMUZ A/I 886, 991, 1002, 1022, 1026 und 1028) tritt eine eigenartige Modifikation der Analflosse auf. Die Flosse setzt sich hier aus 5 oder mehr ungegliederten Strahlen zusammen, deren erster an seiner Vorderkante eine Vielzahl kleiner, nach vorne gekrümmter Häkchen trägt (BÜRGIN 1990a: Fig. 4). Die Funktion dieser Struktur ist wahrscheinlich im Bereich des Fortpflanzungsverhaltens zu suchen und tritt in ähnlicher Form auch in den Gattungen *Peltopterus* und *Cephaloxenus* auf (BÜRGIN 1990a). Die symmetrische Schwanzflosse ist deutlich gegabelt und besteht aus 16–20 segmentierten und teilweise distal gegabelten Strahlen. An der Basis der dorsalen und ventralen Flossenvorderkante sind jeweils 3–5 Basalfulkren vorgelagert; Randfulkren fehlen.

*Beschuppung.* Die Beschuppung setzt sich aus 28–30 Schuppenquerreihen zusammen, wobei der grösste Teil aus einer horizontalen Reihe stark erhöhter Flankenschuppen besteht (BÜRGIN 1990b). Die letzte dieser Flankenschuppen ist nahezu halbkreisförmig und deutlich breiter als alle ihr vorangehenden Einzelschuppen. Zwischen den Flankenschuppen und der medio-dorsalen sowie der medio-ventralen Schuppenreihe befinden sich im Rumpfbereich jeweils noch eine latero-dorsale, respektive eine latero-ventrale Schuppenreihe. Die Schuppen der dorsolateralen Reihe sind rhombisch, diejenigen der latero-ventralen Reihe von rechteckiger Form. Die latero-ventrale Schuppe vor der Bauchflosse besitzt an ihrem Hinterrand eine deutliche Einbuchtung. Dorsal und ventral der hintersten Flankenschuppe sitzen kleine, rhombisch bis lanzettförmige Schuppen, die so Teile der Schwanzflossen-Basis bedecken. Der Verlauf der Seitenlinie ist nur bei wenigen Exemplaren sichtbar (PIMUZ A/I 1016 und 1028) und befindet sich ausschliesslich in den hohen Flankenschuppen. Sie verläuft im vorderen Rumpfdrittel hoch, fällt in der Mitte stark ab und liegt im hintersten Drittel eher tief.

*Bemerkungen.* Die mitteltriassische Art *Habroichthys minimus* war bisher erst durch wenige Exemplare bekannt (BROUGH 1939; GRIFFITH 1977; BÜRGIN 1990b). Trotz der grossen Zahl der nun neu beschriebenen Funde bleiben viele Details des Kopfskelettes weiterhin unbekannt. Dieser Umstand wirkt sich vor allem auf die Klassifikation von *H. minimus* aus. Aufgrund des Schädeldaches, des Kiemendeckels, der Flossen und der Beschuppung dürfte aber eine grosse Affinität zu Vertretern der Gattung *Peltopterus* bestehen (GARDINER & SCHAEFFER 1989: 180).

### *Habroichthys* sp.

(Fig. 19)

Neben den oben beschriebenen Exemplaren, welche sich mit mehr oder weniger grosser Bestimmtheit der Art *Habroichthys minimus* zuordnen lassen, sind weitere 36 Exemplare gefunden worden, die mit Sicherheit der Gattung *Habroichthys* angehören (AI 1075–1104 und 1165–1169). Unter diesen, grösstenteils nur bruchstückhaft erhaltenen Stücken finden sich mit A/I 1104 (Fig. 19) und 1154 zwei besonders grosse

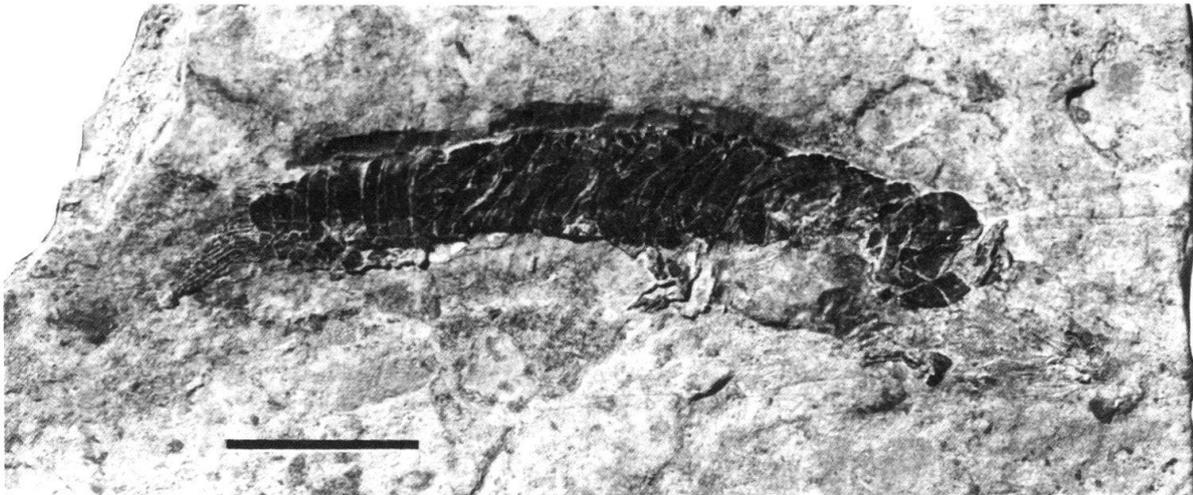


Fig. 19. *Habroichthys* sp. (PIMUZ A/I 1104) vom Ducangebiet. Das Stück zeigt Teile des Schädel skelettes, der Beschuppung und der Schwanzflosse. Der Massstab entspricht 1 cm.

Exemplare (Gesamtlänge etwa 53 respektive 37 mm). Dabei könnte es sich um eine, im Material vom Monte San Giorgio beobachtete, neue Art handeln (BÜRGIN in Vorb.). Neben der Grösse ist auch die Zahl der Flankenschuppen mit 32 deutlich höher als bei allen bisher *H. minimus* zugeordneten Stücken; eine weitere Erklärungsmöglichkeit wäre das Vorhandensein eines ausgeprägten Sexualdimorphismus (J. Griffith, pers. Mitt.). Bis zum Vorliegen weiteren Materials wird aber an dieser Stelle auf die Schaffung einer neuen Art verzichtet.

Superserie **Neopterygii** REGAN 1923  
 Ordnung **Semionotiformes** ARAMBOURGH & BERTIN 1958  
 Familie **Eosemionotidae** fam. nov.

*Eosemionotus* STOLLEY 1920

Die Gattung *Eosemionotus* wurde 1920 von STOLLEY für eine von FRITSCH (1906) als *Allolepidotus vogeli* bezeichnete Art aus dem Mittleren Muschelkalk Deutschlands eingeführt. Diese Art wurde in der Zwischenzeit aufgrund neuen Fundmaterials eingehend beschrieben (SCHULTZE & MÖLLER 1986). Exemplare der Gattung *Eosemionotus* sind auch aus der Mitteltrias Spaniens, des Monte San Giorgio, von Besano und wie unten gezeigt auch aus der Prosanto-Formation bekannt. Die wesentlichsten Merkmale der Gattung umfassen die verwachsenen Frontalia, die relativ langen und stiftförmigen Kieferzähne sowie die starken Fulkralschuppen an der Basis aller unpaaren Flossen. Ein Teil dieser Merkmale tritt in ähnlicher Ausprägung auch bei der permischen Gattung *Acentrophorus* auf (GILL 1923; GARDINER 1960), wobei aber deutliche Unterschiede bei den Prämaxillaria, den Branchiostegalstrahlen und der Schwanzflosse bestehen. *Eosemionotus* steht hier deutlich näher bei den eigentlichen Semionotiden (BÜRGIN in Vorb.). Eine Konsequenz dieser Feststellung und der weiter

unten beschriebenen Probleme bei der Charakterisierung der Semionotidae ist die Schaffung einer neuen, eigenständigen Familie Eosemionotidae.

#### *Eosemionotus* sp.

Der Gattung *Eosemionotus* lassen sich bis jetzt aus der Prosanto-Formation 7 unvollständig erhaltene Exemplare zuordnen PIMUZ A/I 1143–1148 und PIMUZ A/I 1919 (mit Fragezeichen eventuell auch PIMUZ A/I 1198, 1921 und 1922). Die beiden am besten erhaltenen Stücke PIMUZ A/I 1143 und 1144 zeigen einen hochrückig spindelförmigen Fisch von etwa 33 bis 42 mm Gesamtlänge und einer jeweiligen Standardlänge von 27, respektive 34 mm. Der Schädel umfasst 30–35% der Standardlänge und entspricht in etwa der korrigierten maximalen Körperhöhe. Von den einzelnen Schädelementen sind nur die feinen stiftartigen Kieferzähne und die Umrisse des Kiemendeckels erkennbar. Bei PIMUZ A/I 1145 ist ein nahezu vollständiges Praemaxillare erkennbar, an dessen Unterrand etwa 5 spitze Zähne sitzen; der aufsteigende dorsale Fortsatz ist nur an der Basis erhalten. Die paarigen Flossen sind bei keinem Exemplar erkennbar. Bei den unpaaren Flossen ist lediglich die Schwanzflosse einigermaßen gut erhalten. Die kräftigen Fulkralschuppen sind bei der Rücken- und Schwanzflosse deutlich sichtbar. Die kleine Afterflosse scheint sich aus etwa 4 Strahlen zusammzusetzen (PIMUZ A/I 1148). Bemerkenswert ist die stumpfe Schwanzflosse, welche sich durch eine beinahe gerade Hinterkante auszeichnet. Sie besteht aus etwa 12 segmentierten und distal gegabelten Flossenstrahlen. An der Basis ihrer Dorsalkante sitzen 5–6 spitze Fulkralschuppen, welche distal von kleineren Randfulkren abgelöst werden. Bei PIMUZ A/I 1146 ist schwach der Abdruck des Achsenskelettes zu sehen, welches sich mit den von SCHULTZE & MÖLLER (1986: Fig. 7 und 11) gegebenen Abbildungen deckt. Die Beschuppung besteht auf Höhe der Seitenlinie aus etwa 25 vertikalen Querreihen mit einem sehr kurzen terminalen axialen Schuppenlobus (PIMUZ A/I 1148). Die glatten Einzelschuppen sind im vorderen Rumpfbereich deutlich höher als breit und nehmen gegen die Schwanzflosse zu eine rhombische Form an; ihr Hinterrand erscheint vollständig. Die Art der Erhaltung ermöglicht keine Artzuordnung, obschon die Zahl der Schuppenquerreihen mit denen von *E. vogeli* (23–26) in Einklang stünde. Bis zur Klärung dieser Frage muss also das Auffinden neuer und besser erhaltener Stücke abgewartet werden.

#### Familie Semionotidae sensu PATTERSON 1973

In die Familie Semionotidae wurden je nach Autor bis zu 22 verschiedene Gattungen gestellt (PATTERSON 1973), die aber mit Sicherheit nicht alle näher miteinander verwandt sind. Arbeiten zur Revision dieses polyphyletischen Taxons sind gegenwärtig im Gange (D. Thies, pers. Mitt.). Der radikale Vorschlag von McCUNE (1986) die Familie auf die beiden Gattungen *Semionotus* und *Lepidotus* zu beschränken, scheint aber etwas über das Ziel hinaus zu schießen.

In der alpinen Trias waren Vertreter der Semionotidae schon vor der Mitte des 19. Jahrhunderts bekannt (BALSAMO-CRIVELLI 1839 zitiert in DE ALESSANDRI 1910). Seit dieser Zeit wurden zahlreiche Arten beschrieben, welche in zum Teil neu errich-

tete Gattungen (*Archaeosemionotus* DEECKE 1889, *Paralepidotus* STOLLEY 1920, *Plesiolepidotus* SCHLOSSER 1923, *Archaeolepidotus* ACCORDI 1955) gestellt wurden. Durch unzureichende Charakterisierungen der einzelnen Taxa und durch tradierte Zuordnungen kam es in der Folge zu grossen taxonomischen Unklarheiten (siehe z.B. DEECKE 1926), deren Lösung aber nicht Gegenstand der vorliegenden Studie sein kann.

Bei den Fischfunden aus der Prosanto-Formation lassen sich über 20 Fundstücke zur Familie der Semionotidae stellen. Hinsichtlich der generischen Zuordnung stellt sich das oben skizzierte Problem mit aller Deutlichkeit. Die am vollständigsten erhaltenen Exemplare (z.B. PIMUZ A/I 1175 und 1178) stimmen am besten mit der von DE ALESSANDRI (1910: 69–72, Taf. 1, Fig. 13 und 14, Taf. 2, Fig. 3) als *Semionotus balsami* BELLOTTI 1857 bezeichneten Art überein. Das auffälligste gemeinsame Merkmal ist die Wangenregion, welche bei allen diesen Formen aus einem einzelnen grossen, dorsalen Postorbitale (= Suborbitale auct.) und ventral einem Mosaik kleiner, unregelmässig geformter anamestischer Postorbitalia besteht; eine ähnliche Art der Wangenbedeckung existiert zwar auch bei einzelnen Arten der Gattung *Lepidotus* (z.B. *L. roxoi* in JAIN 1983), doch sind bei diesen Formen die Infraorbitalia und die anamestischen Postorbitalia auf zwei konzentrischen Kreissegmenten angeordnet. Aufgrund des oben genannten Merkmals können auch die von DEECKE (1889: 114–116, Taf. 6, Fig. 8 und Taf. 7, Fig. 10) als *Heterolepidotus pectoralis* BELLOTTI 1857 bezeichneten Exemplare – durch DE ALESSANDRI (1910: 71–72) gezeigt – zu *Archaeosemionotus connectens* DEECKE 1889 gerechnet werden. Die oben genannte Formengruppe ist auch an den Fundstellen des Monte San Giorgio häufig (ALDINGER 1937: 364; BROUGH 1939: 107; BÜRGIN in Vorb.). Eine Zuordnung zur Gattung *Semionotus* ist aufgrund deren gegenwärtiger Diagnose (McCUNE 1986; THIES 1989) nicht mehr haltbar. Ebenfalls unvorteilhaft ist, aufgrund grundlegender anatomischer Unterschiede, der Einschluss in die jurassische Gattung *Heterolepidotus*. Als sinnvollste Lösung erscheint gegenwärtig die Verwendung von DEECKE's (1889) Gattungsnamen *Archaeosemionotus*, weil das von SCHLOSSER (1923: 109) vorgeschlagene Taxon *Plesiolepidotus* viel zu weit gefasst war; es sollte auch AGASSIZ's (1833–43) *Heterolepidotus dorsalis* aus der Obertrias von Seefeld (Österreich) umfassen, der aber wahrscheinlich der Gattung *Paralepidotus* STOLLEY 1920 zuzurechnen ist. McCUNE (1986: 230) erwähnt zwar *Archaeosemionotus* ebenfalls, zitiert aber DE ALESSANDRI (1910: 69, 71–72) falsch, indem dieser nämlich DEECKE's *A. connectens* in die Synonymie von *Semionotus balsami* stellte und nicht wie McCUNE annimmt, zur Gattung *Archaeosemionotus* rechnete.

DE ALESSANDRI's Beschreibung von *Semionotus* (= *Archaeosemionotus*) *balsami* beruht auf dem von BELLOTTI 1857 verwendeten Holotyp (DE ALESSANDRI 1910: Taf. 1, Fig. 13) und vier weiteren, später gefundenen Exemplaren aus Perledo. Das grösste Exemplar misst annähernd 145 mm Gesamtlänge, wobei der Schädel 30–35% der Standardlänge ausmacht. Die meristischen Daten umfassen etwa 10 Flossenstrahlen für die Brustflossen, 7–9 für die Bauchflossen, etwa 15 für die Rücken-, etwa 10 für die After- und 22–24 für die Schwanzflosse; dazu kam die Beschuppung mit etwa 44 Schuppenquerreihen auf Höhe der Seitenlinie. Dieser letzte Wert stimmt aber nicht mit dem 1874 vom Mailänder Museum erworbenen Stück überein (DE ALESSANDRI 1910: Taf. 1, Fig. 14), dessen Beschuppung gut erhalten war und welches auf der Höhe der Seitenlinie nur zirka 36 Schuppenquerreihen aufwies. Gut sichtbar an jenem

Stück sind aber die Abdrücke der zahlreichen anamestischen Postorbitalia, welche mosaikartig die Wangenregion bilden.

Auf eine genaue Diagnose der Gattung wird an dieser Stelle verzichtet, da diese an anderer Stelle und aufgrund des zahlreicheren und vollständiger erhaltenen Materials vom Monte San Giorgio beschrieben wird (BÜRGIN in Vorb.).

*Archaeosemionotus* sp.

(Fig. 20–25)

Das am besten erhaltene Stück, das sich der Gattung *Archaeosemionotus* zuordnen lässt, ist PIMUZ A/I 1175 (Fig. 20 und 21). Diesem Individuum von 105 mm Total- und 90 mm Standardlänge fehlen wenige Teile des Kopfskelettes und der Beschuppung (Fig. 22). Deutlich sichtbar an diesem Exemplar ist die gattungstypische Wangenbedeckung, die sich aus einem grossen, dorsalen Postorbitale und darunter anschliessend vielen kleinen, unregelmässig geformten anamestischen Postorbitalia besteht. Deutlich erkennbar ist auch die Bezahnung des Unterkiefers, die sich aus einer grossen Zahl kräftiger Zähne zusammensetzt, deren Spitze warzenförmig von der breiten Basis abgesetzt ist. Ebenfalls erkennbar ist der obere Teil des Kiemendeckels, der aus einem hohen, schildförmigen Operculum besteht. Die erhalten gebliebenen Schädelelemente zeigen an ihrer Oberfläche eine reiche Ornamentierung. Die Brustflossen setzen sich aus etwa 12 distal segmentierten Strahlen zusammen. Die Bauchflossen sind unvollständig erhalten. Bei der Rückenflosse, welche auf Höhe der 19. Schuppenquerreihe ansetzt, finden sich 13 Flossenstrahlen. An ihrer Basis sitzen 2–3 Basalfulkren, denen sich distal am Flossenrand Randfulkren anschliessen. Die kleinere Afterflosse besteht

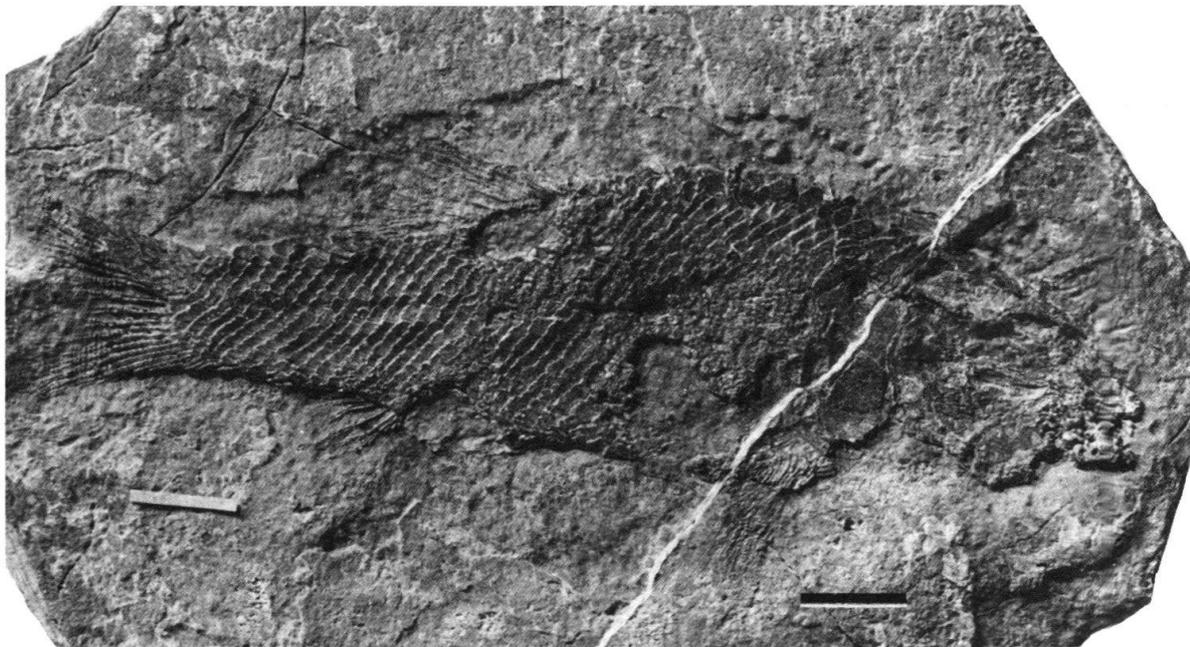


Fig. 20. *Archaeosemionotus* sp. (PIMUZ A/I 1175) vom Ducangebiet. Deutlich erkennbar bei diesem Stück in rechter Lateralansicht sind der Schädel, die Beschuppung und die einzelnen Flossen. Der Massstab entspricht 1 cm.

