



Freunde

der Bayerischen Staatssammlung
für Paläontologie und Historische Geologie
München e.V.

**Jahresbericht 2007
und Mitteilungen**

36



Verlag Dr. Friedrich Pfeil München 2008

ISSN 0942-5845

ISBN 978-3-89937-089-8

Aufsatz

Leben am Meeresboden – Über die Fauna des fränkischen Amaltheentons

ALEXANDER NÜTZEL*

Einleitung

Der fränkische Amaltheenton ist durch seinen Fossilreichtum wohlbekannt. Ammoniten sind für Sammler besonders attraktiv und können in großer Zahl gefunden werden. Der Amaltheenton enthält jedoch auch zahlreiche fossile Bodenbewohner, vor allem Schnecken, Muscheln, Brachiopoden, Kahnfüßer, Seelilien und andere. Die meisten dieser Fossilien sind bis auf wenige Ausnahmen sehr klein (oft weniger als 1 cm) und werden daher beim Sammeln oft übersehen oder sind für Sammler nicht so interessant. Für die Erforschung des Lebens auf dem Grund des Lias-Meeres sind diese Tierreste jedoch aufschlussreich. Kleinwüchsige Benthosfaunen mit einer artenreichen Schneckenfauna sind aus den tonigen Ablagerungen des unteren und mittleren Jura Deutschlands weithin bekannt. Es handelt sich dabei weder um verzweigte noch um verkümmerte Formen, sondern die meisten Schneckenarten waren primär kleinwüchsig. Einige der Arten sind sogar so klein, dass selbst der versierteste Sammler sie im Gelände übersieht. Solche Arten können nur durch Schlämmen und Sieben des tonigen Sediments sowie durch mikroskopisches Durchsuchen des Siebrückstandes gewonnen werden.

Die vorliegende Arbeit hat nicht das Ziel, die im fränkischen Amaltheenton vorkommenden Fossilien vollständig oder weitgehend abzuhandeln. Ziel ist es vielmehr einige prominente, charakteristische und häufige Vertreter wichtiger, den Meeresboden bewohnender Organismen bekanntzumachen. Der Schwerpunkt wird dabei auf den Schnecken (Gastropoden) liegen, die mit Abstand die artenreichste und häufigste Gruppe bilden. Soweit möglich, werden einige Gedanken über die Lebensweise dieser Organismen entwickelt. So soll ein Eindruck der Lebewelt des fränkischen Amaltheenton-Meeres entstehen. Zahlreiche beschreibende, taxonomische Arbeiten befassen sich mit der Fauna des Amaltheentons, z.B. MÜNSTER in GOLDFUSS (1841-44) und KUHN (1935, 1936). Mit den Schnecken befassten sich in jüngerer Zeit die Arbeiten von NÜTZEL & KIESSLING (1997), GRÜNDEL & NÜTZEL (1998), NÜTZEL & HORNING (2002) und NÜTZEL & GRÜNDEL (2007). Moderne Bearbeitungen anderer Fossilgruppen des fränkischen Amaltheentons fehlen weitgehend.

Die Amaltheenton-Formation bildet in Franken das mächtigste Schichtglied des unteren Jura (Lias). Die grauen Tone erreichen eine Mächtigkeit von bis zu 60 m. Sie streichen im Vorland der Frankenalb großflächig aus und bilden aufgrund ihrer Weichheit ein sanftes Hügelland. Die Tone werden seit alters her und bis zum heutigen Tag in etlichen Tongruben abgebaut. Der Ton dient vor allem der Herstellung von Ziegeln und Blähtonen. Die Tongruben sind oder waren die wichtigsten Fossilfundpunkte. Die

* Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie und GeoBio-Center^{LMU}, München

einzigste noch im Abbau befindliche Tongrube ist Buttenheim (am Holzbachacker) nahe Forchheim. In der Tongrube bei Kalchreuth, östlich von Nürnberg, wurde der Abbau vor kurzem eingestellt. Beide Gruben erschließen im Wesentlichen die obere *spinatum* Zone. Weitere aufgelassene Tongruben, die früher Fossilien lieferten, sind z.B. Unterstürmig nahe der Grube Buttenheim sowie Marloffstein östlich von Erlangen.

Franken und die Welt im frühen Jura

Im frühen Jura begann durch die Öffnung des Atlantiks der Zerfall des Superkontinents Pangäa. Fast alle heutigen Kontinente waren über einen Zeitraum von mehr als 100 Millionen Jahren zu diesem Superkontinent vereinigt. Vom Osten her griff in diesen Kontinent der Tethys-Ozean ein. Vor der Jura-Zeit, in der späten Trias, war Franken noch Festland, während im Süden (im Bereich der heutigen Alpen), die Tethys lag. Durch einen zunehmenden Anstieg des Meeresspiegels wurde Süddeutschland im untersten Jura zunehmend überflutet. Während der Ablagerung des Amaltheentons waren große Teile Mitteleuropas einschließlich Frankens von Meer bedeckt. Dieses Meer stand im Süden mit dem Tethys-Ozean in Verbindung. Auch nach Norden bestanden Verbindungen. Allerdings wurde dieses Meer von großen Inseln begrenzt. So lag im Osten das Böhmisches Land und im Süden, etwa auf der Höhe Münchens, das Vindelizische Land. Da diese Gebiete im frühen Jura landfest waren, gibt es dort selbstverständlich auch keine Meeresablagerungen. Weite Gebiete Frankens lagen jedoch im Bereich eines Meeresbeckens, in dem der Amaltheenton abgelagert wurde. Es handelte sich bei diesem Meer um ein so genanntes Epikontinentalmeer, also um überflutete Kontinentalbereiche, ähnlich wie es bei der Nordsee der Fall ist. Man darf sich dieses Meer also nicht als einen offenen, tiefen Ozean vorstellen. Wie tief das Amaltheenton-Meer in Franken war, ist jedoch nicht klar. Heutige Epikontinentalmeere sind einige zehner Meter bis etwa 200 m, zum Kontinentalhang hin, tief. Dies kann im frühen Jura jedoch anders gewesen sein, da der Meeresspiegel wahrscheinlich höher lag, als dies heute der Fall ist, so dass die durchschnittliche Wassertiefe von Kontinentalmeeren höher gewesen sein könnte. Direkte Hinweise auf die Wassertiefe fehlen. Es gibt keine Fossilien von Organismen, die für ihr Wachstum auf Sonnenlicht angewiesen gewesen wären (z.B. Algen oder bestimmte Korallen) und demnach auf geringe Tiefe schließen lassen würden. Auch gibt es in den Tonen keine Hinweise, dass die Wellen auch den Meeresboden erfassten. Die Wassertiefe könnte also beträchtlich gewesen sein – jedoch gibt es letztlich keine verlässlichen Hinweise auf die Wassertiefe. Das nächste Land, das Böhmisches Land, lag einige zehner Kilometer östlich der hier behandelten Amaltheentonaufschlüsse. Das Klima in Süddeutschland und auch global war im Jura bedeutend wärmer als heute.