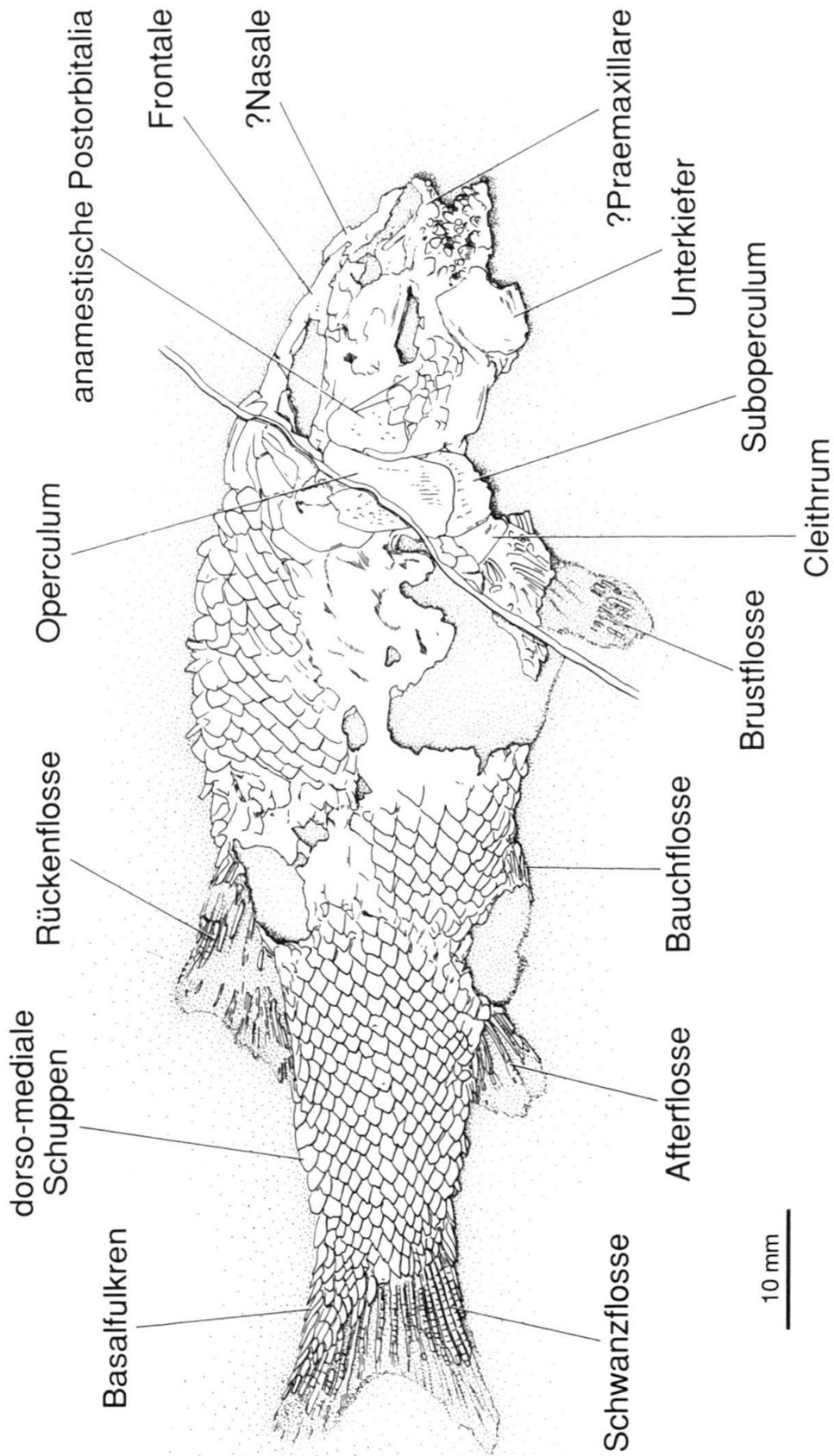


Fig. 21. *Archaeosemionotus* sp. (PIMUZ A/I 1175) vom Ducangebiet. Erläuternde Zeichnung zu Figur 20.

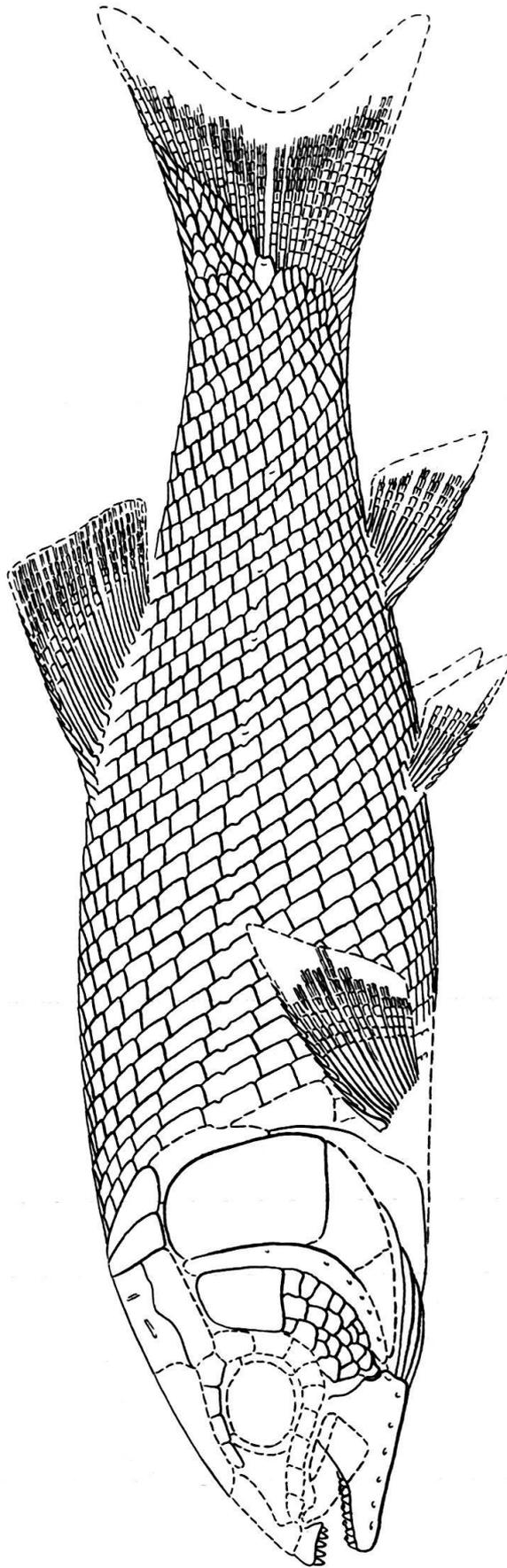


Fig. 22. *Archaeosemionotus* sp. Rekonstruktion, basierend hauptsächlich auf PIMUZ A/1 1175 (Fig. 20 und 21).

aus etwa 7 Strahlen. Die Schwanzflosse umfasst 19 segmentierte Flossenstrahlen und ist deutlich gegabelt. An der Basis des dorsalen Flossenrandes sitzen etwa 11 Basalfulkren, während es ventral ungefähr 4 sind. Die Beschuppung besteht auf Höhe der Seitenlinie aus etwa 36 Schuppenquerreihen, von welchen die Reihe am Beginn der Rückenflossenbasis etwa 17 einzelne Schuppen aufweist. Dieser letzte Wert ist deutlich verschieden zum eingangs beschriebenen Stück PIMUZ A/I 1178, das hier etwa 28 einzelne Schuppen zählt. Der terminale axiale Schuppenlobus ist gut ausgebildet und reicht weit in den dorsalen Teil der Schwanzflosse hinein. Die einzelnen Schuppen weisen im Flankenbereich eine ungefähr rhombische Form auf. Gegen caudal und ventral nimmt die Höhe der Schuppen ab und ihre Form wird rechteckig und langgestreckt.

Das Stück, welches am besten mit DE ALESSANDRI'S (1910) Diagnose von *Archaeosemionotus balsami* übereinstimmt, ist PIMUZ A/I 1178 (Fig. 23). Es handelt sich um die Reste eines etwa 138 mm langen Individuums. Die Schädelelemente sind recht stark angewittert und erlauben keine detaillierte Beschreibung. Ebenfalls unvollständig erhalten sind die Rücken-, die After- und die Schwanzflosse. Die Schädelänge entspricht etwa 35% der Standardlänge von 115 mm. Alle sichtbaren Teile des Schädels sind auf der Oberfläche mit einer Vielzahl kleiner, unregelmässig angeordneter

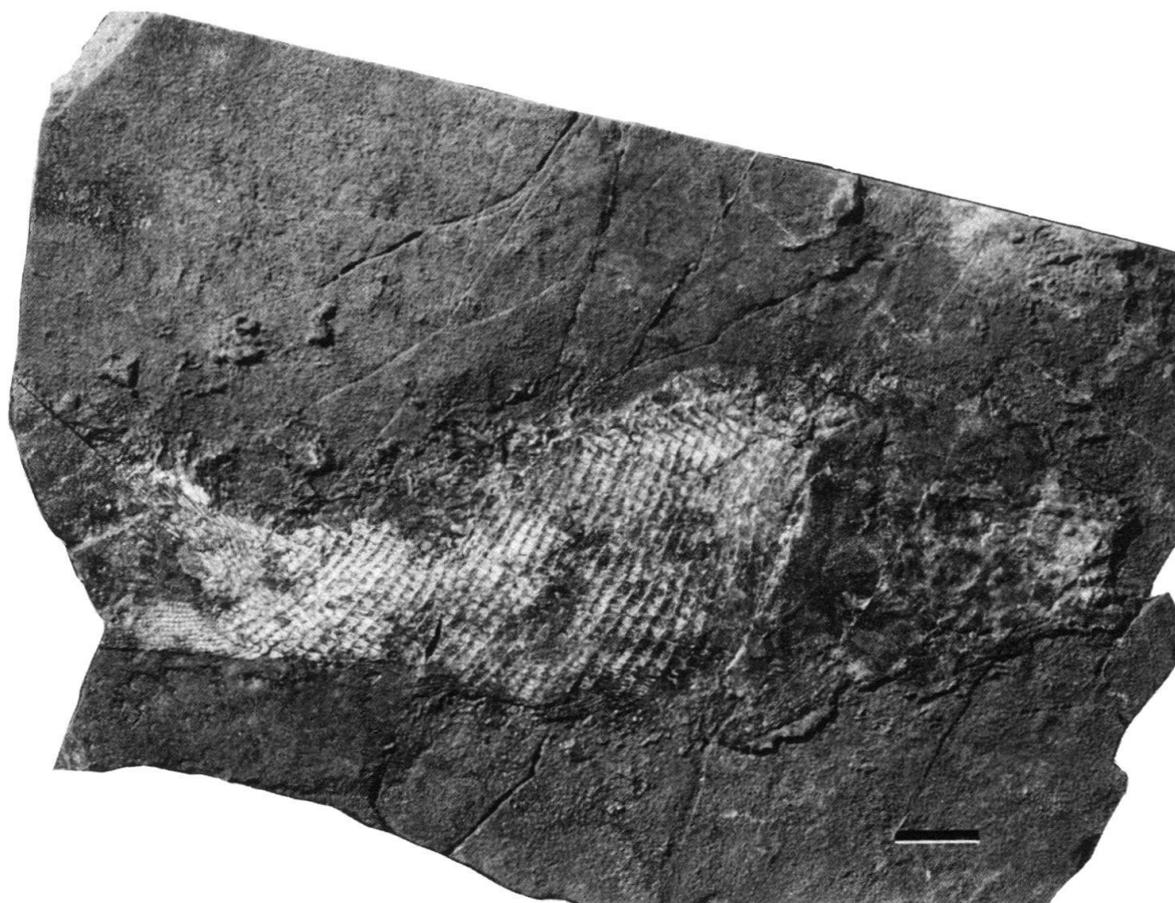


Fig 23. *Archaeosemionotus* sp. (PIMUZ A/I 1178) vom Ducantal. Bei diesem Stück sind Teile des Schädels und der einzelnen Flossen zu erkennen. Gut erhalten ist hier die Beschuppung. Der Massstab entspricht 1 cm.

Tuberkel besetzt. Im Unterkiefer lassen sich ein paar wenige, kräftig gebaute konische Zähne ausmachen. Die Brustflossen sind aus etwa 15 distal segmentierten Flossenstrahlen zusammengesetzt. Die Bauchflossen bestehen aus etwa 6 Flossenstrahlen und inserieren ungefähr auf der Höhe der 7. Schuppenquerreihe. Rücken- und Afterflosse sind beide unvollständig erhalten und setzen auf Höhe der 22., respektive der 17. Schuppenquerreihe an. Die genaue Zahl ihrer Flossenstrahlen ist nicht erkenntlich; Randfulkren sind aber an beiden vorhanden. Die ebenfalls nur teilweise erhaltene Schwanzflosse umfasst etwa 26 segmentierte Flossenstrahlen. An der Basis des dorsalen Flossenrandes sitzen über 10 Basalfulkren; dorsaler und ventraler Flossenrand weisen zudem deutliche Randfulkren auf. Die Beschuppung besteht auf Höhe der Seitenlinie aus etwa 37 Schuppenquerreihen, wobei die Reihe zu Beginn der Rückenflossenbasis etwa 28 Einzelschuppen zählt. Dieser letzte Wert ist deutlich verschieden zum eingangs beschriebenen Stück PIMUZ A/I 1175, das hier lediglich etwa 17 einzelne Schuppen aufweist.

Weitere Exemplare welche sich der Gattung *Archaeosemionotus* zuweisen lassen sind PIMUZ A/I 1176 und 1177 sowie 1179–1183. Bei PIMUZ A/I 1176 handelt es sich um Platte und Gegenplatte zweier übereinander liegenden, unvollständig erhaltenen Individuen von 40, respektive 54 mm Rumpflänge (Fig. 24). Die Zahl der Schuppenquerreihen ( $\pm 35$ , resp.  $\pm 34$ ) auf Höhe der Seitenlinie stimmen mit PIMUZ A/I 1175 gut überein; ebenso die Zahl der Einzelschuppen in der Querreihe vor dem Beginn der Rückenflosse ( $\pm 16$ , resp.  $\pm 17$ ) und die Zahl der Rückenflossenstrahlen ( $\pm 12$ , resp.  $\pm 11$ ). Bei PIMUZ A/I 1177 gilt ähnliches für die Wangenregion, die Kie-

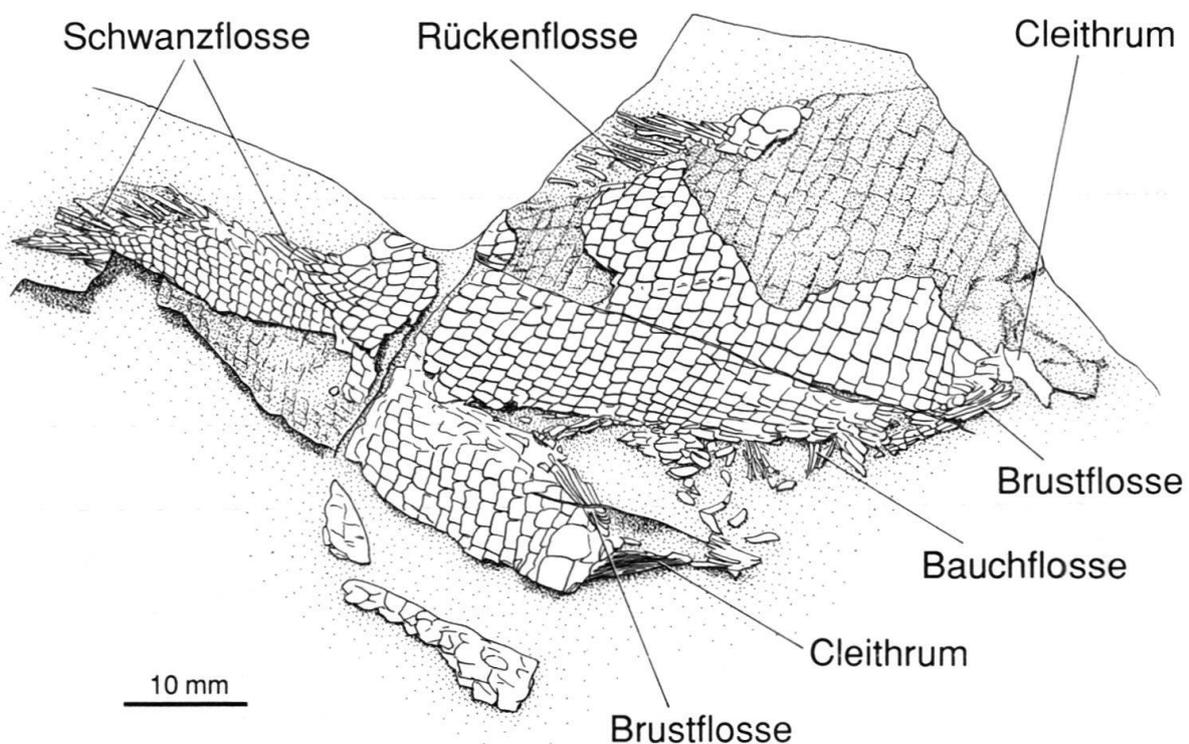


Fig. 24. *Archaeosemionotus* sp. (PIMUZ A/I 1176) vom Landwassertal. Dieses Stück zeigt Teile der Beschuppung und einzelner Flossen von zwei übereinanderliegenden Individuen.

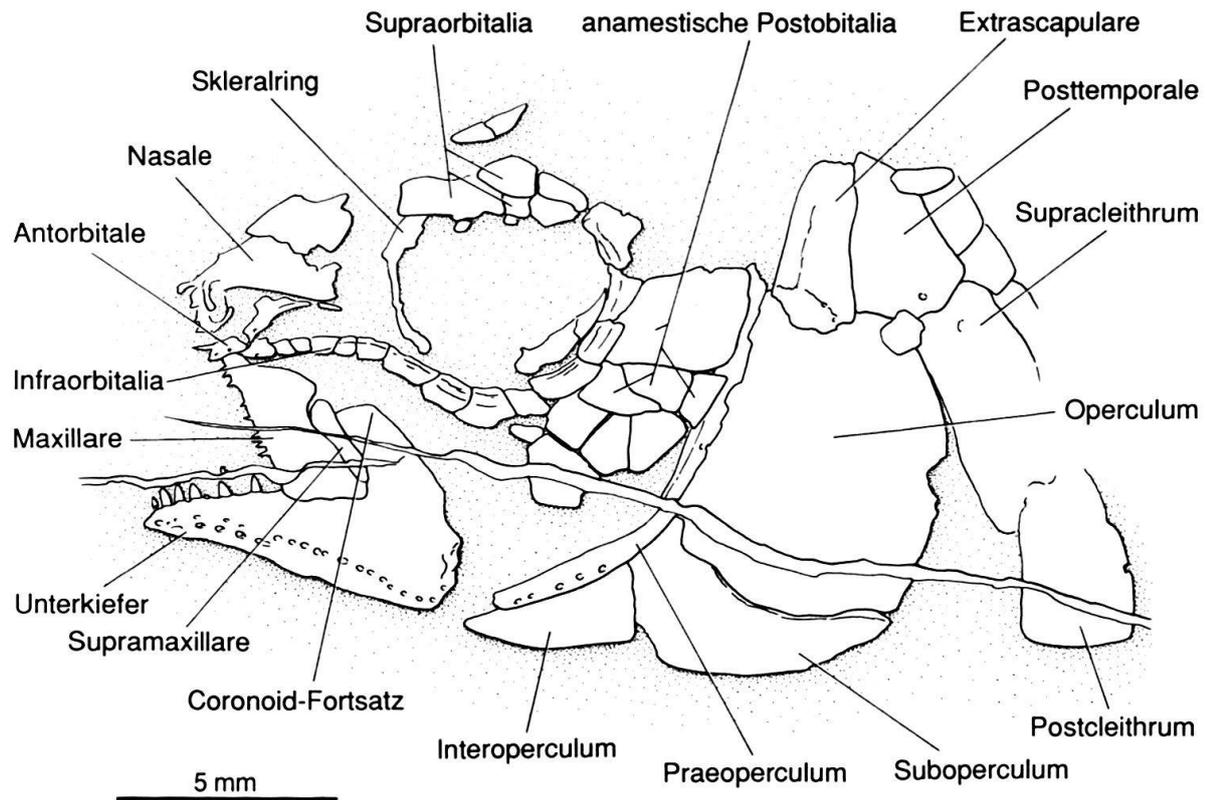


Fig. 25. *Archaeosemionotus* sp. (PIMUZ A/I 1183) vom Landwassertal. Bei diesem Schädelrest fällt vor allem die gute Erhaltung der Circumorbital-Serie auf. Weiter lassen sich Details der Kiefer, der Wangenbedeckung und des Kiemendeckels ausmachen.

ferbezeichnung und die Zahl der Bauchflossenstrahlen ( $\pm 6$ ). Zusätzlich erkennbar sind hier etwa sechs Branchiostegalstrahlen und der Aufbau des Schultergürtels.

Ein weiteres, interessantes Stück stellt PIMUZ A/I 1183 dar. Es handelt sich um die Reste eines Individuums von etwa 68 mm Standardlänge. Der gut erhaltene Schädel lässt mit Ausnahme des Schädeldaches beinahe alle Elemente erkennen (Fig. 25); dabei ist deutlich die gattungstypische Wangenregion zu sehen. Die Circumorbital-Serie besteht dorsal aus einigen Supraorbitalia und ventral aus einer Reihe kleiner Infraorbitalia. Im Unterschied zu den oben beschriebenen Exemplaren weisen hier die Kiefer spitze, kegelförmige Zähne auf. Ähnliche Merkmale zeigt auch PIMUZ A/I 1181.

Ebenfalls zur Gattung *Archaeosemionotus* stellen lassen sich PIMUZ A/I 1179, 1180 und 1182. Die aus der Prosanto-Formation stammenden Vertreter dieser Gattung lassen sich in drei morphologisch unterschiedliche Formen aufteilen; auf eine Artzuordnung wird aber an dieser Stelle wegen der oben angeführten Gründe vorerst verzichtet.

#### Semionotidae indet.

14 weitere Stücke lassen sich deutlich als Semionotiden identifizieren (PIMUZ A/I 1184–1193, 1195–1197 und 1917). Es handelt sich dabei mehrheitlich um fragmentari-

sche Exemplare oder um Reste der Beschuppung. PIMUZ A/I 1185 zeigt ein unvollständig erhaltenes Schädeldach, PIMUZ A/I 1190 ein Neurocranium in Ventralansicht.

Division **Halecostomi** PATTERSON 1973

Subdivision **Halecomorphi** COPE 1872

Familie **Ophiopsidae** BARTRAM 1975

*Ophiopsis* AGASSIZ 1834

Die Gattung *Ophiopsis* wurde 1834 durch AGASSIZ aufgestellt. Sie umfasst eine Gruppe mittelgrosser, spindelförmiger Fische, welche unter anderem durch eine Rückenflosse mit breiter Basis charakterisiert sind. Weitere Merkmale der Gattung sind der detaillierten Bearbeitung von BARTRAM (1975) zu entnehmen. Als älteste Form wird von BARTRAM (1975: 200–201) *O. lepturus* (BELLOTTI 1857) bezeichnet. Hingegen stellt er *O. bellotti* (BASSANI 1886) und die von DE ALESSANDRI (1910) errichtete Art *O. lariensis* in die Nähe der Gattung *Furo* GISTEL 1848. Diese Einwände, welche sich auf eine Beurteilung der Abbildungen von DE ALESSANDRI (1910: Taf. 3) abstützen, sind aber bezüglich der letztgenannten Art nicht haltbar. DE ALESSANDRI'S Originalmaterial, das im Mailänder Museo Civico di Storia Naturale aufbewahrt war, ging leider während des 2. Weltkriegs durch einen Bombenangriff verloren. Dies verunmöglicht heute einen direkten Vergleich mit den Typusexemplaren. In der Zwischenzeit sind neue Exemplare aus Besano gefunden worden, welche zusammen mit einem recht gut erhaltenen Stück innerhalb der systematischen Sammlung des PIMUZ (A/I 552 aus Perledo) die Validität von *O. lariensis* bekräftigen (BÜRGIN in Vorb.).

*Ophiopsis* cf. *lariensis*

Zu *Ophiopsis lariensis* ist mit grosser Wahrscheinlichkeit das unvollständig erhaltene Exemplar PIMUZ A/I 1918 zu zählen. Es umfasst einen Rumpf von geschätzten 37 mm Körperlänge. Neben der Beschuppung sind Teile der Schwanz- und Rückenflosse sowie, sehr undeutlich, des Schädelskelettes erhalten. Die Körperform deutet auf einen langgestreckt, spindelförmigen Fisch hin. Die Oberfläche der Schädelelemente scheint reich mit unregelmässigen Tuberkeln ornamentiert gewesen zu sein. Von der Rückenflosse sind die Reste weniger, langer Proximalsegmente sichtbar. Bei der Schwanzflosse sind Reste von sieben Flossenstrahlen erkennbar, die aus einem verlängerten proximalen Element und zahlreichen, kurzen distalen Segmenten bestehen. An der Basis des dorsalen Flossenrandes sitzen etwa sechs lange und zugespitzte Basalfunkren. Die Beschuppung besteht auf Höhe der Seitenlinie aus mindestens 40 Schuppenquerreihen, wobei die vor dem Beginn der Rückenflosse liegende Reihe ungefähr 17 Einzelschuppen enthält. Der terminale axiale Schuppenlobus ist gut entwickelt und reicht weit in den dorsalen Lobus der Schwanzflosse hinein. Die Form der Einzelschuppen ist im Flankenbereich länglich rhomboidal mit deutlich ausgeprägten zwei bis drei Zacken am Hinterrand. Im ventralen Rumpfbereich verringert sich die Höhe der Schuppen und im terminalen axialen Schuppenlobus nehmen sie eine langgestreckte, spitzrhombische Form an.

SIEBER (1955) beschreibt aus den Partnach-Schichten (Ladin) von Weissenbach südlich Gummern in Kärnten ein Fossil, das sich weitgehend mit DE ALESSANDRI'S (1910) Beschreibung von *O. lariensis* deckt. Bemerkenswert an diesem Stück ist die Rückenflosse, welche sich aus nicht weniger als 23 Flossenstrahlen zusammensetzt.

Subdivision **Halecomorphi** incertae sedis  
Familie **Macrosemiidae** THIOLLIÈRE 1858

Gattung *Legnonotus* EGERTON 1854

Innerhalb der Gattung *Legnonotus* sind aus der Obertrias der Süd- und Ostalpen die beiden Arten *L. krambergeri* BARTRAM 1977 und *L. obtusus* TINTORI & RENESTO 1983 bekannt. Es handelt sich um kleine Formen mit einer ausgeprägten, langbasigen Rückenflosse.

?*Legnonotus*

Zur Gattung *Legnonotus* sind möglicherweise die drei Stücke PIMUZ A/I 1925–1927 zu zählen. Eine genaue Identifikation und Zuordnung ist aber aufgrund des schlechten Erhaltungszustandes nicht möglich. Hinweise welche auf die oben genannte Gattung hindeuten sind die langgestreckte, zylinderartige Körperform, die spitze Schnauze und die wenigen Reste der Kieferbezahnung.

Subdivision **Halecomorphi** incertae sedis

*Placopleurus* BROUGH 1939

Die Gattung *Placopleurus* war bisher nur aus der Grenzbitumenzone des Monte San Giorgio und von Besano bekannt (BROUGH 1939; KUHN-SCHNYDER 1964). BASSANI (1886) und DE ALESSANDRI (1910) beschrieben die zuerst bekannte Art *P. besanensis* innerhalb der Gattung *Pholidophorus*. Erst BROUGH (1939) stellte sie dann in seine neu errichtete Gattung *Placopleurus*. Sie wurde seither immer in die Nähe der Gattung *Peltopleurus* gestellt (z.B. GARDINER 1967). Neuere Studien an gut erhaltenen Stücken vom Monte San Giorgio (BÜRGIN in Vorb.) weisen aber auf grosse Unterschiede hin und legen vielmehr eine – wie von den frühen Autoren vertretene – Anlehnung an die *Pholidophoriformes* nahe. Die beiden Arten *P. primus* und *P. besanensis* lassen sich morphologisch gut unterscheiden (siehe BROUGH 1939): Während *P. primus* recht hoch gebaut ist, weist *P. besanensis* eine langgestreckte Form auf.

*Placopleurus* cf. *besanensis* BROUGH 1939

Unter den bisher gesammelten Stücken aus der Prosanto-Formation lassen sich mit einer gewissen Sicherheit drei der Art *Placopleurus besanensis* zuordnen. Es sind dies PIMUZ A/I 1149, 1150 und PIMUZ A/I 1170. Bei PIMUZ A/I 1149 handelt es sich um das Schädeldach in Ventralansicht, das linke Operculum und Reste der Schwanzflosse; als Abdruck ist die Beschuppung erkennbar. Das Schädeldach zeigt einen glockenförmigen Umriss mit einer geraden vorderen Kante, einem schmalen rostralen und einem breiten caudalen Teil; einzelne Details sind, bis auf die mediane Suture zwischen

den Frontalia und den Rippen des supraorbitalen Sinneskanals, nicht erkennbar. Das Operculum ist schildförmig, mit rechtwinklig aufeinander stehenden rostralen und ventralen Kanten; der Ober- und Hinterrand sind deutlich gekrümmt. Am Rest der Schwanzflosse sind einzelne, spitze Fulkralschuppen sichtbar, welche an der Basis der dorsalen Kante sitzen. PIMUZ A/I 1150 umfasst das rechte Cleithrum, Teile der rechten Brustflosse nebst Innenskelett sowie einzelne Flankenschuppen. Das Cleithrum hat eine sichelförmige Gestalt, mit einem spitz zulaufenden, vertikal orientierten dorsalen Fortsatz und einem, durch eine Einschnürung auf Höhe der Brustflossenbasis, abgesetzten breiten und stumpfen ventralen Teil. Auf der Längsachse des Elementes finden sich feine und parallel orientierte Rippen. Vom Innenskelett der Brustflosse ist eine kleine, dreieckige Platte sichtbar, welche der Scapula entsprechen könnte. Die Brustflosse besteht aus einem unsegmentierten ersten Strahl und weiteren etwa 9, distal segmentierten Strahlen. An der Vorderkante der Brustflosse finden sich kleine, nach vorne gekrümmte Häkchen. Die wenigen erhaltenen Schuppen stammen aus der Flankenregion und sind deutlich erhöht, sie zeigen zudem die arttypischen, feinen Rippen entlang der Schuppenvorderkante (siehe auch SCHULTZE 1966: Text-Fig. 21a). Diese sind auch bei PIMUZ A/I 1170 deutlich sichtbar.

#### Infraklasse **Neopterygii** incertae sedis

##### *Prohalecites* DEECKE 1889

Die Gattung *Prohalecites* wurde von DEECKE (1889: 125–126) für die durch BELLOTTI (1857) als *Pholidophorus porro* beschriebene Art eingeführt. Diese kleine Form (Gesamtlänge um 40 mm) wurde in Perledo in grosser Zahl gefunden und zeichnet sich durch den unbeschuppten Rumpf aus. Kürzlich ist nun aufgrund neuen und ausgezeichnet erhaltenen Materials aus der Kalkschieferzone in der Nähe von Ca' del Frate (Viggiù, Italien) eine Revision der Gattung *Prohalecites* unternommen worden (TINTORI 1990).

##### *Prohalecites* sp.

Aus der Prosanto-Formation ist gegenwärtig nur ein Fund bekannt, PIMUZ A/I 1194, der sich mit Sicherheit der Gattung *Prohalecites* zuordnen lässt. Es handelt sich um den hinteren Rumpfteil, welcher deutlich das Achsenskelett und die Schwanzflosse zeigt. Die Wirbelsäule besteht aus isolierten Neural- und Hämalbögen, die jeweils über lange Fortsätze verfügen. Die gut erhaltene Schwanzflosse zeigt dorsal 9 und ventral etwa 12 gegliederte Flossenstrahlen.

Die beiden Individuen von PIMUZ A/I 1924 zeigen Schädel- und Achsenskelettstrukturen, welche in Richtung *Prohalecites* zu deuten zu scheinen; eine definitive Zuordnung ist aber nicht möglich.

#### Infraklasse **Neopterygii** incertae sedis

##### *Ducanichthys* gen. nov.

*Derivatio nominis.* Der Name der neuen Gattung leitet sich einerseits vom Fundort, dem Ducantal und andererseits vom griechischen Wort für Fisch, *ichthys* ab.

*Diagnose.* Ein sehr kleiner (Standardlänge etwa 18 bis 22 mm), langgestreckter und spindelförmiger Neopterygier, der sich von bisher bekannten Taxa durch einen massiven Schultergürtel, eine hoch ansetzende Brustflosse mit stachelartigem erstem Strahl sowie eine charakteristische Beschuppung unterscheidet. Schädel und Schultergürtel weisen eine starke Ornamentierung auf, welche aus schuppenartigen Rippen besteht. Die Beschuppung setzt sich im medio-lateralen Bereich aus einer horizontalen Reihe vergrößerter Flankenschuppen zusammen und besteht aus etwa 24 vertikalen Schuppenreihen. Die Flankenschuppen sind an ihrem Hinterrand leicht gezähnel.

*Genotyp.* *Ducanichthys aculeatus* gen. und sp. nov.

*Bemerkungen.* Die teilweise unvollständige Erhaltung des Schädels verunmöglicht eine genauere Zuordnung zu einer bereits bekannten Neopterygier-Familie; die Beschuppung zeigt allerdings Ähnlichkeiten mit derjenigen der jurassischen Gattung *Pleuropholis* EGERTON (siehe SAINT-SAINE 1949 und 1955). Die Affinität dieser neuen Gattung bleibt aber zumindest bis zum Auffinden neuer und besser erhaltener Exemplare unsicher.

*Ducanichthys aculeatus* gen. und sp. nov.

(Fig. 26–28)

*Holotypus.* PIMUZ A/I 1140, von der Ducanfurrga; ein unvollständig erhaltenes Exemplar in Lateralansicht (Fig. 26 und 27). Es fehlen Teile des Schädelskelettes und der Flossen.

*Locus typicus.* Ducanfurrga, Kanton Graubünden, Schweiz.

*Stratum typicum.* Prosanto-Formation der Silvretta-Decke, Ladin, Alpine Mitteltrias.

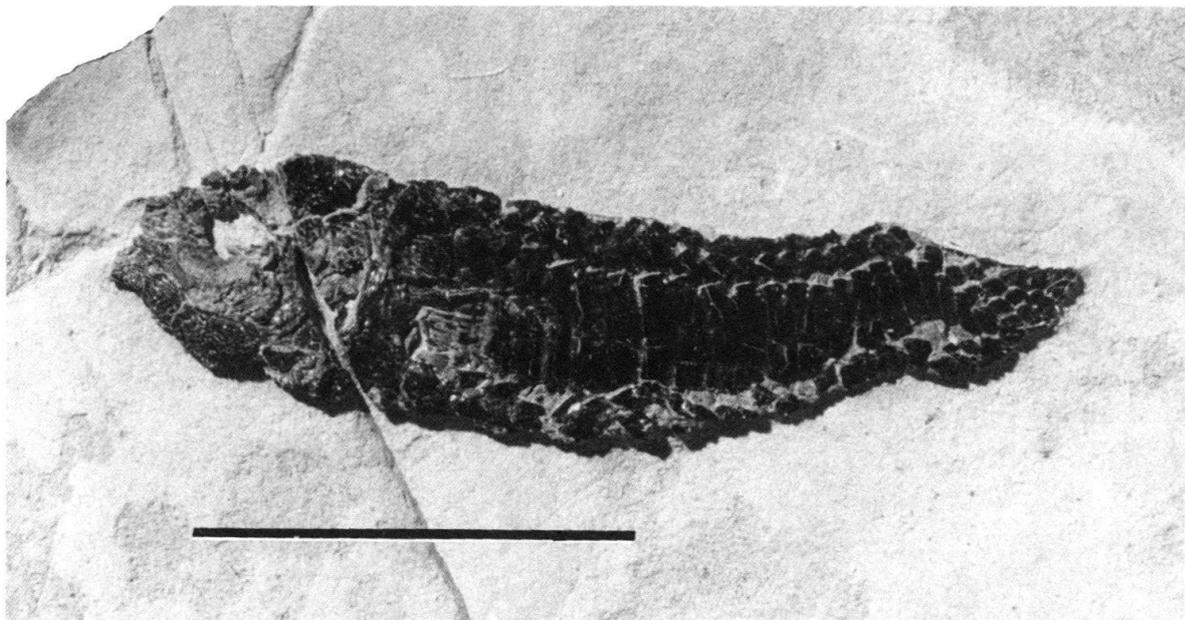


Fig. 26. *Ducanichthys aculeatus* gen. und sp. nov. (PIMUZ A/I 1140) von der Ducanfurrga. Holotyp in linker Lateralansicht, mit Teilen des Schädelskelettes und der charakteristischen Beschuppung. Der Massstab entspricht 1 cm.

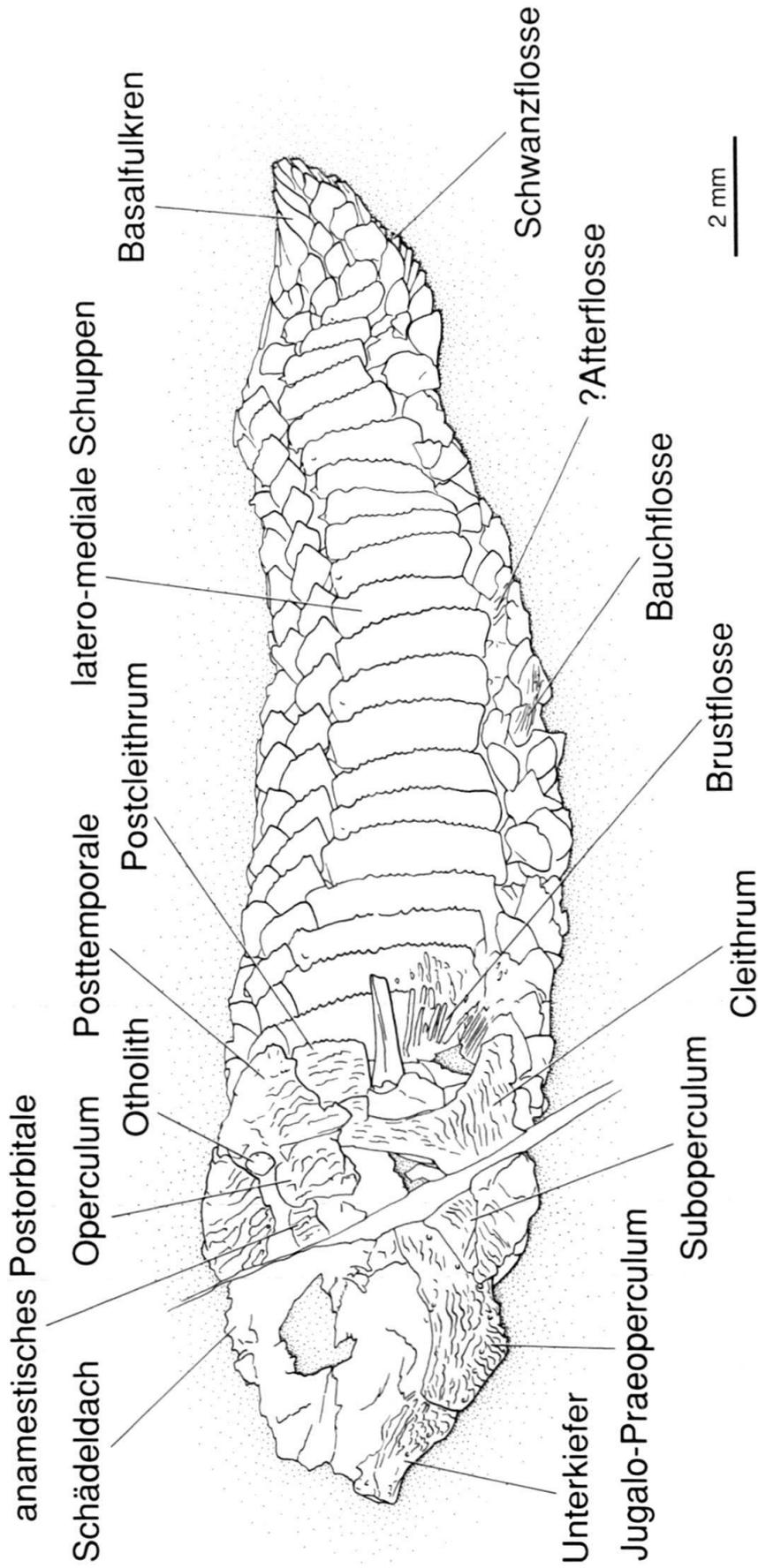


Fig. 27. *Ducanichthys aculeatus* gen. und sp. nov. (PIMUZ A/I 1140) von der Ducanfurrga. Erläuternde Zeichnung des Holotyps (Fig. 26).