Alter und Stratigraphie

Die Amaltheenton-Formation gehört dem mittleren Lias an und zwar dem oberen Pliensbachium. Dies entspricht einem Alter von etwa 183 bis 187 Millionen Jahren. Die momentan produktivsten Tongruben, denen die meisten hier abgebildeten Stücke angehören (Buttenheim und Kalchreuth), erschließen Schichten der Zone des *Pleuroceras spinatum*, die dem Domerium angehört. Die traditionelle Bezeichnung des Amaltheentons als Lias δ im Sinne QUENSTEDTS (1856-1858, 1881-1883) ist nicht mehr

zeitgemäß und kann bestenfalls noch für den Schwäbischen Jura gelten, wo diese Gliederung etabliert wurde. QUENSTEDTS Gliederung des Jura (mit griechischen Buchstaben bezeichnet) mischt in heute nicht mehr angebrachter Weise Gesteinsbeschreibung und Alterszuordnung. Es ist heute üblich, Gesteinsausbildung (Lithofazies) und durch Leitfossilien definiertes Alter (das weltweit gilt und international angewendet wird) zu trennen. Dies ist auch einsichtig, da beispielsweise während der Ablagerung des Amaltheentons in Franken andernorts völlig andere Sedimente abgelagert wurden, z.B. Kalke oder Sande.

Fossilgewinnung

Die Bodenbewohner des Amaltheentons sind überwiegend kleinwüchsig und bedürfen daher entsprechender Suchtechniken. Im Gelände können Fossilien bis zu etwa 4-5 mm Größe durch sorgfältiges Absuchen abgeregneter Flächen in den Tongruben gefunden werden. Größere Fossilien können auch durch Spalten der Tongesteine gefunden werden. Kleinere Fossilien werden durch Schlämmen gewonnen. Dabei wird eine Sedimentprobe zunächst getrocknet und dann mit Chemikalien versetzt (verdünntes Wasserstoffperoxid, gesättigte Glaubersalzlösung oder Tenside). Der entstandene Schlamm wird dann unter fließendem Wasser gesiebt. Die Maschenweite des Siebs sollte für die Mesofauna 0,5 mm betragen; falls auch die Mikrofauna (Foraminiferen, Ostrakoden) benötigt wird, beträgt die Maschenweite 0,063 mm. Der Siebrückstand wird getrocknet und unter dem Binokular ausgelesen. Für ökologische Fragestellungen ist es wichtig, dass der gesamte Rückstand ausgelesen wird, damit die Mengenverhältnisse nicht verfälscht werden. Für die Erfassung der Gesamtf fauna ist es nötig, dass sowohl geschlämmt als auch im Aufschluss gesammelt wird, da im Amaltheenton einige seltene, großwüchsige Arten auftreten, die fast nie oder nie in Schlämmlückständen auffindbar sind (z.B. *Pseudokatosira undulata* und *Pleurotomaria amalthei*). Umgekehrt sind einige Arten so kleinwüchsig, dass sie durch Sammeln im Gelände nicht gefunden werden können, sondern ausschließlich in Schlämmlückständen vorkommen.

Erhaltung

Die Fossilhaltung der Amaltheenton-Fossilien ist generell gut. Die Schalen der Mollusken (Weichtiere: Schnecken, Muscheln, Ammoniten, Kahnfüßer), die bei Weitem die vorherrschende Gruppe bilden, sind im Allgemeinen von Aragonit nach Kalzit umgewandelt. Aragonit, ein spezielles Kalkmineral, ist das bevorzugte Baumaterial der Molluskenschale. Dieses Kalkmineral ist jedoch instabil, wird relativ leicht gelöst und während der Fossilisierung in andere Minerale umgewandelt (umkristallisiert). Der Schalenersatz erfolgte meistens so schonend, dass häufig noch feinste Schalenornamente erhalten blieben und oft liegen die frühontogenetischen Schalen (Protoconche) der Gastropoden vor, die für die taxonomische Zuordnung von essentieller Bedeutung sind.

Die Fauna

Die bodenbewohnende Fauna des fränkischen Amaltheentons umfasst vermutlich mehr als 100 Arten. Allerdings fehlt eine umfassende Neubearbeitung der Gesamtf fauna. Fossilisten findet man unter anderem bei KUHN (1936) und RICHTER (1993, 2003). Etliche der beschriebenen Arten basieren auf schlecht erhaltenem Material und/oder sind

nicht ausreichend gut abgebildet, so dass nach wie vor beträchtliche Kenntnislücken bestehen. Gastropoden sind hinsichtlich Arten- und Individuenzahl klar die dominierende Gruppe. Daneben sind Reste von Muscheln, Brachiopoden, Ophiuren (Schlangensterne), Crinoiden (Seelilien), Seeigeln und anderen häufig. Der Amaltheenton liefert auch eine diverse Mikrofauna (Ostrakoden, Foraminiferen), die hier aber nicht weiter behandelt werden soll. Im Folgenden werden einige besonders häufige oder besonders charakteristische Fossilien des Amaltheentons besprochen und abgebildet.

Schnecken (Gastropoden)

Gastropoden bilden die häufigste und artenreichste Gruppe im fränkischen Amaltheenton. Wie schon erwähnt, sind die meisten Arten sehr kleinwüchsig, so dass sie vielfach nur in Schlämmrückständen gefunden werden können. Es ist durchaus nicht ungewöhnlich, durch das Schlämmen und Sieben von ca. 5 kg Ton der Gruben Buttenheim und Kalchreuth mehrere Hundert Schnecken zu gewinnen. Die Gastropoden umfassen vier formenreiche Gruppen, von denen drei im Amaltheenton reichlich vertreten sind: die Vetigastropoda, die Caenogastropoda und die Heterobranchia.

Die urtümlichen Vetigastropoda (entspricht etwa den traditionellen Archaeogastropoda) kommen mit einigen Arten im Amaltheenton vor, von denen keine sehr häufig ist. Hierher gehören die Schlitzbandschnecken (Pleurotomarioidea) *Pleurotomaria amalthei*, *Ptychomphalus expansus* und *Sisenna canalis*.

Pleurotomaria amalthei (Taf. 1, Fig. 1-2) ist einer der größten Bodenbewohner des Amaltheentons und erreicht eine Größe von etwa 5 bis 6 cm. *P. amalthei* ist relativ selten und wird fast ausschließlich durch Aufsammlung im Gelände gefunden. Sie ist reich mit einer feinen Gitterskulptur und kräftigen Knoten ornamentiert. Das Schlitzband liegt etwa in der Mitte der Windungen.

Ptychomphalus expansus (Taf. 1, Fig. 3-4) erreicht in Franken eine Größe von bis zu 3 cm. Er ist niedrig gewunden, fast diskusförmig und wenig skulptiert. Das Schlitzband liegt an der Außenkante und ist oft kaum zu sehen. In Buttenheim tritt er nicht selten auf und zeigt oft eine kreidig erhaltene Schale. Die kreidige Substanz ist vermutlich ein Zersetzungsprodukt einer ursprünglich vorhandenen dicken Perlmutter-schicht der Schale. Die äußerste Schalenschicht, die eine feine Spiralskulptur trägt, ist in der Regel abgeplatzt.

Sisenna canalis (Taf. 1, Fig. 5) ist eine kleine Schlitzbandschnecke, die durch aufmerksames Absuchen abgeregneter Flächen gefunden werden kann. Es handelt sich um ein kompaktes, oft weißschaliges Schnecken mit kräftigem Spiralornament. Das Schlitzband liegt im Bereich der zweiten und dritten Spirale (von der Spitze her) und ist meistens schwer zu erkennen. *S. canalis* tritt in Buttenheim in mäßiger bis geringer Häufigkeit auf.

Aus dem Amaltheenton wurden auch einige schlitzlose Vetigastropoden beschrieben, die wohl in der Verwandtschaft der Trochiden stehen. Dies sind zum Beispiel *Eucyclus elegans* (Taf. 1, Fig. 6) und *Eucyclus ?escheri* (Taf. 1, Fig. 7). *Eucyclus elegans* ist eine

relativ hoch gewundene Form mit feinem, gitterartigem Ornament. Die Art wird bis zu 10 mm hoch. Sie ist zwar nicht häufig, kann jedoch, z.B. in Kalchreuth, sowohl im Gelände als auch in Schlammproben regelmäßig gefunden werden. Oft ist die Schale stark verdrückt, was darauf schließen lässt, dass sie ziemlich dünn war. *Eucyclus ?escheri* hat geradere Flanken und ein dichteres Ornament, bei dem die Spiralen nicht so betont sind. Diese Art ähnelt *Tylotrachus subimbricatus* (früher *Amberleya subimbricata*), einem charakteristischen Vetigastropoden, der in Deutschland und England verbreitet ist (siehe SCHUBERT et al. 2008).

Die Caenogastropoda (die früheren Mesogastropoda + Neogastropoda) sind im fränkischen Amaltheenton mit einigen Arten vertreten, darunter die sehr häufigen Arten *Kalchreuthia frankei* und *Levipleura blainvillei*. Auch die Art *Francoerithium kochi* gehört zu den häufigen Arten.

Levipleura blainvillei (Taf. 2, Fig. 2-3) ist eine hochturmförmige schlanke Form mit glatter Larvalschale (die ersten vier Windungen) und Axialrippen auf den adulten Windungen. Die Rippen können auf den letzten Windungen wieder reduziert werden, so dass die Schale dort glatt ist. *Levipleura blainvillei* kann durch Aufsammlungen im Gelände in großer Zahl gefunden werden und ist auch in Schlammrückständen eine der häufigsten Arten. Die größten mir bekannten Stücke sind 13,5 mm hoch und 3,9 mm breit; meistens sind die Stücke jedoch deutlich kleiner als 1 cm. Anzahl und Stärke der Rippen variieren sehr.

Pseudokatosira undulata (Taf. 2, Fig. 1) ist mit etwa 10 cm Höhe die größte Schnecke aus dem fränkischen Amaltheenton. Die Art ist selten, konnte durch intensives Sammeln mit etlichen Exemplaren aus Buttenheim und Kalchreuth nachgewiesen werden. In Schlammrückständen wurde die Art meines Wissens hingegen noch nie nachgewiesen. Kürzlich belegten NÜTZEL & GRÜNDEL (2007) erstmals die axial berippte Larvalschale dieser Art. Dieses Merkmal und der übrige ontogenetische Wandel bewogen die Autoren, *P. undulata* aus der Gattung *Katosira* zu entfernen und in eine eigene Gattung *Pseudokatosira* zu stellen. Es handelt sich um eine turmförmige Schnecke, deren reife Windungen mit breiten welligen Axialrippen versehen sind, die von zahlreichen fei-

Tafel 1: Vetigastropoden

1-2 *Pleurotomaria amalthei* QUENSTEDT, 1858

1: Schnaittach Autobahn, Slg. Walther, 50 mm breit;

2: Buttenheim, letzte Windung verdrückt, 42 mm hoch, 51 mm breit, BSPG 1999 VII 16.