*Derivatio nominis.* Der Artname *aculeatus* leitet sich vom lateinischen Wort für Stachel, *aculeus*, ab und deutet auf den charakteristischen ersten Strahl der Brustflosse hin, der stachelartig geformt ist.

*Diagnose.* Gleich wie Gattung, da bis jetzt einzig bekannte Art.

*Zugeordnetes Material.* Der Paratyp PIMUZ A/I 1141 ebenfalls von der Ducanfurrga sowie das disartikulierte Exemplar PIMUZ A/I 1142.

### Morphologische Beschreibung

*Form und Grösse.* Ein kleiner, langgestreckt spindelförmiger Fisch von geschätzten 30 mm Gesamtlänge (Fig. 28). Die Standardlänge beträgt etwa 22 mm, wovon der Kopf knapp 30% umfasst. Der Schädelumriss scheint stumpf und abgerundet gewesen zu sein.

*Schädel.* Die teilweise unvollständige Erhaltung der Kopfregion verunmöglicht eine genaue Rekonstruktion der beteiligten Elemente. Vom Schädeldach gibt A/I 1142 einen groben Eindruck: Es ist glockenförmig, mit einem schmalen vorderen und einem breiten hinteren Abschnitt. Der Rand über der Orbita verläuft deutlich konkav. Einzelne Elemente sind nicht mit Sicherheit auszumachen; vielmehr erscheint das ganze Schädeldach als einheitliche Platte vorzuliegen. Vom Verlauf der Sinneskanäle zeugen einzelne Poren und kurze Furchen. Der Supraorbitalkanal verläuft S-förmig, während der Supratemporalkanal gestreckt durch die Längsachse des Dermopteroticum-Areals zieht. Extrascapularia sind nicht auszumachen. Dagegen ist beim Holotyp A/I 1140 in der hinteren Schädelregion eine erbsenförmige Erhebung; es könnte sich dabei um einen Otholiten handeln. Die Schnauzenregion scheint kurz und stumpf gewesen zu sein, ist aber beim Paratyp A/I 1141 nur unvollständig erhalten. Die Wangenregion wird, wenn die Interpretation zutrifft, von einem breiten, sichelförmigen Praeoperculum dominiert. Dieses Element scheint beim Holotyp deutlich sichtbar und zeigt entlang der Vorderkante als auch entlang des Hinterrandes einzelne Poren von Sinneskanälen; die vorderen könnten zu einem schmalen Jugale gehören, welches fest mit dem Praeoperculum verbunden ist. Im Winkel zwischen Orbita, Neurocranium und oberem Teil des Praeoperculums sass ein rundliches, plattenförmiges anamestisches Postorbitale (= Suborbitale auct.). Die Elemente der Circumorbital-Serie sind mit Ausnahme des vermutlichen Jugale nicht identifizierbar. Die Kieferaufhängung scheint stark nach vorne geneigt gewesen zu sein; jedenfalls liegt der Hinterrand des Unterkiefers unter dem vorderen Drittel der Orbita. In der Gegend des Palatinums sind einzelne kleine und spitze Zähne sichtbar. Vom Kiefer ist nur die Mandibel überliefert. Sie ist relativ kurz, mit einem schmalen vorderen und einem tiefen hinteren Abschnitt. Entlang des ventralen Randes finden sich die Poren des mandibulären Sinneskanales. Die Bezahnung bestand aus kleinen und spitzen Zähnen. Der Kiemendeckel ist unvollständig erhalten. So sind nur die Reste des Operculums und des Suboperculums sichtbar. Über ihre Form und Grösse lassen sich keine Angaben machen. Ein diskretes Interoperculum lässt sich nicht ausmachen, obwohl beim Paratyp PIMUZ A/I 1141 ein längliches, plattenförmiges Element am Hinterrand des Unterkiefers liegt. Es könnte sich dabei aber auch um einen vergrösserten Branchiostegalstrahl handeln.

Der Hinterrand des Schädels wird von einem massiven Schultergürtel gebildet, der aus einem grossen, plattenförmigen Posttemporale, einem etwas kleineren Supracleithrum von ähnlicher Form und einem markanten, ambossförmigen Cleithrum besteht.

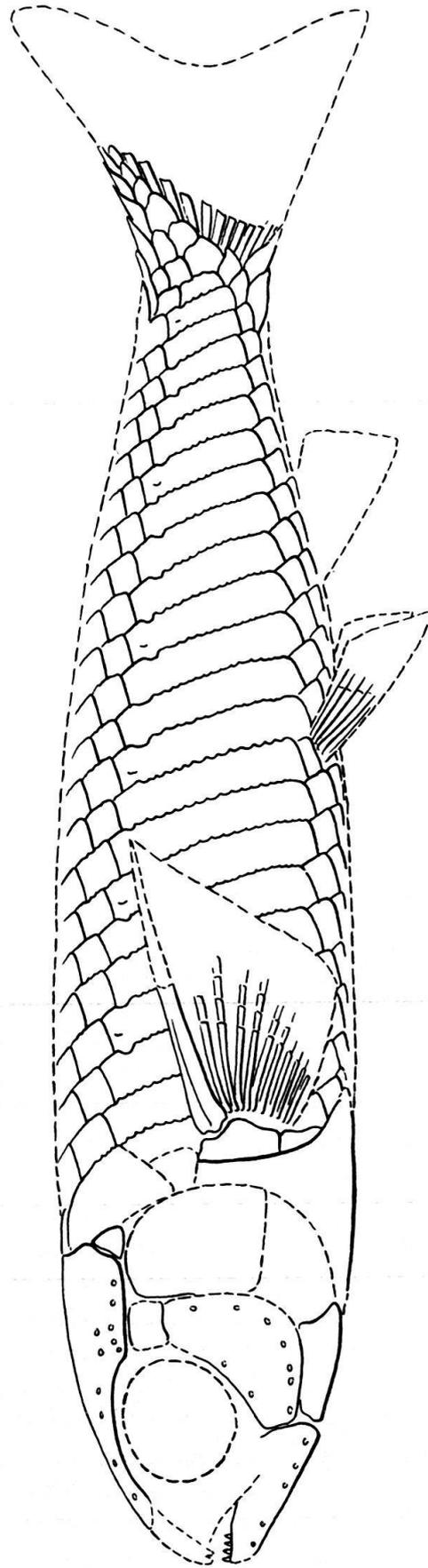


Fig. 28. *Ducanichthys aculeatus* gen. und sp. nov. Rekonstruktion aufgrund der drei bisher gefundenen Exemplare.

Der Hinterrand der beiden erstgenannten Elemente ist deutlich gezähnt. Das eigentümliche Cleithrum besitzt einen kurzen, schmalen dorsalen Fortsatz, der sich nach ventral in einen ausladend verbreiterten Teil weitet. Dieser Teil besitzt somit je einen rostralen und einen caudalen Fortsatz. Alle erhaltenen Elemente des Schädels sind deutlich ornamentiert und tragen unregelmässige, schuppenförmige Rippen.

*Flossen.* Bei der Beflossung lassen sich nur bei den Brust- und Bauchflossen Aussagen über deren möglichen Aufbau machen. Die Brustflosse setzt hoch an und besteht aus einem stachelartigen ersten Strahl sowie etwa 10 dünnen und segmentierten Strahlen. Der markante erste Strahl scheint mit den basalen Fulkralschuppen verwachsen zu sein. Die Basis der Brustflosse wird von einer caudal eingebuchteten Schuppe bedeckt. Die rudimentär erhaltene Bauchflosse setzt auf Höhe der 8. Schuppenquerreihe an und besteht aus wenigen Fulkralschuppen und mehreren feinen Strahlen, deren genaue Zahl nicht zu bestimmen ist. Die unpaaren Flossen sind praktisch nicht erhalten geblieben. Die Lage der Bauchflosse war etwa auf Höhe der 11. Schuppenquerreihe; die Rückenflosse lag wahrscheinlich etwas weiter vorne. Von der Schwanzflosse lassen sich etwa 12 basale Lepidotrichien-Segmente erkennen. An der Basis der dorsalen Flossen-Vorderkante sind zudem noch einige Fulkralschuppen erkennbar.

*Beschuppung.* Die Beschuppung besteht auf Höhe der Seitenlinie aus etwa 24 Schuppenquerreihen. Der terminale axiale Schuppenlobus ist relativ kurz und setzt sich aus wenigen Einzelschuppen zusammen. Den grössten Teil der Beschuppung bildet die medio-laterale Schuppenreihe, welche aus deutlich erhöhten (Längen/Höhe-Verhältnis 1:7) Flankenschuppen besteht. Dorsal und ventral dieser Schuppenreihe befinden sich jeweils noch mindestens zwei weitere horizontale Reihen mit rhombischen Einzelschuppen. Die Oberfläche ist bei allen Schuppen glatt. Am Hinterrand der erhöhten Flankenschuppen und teilweise auch der darüber liegenden Schuppen findet sich eine deutliche Zähnelung. An einzelnen Flankenschuppen finden sich kleine, vertikal orientierte Grübchen, welche den Verlauf der Seitenlinie im obersten Schuppen-teil anzeigen. Bei vereinzelt Schuppen kann man zudem einen spitzen dorsalen Artikulationsdorn erkennen.

*Bemerkungen.* *Ducanichthys aculeatus* gen. und spec. nov. ist bisher erst aufgrund von drei, teilweise unvollständigen Exemplaren bekannt. Die Errichtung einer neuen Gattung mit einer neuen Art lässt sich aber damit rechtfertigen, dass sich mit Hilfe dieser drei Exemplare dennoch eine recht gute Rekonstruktion dieses Fisches machen lässt.

## 6. Reptilien

Ordnung **Sauropterygia** OWEN 1860

Unterordnung **Pachypleurosauroida** VON HUENE 1956

Familie **Pachypleurosauridae** NOPSICA 1928

*Neusticosaurus* SEELEY 1882

Bei der Gattung *Neusticosaurus* handelt es sich um kleinwüchsige bis mittelgrosse Pachypleurosauriden mit einem im Verhältnis zum Körper kleinen Schädel. Charakte-

ristischerweise sind die oberen Schläfenöffnungen stark verkleinert (CARROLL & GASKILL 1985; SANDER 1989a). Ein Ectopterygoid fehlt (RIEPPPEL 1989a; SANDER 1989a). Entgegen früheren Ansichten (ZANGERL 1935) ist die ausgeprägte morphologische Variabilität der Pachypleurosauriden aus der Mitteltrias des Monte San Giorgio (Kanton Tessin) nicht nur auf innerartliche Variation zurückzuführen. Nach SANDER (1989a) lassen sich drei Arten abgrenzen, die unterschiedlichen stratigraphischen Niveaus entstammen. Die innerartliche Variabilität äussert sich vor allem in unterschiedlichen Extremitätenrelationen. Sie sind Ausdruck eines deutlich ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus (SANDER 1989a). Ein Geschlechtsdimorphismus wurde auch für die Gattung *Serpianosaurus* nachgewiesen (RIEPPPEL 1989a). *Neusticosaurus* und *Serpianosaurus* unterscheiden sich in ihrem Habitus und ihrer Morphologie nur wenig. Unterschiede zeigen sich insbesondere in der Ausbildung des Unterkiefers, dem Aufbau der Gastralrippen sowie einzelnen Schädelproportionen (Tab. 2). Eine Zuordnung der unvollständig erhaltenen Funde aus der Prosanto-Formation zu einer der beiden Gattungen ist schwierig. Zwar lassen sich noch weitere Merkmale heranziehen (Extremitätenproportionen), jedoch treten vielfach Merkmalsüberschneidungen auf. Innerhalb der Gattung *Neusticosaurus* lassen wenige Artmerkmale eine eindeutige Abgrenzung zu (Anzahl Präsakralwirbel, Phalangenformel der Hand, Ausbildung der Schläfenöffnung; SANDER 1989a) (Tab. 2). Die Untersuchung des bisher bekannten Pachypleurosauridenmaterials aus der Prosanto-Formation lässt den Schluss zu, dass zumindest ein Teil der Funde in die Gattung *Neusticosaurus* gestellt werden muss. Nicht auszuschliessen ist jedoch, dass auch die Gattung *Serpianosaurus* vertreten ist.

#### *Neusticosaurus staubi* (KUHNSCHNYDER 1959)

Der von KUHNSCHNYDER (1959) als *Pachypleurosaurus staubi* beschriebene, unvollständig erhaltene Pachypleurosauride (PIMUZ A/III 254) ist in die Gattung *Neusticosaurus* zu stellen (siehe SANDER 1989a). Gemäss KUHNSCHNYDER (1959) lässt sich *N. staubi* aufgrund der ursprünglichen Phalangenformel der Hand (2-3-4-5-3) eindeutig von *N. edwardsii* (CORNALIA 1854) abgrenzen. Schon KUHNSCHNYDER wies jedoch darauf hin, dass die Art *N. edwardsii* zu weit gefasst ist. Diese Vermutung wurde durch die Arbeiten von CARROLL & GASKILL (1985) und SANDER (1989a) klar bestätigt. Es stellt sich nun die Frage inwieweit *N. staubi* von den durch SANDER (1989a) neu gefassten Arten abzugrenzen ist. Eine ursprüngliche Phalangenformel in der Hand sowie stark pachyostotische Wirbel und Rippen zeigt *N. pusillus* (Tab. 2). Auch *Serpianosaurus mirigiolensis* (RIEPPPEL 1989a) zeigt die ursprüngliche Zahl Phalangenglieder, besitzt in der Regel jedoch eindeutig weniger pachyostotische Rippen. Gewisse Übereinstimmungen mit *Serpianosaurus* zeigen sich in der Ornamentation der Knochenoberfläche des Humerus. Die feinen, parallel verlaufenden Gruben anastomosieren eindeutig weniger ausgeprägt als bei *N. pusillus*. Ihre Dichte ist jedoch mit rund 11 Gruben pro mm grösser als bei *S. mirigiolensis* und *N. pusillus* (je rund 7–8 Gruben pro mm). Ein Vergleich der Extremitätenrelationen (Tab. 3) zeigt, dass *N. staubi* in die Variationsbreite beider Arten fällt, auch unter Berücksichtigung des Geschlechtsdimorphismus. Eine eindeutige Zuordnung ist nicht möglich, so dass vorläufig *N. staubi* als eigenständige Art beibehalten wird. Es ist zu hoffen, dass weitere, insbe-

	<i>S.mirigiolensis</i>	<i>N. staubi</i>	<i>N. pusillus</i>	<i>N.peyeri</i>	<i>N.edwardsii</i>
Phalangenformel Hand	<b>2-3-4-4/5-3</b>	<b>2-3-4-5-3</b>	<b>2-3-4-4/5-3</b>	1-2-3-3-2	1-2-3-4/5-2/3
Pachyostosegrad	schwach	<b>stark</b>	<b>stark</b>	mittel	schwach-mittel
Humerus-/Femurlänge	0,75-1,24	0,96	0,88-1,15	0,9-1,3	1,3-1,8
Metacarp. III/Standard	<b>&gt; 0,23</b>	<b>0,25</b>	<b>&gt; 0,23</b>	< 0,23	> 0,25
Gastralrippen	5 Elemente	?	3 Elemente	3 Elemente	3 Elemente
Anzahl Präsacralwirbel	35-38	?	41-43	35-36	36-37

Tabelle 2: Wichtigste Merkmale von *Neusticosaurus staubi* (KUHNSCHNYDER) im Vergleich mit *N. pusillus* (FRAAS), SEELEY, *N. peyeri* SANDER, *N. edwardsii* (CORNALIA) und *Serpianosaurus mirigiolensis* RIEPPEL.

	<i>N. pusillus</i>		<i>N.staubi</i>	<i>S.mirigiolensis</i>	
	sex x	sex y		sex x	sex y
Humerus-/Standardlänge	<b>0,92-1,2</b>	1,2-1,5	<b>1,03</b>	<b>0,99-1,13</b>	1,13-1,48
Radius-/Standardlänge	<b>0,5-0,65</b>	0,65-0,75	<b>0,59</b>	0,53-0,98	
Metacarpale III/Standardlänge	<b>0,23-0,29</b>	0,26-0,3	<b>0,25</b>	<b>0,23-0,27</b>	0,25-0,30
Humerus-/Femurlänge	<b>0,88-1,0</b>	1,0-1,15	<b>0,96</b>	<b>0,75-1,05</b>	0,98-1,24
Humeruslänge/Metacarpale III	3,8-4,6	<b>4,4-5,1</b>	<b>4,57</b>	3,94-4,37	<b>3,78-5,51</b>
Humerus-/Radiuslänge	<b>1,7-1,95</b>	<b>1,75-1,95</b>	<b>1,75</b>	<b>1,56-1,80</b>	<b>1,59-2,12</b>

Tabelle 3: Längenrelation der Extremitätenknochen von *Neusticosaurus staubi* (KUHNSCHNYDER), *N. pusillus* (FRAAS), SEELEY und *Serpianosaurus mirigiolensis* RIEPPEL.

sonders vollständig erhaltene Funde wie der noch nicht präparierte Neufund PIMUZ A/III 668, Klarheit schaffen werden.