3-4 *Ptychomphalus expansus* (SOWERBY, 1821), Buttenheim

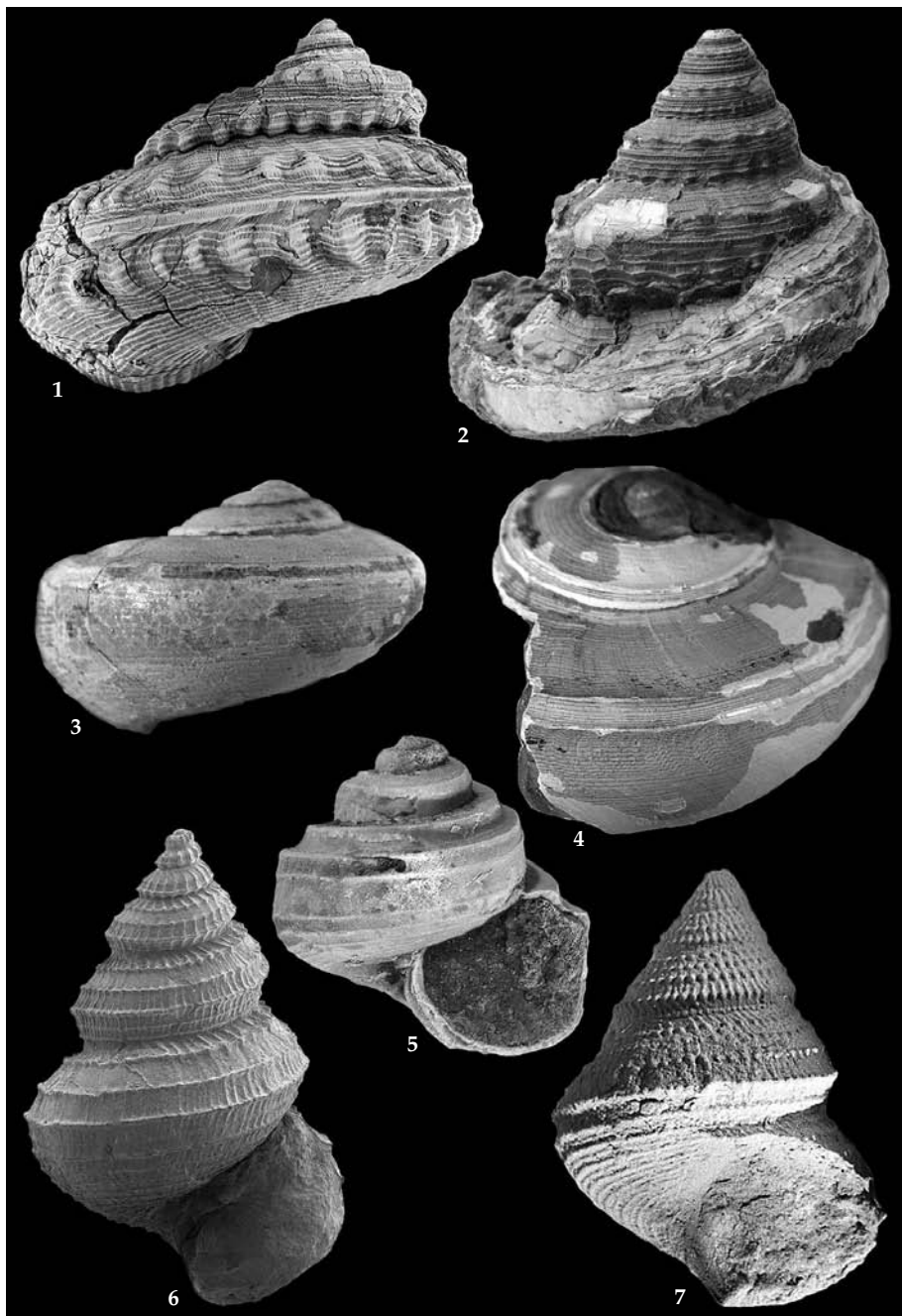
3: 9,6 mm breit, BSPG 1999 VII 17;

4: Schräge Seitenansicht; in den dunklen Bereichen ist die dünne äußerste Schicht erhalten, die das feine Streifenmuster gut erkennen lässt, das auch das Schlitzband bedeckt. In den hellen Breichen ist diese Schicht abgeplatzt und die untere kreidig erhaltene Schalenschicht tritt zutage, 13,6 mm breit, BSPG 1999 VII 18.

5 *Sisenna canalis* (MÜNSTER in GOLDFUSS, 1844), 5,3 mm hoch, Buttenheim, BSPG 1999 VII 19.

6 *Eucyclus elegans* (MÜNSTER in GOLDFUSS, 1844), 8,6 mm hoch, Kalchreuth, BSPG 2008 VI 1.

7 *Eucyclus? escheri* (MÜNSTER in GOLDFUSS, 1844), 13 mm hoch, Kalchreuth, BSPG 2008 VI 2.



nen Spirallinien gekreuzt werden (siehe auch NÜTZEL & HORNING 2002, NÜTZEL & GRÜNDEL 2007).

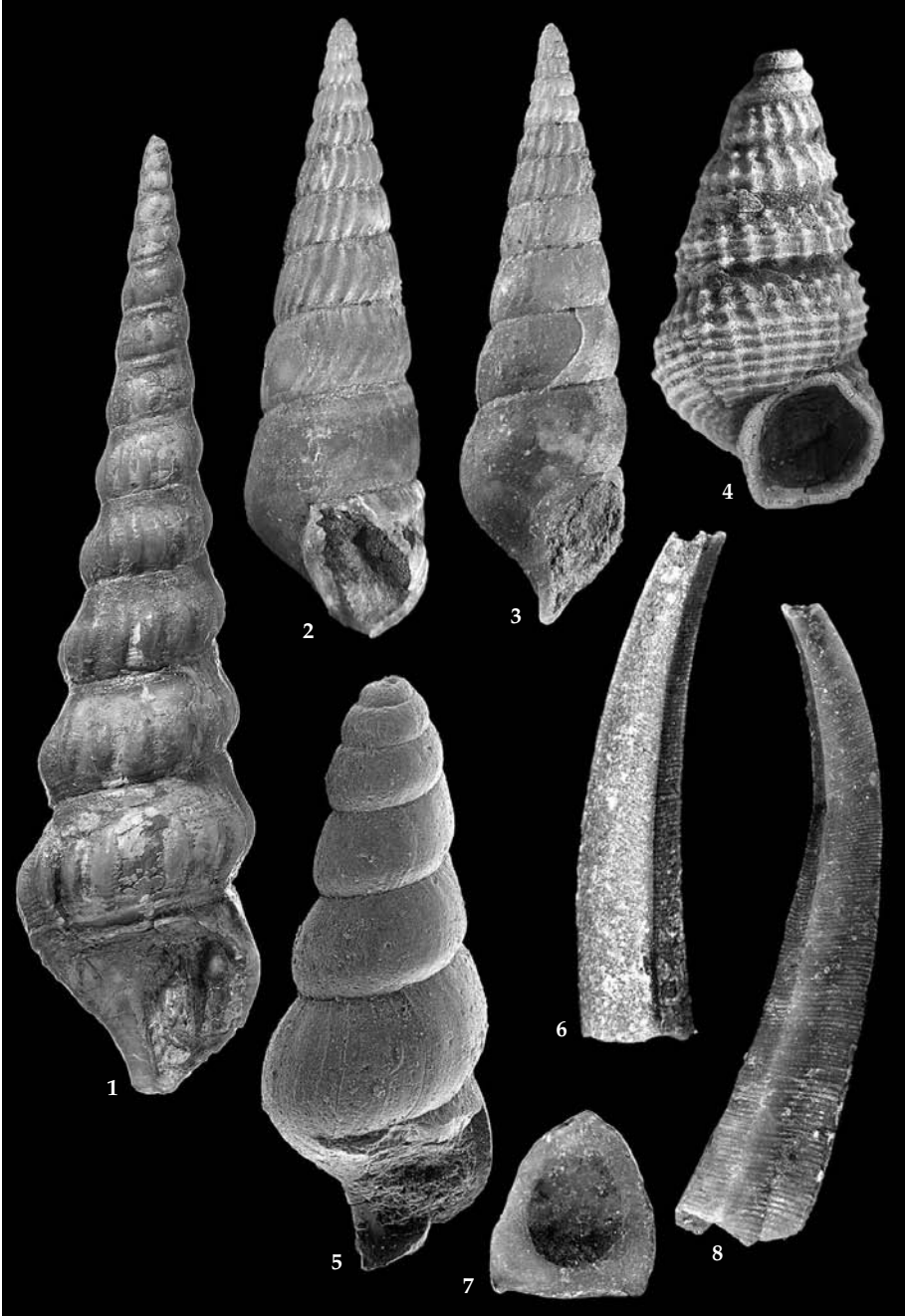
Kalchreuthia frankei (Taf. 2, Fig. 5) ist eine kleine, glattschalige hochturnförmige Schnecke, die an die lebende Wattschnecke *Hydrobia* erinnert und vermutlich relativ nahe mit ihr verwandt ist. Sie wird nur wenige Millimeter hoch und kann daher im Allgemeinen nicht im Gelände gefunden werden. Hingegen ist sie in Schlämmrückständen überaus häufig und ist vermutlich die häufigste Schnecke des Amaltheenton.

Francocerithium kochi (Taf. 2, Fig. 4) ist eine kompakte, kleine Cerithie mit bauchigen Windungen und feiner Gitterskulptur. Es ist in der Regel etwas weniger als 1 cm hoch und gehört zu den häufigsten Schnecken, die im Gelände gefunden werden können. Auch in Schlämmrückständen kommt *F. kochi* regelmäßig vor, wenn auch nicht so häufig wie *Kalchreuthia frankei*, *Leviplera blainvillei* und *Cylindrobullina domeria*. Es gibt im fränkischen Amaltheenton noch eine weitere, vermutlich unbeschriebene Cerithie, die schlanker ist als *F. kochi*. Cerithioidea (vor allem Procerithiidae und Cryptaulacidae) sind im gesamten Jura eine wichtige, vielgestaltige Gruppe (z.B. GRÜNDEL 1999a). Sie sind unzweifelhaft nahe mit den modernen Cerithien verwandt.

Die dritte Großgruppe der Schnecken, die im Amaltheenton reich vertreten ist, sind die Heterobranchia (oder auch Heterostropha). Sie zeichnen sich durch eine Umkehr des Windungssinns während der Ontogenese aus, das heißt die Larvialschale ist links gewunden, während die Adultschale rechts gewunden ist (gut sichtbar in Taf. 3, Fig. 5). Im Amaltheenton sind die Heterobranchia vor allem durch beschalte Opisthobranchia vertreten, die den Gattungen *Cylindrobullina* und *Ovactaeonina* angehören. Sie haben meist eiförmige bis längliche Gestalt mit sich stark umfassenden Windungen. Die nächsten lebenden Verwandten ernähren sich oft karnivor und wühlen häufig im Sediment. Die Schalen der im Amaltheenton vorkommenden Opisthobranchia sind weitgehend glatt oder zeigen eine feine Spiralstreifung. Die Gattung *Cylindrobullina* zeichnet sich durch eine Rampe oder einen Absatz unterhalb der Naht aus. *Cylindrobullina domeria* (Taf. 3, Fig. 1) ist eine der drei häufigsten Schneckenarten im fränkischen Amaltheenton. In Buttenheim und Kalchreuth ist sie in jeder Schlammprobe in großer Zahl vorhanden. Funde im Gelände gelingen selten, da die Art sehr kleinwüchsig ist (das hier abgebildete Stück ist mit einer Höhe von 5,5 mm das größte mir bekannte). Viel