### *Neusticosaurus cf. pusillus* (FRAAS 1881); SEELEY 1882

(Fig. 29b und 30)

Aufgrund seiner Morphologie wird der fast vollständig erhaltene Schädel (PIMUZ A/III 710) provisorisch zu *N. pusillus* gestellt. Die äussere Form des Schädels erscheint gerundet, die oberen Schläfenöffnungen sind längsoval und klein, wie dies auch für *N. pusillus* typisch ist (SANDER 1989a). Die oberen Schläfenöffnungen von *Serpianosaurus* sind rundlich bis dreieckig (RIEPEL 1989a). Da die Prämaxillaria nicht vollständig erhalten sind, lässt sich die Schnauzenform nicht eindeutig feststellen. Die Schädelrelationen lassen sich nur näherungsweise bestimmen. Die Schädelsturen sind

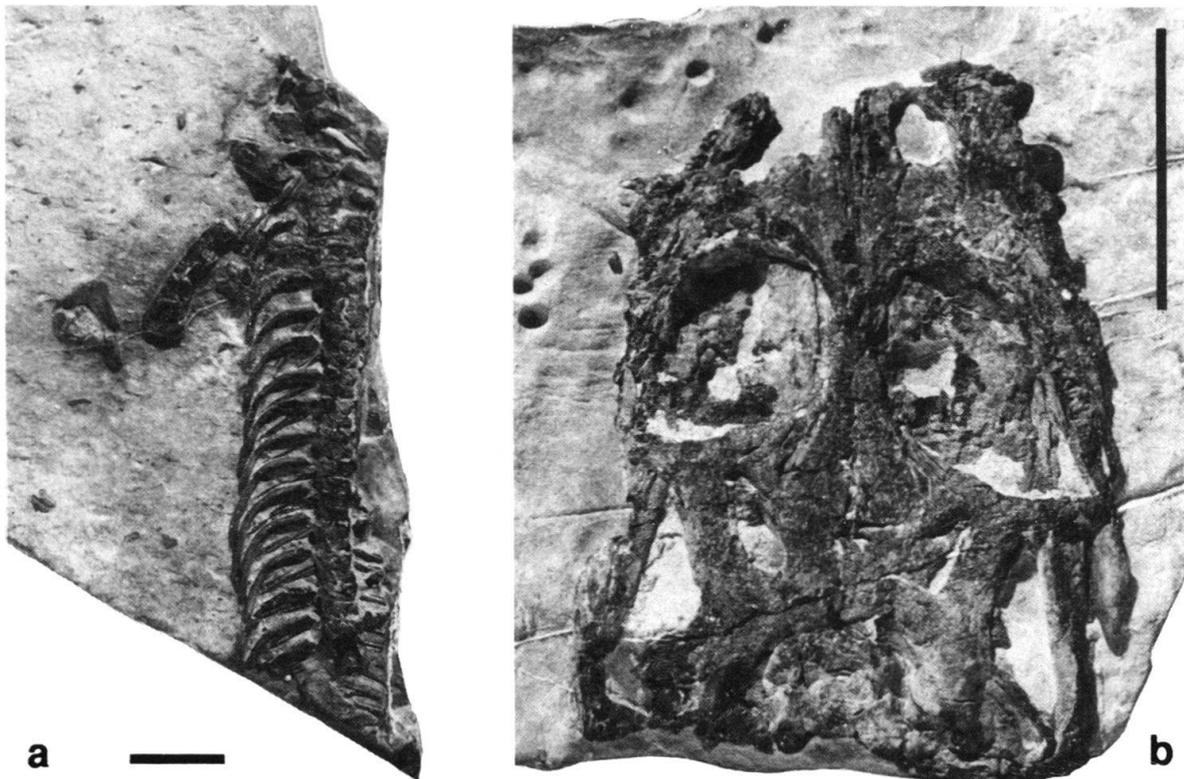


Fig. 29. (a) *Neusticosaurus* sp. (A/III 711). Unvollständig erhaltener Torso mit Teilen des Schultergürtels und der linken Vorderextremität (Humerus). Der Massstab entspricht 1 cm. (b) *Neusticosaurus* cf. *pusillus* (FRAAS), SEELEY. Fast vollständig erhaltener Schädel (A/III 710). Der Massstab entspricht 1 cm.

nur teilweise sichtbar (Fig. 30). Nicht eindeutig abgrenzen lässt sich der Vorderrand des Präfrontale. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass ein medial ausgerichteter Fortsatz des Maxillare das Nasale erreicht. Das Postfrontale erreicht die obere Schläfenöffnung. Es bildet deren antero-medialen Rand.

#### Pachypleurosauridae indet.

(Fig. 29a)

Der bisher am vollständigsten erhaltene Fund (PIMUZ A/III 668) aus der Pro-santo-Formation stammt aus dem Ducantal. Die Präparation steht noch aus, so dass eine nähere Bestimmung nicht durchgeführt werden konnte. Die Ausbildung verschiedener Merkmale (ursprünglich Phalangenformel der Hand (2-[3]-4-5-3), pachyostotische Rippen) lässt jedoch vermuten, dass eine grosse Übereinstimmung mit *N. pusillus* besteht. Die Ornamentierung des Humerus stimmt jedoch im wesentlichen mit *N. staubi* überein.

Ein weiteres aus dem Ducantal stammendes Rumpffragment eines Pachypleurosauriden (PIMUZ A/III 499) wurde von KUHN-SCHNYDER (1952) beschrieben. Die unvollständige Erhaltung liess keine genaue Zuordnung zu. Nach KUHN-SCHNYDER

(1952) handelt es sich jedoch um einen Vertreter der Gattung *Pachypleurosaurus* (heute *Neusticosaurus*). Die Wirbel und Rippen sind nicht pachyostotisch. Aufgrund der geringen Grösse der Wirbel handelt es sich eindeutig um die Reste eines Jungtieres.

Ein weiteres Rumpffragment (PIMUZ A/III 711) von etwa der gleichen Grösse wie das von KUHN-SCHNYDER beschriebene Exemplar, zeigt ebenfalls keine Anzeichen von Pachyostose. Aufgrund der Grösse der Wirbel und der Form des Humerus lässt sich schliessen, dass es sich auch bei diesem Exemplar (Fig. 29a) um ein juveniles Tier handelt.

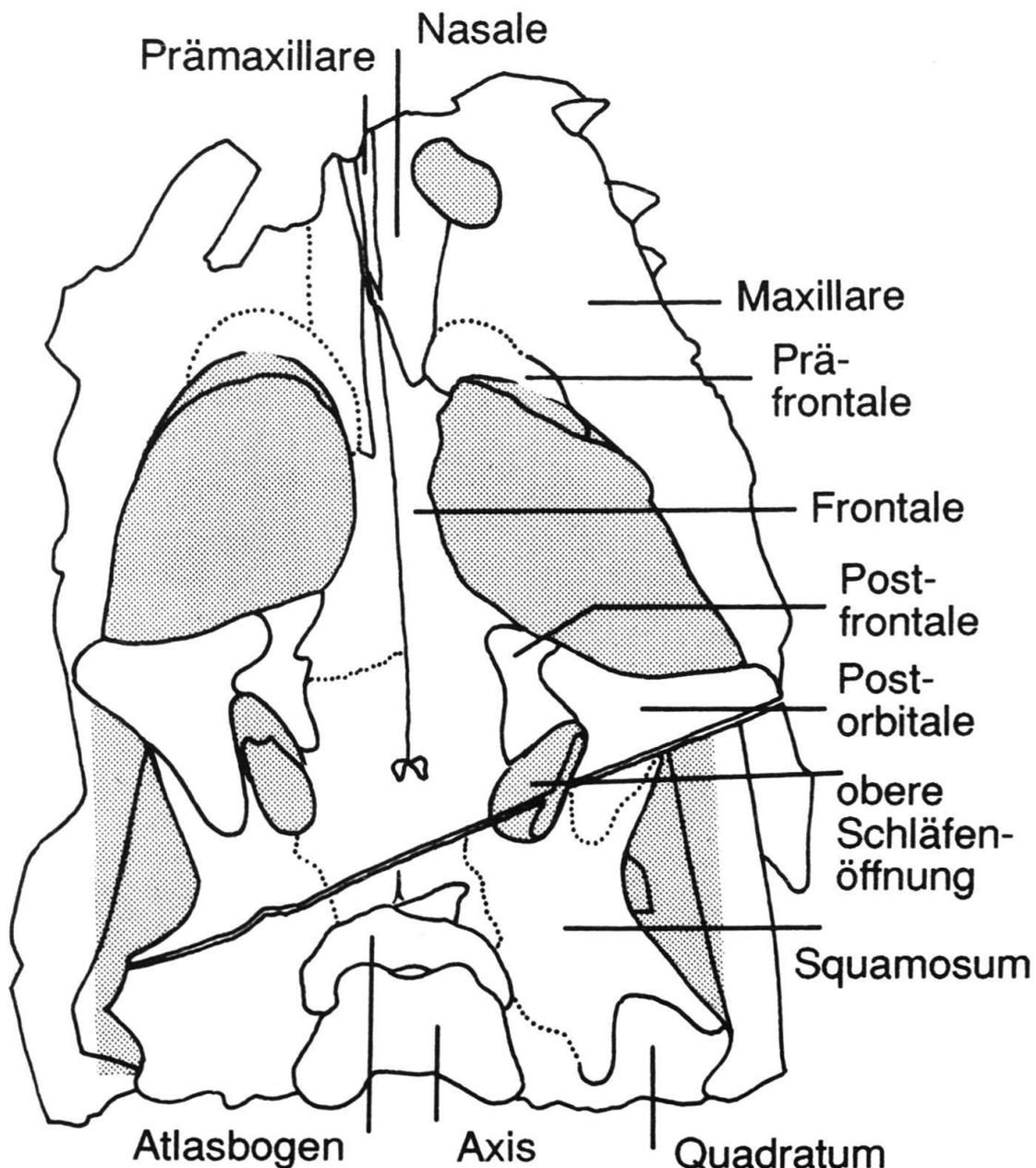


Fig. 30. *Neusticosaurus* cf. *pusillus* (FRAAS), SEELEY. Umrisszeichnung des Schädels (A/III 710) mit eingezeichneten Knochensuturen.

delt. Da keine diagnostischen Merkmale vorliegen, ist eine genaue Artzuordnung nicht möglich.

Bei den restlichen Fundstücken von Pachypleurosauriden aus der Prosanto-Formation handelt es sich um Einzelknochen (v.a. Wirbel, Rippen, Extremitätenknochen).

#### Nothosauridae indet.

(Fig. 31a–d)

Neben den Resten kleinwüchsiger Pachypleurosauriden liegen auch vereinzelt Reste grosser Nothosauriden vor. Da es sich zumeist um isolierte Knochen oder Knochenfragmente handelt ist eine genaue systematische Zuordnung der Funde nicht möglich.

Beim Fundstück PIMUZ A/III 712 (Fig. 31d) handelt es sich um Teile des Sacrums eines mittelgrossen Nothosauriden. Erhalten sind drei von dorsal sichtbare Sacralwirbel sowie die zugehörigen Sakralrippen einer Körperseite. Alle Sakralrippen (Länge 25–29 mm) sind distal stark verbreitert und zeigen deutlich aufgerauhte Endflächen. Wahrscheinlich handelt es sich um die drei zentralen Sakralrippen (bei den mittel- bis grosswüchsigen Nothosauriden, wie *Nothosaurus* und *Paranotosaurus*, sind in der Regel 5 Sakralrippenpaare ausgebildet).

Beim Fundstück PIMUZ A/III 713 (Fig. 31a) handelt es sich um Teile zweier Wirbel eines grösseren Nothosauriden. Die Neuralfortsätze sind nicht erhalten. Aus der Lage und der Ausbildung der Rippenansatzstellen lässt sich jedoch eindeutig schliessen, dass es sich um mittlere Thorakalwirbel handelt. Die Wirbelzentra sind ca. 26,5 mm lang, und damit deutlich länger als diejenigen der von PEYER (1931) beschriebenen Wirbel von *Ceresiosaurus* (PIMUZ T 2460). Ein noch unbeschriebenes Exemplar von *Ceresiosaurus* (PIMUZ T 2464) mit etwa gleich grossen Wirbelkörpern wie das Fundstück aus der Prosanto-Formation besitzt eine Körperlänge von rund 1,5 Metern.

Beim Fundstück PIMUZ A/III 714 (Fig. 31b) handelt es sich um ein ausgesprochen grosses Fragment eines mittleren Thorakalwirbels. Die Transversalfortsätze und der grösste Teil des Wirbelzentrums fehlen. Der Neuralfortsatz ist niedrig. Das Wirbelzentrum ist vorne und hinten unvollständig, eine mögliche Erklärung für die ausgesprochene Kürze des Wirbelzentrums. Der Durchmesser des Wirbelzentrums betrug ursprünglich rund 60–70 mm. Der Wirbelrest dürfte demnach von einem grösseren Nothosauriden, mit einer Körpergrösse von annähernd 3 Metern, stammen. *Paranotosaurus amsleri* aus der Grenzbitumenzone des Monte San Giorgio erreicht rund 4 m Länge (PIMUZ T 4829), und besitzt Wirbelzentren mit einem Durchmesser von maximal 85 mm (PEYER 1939).

Ebenfalls einem grösseren Nothosauriden zuzuordnen ist eine einzeln erhaltene Fibula (A/III 715) (Fig. 31c). Sie ist mit ca. 40 mm etwa gleich gross wie die Fibula des von PEYER (1931) beschriebenen grösseren Exemplares von *Ceresiosaurus calcagnii* (PIMUZ T 2460).

Die Funde grösserer Nothosauriden aus der Prosanto-Formation beschränken sich bisher auf das Landwassergebiet. Dagegen sind Pachypleurosauridenreste im ganzen Gebiet verbreitet. Im Verband erhaltene Skelette stammen bisher ausschliesslich aus dem Ducangebiet.

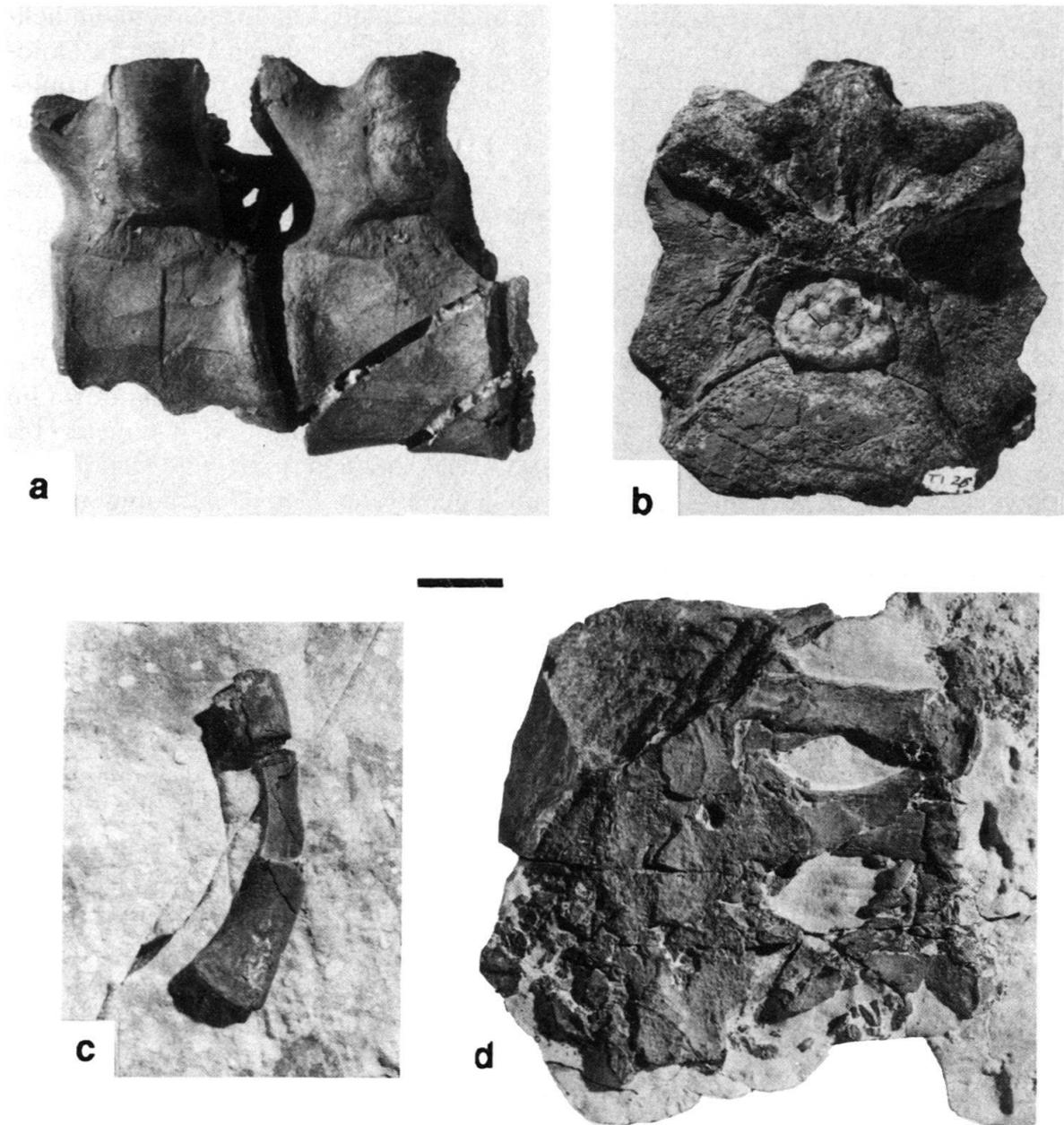


Fig. 31. Nothosauridae indet.: (a) Fragmente zweier mittlerer Dorsalwirbel (A/III 713). (b) Fragment eines grossen Dorsalwirbels (A/III 714). (c) Fibula (A/III 715). (d) Fragment eines Sacrums, mit drei Sakralrippen der rechten Körperseite (A/III 712). Der Massstab entspricht 1 cm.

## 7. Palökologie und Genese der Fossil-Lagerstätte

Die dünnbankigen, teils laminierten Kalke und Dolomite der Prosanto-Formation mit ihrem fast völligen Fehlen von Benthos sind typische Ablagerungen eines abgeschlossenen Beckens mit stagnierendem Bodenwasser. Ihre Verbreitung ist auf eine mindestens  $20 \times 20$  km messende Einschaltung in der oberen Vallatscha-Formation beschränkt. Die typischen dunklen Prosanto-Schichten nehmen von NE gegen SW

rasch an Mächtigkeit ab und verlieren sich im Südwesten der Landwasserkette im hellgrauen Vallatscha-Dolomit (EICHENBERGER 1986). Die dickbankigen Vallatscha-Dolomite mit ihren Bio- und Intramikriten (Mud- und Packstones), den verbreiteten Diploporenbanken und Karbonatsanden (Pack- und Grainstones) repräsentieren die gut durchlüfteten Ablagerungen einer seichten Karbonatplattform mit benthischen Foraminiferen, Kieselschwämmen, Gastropoden und Echiniden. Vereinzelte Stromatolithen, Hohlraumgefüge und Lagen mit Pseudomorphosen nach Sulfatknollen dokumentieren zeitweilige Trockenlegung der Kalksande und Schlickbänke und damit verbundene Evaporitbildung und Dolomitisation. Die hauptsächlich an der Basis der Prosanto-Formation auftretenden Slump-Strukturen mit verrutschten und sedimentär verfalteten, frühdiagenetisch verfestigten Laminiten geben Hinweise auf lokale Subsidenzunterschiede innerhalb der weit verbreiteten mitteltriassischen Karbonatplattform im Randbereich der Tethys. Die karbonatischen Resedimente in Form von millimeter- bis dezimeterdicken gradierten Kalkareniten und Konglomeraten («soft» und «flat pebble conglomerates») mit Strömungslamination und undeutlicher Schrägschichtung werden als Turbidite interpretiert, die am Beckenrand durch tektonische Bewegungen oder durch starke Stürme ausgelöst wurden. Kreuzschichtung oder Wellenrippeln als charakteristische Merkmale von Tempestiten (AIGNER 1979; SEILACHER 1982) wurden nicht beobachtet.

Die Flora und Fauna der Prosanto-Schichten besteht praktisch nur aus allochthonem Benthos und autochthonen Nekton. Die oft auffallend langen Diploporenthalli und die kleinwüchsige artenarme Molluskenfauna sind auf diskrete Horizonte beschränkt und wurden wohl von der umgebenden Plattform eingeschwemmt, ebenso die einzelnen Klappen des inarticulaten Brachiopoden *Lingula* und die höheren Krebse (Malacostraca) mit wenigen, typisch euryhalinen Formen. Die Voltzienzweige und der verkieselte Coniferenstamm dürften sogar von einer grösseren Insel stammen.

Der vereinzelt beobachtete Bewuchs von Serpuliden (*Spirorbis*) auf Muschelschalen, Fisch- und Reptilknochen deutet auf zeitweise mögliches Bodenleben hin, scheint aber auf die randliche Fazies des Landwassergebietes beschränkt zu sein. Die Mikrofauna, bestehend aus wenigen benthischen Foraminiferen und lagenweise häufigen glattschaligen Ostracoden, erlaubt keine näheren Aussagen.

Die seltene Spurenfauna der typischen dunklen Prosanto-Kalke ist fast immer an Resedimente gebunden. Der beschriebene *Thalassinoides*-Horizont könnte entsprechend dem von FÖLLMI & GRIMM (1990) für die miozäne Monterey-Formation aufgestellten Modell von thalassinoiden Crustaceen angelegt worden sein, die durch Trübe- ströme aus dem Randbereich der Plattform umgelagert wurden und eine gewisse Zeit im nahrungsreichen Schlamm des Beckens überleben konnten. Einzig die graphoglyptide Spur *Palaeodictyon* scheint auf schlecht durchlüftete Becken beschränkt zu sein (SEILACHER 1977; EKDALE, BROMLEY & PEMBERTON 1984). Dagegen zeigen die hellgrauen, oft sehr regelmässig laminierten kalkigen Dolomite der mittleren und oberen Prosanto-Formation im Ducangebiet charakteristische Horizonte mit intensiver Bioturbation, die auf bessere Durchlüftung hinweisen.