Tafel 2: Caenogastropoden und Scaphopoden

- 1 *Pseudokatosira undulata* (BENZ in ZIETEN, 1830), 9,8 cm hoch, Buttenheim, BSPG 2007 XXII 1.
- 2-3 *Leviplera blainvillei* (MÜNSTER in GOLDFUSS, 1844), Buttenheim
 - 2: 12,3 mm hoch, BSPG 1999 VII 20;
 - 3: 13,5 mm hoch, BSPG 1999 VII 21.
- 4 *Francocerithium kochi* (MÜNSTER in GOLDFUSS, 1844), 8 mm hoch, Buttenheim BSPG 2007 XXII 13.
- 5 *Kalchreuthia frankei* (KUHNS, 1936), 2,5 mm hoch, Kalchreuth; BSPG 1998 II 25.
- 6-8 Scaphopode *Progadilina* sp., Buttenheim
 - 6-7: BSPG 1999 VII 22; 6: 10 mm lang, 7: Querschnitt mit dreieckigem Umriss und rundem Lumen, 2 mm hoch;
 - 8: 10,8 mm lang, BSPG 1999 VII 23.



seltener ist *Cylindrobullina rara* (Taf. 3, Fig. 2). *Ovactaeonina* ist eine weitere Gattung der Opisthobranchia, die im Amaltheenton mit etlichen Arten vorkommt, von denen keine besonders häufig ist (*Ovactaeonina franconica*, *O. sendelbachensis*, *O. abdominiformis* und *O. kalchreuthensis*, Taf. 3, Fig. 3-6). Die Artunterschiede dieser merkmalsarmen Gruppe sind sehr subtil und bestehen z.B. in Bau und Größe der frühontogenetischen Schale (Protoconch). Nur *Ovactaeonina franconica* und *O. sendelbachensis* werden so groß, dass sie regelmäßig im Gelände gefunden werden können (ca. 5 bis 10 mm).

Neben den Opisthobranchiern sind die Heterobranchia auch durch die sehr kleine, seltene Art *Neodonaldina sinuata* vertreten (Taf. 3, Fig. 7). Sie ist ausschließlich in Schlämmrückständen zu finden. In letzter Zeit wurden auch einige Mathildiden-Funde gemacht (zwei oder drei Arten), die allerdings noch ihrer wissenschaftlichen Bearbeitung harren. Mathildiden sind im Jura sehr artenreich und verbreitet, kommen jedoch im Amaltheenton offenbar eher selten vor.

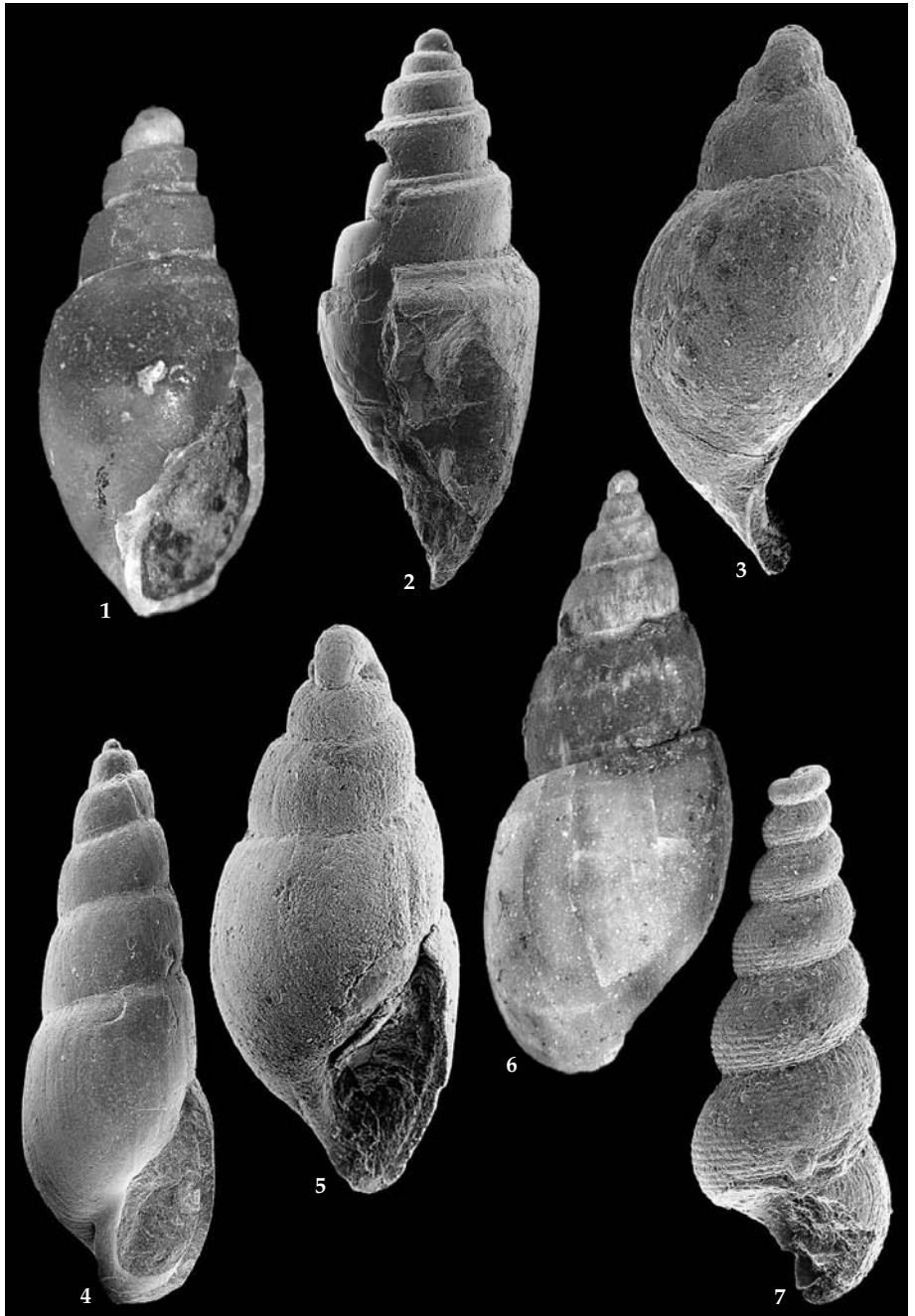
Muscheln (Bivalvia)