Mit Ausnahme des einen Cephalopodenrestes sind keine Faunenelemente des offenen Meeres bekannt. Insbesondere fehlen Radiolarien, Ammonoideen, Echinodermen und Conodonten. Auch die in Beckensedimenten der Mitteltrias verbreiteten dünnschaligen Muscheln der Gattung *Daonella* sind nicht vertreten.

Bei der Fischfauna dominieren kleine, vermutlich schwarmweise auftretende Formen wie *Habroichthys* sowie der schnell zustossende Beutegreifer *Saurichthys*. Eindeutig offenmarine Formen wie etwa *Birgeria* fehlen scheinbar vollständig, auch wurden bis jetzt keine Reste von Selachiern nachgewiesen. Die grosse Vielzahl unterschiedlichster Gebiss- und Körperformen deutet auf Bewohner eines reich strukturierten Lebensraumes hin, wie ihn etwa eine Karbonatplattform bilden könnte. Das Nahrungsspektrum könnte von Plankton (*Habroichthys* und *Prohalecites*) über kleine Invertebraten (*Eosemionotus*) zu hartschaliger Beute (*Archaeosemionotus*) und Fischen (*Saurichthys*) gereicht haben. Insgesamt ergibt sich bei den Strahlenflossern das Bild einer reichhaltigen Lebensgemeinschaft. Die Modifikation der Analflosse bei den Gattungen *Habroichthys* und *Peltopleurus* geben sogar indirekte Hinweise zum Fortpflanzungsverhalten und damit zu einem Teilbereich der Autökologie dieser beiden Taxa.

Auch die Zusammensetzung der Reptilfauna lässt Rückschlüsse auf das ursprüngliche Milieu zu. Nothosauriden sind in unterschiedlichem Grad an eine aquatile Lebensweise angepasst (abgeplattete Extremitätenknochen, Reduktion der Anzahl Mittelhand- und Mittelfusssknochen, Pachyostose). Die kleinwüchsigen Pachypleurosauriden lebten wohl vor allem in warmen, untiefen Küstenbereichen, Lagunen und Ästuaren (SANDER 1989a). Isolierte Knochen wurden sogar in Brackwasserablagerungen gefunden. Bei vielen Pachypleurosauriden sind die postcranialen Skelettelemente, insbesondere Wirbel, Rippen und Extremitätenknochen pachyostotisch. Dieses Merkmal wird als Anpassung an ein Leben im Wasser gedeutet. Die Erhöhung des Körpergewichtes durch Verdichtung der Skelettknochen ohne Modifikation der Körperform bringt gewisse Vorteile mit sich. Ein schwererer Körperbau wirkt sich vorteilhaft auf den Tauchvorgang aus und erlaubt längerdauerndes Tauchen (BUFFRENIL & MAZIN 1989). Das erhöhte Körpergewicht trägt ebenfalls zur Stabilisierung des Körpers beim Schwimmen bei starker Wellenbewegung bei. Nachteile entstehen allenfalls durch eine reduzierte Beweglichkeit und Beschleunigungsfähigkeit (Trägheit des Körpers) (BUFFRENIL & MAZIN 1989). Aufgrund der speziellen Knochenhistologie der pachyostotischen Knochen bei Pachypleurosauriden kann geschlossen werden, dass diese Tiere eine stark erniedrigte Metabolismusrate aufwiesen (BUFFRENIL & MAZIN 1989). Die grosswüchsigen Nothosauriden zeigen z.T. Merkmale (starke Abplattung der Knochen der Vorderextremitäten, erhöhte Phalangenanzahl), welche darauf hinweisen, dass die Vorderextremitäten beim Schwimmen eine grössere Rolle spielten als bei den kleinwüchsigen Pachypleurosauriden. Grosswüchsige Nothosauriden dürften demnach zumindest einen Teil ihres Lebens in offenen Meeresbereichen verbracht haben. Eine Übereinstimmung der paläogeographischen Verbreitung mit spezifischen Anpassungen hinsichtlich der Fortbewegungsweise ist durchaus gegeben (SUES 1987).

Die kleinwüchsigen Pachypleurosauriden ernährten sich wohl in erster Linie von schalenlosen Cephalopoden, Krebsen und kleinen Fischen (SANZ 1980; SANDER 1989a). Entsprechend kleine Fische (*Habroichthys*) sind in der Prosanto-Formation häufig. Zum Nahrungsspektrum der grossgewachsenen Nothosauriden gehörten neben Cephalopoden und Fischen mit Sicherheit auch die kleinwüchsigen Pachypleurosauriden. Darauf weisen die zahlreichen Koprolithen mit Pachypleurosauridenwirbeln hin, die in der Mitteltrias des Monte San Giorgio gefunden wurden (SANDER 1989a).

Bei den Wirbeltierfossilien können verschiedenste Zerfallsstadien beobachtet werden. Umso überraschender ist die oft ausgezeichnete Erhaltung von im Verband eingebetteten Skeletten der kleinen Fische und Pachypleurosaurier, ebenso die im ursprünglichen Verband überlieferten Haken eines Coleoiden-Fangarmes oder die Krebspanzer mit Extremitäten. Weichteilerhaltung ist jedoch nicht nachgewiesen.

Eine solche Erhaltung ist typisch für Konservat-Lagerstätten (SEILACHER 1970). Wichtigste Faktoren für die Entstehung von Konservat-Lagerstätten sind nach SEILACHER, REIF & WESTPHAL (1985) Stagnation durch Wasserschichtung, rasche Einbettung durch Turbidite (Obrution) und rasches Überwachsen und damit verbundene Versiegelung durch Mikrobenmatten. Bei der Genese der Prosanto-Fossilagerstätte kommen alle drei Faktoren in Frage. Wenn es sich bei der häufigen gekräuselten Lamination um stromatolithische Strukturen handelt, wäre es naheliegend, dass auch auf den Boden abgesunkene Kadaver rasch von Mikrobenmatten überwachsen wurden. Damit wären auch feinste Strukturen vor Strömungen und Verwesung geschützt. Bei rezenten Mikrobenmatten oder potentiellen Stromatolithen treten unter einer äusseren Schicht mit aeroben Cyanophyceen innere Lagen mit anaeroben Bakterien auf (KRUMBEIN 1983; BURNE & MOORE 1987). Eine rasche Verschüttung von Organismen durch Trübestrome ist durch die vereinzelt festgestellte Lage von Fossilien an der Unterseite oder innerhalb einer gradierten Schicht nachgewiesen. Die mikritische Struktur der typischen Prosanto-Karbonate mit mehr oder weniger deutlicher Lamination zeigt einen Ablagerungsraum im Stillwasserbereich unter der Sturmwellenbasis an. Da die stratigraphische und paläogeographische Position der mindestens  $20 \times 20$  km messenden Prosanto-Einschaltung innerhalb flachmariner Plattformkarbonate ein tieferes Becken ausschliesst, ist anzunehmen, dass mindestens im Bodenwasser stagnierende Bedingungen herrschten. Übersalzung durch starke Evaporation im deutlich heisseren Klima der Trias-Zeit dürfte zu einer ausgeprägten Salzschiebung mit Halokline geführt haben. Starke Niederschläge in den Regenzeiten könnten sogar zur kurzfristigen Aussüssung oder Verbrackung des Oberflächenwassers geführt haben. Denkbar wäre aber auch eine temperaturbedingte Wasserschichtung mit Thermokline (HALLAM 1987).

Allerdings muss vorläufig offenbleiben, ob eine solche Halokline und/oder Thermokline auch zu sauerstoffarmem oder sogar -freiem Bodenwasser mit  $H_2S$ -Produktion geführt haben muss. Obwohl die Prosanto-Schichten meist dunkel gefärbt sind, ist der Anteil an organischem Material und Pyrit sehr niedrig. Darin gleicht die Prosanto-Formation dem Lagerstättentypus des Solnhofener Plattenkalks. KEUPP (1977) schliesst für die Solnhofen-Lagerstätte ein  $H_2S$ -Milieu aus, da das Fehlen von Bitumen und das häufige Vorkommen unterschiedlich starker Verwesungsstadien auf vorhandenen Sauerstoff hinweisen würde. Da die 0,5–1 mm dicken Laminae der Solnhofener Plattenkalke fast ausschliesslich aus calcitischen Resten coccaler Cyanophyceen bestehen, könnte rasches Überwachsen der Kadaver durch Cyanophyceenfilme und damit verbundener Sauerstoffabschluss die ausgezeichnete Fossilhaltung erklären. Das Fehlen von Makrobenthos wird durch hypersalines Bodenwasser erklärt (KEUPP 1977).

Eine moderne sedimentologische und geochemische Bearbeitung der lithologisch und altersmässig mit der Prosanto-Formation vergleichbaren Meride-Kalke, die 1943 von WIRZ untersucht wurden, steht noch aus. Die Grenzbitumenzone des Monte San

Giorgio, deren bituminöse Tonschiefer bis zu 55 Gewichtsprozenten an organischem Material enthalten, kann nur bedingt zum Vergleich herangezogen werden. RIEBER (1973) nimmt für deren Entstehung stagnierendes Bodenwasser an, das vermutlich durch H<sub>2</sub>S vergiftet war. BERNASCONI (1991) konnte durch chemische Analyse des organischen Materials (Biomarker und Kohlenstoff-Isotopen) nachweisen, dass auf Bakterien zurückgehende organische Substanzen einen wichtigen Anteil bildeten. Auch er nimmt anoxisches Bodenwasser an und postuliert eine schwebende Bakterienmatte an der Grenzfläche zwischen oxischer und anoxischer Wasserschicht.

## 8. Zeitgleiche marine Faunen aus Europa

Aus der marinen Mitteltrias Europas ist mittlerweile eine ganze Reihe zum Teil reichhaltiger Faunen bekannt geworden. Das mag damit zusammenhängen, dass der nördliche und westliche Randbereich der Tethys mit seinen Karbonatplattformen grossflächige Lebensräume mit einer Vielzahl an ökologischen Nischen bot. Offenbar stellten einzelne, mehr oder weniger abgeschlossene Becken oder Lagunen mit stagnierendem Bodenwasser eigentliche Konservatfallen dar, in denen optimale Bedingungen für die Fossilisation artikulierter Organismenreste herrschten. Die reichhaltige Wirbeltierfauna der Prosanto-Formation rechtfertigt eine vergleichende Aufstellung der bestbekanntesten marinen Faunen der europäischen Mitteltrias.

### 8.1 Monte San Giorgio, Schweiz und Besano, Italien

Die an Wirbeltieren wohl reichhaltigste Fauna aus der marinen Mitteltrias stammt aus verschiedenen Fundorten in der Region des Monte San Giorgio (Kanton Tessin) und des benachbarten italienischen Dorfes Besano (KUHN-SCHNYDER 1964 und 1974; TINTORI et al. 1985; ARDUINI & TERUZZI 1988; BÜRGIN et al. 1989). Die bisher bekannte Artendiversität erreicht an der Anis/Ladin-Grenze, in der sogenannten Grenzbitumenzone (RIEBER 1973), oder Scisti Ittiolitici di Besano (TINTORI et al. 1985) einen Höhepunkt.

Innerhalb der Knorpelfische sind Vertreter von fünf Gattungen bekannt geworden: *Hybodus*, *Acrodus*, *Acronemus*, *Asterocanthus* und *Palaeobates*. Dabei wurden nicht nur Zähne und Flossenstacheln gefunden, sondern auch Elemente des Schädel skeletts und sogar ein ganzes Tier im Verband (RIEPPPEL 1981; 1982).

Bei den Knochenfischen überwiegen die Strahlenflosser (Actinopterygii) deutlich; sie zeichnen sich durch eine grosse Formenvielfalt aus (DE ALESSANDRI 1910; ANDERSSON [= STENSIÖ] 1916; BROUGH 1939; SCHWARZ 1970; RIEPPPEL 1985a). Die Bearbeitung der kleinen und mittleren Vertreter ist Gegenstand einer laufenden Studie (BÜRGIN in Vorb.). Zu den bisher nachgewiesenen Taxa gehören die bereits bekannten Gattungen *Gyrolepis*, *Ptycholepis*, *Birgeria*, *Saurichthys*, *Bobasatrania*, *Pholidopleurus*, *Platysiagum*, *Perleidus*, *Meridensia*, *Aetheodontus*, *Colobodus*, *Peltopleurus*, *Habroichthys*, *Luganoia*, *Eoeugnathus*, *Eosemionotus*, *Archaeosemionotus*, *Placopleurus* und *Prohalecites*. Daneben sind aber mindestens noch sieben neue Gattungen zu beschreiben. Bei den Fleischflossern (Sarcopterygii) sind bisher zwei Taxa

beschrieben worden (RIEPEL 1980b, 1985b); eine weitere, grosse Form ist noch nicht bearbeitet.

Die Reptilfauna ist ausgesprochen vielfältig (KUHNSCHNYDER 1974; BÜRGIN et al. 1989), terrestrische Formen sind selten. Zahlenmässig überwiegen die marinen Nothosaurier (Bastardsaurier) und Ichthyosaurier (Fischsaurier). Die Nothosauriden sind mit 5 Gattungen vertreten: Die in der Regel kleinwüchsigen Pachypleurosauridae mit den Gattungen *Serpianosaurus* und *Neusticosaurus*; die mittelgrossen bis grossen Nothosauriden mit 3 Gattungen: *Paranothosaurus*, *Ceresiosaurus* und *Lariosaurus* (TSCHANZ 1989). Die Placodontier (Pflasterzahnsaurier) sind mit zwei Gattungen vertreten: *Paraplocodus* und *Cyamodus*. *Helveticosaurus*, von PEYER (1955) ebenfalls den Placodontiern zugeordnet, ist nach RIEPEL (1989b) eher in die Verwandtschaft der Archosauromorpha zu stellen. Dies gilt ebenfalls für *Tanystropheus* und *Macrocnemus*, zwei Vertreter der Prolacertiformes, die durch einen stark verlängerten Hals gekennzeichnet sind. Einziger wirklicher Vertreter der Archosaurier ist *Ticinosuchus*, ein räuberisch lebender Landsaurier. Die Ichthyosaurier (Fischsaurier) sind ausserordentlich zahlreich. Die bisher beschriebenen Formen sind den Gattungen *Mixosaurus* (KUHNSCHNYDER 1974) und *Cymbospondylus* (SANDER 1989b) zuzuordnen. Die Thalattosaurier (Meeressaurier) sind durch drei Gattungen vertreten: *Askeptosaurus*, *Clarazia* und *Hescheleria*.

Der Artenreichtum in den Ablagerungen der Mitteltrias des Monte San Giorgio ist vor allem auf die reiche Fauna der Grenzbitumenzone zurückzuführen. In den stratigraphisch jüngeren Unteren Meride-Kalken überwiegen eindeutig die Pachypleurosauriden, insbesondere die Gattung *Neusticosaurus*. Weitaus seltener sind Vertreter der Gattung *Ceresiosaurus*. In den höchsten Meride-Kalken, der Kalkschieferzone, sind nur wenige Fischarten und zwei Arten der Gattung *Lariosaurus* gefunden worden (KUHNSCHNYDER 1987; TINTORI & RENESTO 1990).

## 8.2 Perledo-Varenna, Oberitalien

Eine ebenfalls sehr reichhaltige marine Fauna ist aus dem Ladin von Perledo, nahe der norditalienischen Stadt Varenna, bekannt geworden (PINNA & TERUZZI 1980). Funde wurden um die Mitte des letzten Jahrhunderts erstmals in der Literatur erwähnt. Seither ist von dieser Fundstelle eine grosse Vielfalt an Fischen und aquatilen Reptilien beschrieben worden (DEECKE 1989; DE ALESSANDRI 1910; PEYER 1933/34).

Die ursprüngliche Bearbeitung der Fische ist mit Namen wie CURIONI, HECKEL, RÜPPEL, BELLOTTI und DEECKE verbunden. Die letzte Bearbeitung stammt von DE ALESSANDRI (1910). In der Folge wurden nur noch einige der auch in Perledo vorkommenden Taxa aus anderen Lokalitäten beschrieben (z.B. TINTORI 1990). Nach DE ALESSANDRI (1910: 30) umfasste die Ichthyofauna von Perledo mindestens 19 Gattungen mit etwa 40 verschiedenen Arten. Unter den Chondrichthyern finden sich die Gattungen *Hybodus*, *Acrodus* und *Acronemus*. Als einziger Repräsentant der Sarcopterygii ist der Actinistier *Heptanema paradoxum* RÜPPEL 1856 beschrieben worden. Die Actinopterygier überwiegen deutlich, sowohl was die Zahl der einzelnen Taxa als auch was den Individuenreichtum betrifft. Da seit der letzten Bearbeitung (DE ALESSANDRI 1910) nun mehr als 80 Jahre vergangen sind, sind einige der dabei publizierten Taxa einer Revision unterzogen worden. Eine aufgrund laufender Studien

bereinigte Liste umfasst folgende Gattungen: *Aneurolepis*, *Ptycholepis*, *Saurichthys*, *Pholidopleurus*, *Perleidus*, *Colobodus*, *Peltopleurus*, *Meridensia*, *Ophiopsis*, *Archaeosemionotus*, *Eoeugnathus* und *Prohalecites*. Unsicherheiten bestehen bezüglich der Zuordnung einzelner Exemplare zu den Gattungen *Heterolepidotus*, *Allolepidotus*, *Eugnathus*, *Pholidophorus* und *Leptolepis*. Die vollständige Lösung dieser Unklarheiten scheint fraglich, da die gesamte Perledo-Sammlung des Museo Civico di Storia Naturale in Mailand und damit auch DE ALESSANDRI'S (1910) Typusexemplare 1943 zerstört wurden. Vereinzelt Fischfossilien aus den bituminösen Schiefern von Perledo finden sich zur Zeit lediglich noch im Senckenbergmuseum Frankfurt, im Institut de Géologie Strasbourg und im Paläontologischen Institut und Museum der Universität Zürich.

Von Perledo sind ausgesprochen wenige Reptilien bekannt. Es handelt sich um Nothosauriden der Gattungen *Neusticosaurus* und *Lariosaurus*. Die ebenfalls anhand eines Exemplares von Perledo aufgestellte Gattung *Phygosaurus* ist als nomen dubium zu bezeichnen (RIEPEL 1989a). Bei der von CURIONI (1847) beschriebenen Gattung *Macromirosaurus* handelt es sich mit grosser Wahrscheinlichkeit um einen Vertreter der Gattung *Lariosaurus*. Das Typusexemplar ging während des Zweiten Weltkrieges verloren. DEECKE (1886) erwähnt, dass aus den Schichten bei Perledo neben den oben aufgeführten Nothosauriden auch Reste von Ichthyosauriern gefunden wurden, zudem auch Hautpanzerreste eines Placodontiers.

### 8.3 Ostalpin von Österreich

Im Ostalpin Österreichs sind von verschiedenen Fundpunkten mitteltriassische Fisch- und Reptilreste bekannt geworden. Mit Vorarlberg und Kärnten sind zwei geographische Schwerpunkte auszumachen.

Vom Westende der Nördlichen Kalkalpen in Vorarlberg sind aus den ladinischen Arlberg-Schichten einige wenige Reptilfunde bekannt (ZANGERL 1952). Ein fast vollständiges Skelett eines kleinen Nothosauriden mit unsicherer systematischer Stellung, *Rhaeticonia rothpletzi*, wurde von BROILI (1927) beschrieben. Das Fundstück ging während dem Zweiten Weltkrieg verloren. KOBEL (1969) beschrieb aus den Mittleren Arlberg-Schichten das Femur eines grösseren Nothosauriden. In den ladinischen Partnach-Schichten wurde vor kurzem ein Unterkieferfragment eines Labyrinthodontiers (cf. *Cyclotosaurus*) gefunden (SANDER & MEYER 1991). Ebenfalls aus den Partnach-Schichten stammt *Partanosaurus zitteli* (SKUPHOS 1893), ein Nothosauride mit unsicherer systematischer Stellung.

Aus den ladinischen Partnach-Schichten Kärntens (Drau-Zug) sind ebenfalls mehrere Reptilreste und wenige Fischreste beschrieben. Bei den Reptilien handelt es sich um einen Pachypleurosauriden unsicherer systematischer Stellung, *Psilotrachelosaurus töplitschi*, der von NOPSKA (1928) beschrieben wurde, sowie um mehrere Reste von *Lariosaurus* und *Neusticosaurus* sowie den Zahn eines Placodontiers (ZAPFE & KÖNIG 1980). Fischreste sind sehr selten. Von Weissenbach südlich von Gummern wurde von SIEBER (1955) ein gut erhaltener Fischrest beschrieben. Die Bestimmung als *Ophiopsis lariensis* dürfte zutreffend sein. Das Vorhandensein weiterer Ganoidreste aus der Mitteltrias von Kärnten wird zwar angedeutet (SIEBER 1955: 95), doch fehlt bis heute, mit

Ausnahme eines Kieferfragmentes von *Birgeria* (BACHMAYER & WARCH 1959) eine Beschreibung dieser Funde.