Muscheln sind nach den Schnecken wohl die artenreichste Gruppe am Meeresboden lebender Organismen im Amaltheenton Frankens. Seit KUHN (1935, 1936) haben sie keine Neubearbeitung erfahren. Obwohl einige der Muschelarten relativ groß sind, erreichen die meisten Arten nur eine Größe von etwa einem bis wenigen Zentimeter (ähnlich wie bei den Schnecken). Viele der Muscheln sind dünnchalig und zerbrachen beim Zusammendrücken des Sediments durch Auflast (Kompaktion). Es ist daher oft schwierig, größere Exemplare komplett aus den Tönen zu bergen. Insbesondere beim Schlämmen werden die Stücke meistens zerbrochen. Fragile, größere Muschelschalen sind vor allem in Konkretionen erhalten.

Nuculoide Muscheln (z.B. Taf. 4, Fig. 9) sind im Amaltheenton mit einigen Arten vertreten, die z.B. der Gattung *Palaeonucula* angehören. Sie haben glatte Schalen und ein taxodontes Schloss, das aus zahlreichen gleichartigen Zähnen besteht (z.B. Taf. 4, Fig. 4, 9). Solche Muscheln sind typisch für tonige Weichböden und kommen vom Paläozoikum bis heute in fast unveränderter Form vor. Sie sind oft relativ beweglich und im Sediment eingegraben. Mit speziellen Mundlappen nehmen sie Nahrung auf. Im Gegensatz hierzu nutzen die meisten anderen Muscheln ihre Kiemen zum Filtrieren von Nahrungspartikeln aus dem Wasser.

Tafel 3: Heterobranchia

- 1 *Cylindrobullina domeria* (GRÜNDEL & NÜTZEL, 1998), 5,5 cm hoch, Kalchreuth, BSPG 1999 VII 24.
- 2 *Cylindrobullina rara* (GRÜNDEL & NÜTZEL, 1998), 4,8 mm hoch, 3,6 mm breit, BSPG 1998 II 72.
- 3 *Ovactaeonina abdominiformis* SCHRÖDER, 1995, 2,5 mm hoch, Kalchreuth, BSPG 1998 II 78.
- 4 *Ovactaeonina sendelbachensis* (KUHN, 1936), 5,7 mm hoch, Kalchreuth, BSPG 1998 II 76.
- 5 *Ovactaeonina kalchreuthensis* (GRÜNDEL & NÜTZEL, 1998), 2 mm hoch, Kalchreuth, BSPG 1998 II 25.
- 6 *Ovactaeonina franconica* (KUHN, 1936), 8 mm hoch, Buttenheim, BSPG 1999 VII 25.
- 7 *Neodonaldina sinuata* (GRÜNDEL & NÜTZEL, 1998), 1,9 mm hoch, Kalchreuth, BSPG 2008 VI 3.



Besonders auffällig und relativ häufig ist die austernartige Muschel *Plicatula spinosa* (Taf. 4, Fig. 1-5), die (wie der Name sagt) bestachelt ist. Sie hat schief-ovalen Umriss und wird in Kalchreuth und Buttenheim selten größer als 1-2 cm (andernorts bis 4 cm). Die Klappen sind gewölbt. Das jugendliche Tier heftet sich zunächst mit der rechten Klappe an einer geeigneten Unterlage fest. Die Unterlage bilden oft Schnecken (Taf. 4, Fig. 1-3), Muscheln (Taf. 4, Fig. 4) oder Ammoniten (Taf. 4, Fig. 5). Diese Unterlagen pausen sich bis auf die linke Klappe der Muschel durch. Die radial verlaufenden Stacheln beschränken sich weitgehend auf die rechte Klappe während die linke Klappe eine unregelmäßig runzelige Oberfläche ohne Stacheln oder mit stark reduzierten Stacheln aufweist. Große Exemplare können vermutlich frei auf dem Sediment gelegen haben, waren also nicht mehr unbedingt auf ein Hartsubstrat zur Anheftung angewiesen. Dies kann man aus dem Fehlen des Anheftungsobjektes schließen, sowie aus einer in Relation zur Schalengröße unverhältnismäßig kleinen Anheftungsfläche (Taf. 4, Fig. 2-3). Während SCHWEIZER (1969) davon ausgeht, dass *Plicatula spinosa* mit der rechten, bestachelten Klappe auf dem Boden lag, nimmt RÖHL (1998) an, sie läge mit der linken, konvexen Klappe nach unten. Träfe RÖHLS Ansicht zu, so müsste sich das Tier beim Übergang von der angehefteten zur freiliegenden Lebensweise umgedreht haben, da die Ansatzfläche auf der rechten Klappe liegt. Für RÖHLS Ansicht spricht die Konvexität nach unten, so dass die Muschel wie ein Schiff im Schlamm schwämme. Auch gibt er an, dass *P. spinosa* im Gelände bevorzugt in dieser Orientierung auftritt. Gegen RÖHLS Ansicht spricht, dass die ehemalige Anheftungsfläche dann oben läge. Wenn *P. spinosa*

Tafel 4: Muscheln (Bivalvia)

1-5 *Plicatula spinosa* SOWERBY, 1819, Kalchreuth

1: Jungdliches Exemplar, festgeheftet an der Schnecke *Levipleura blainvillei* (MÜNSTER in GOLDFUSS, 1844), Gesamthöhe 9,3 mm, BSPG 2008 VI 4;

2: Ansicht auf rechte Klappe (funktionelle Unterseite), am Wirbel (oben) ist der Abdruck einer kleinen Schnecke zu erkennen, an der die Muschel anfangs festgeheftet war, 16 mm hoch, BSPG 2008 VI 5;

3: Außenansicht (leicht schräg) einer linken Klappe mit durchgepauster kleiner Schnecke, an der die Muschel festgewachsen war, 11 mm hoch, BSPG 2008 VI 6;

4: Außenansicht einer rechten Klappe, die an einer Muschel (Bruchstück) mit taxodontem Schloss festgewachsen ist, 6 mm breit, BSPG 2008 VI 7;

5: Außenansicht einer linken Klappe mit durchgepaustem Ammonit (Rippen), an dem die Muschel festgewachsen war, 6 mm breit, BSPG 2008 VI 8.