#### 8.4 Germanischer Muschelkalk

Vergleichbare marine Wirbeltierfaunen sind auch aus zahlreichen Fundstellen im Muschelkalk Deutschlands bekannt (DAMES 1888; STOLLEY 1920; OERTLE 1928; SCHMIDT 1928 und 1938; MÜLLER 1969; WILD 1972; SCHULTZE & MÖLLER 1986). Die Fischfauna zeigt Ähnlichkeiten mit denen des spanischen und französischen Muschelkalks, aber auch mit denjenigen der alpinen Mitteltrias. Was auffällt ist die grosse Zahl an Knorpelfisch-Fossilien, welche sich den Gattungen *Acrodus*, *Hybodus*, *Palaeobates* und *Polyacrodus* zuordnen lassen; häufig finden sich auch eigentliche Bonebeds (DEECKE 1926; HAGDORN & REIF 1988).

Die Knochenfische zeigen vor allem Vertreter der Actinopterygier. Hier dominieren deutlich die ursprünglichen Formen und es sind bis heute folgende Gattungen bekannt: *Gyrolepis*, *Saurichthys*, *Birgeria*, *Colobodus*, *Crenilepis*, *Dipteronotus* (= *Cleithrolepis* auct.), *Dollopterus*, *Eosemionotus*, *Nephrotus* und unbestimmte Semionotiden und Pholidophoriden. Es herrschen hier aber bezüglich der systematischen Zugehörigkeit noch einige Unklarheiten, weshalb eine Neubearbeitung dieser Formen dringend angesagt wäre. Unter den Sarcopterygiern finden sich die Reste eines unbestimmten Actinistiers und der Lungenfischgattung *Ceratodus*.

Auch aus dem deutschen Muschelkalk wird das Vorkommen eines Labyrinthodontier-Rests signalisiert (WILD 1972). Die Reptilfauna weist grosse Parallelen mit derjenigen vom Monte San Giorgio und von Besano auf (WILD 1972). Bis heute sind folgende Gattungen nachgewiesen: *Mixosaurus*, *Cymbospondylus*, *Shastasaurus*, *Pessosaurus* (CALLAWAY & MASSARE 1989) sowie *Tholodus* (Sander pers. Mitt.), *Placodus*, *Cyamodus*, *Nothosaurus*, *Simosaurus*, *Neusticosaurus*, *Pistosaurus*, *Tanystropheus* und *Blezingeria* (ein Thalattosuchier, HAGDORN & REIF 1988).

Funde meereslebender Wirbeltiere sind in grosser Zahl auch aus der französischen Mitteltrias bekannt geworden (CORROY 1928). Bei den Strahlenflossern zeigt sich ein ähnliches Bild wie im deutschen Muschelkalk und es sind bisher die Gattungen *Birgeria*, *Gyrolepis*, *Saurichthys*, *Colobodus*, *Crenilepis* und *Dollopterus* sicher identifizierbar. Bei einer einzelnen Schuppe, welche der untertriassischen Gattung *Boreosomus* zugeordnet wurde (CORROY 1928: 100), kann es sich ebenso gut und vielleicht mit grösserer Sicherheit um *Ptycholepis* handeln.

#### 8.5 Spanischer Muschelkalk

Eine reichhaltige Biota ist aus dem Oberen Muschelkalk der Gegend um Alcover und Montral, Provinz Tarragona, im Nordosten Spaniens bekannt (BELTAN 1972). Diese Fundstätte zeigt die Überreste eines Beckens, welches durch riffartige Strukturen in Teilbereiche gegliedert war. Die Fossilien umfassen neben wenigen Pflanzenresten eine Vielzahl von Invertebraten und Vertebraten, welche mehrheitlich als Abdrücke in feinkörnigen Dolomikriten erhalten sind. Neben den Wirbellosen sind es vor allem die zahlreichen Fische, welche die Fauna dominieren.

Die Fischfauna zeigt bis anhin nur Vertreter der Knochenfische; Reste von Knorpelfischen sind bisher nicht bekannt geworden. Innerhalb der Osteichthyes sind

Repräsentanten der beiden Unterklassen, der Actinopterygii und der Sarcopterygii durch Fossilfunde belegt; dabei überwiegen die Strahlenflosser deutlich. Bezüglich der Zuordnung der einzelnen Actinopterygier-Taxa bestehen gewisse Vorbehalte, weshalb die Auflistung der Gattungen in den entsprechenden Publikationen (BELTAN 1972, 1975, 1984) mit Vorsicht zu verwenden ist. Aufgrund persönlicher Studien (BÜRGIN in Vorb.) darf das Vorkommen folgender Gattungen als gesichert gelten: *Saurichthys*, *Brevisaurichthys*, *Systolichthys*, *Colobodius*, *Peltopleurus*, *Luganoia*, *Eoeugnathus* und *Eosemionotus*. Mit grosser Wahrscheinlichkeit sind auch die Gattungen *Ptycholepis* und *Archaeosemionotus* vorhanden. Der bislang einzige Vertreter der Sarcopterygier gehört zur monotypischen und endemischen Actinistier-Gattung *Alcoveria*.

Unter den wenigen Tetrapoden sind bis jetzt zwei grössere Nothosauriden, *Nothosaurus cymatosauroides* und *Lariosaurus balsami* (SANZ 1983), sowie das beinahe vollständige Skelett von *Cosesaurus aviceps* VILLALTA & ELLENBERGER (1974), einem nahen Verwandten der prolacertiförmigen Gattung *Macrocnemus* (SANZ & LOPEZ-MARTINEZ 1984), beschrieben worden.

## 9. Stratigraphischer Vergleich mit der Mitteltrias des Monte San Giorgio

Die Fauna der Prosanto-Schichten zeigt die beste Übereinstimmung mit den gut untersuchten Fundstellen im Gebiet des Monte San Giorgio und bei Besano. Dabei ist zu beachten, dass deren Artenvielfalt hauptsächlich auf der etwa 16 m mächtigen Grenzbitumenzone (Scisti Ittiolitici di Besano) des Anis-Ladin-Grenzbereichs beruht und die jüngeren Fundschichten der Unteren Meride-Kalke sowie der Kalkschieferzone (oberste Meride-Kalke) eine weit geringere Diversität aufweisen.

Lithologisch ist eine Korrelation der Prosanto-Formation mit den dünnbankigen und laminierten Kalken der Meride-Kalke naheliegend (Tab. 4). Auch die stratigraphische Verbreitung der Pachypleurosauriden-Taxa in der Mitteltrias des Monte San Giorgio bietet nach SANDER (1989a) eine gute Korrelationsmöglichkeit. Dort liegen die Schichten mit *Neusticosaurus pusillus*, dem wahrscheinlich ein Teil der kleinen Prosanto-Nothosauriden zuzuordnen ist, ca. 150 m über der Grenzbitumenzone und damit stratigraphisch eindeutig über der Anis-Ladin-Grenze. *Neusticosaurus peyeri* und *N. edwardsii* aus den etwas jüngeren Anteilen der Unteren Meride-Kalke sind in den Prosanto-Schichten bisher nicht nachgewiesen. Leider stammen alle Prosanto-Funde aus dem Schutt, so dass ihre genaue stratigraphische Position innerhalb der doch über 200 m mächtigen Prosanto-Formation nicht bekannt ist. So kann vorläufig nur geschlossen werden, dass mindestens ein Teil der Prosanto-Formation den untersten Meride-Kalken entsprechen dürfte. Damit könnte die unter dem Vallatscha-Dolomit liegende, 160 bis 270 m mächtige S-charl-Formation etwa der Grenzbitumenzone (16 m) entsprechen. Eine solche Korrelation wird gestützt durch Saurierfunde in der unteren S-charl-Formation: ein Femur von *Tanystropheus*, ein Pflasterzahn eines Placodontiers und diverse Knochen von Nothosauriden, darunter ein unvollständiges *Nothosaurus*-Skelett (EICHENBERGER 1986; TSCHANZ in Vorb.). Aus der liegenden Ducan-Formation, die nach wenigen Conodonten- und Ammonitenfunden eindeutig ins späte Anis zu stellen ist (OUWEHAND 1984; EICHENBERGER 1986) sind ein Ichthyosaurierwirbel (Shastasauridae indet.) und ein Placodontierzahn (*Placodus* sp.) bekannt geworden (EICHENBERGER 1986).

	Monte San Giorgio - Besano (Westliche Südalpen)	Ducangebiet (Silvretta-Decke, Ostalpin)	
KARN	Raibler Schichten 100 m	Mingèr-Formation 120-170 m	KARN
LADIN	Meride-Kalke 500-600 m Kalkschieferzone 140 m Obere Meridekalke 310 m Dolomitband 30 m Untere Meride-Kalke 90 m Cassina	Alteln-Formation 80-90 m	LADIN
	<i>Lariosaurus lavizzarii</i> <i>Lariosaurus valceresii</i>	Prosanto-Formation 80-240 m <i>Neusticosaurus staubi</i> <i>Neusticosaurus cf. pusillus</i> Pachypleurosauridae indet. Nothosauridae indet.	
	Cava superiore Cava inferiore	<i>Neusticosaurus edwardsii</i> <i>Ceresiosaurus sp.</i> <i>Tanystropheus meridensis</i> <i>Macrocnemus bassani</i> <i>Neusticosaurus peyeri</i> <i>Ceresiosaurus calcagnii</i> <i>Neusticosaurus pusillus</i> <i>Ceresiosaurus calcagnii</i>	
	San Giorgio-Dolomit 60-80 m	Vallatscha-Dolomit 35-325 m	
	Grenzbitumenzone 16 m	Pachypleurosauridae indet. <i>Nothosaurus sp.</i> <i>Tanystropheus sp.</i> <i>Placodus sp.</i>	
ANIS	<i>Serpianosaurus mirigiolensis</i> <i>Paranothosaurus amsleri</i> <i>Lariosaurus buzzii</i> <i>Tanystropheus longobardicus</i> <i>Macrocnemus bassanii</i> <i>Mixosaurus comalianus</i> <i>Cymbospondylus buchseri</i> Shastasauridae indet. <i>Paraplocodus broilii</i> <i>Cyamodus hildegardis</i> <i>Helveticosaurus zollingeri</i> <i>Hescheleria rübeli</i> <i>Askeptosaurus italicus</i> <i>Ticinosuchus ferox</i>	Scharl-Formation 160-270 m	ANIS
SKYTH	Salvatore-Dolomit 20-50 m	Shastasauridae indet. <i>Placodus sp.</i>	ANIS
SKYTH	Servino 100-120 m	Fuorn-Formation 50 m	SKYTH

Tabelle 4: Korrelation der Mitteltrias des Ducangebietes (Westliche Silvretta-Decke, Ostalpin) und der Region des Monte San Giorgio-Besano (Westliche Südalpen) mit Hilfe der beschriebenen Reptilfaunen. Stratigraphie des Ducangebietes nach EICHENBERGER (1986) und FRANK (1986); Stratigraphie der Region des Monte San Giorgio-Besano nach KUHN-SCHNYDER (1974), RIEBER (1973), SANDER (1989a), SCHEURING (1978) und WIRZ (1943).

Es ist zu hoffen, dass weitere Fossilfunde und Detailstudien in der Prosanto-Formation Graubündens die Ergebnisse dieser vorläufigen Arbeit stützen und ergänzen werden.

## Verdankungen

Die Autoren danken H. Rieber vom Paläontologischen Institut und Museum der Universität Zürich für die vielfältige Unterstützung. Die Fotoarbeiten besorgte H. Lanz, der wie M. Hebeisen und U. Oberli (St. Gallen) einige Stücke präparierte. T. Bolliger (Zürich), K. Graf (Bern), F. Gübeli (Jona), A. Hattich (Chur), D. Martin (Zürich), E. Schaufelberger (Zürich), D. Wurster (Davos) und A. Zaugg (Bern) stellten ihre besten Fundstücke zur Verfügung. E. Ott (München) verdanken wir die Bestimmung der Diploporen, J. Reitner (Berlin) bestimmte die Coleoiden-Haken. Die kritische Durchsicht des Manuskripts übernahmen freundlicherweise W. Etter (Zürich), H. Rieber (Zürich), M. Sander (Bonn), D. Thies (Hannover) und R. Trümpy (Küsnacht). Die Bearbeitung der kleinen und mittelgrossen Strahlenflosser vom Monte San Giorgio wurde vom Schweizerischen Nationalfonds finanziert (SNF-Projekt No. 3.535.0.86); ebenso die Untersuchung der Mitteltrias der Silvretta-Decke (SNF-Projekt No. 2.081-0.83). Die Karl-Hescheler-Stiftung übernahm die Kosten der Bergungsaktion.

## LITERATURVERZEICHNIS

- AIGNER, T. 1979: Schill-Tempestite im Oberen Muschelkalk (Trias, SW-Deutschland). N. Jb. Geol. Pal., Abh. 157, 326–343.
- AGASSIZ, L. 1833–1843: Recherches sur les poissons fossils 1–5, Petitpierre, Neuchâtel.
- ALDINGER, H. 1937: Permische Ganoidfische aus Ostgrönland. Meddr. Grønland 102/3, 1–392.
- ALESSANDRI, G. DE 1910: Studi sui pesci Triasici della Lombardia. Mem. Soc. ital. Sci. nat. 7, 1–147.
- ANDERSSON (= STENSIÖ), E. 1916: Über einige Trias-Fische aus der Cava Trefontane, Tessin. Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala 15, 13–34.
- ARDUINI, P. & BRASCA, A. 1984: *Atropicaris*: nuovo genere della classe Thylacocephala. Atti Soc. ital. Sci. nat. Museo civ. Stor. nat. Milano 125/1–2, 87–93.
- ARDUINI, P. & PINNA, G. 1989: I tilacocephali: una nuova classe di crostacei fossili. Mus. civ. Storia nat. Milano.
- ARDUINI, P., PINNA, G. & TERUZZI, G. 1980: A new and unusual Lower Jurassic cirriped from Osteno in Lombardy: *Ostenia cypriformis* n.g. n.sp. Atti Soc. it. Sci. nat. Museo civ. Stor. Milano 121, 360–370.
- ARDUINI, P. & TERUZZI, G. 1988: Gli scisti ittiolitici di Besano. Le Scienze quaderni 42, 36–39.
- BACHMAYER, F. & WARCH, A. 1959: Ein bemerkenswerter Fischfund in den Partnachschichten (Trias) südlich von Feistritz an der Drau (Kärnten). Carinthia II. 69, 42–43.
- BARTRAM, A.W.H. 1975: The holostean fish genus *Ophiopsis* Agassiz. Zool. J. Linn. Soc. 56, 183–205.
- BASSANI, F. 1886: Sui fossilie e sull'età degli schisti bituminosi di Besano in Lombardia. Atti Soc. ital. Sci. nat. 29, 15–72.
- BELLOTTI, C. 1857: Descrizione di alcune nuove specie di pesci fossili di Perledo e di altre località Lombarde. In: Studii Geologici Paleontologici sulla Lombardia (Ed. by STOPPANI, A.), 419–438, Turati, Milano.
- BELTAN, L. 1972: La faune ichthyologique du Muschelkalk de la Catalogne. Mem. R. Acad. Cien. Art. Barcelona 41/10, 281–325.
- 1975: A propos de l'ichthyofauna Triasique de la Catalogne Espagnole. Coll. int. C.N.R.S. 218, 273–280.
- 1984: Quelques poissons du Muschelkalk supérieur d'Espagne. Acta geol. Hispan. 19/2, 117–127.
- BELTAN, L. & TINTORI, A. 1980: The genus *Saurichthys* (Pisces, Actinopterygii) during the Gondwana period. 5th Int. Gondwana Symp., Wellington (New Zealand), 53–59.
- BERNASCONI, S.M. 1991: Geochemical and Microbial Controls on Dolomite Formation and Organic Matter Production/Preservation in Anoxic Environments: a Case Study from the Middle Triassic Grenzbitumenzone, Southern Alps (Ticino, Switzerland). Diss. ETH Nr. 9432.
- BILL, P.C. 1914: Über Crustaceen aus dem Voltziensandstein des Elsasses. Mitt. geol. Landesanstalt. Els. Lothr. 8/3, 289–338.
- BOSELLINI, A. 1984: Progradation geometries of carbonate platforms: examples from the Triassic of the Dolomites, northern Italy. Sedimentology 31, 1–24.
- BRAGA, J.C. 1986: Upper Triassic Dasycladaceans in the Sierra de Baza (Alpujarride complex, Betic Cordillera, SE Spain). N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1986, 239–247.
- BRANDNER, R. 1984: Meeresspiegelschwankungen und Tektonik in der Trias der NW-Tethys. Jb. Geol. B.-A. 126/4, 435–475.
- BRÖILI, F. 1927: Ein Sauropterygier aus den Arlbergschichten. Sitzungsber. Bayr. Akad. Wiss., math.-natw. Abt. 1927, 205–228.
- BROUGE, J. 1939: The Triassic Fishes of Besano, Lombardy. Brit. Mus. Nat. Hist. London.

- BUBNOFF, S. VON 1921: Die ladinische Fauna von Forno (Mezzovalle) bei Predazzo. Verh. Heidelb. Naturh. -med. Ver. N.F. 14, 257–635.
- BUFFRENIL, V. & MAZIN, J.-M. 1989: Bone histology of *Claudiosaurus germani* (Reptilia, Claudiosauridae) and the problem of pachyostosis in aquatic tetrapods. Hist. Biol. 2, 311–322.
- BÜRGIN, T. 1990a: Reproduction in Middle Triassic actinopterygians; complex fin structures and evidence of viviparity in fossil fishes. Zool. J. Linn. Soc. 100, 379–391.
- 1990b: Der Schuppenpanzer von *Habroichthys minimus*, einem ungewöhnlichen Strahlenflosser (Actinopterygii; Peltopleuriformes) aus der Mittleren Trias der Südalpen. N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 11, 647–658.
- 1991: La Storia dei Pesci fossili di Besano. Paleocronache 1991/1, 42–49.
- BÜRGIN, T., RIEPPEL, O., SANDER, M. & TSCHANZ, K. 1989: Trias-Fossilien aus dem Ur-Mittelmeer. Spektrum der Wissenschaft 8/1989, 110–118.
- BURNE, R.V. & MOORE, L.S. 1987: Microbialites: organosedimentary deposits of benthic microbial communities. Palaios 2/3, 241–254.
- CALLAWAY, J.M. & MASSARE, J.A. 1989: Geographic and stratigraphic distribution of the Triassic Ichthyosauria (Reptilia, Diapsida). N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 178, 37–58.
- CARROLL, R.L. & GASKILL, P. 1985: The nothosaur *Pachypleurosaurus* and the origin of plesiosaurs. Phil. Trans. R. Soc. London B 309, 343–393.
- CORNALIA, E. 1854: Notizie zoologiche sul *Pachypleura edwardsii* Cor. Nuovo sauro acrodonte degli strati triassici di Lombardia. Giorn. Ist. lombardo Sci. Lett. 6, 1–46.
- CORROY, G. 1928: Les vertébrés du Trias de Lorraine et le Trias Lorrain. Ann. Paléont. 17, 83–136.
- CURIONI, G. 1847: Cenni sopra un nuovo saurio fossile dei monti di Perledo sul Lario e sul terreno che lo racchiude. Giornale del'J.R. Istituto Lombardo di Scienze, Lettere ed Arti 16, 159–170.
- DAMES, W. 1888: Die Ganoiden des deutschen Muschelkalks. Paläont. Abh. 4/2, 133–179.
- DALLA VECCHIA, F. & MUSCIO, G. 1990: Occurrence of Thylacocephala (Arthropoda, Crustacea) from the Upper Triassic of Carnic Prealps (N.E. Italy). Boll. Soc. paleont. ital. 29/1, 39–42.
- DEECKE, W. 1886: Über *Lariosaurus* und einige andere Saurier der Lombardischen Trias. Z. dt. geol. Ges. 38, 170–197.
- 1889: Über Fische aus verschiedenen Horizonten der Trias. Palaeontographica 35, 97–138.
- 1926: Über die Triasfische. Palaeont. Z. 8/3, 184–198.
- EHRENBERG, K. 1944: Ergänzende Bemerkungen zu den seinerzeit aus dem Miozän von Burgschleinitz beschriebenen Gangkernen und Bauten dekapoder Krebse. Paläont. Z. 23, 354–359.
- EICHENBERGER, U. 1986: Die Mitteltrias der Silvretta-Decke (Ducankette und Landwassertal, Ostalpin). Mitt. Geol. Inst. Univ. u. ETH Zürich N.F. 252.
- EKDALE, A.A., BROMLEY, R.G. & PEMBERTON, S.G. 1984: Ichnology. SEPM Short Course No. 15.
- EUGSTER, H. 1922: Geologische Untersuchungen des Gebirges zwischen Landwasser und Albulatal. Jb. Phil. Fak. Univ. Bern 2.
- 1923: Geologie der Ducangruppe. Beitr. geol. Karte Schweiz N.F. 49, 1–134.
- FOIS, E. 1979: A new Dasycladaceans (Calcareous Algae) assemblage from Triassic of M. Popera (Belluno, Italy). Riv. ital. Paleont. 85/1, 57–84.
- FÖLLMI, K.B. & GRIMM, K.A. 1990: Doomed pioneers: Gravity-flow deposition and bioturbation in marine oxygen-deficient environments. Geology 18, 1069–1072.
- FRANK, S.M. 1986: Die Raibl-Gruppe und ihr Liegendes im Oberostalpin Graubündens. Diss. ETH Nr. 8085.
- FÜRSICH, F.T. 1973: A revision of the trace fossils *Spongiomorpha*, *Ophiomorpha* and *Thalassinoides*. N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1973, 719–735.
- GALL, J.-C. 1971: Faunes et paysages du Grès à Voltzia du Nord des Vosges. Essai paléontologique sur le Buntsandstein supérieur. Mém. Serv. Carte géol. Als. Lorr. 34, 1–318.
- GALL, J.-C. & GRAUVOGEL, L. 1967: Faune du Buntsandstein. II. Les Halicynés. Ann. Paléont. (Invertébrés) 53, 1–14.
- GARDINER, B.G. 1960: A revision of certain actinopterygian and coelacanth fishes, chiefly from the Lower Lias. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol. 4/7, 241–384.
- 1967: Further notes on palaeoniscoid fishes with a classification of the Chondrostei. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.) 14/5, 143–206.
- GARDINER, B.G. & SCHAEFFER, B. 1989: Interrelationships of lower actinopterygian fishes. Zool. J. Linn. Soc. 97/2, 135–187.
- GILL, E.L. 1923: The Permian fishes of the genus *Acentrophorus*. Proc. zool. Soc. Lond. 1923, 19–41.

- GLAESSNER, M.F. 1931: Eine Crustaceenfauna aus den Lunzer Schichten Niederösterreichs. Jb. Geol. B.-A. 81, 467–486.
- GRAF, K. 1987: Geologische Untersuchung der Sedimente und Vulkanite der Landwasserkette zwischen Valbellahorn und Wiesen (Kanton Graubünden). Unpubl. Diplomarb. Univ. Bern.
- GRIFFITH, J. 1977: The Upper Triassic fishes from Polzberg bei Lunz, Austria. Zool. J. Linn. Soc. 60, 1–93.
- GÜBELI, F. 1978: Geologische Untersuchungen des Zentralostalpins im Gebiet des Valbellahorns. Unpubl. Diplomarb. Geol. Inst. ETH Zürich.
- HAGDORN, H. & REIF, W.-E. 1988: «Die Knochenbreccie von Crailsheim» und weitere Mitteltrias-Bonebeds in Nordost-Württemberg – Alte und neue Deutungen. In: Neue Forschungen zur Erdgeschichte von Crailsheim (Ed. by HAGDORN, H.). Sonderbd. Ges. Natkde Württemberg 1, 116–143.
- HALLAM, A. 1987: Mesozoic organic-rich shales. In: Marine Petroleum Source (Ed. by BROOKS, J. & FLEET, A.J.). Geol. Soc. Spec. Publ. 26, 251–261.
- JAIN, S.L. 1983: A review of the genus *Lepidotes* (Actinopterygii: Semionotiformes), with special reference to the species from Kota formation (Lower Jurassic), India. J. Palaeontol. Soc. India 28, 7–42.
- KELLERHALS, P. 1966: Geologie der nordöstlichen Engadiner Dolomiten zwischen Piz San Jon, S-charl und Piz Sesvenna. Beitr. geol. Karte Schweiz N.F. 126.
- KEUPP, H. 1977: Ultrafazies und Genese der Solnhofener Plattenkalke (Oberer Malm, südliche Frankenalb). Abh. naturhist. Ges. Nürnberg 37, 1–128.
- KOBEL, M. 1969: Lithostratigraphische und sedimentologische Untersuchungen in der kalkalpinen Mitteltrias (Anisian und Ladinian) des Rätikon (Österreich und Fürstentum Liechtenstein). Mitt. geol. Inst. ETH u. Univ. Zürich, N.F. 118.
- KRUMBEIN, W.E. 1983: Stromatolites – the challenge of a term in space and time. Precambrian Res. 20, 493–531.
- KUHN-SCHNYDER, E. 1952: Ein Sauropterygier aus dem Ducantal (Kt. Graubünden). Eclogae geol. Helv. 45/2, 315–319.
- 1959: Ein neuer Pachypleurosaurier von der Stulseralp bei Bergün (Kt. Graubünden, Schweiz). Eclogae geol. Helv. 52/2, 639–658.
- 1964: Die Wirbeltierfauna der Trias der Tessiner Kalkalpen. Geol. Rundschau 53, 393–412.
- 1974: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. Njb. natf. Ges. Zürich 176, 1–119.
- 1987: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen XXVI. *Lariosaurus lavizzarii* n. sp. (Reptilia, Sauropterygia). Schweiz. Paläont. Abh. 110, 1–24.
- LEHMAN, J.-P. 1952: Etude complémentaire des poissons de l'Eotrias de Madagascar. Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. (4) 2/6, 1–201.
- LEUPOLD, W. 1920: Der Gebirgsbau des unteren Landwassertales in Mittelbünden. Diss. Univ. Bern.
- LINCK, O. 1961: Ein weiterer Fund von *Halicynne* (*H. agnota granosa* n. ssp.) aus dem württembergischen Trigonusdolomit. Jh. Ver. vaterl. Natkde Württemberg 116, 120–123.
- MARTIN, D. 1978: Geologie des Zentralostalpins im Gebiet südlich des Lenzerhorns. Unpubl. Diplomarb. Geol. Inst. ETH Zürich.
- MCCUNE, A.R. 1986: A revision of *Semionotus* (Pisces: Semionotidae) from the Triassic and Jurassic of Europe. Palaeontology 29/2, 213–233.
- MEISCHNER, K.D. 1963: *Psammolimulus* und *Halicynne* im Göttinger Buntsandstein. Paläont. Z. 37, 16.
- MEYER, H. VON 1851: *Halicynne* und *Litogaster*, zwei Crustaceengattungen aus dem Muschelkalk Württembergs. Palaeontographica 1, 134–140.
- MILNER, A.R., GARDINER, B.G., FRASER, N.C. & TAYLOR, M.A. 1990: Vertebrates from the Middle Triassic Otter Sandstone Formation of Devon. Palaeontology 33/4, 873–892.
- MÜLLER, A.H. 1969: Über *Dollopterus volitans* (Osteichthyes, Chondrostei), einem Flugfisch aus dem germanischen Oberen Muschelkalk sowie einige Bemerkungen zur Biostratonomie und zur Konkretionsbildung. Freiburger Forschungshefte C 256, 37–46.
- NOPCSA, F. 1928: Paleontological notes on reptiles. Geologica hung. (ser. paleont.) 1, 1–84.
- OERTLE, G.F. 1928: Das Vorkommen von Fischen in der Trias Württembergs. N. Jb. Mineral. Beilbd. 60, Abt. B., 325–472.
- OTT, E. 1972: Die Kalkalgen-Chronologie der alpinen Mitteltrias in Angleichung an die Ammoniten-Chronologie. N. Jb. Geol. Paläont., Abh. 141/1, 81–115.
- OUWEHAND, P.J. 1984: Oberanische Conodonten aus den Knollenkalk-Schichten (Recoarokalk) der Silvretta-Decke (Filisur, Graubünden). Eclogae geol. Helv. 77/1, 45–53.
- PATTERSON, C. 1973: Interrelationships of holosteans. In: Interrelationships of Fishes (Ed. by GREENWOOD, P.H., MILES, R.S. & PATTERSON, C.). Zool. J. Linn. Soc. 53, Suppl. 1, 233–305.

- PEYER, B. 1931: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen XIV. *Paranotosaurus amsleri* nov. gen. nov. spec. Abh. Schweiz. Paläont. Ges. 51, 1–68.
- 1933/34: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen VII. Neubeschreibung der Saurier von Perledo. Abh. Schweiz. Paläont. Ges. 53–54, 1–130.
- 1939: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen IV. *Ceresiosaurus calcagnii* nov. gen. nov. spec. Abh. Schweiz. Paläont. Ges. 62, 1–87.
- 1955: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen XVIII. *Helveticosaurus zollingeri* n. gen. n. sp. Schweiz. Paläont. Ges. 72, 4–50.
- PINNA, G. 1974: I crostacei della fauna triassica di Cene in Val Seriana (Bergamo). Mem. Soc. ital. Sci. nat. Mus. civ. Storia nat. Milano 21/1, 7–33.
- PINNA, G., ARDUINI, P., PESARINI, C. & TERUZZI, G. 1982: Thylacocephala: una nuova classe di crostacei fossili. Atti Soc. ital. Sci. nat. Mus. civ. Storia nat. Milano 123/4, 469–482.
- 1985: Some controversial aspects of morphology and anatomy of *Ostenocaris cypriformis* (Crustacea, Thylacocephala). Trans. R. Soc. Edinburgh 76, 373–379.
- PINNA, G. & TERUZZI, G. 1980: Il giacimento di Perledo (Como), 73–75, in: I vertebrati fossili italiani – Catalogo della Mostra, Verona.
- REITNER, J. & URLICHS, M. 1983: Echte Weichteilbelemniten aus dem Untertoarcium (Posidonienschiefer) Südwestdeutschlands. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 165, 450–465.
- REUSS, A.E. 1867: Über einige Crustaceenreste aus der alpinen Trias Österreichs. Sber. kaiserl. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1, Abt. 55, 277–284.
- RIEBER, H. 1970: *Phragmoteuthis? ticinensis* n. sp., ein Coleoidea-Rest aus der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz). Paläont. Z. 44/1/2, 32–40.
- 1973: Ergebnisse paläontologisch-stratigraphischer Untersuchungen in der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). Eclogae geol. Helv. 66/3, 667–685.
- RIEPPPEL, O. 1980a: Additional specimens of *Saurichthys* of Madagascar. N. Jb. Geol. Palaeont. Mh. 1980/1, 43–51.
- 1980b: A new coelacanth from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland. Eclogae geol. Helv. 73/3, 921–939.
- 1981: The hybodontiform sharks from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 161/3, 324–353.
- 1982: A new genus of shark from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland. Palaeontology 25/2, 399–412.
- 1985a: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen XXV. Die Gattung *Saurichthys* (Pisces, Actinopterygii) aus der mittleren Trias des Monte San Giorgio, Kanton Tessin. Schweiz. Paläont. Abh. 108, 1–103.
- 1985b: A second actinistian from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Kt. Tessin, Switzerland. Eclogae geol. Helv. 78/3, 707–713.
- 1989a: A new pachypleurosaur (Reptilia; Sauropterygia) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 323, 1–73.
- 1989b: *Helveticosaurus zollingeri* PEYER (Reptilia, Diapsida). Skeletal paedomorphosis, functional anatomy and systematic affinities. Palaeontographica 208, 123–152.
- ROLFE, W.D.I. 1985: Form and function in Thylacocephala, Conchyliocardia and Concavicularia (?Crustacea): a problem of interpretation. Trans. R. Soc. Edinburgh 76, 391–399.
- SAINT-SAINE, P. DE 1949: Les Poissons des calcaires lithographiques de Cerin (Ain). Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon 2, 1–357.
- 1955: Poissons fossiles de l'Étage de Stanleyville (Congo Belge). Premier partie: La faune des argilites et schistes bitumineux. Ann. Mus. Royal Congo Belge, Serie 8 (Sciences géol.), 14, 1–126.
- SANDER, P.M. 1989a: The pachypleurosaurids (Reptilia; Nothosauria) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland) with the description of a new species. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 325, 561–670.
- 1989b: The large Ichthyosaur *Cymbospondylus buchseri* sp. nov. from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland), with a Survey of the Genus in Europe. Journ. Vert. Paleont. 9/2, 163–173.
- SANDER, P.M. & MEYER, C. 1991: A labyrinthodont jaw fragment from the marine Triassic of the Alps. N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1991/4, 222–232.
- SANZ, J.L. 1980: Algunas precisiones morfofuncionales en nothosauria y pachypleurosauria (Sauropterygia, Reptilia). Estudios geol. 36, 421–426.
- 1983: Los nothosauros (Sauropterygia, Reptilia) españoles. Estudios geol. 39, 193–215.
- SANZ, J.L. & LOPEZ-MARTINEZ, N. 1984: The prolacertid lepidosaurian *Cosesaurus aviceps* ELLENBERGER & VILLALTA, a claimed “protoavian” from the Middle Triassic of Spain. Geobios 17 (6), 747–753.

- SCHEURING, B.W. 1978: Mikroflora aus den Meridekalken des Mte. San Giorgio (Kanton Tessin). Schweiz. Paläont. Abh. 100, 1–205.
- SCHLOSSER, M. 1923: Pisces. In: Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie) II. Abt.: Vertebrata (ZITTEL, K.A., BROILI, F. & SCHLOSSER, M.). Oldenbourg, München.
- SCHMIDT, M. 1928: Die Lebewelt unserer Trias. Rau, Öhringen.  
— 1938: Die Lebewelt unserer Trias. Nachtrag. Rau, Öhringen.
- SCHULTZE, H.-P. 1966: Morphologische und histologische Untersuchungen an den Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid- zu Rundschuppe). N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 126, 232–314.
- SCHULTZE, H.-P. & MÖLLER, H. 1986: Wirbeltierreste aus dem Mittleren Muschelkalk (Trias) von Göttingen, West-Deutschland. Paläont. Z. 60/1–2, 109–129.
- SCHWARZ, W. 1970: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen XX: *Birgeria stensiö* ALDINGER. Schweiz. Paläont. Abh. 89, 1–93.
- SECRETAN, S. 1985: Conchyliocarida, a class of fossil crustaceans: relationship to Malacostraca and postulated behaviour. Trans. R. Soc. Edinburgh 76, 381–389.
- SEELEY, H.G. 1982: On *Neusticosaurus pusillus* (FRAAS), an amphibious reptile having affinities with terrestrial Nothosauria and with marine Plesiosauria. Q. J. geol. Soc. Lond. 38, 350–366.
- SEILACHER, A. 1970: Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 1970, 34–39.  
— 1974: Fabricational Noise in adaptive Morphology. Syst. Zool. 22, 451–465.  
— 1977: Pattern analysis of *Palaeodictyon* and related trace fossils. In: Trace fossils 2 (Ed. by CRIMES, T.P. & HARPER, J.C.). Geol. J. Spec. Issue 9, 289–334.  
— 1982: Distinctive Features of Sandy Tempestites. In: Cyclic and Event Stratification (Ed. by EINSELE, G. & SEILACHER, A.). Springer, Berlin, 333–349.
- SEILACHER, A., REIF, W.-E. & WESTPHAL, F. 1985: Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil Lagerstätten. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 311, 5–23.
- SIEBER, R. 1955: Ein bemerkenswerter Fischfund aus der Mitteltrias Kärntens. Carinthia II, 65, 91–96.
- SKUPHOS, T.G. 1893: Über *Partanosaurus zitteli* und *Microleptosaurus schlosseri* nov. gen. nov. spec. aus den Vorarlberger Partnachschiechten. Abh. K. K. geol. Reichsanstalt 25 (3), 1–16.
- STENSIÖ, E.A. 1921: Triassic Fishes from Spitzbergen. Part I. 1–307. Holzhausen, Wien.
- STOLLEY, E. 1920: Beiträge zur Kenntnis der Ganoiden des deutschen Muschelkalks. Palaeontographica 63, 25–96.
- SUES, H.D. 1987: Postcranial skeleton of *Pistosaurus* and interrelationships of the Sauropterygia (Diapsida). Zool. J. Linn. Soc. 90, 109–130.
- THIES, D. 1989: *Lepidotes gloriae*, sp. nov. (Actinopterygii: Semionotiformes) from the Late Jurassic of Cuba. J. Vert. Paleont. 9/1, 18–40.
- TINTORI, A. 1990: The Actinopterygian Fish *Prohalecites* from the Triassic of Northern Italy. Palaeontology 33, 155–174.
- TINTORI, A., BIGI, E., CRUGNOLA, G. & DANINI, G. 1986: A new Jurassic Thylacocephala *Rugocaris indunesis* gen. n. sp. n. and its paleoecological significance. Riv. Ital. Paleont. Strat. 92, 239–250.
- TINTORI, A., MUSCIO, G. & BIZZARINI, F. 1990: Pesci fossili Italiani – scoperto e riscoperto. New Interlitho, Trezzano sul Naviglio.
- TINTORI, A., MUSCIO, G. & NARDON, S. 1985: The Triassic fossil fish localities in Italy. Riv. It. Paleont. Strat. 91/2, 197–210.
- TINTORI, A. & RENESTO, S. 1983: The Macrosemiidae (Pisces, Actinopterygii) from the Upper Triassic of Lombardy. Riv. It. Paleont. Strat., 89/2, 209–222.  
— 1990: A new *Lariosaurus* from the Kalkschieferzone (Uppermost Ladinian) of Valceresio (Varese, N. Italy). Boll. Soc. Paleont. Ital. 29/3, 309–319.
- TRÜMPY, R. 1957: Ein Fund von *Halicynae* (Crustacea incertae sedis) im mittleren Muschelkalk des Wutachtales. Eclogae geol. Helv. 50, 544–553.  
— 1980: Geology of Switzerland. Wepf & Co., Basel.
- TSCHANZ, K. 1989: *Lariosaurus buzzi* n. sp. from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland) with comments on the classification of nothosaurs. Palaeontographica, Abt. A, 208, 153–179.
- VILLALTA, J.F. & ELLENBERGER, P. 1974: Découverte dans le Trias d'Espagne d'un reptile présentant des caractères aviformes. C.R. Acad. Sci. Paris 279, 1853–1854.
- WILD, R. 1972: Die Wirbeltierfaunen der fränkischen und südalpinen Mitteltrias (ein Vergleich). Z. Deutsch. Geol. Ges. 123, 229–234.
- WIRZ, A. 1943: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen XV. Beiträge zur Kenntnis des Ladinikums im Gebiete des Monte San Giorgio. Schweiz. Pal. Abh. 65, 1–84.

- ZANGERL, R. 1935: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen IX. *Pachypleurosaurus edwardsii* CORNALIA sp. Osteologie – Variationsbreite – Biologie. Abh. Schweiz. Paläont. Ges. 56, 1–80.
- 1952: Paläontologische Schürfarbeiten am Bürserberg. Jb. Vorarlb. Landesmus. Ver. Bregenz 95, 79.
- ZAPFE, H. & KÖNIG, H. 1980: Neue Reptilienfunde aus der Mitteltrias der Gailtaler Alpen (Kärnten, Österreich). Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. math.-natw. Kl. Abt. I, 189, 65–82.
- ZAUGG, A. 1987: Geologische Untersuchungen der Sedimente und Vulkanite der Landwasserkette zwischen Sandhubel und Wiesen. Unpubl. Diplomarb. Univ. Bern.
- ZORN, H. 1971: Paläontologische, stratigraphische und sedimentologische Untersuchungen des Salvatoredolomits (Mitteltrias) der Tessiner Kalkalpen. Schweiz. Paläont. Abh. 91, 1–90.

Manuskript eingegangen am 11. Juni 1991

Revision angenommen am 16. September 1991