6 *Myoconcha quadricosta* (KUHIN, 1936), rechte Klappe, Außenansicht, 6 mm hoch, Buttenheim, BSPG 1999 VII 26.

7-8 *Parallelodon* sp., Kalchreuth

7: Innenseite, linke Klappe, 7,5 mm breit, BSPG 2008 VI 9;

8: Außenseite, linke Klappe, 6 mm breit, BSPG 2008 VI 10.

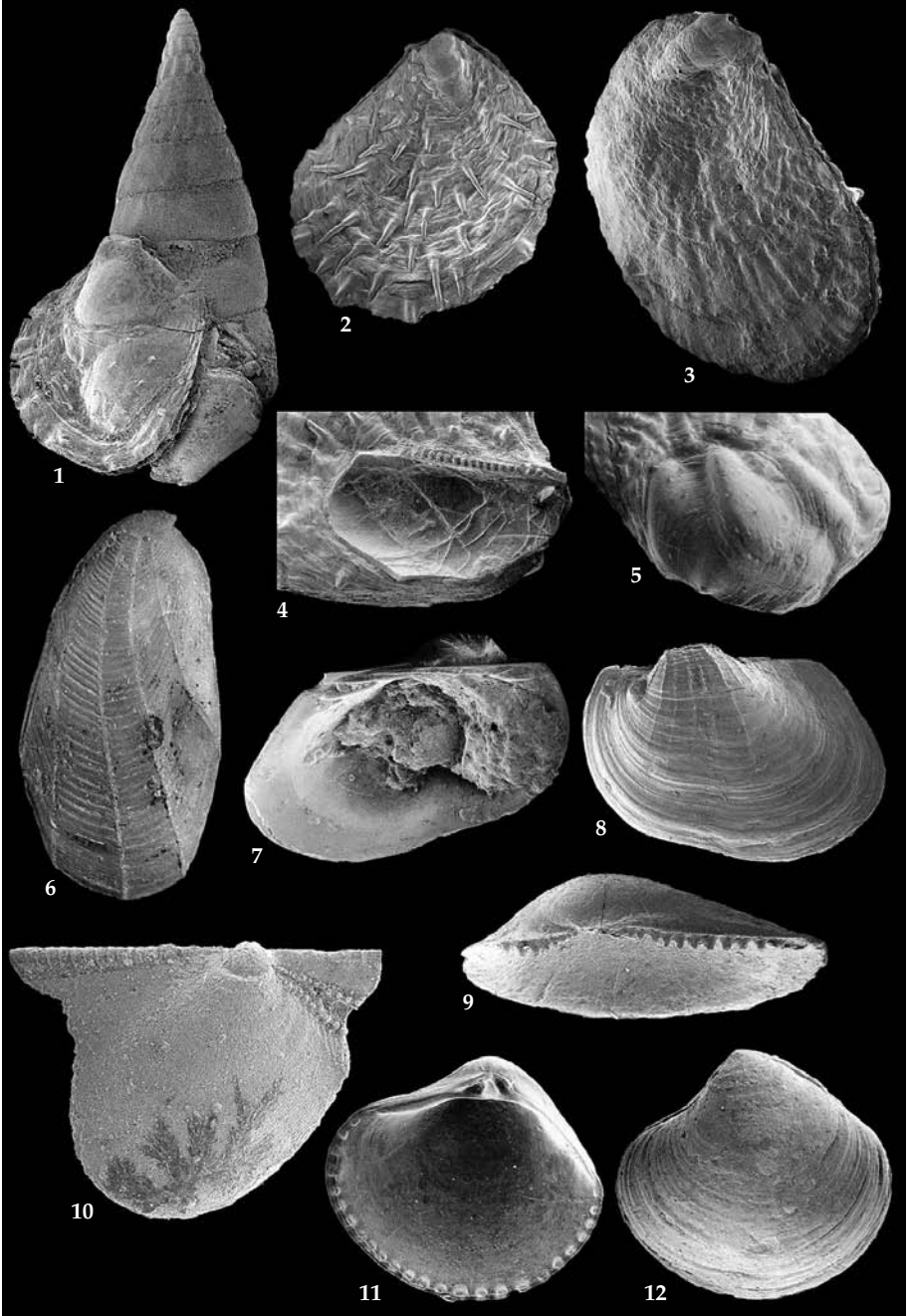
9 Nuculoide Muschel, Kalchreuth, Sicht von schräg oben (dorsal), taxodontes Schloss mit zahlreichen, einander ähnlichen Schlosszähnen, 2,8 mm breit, BSPG 2008 VI 11.

10 *Oxytoma* sp., Kalchreuth, rechte Klappe, Außenansicht, 2,3 mm breit, BSPG 2008 VI 12.

11-12 *Nicaniella pumilla* SOWERBY, 1824, Kalchreuth

11: Linke Klappe, Innenansicht, 2,8 mm hoch, BSPG 2008 VI 13;

12: Doppelklappiges Exemplar, Sicht auf rechte Klappe, 2,1 mm hoch, BSPG 2008 VI 14.



die Orientierung von der Festheftung zum Freiliegen nicht änderte, dann wären die Radialstacheln als Ausleger zu deuten, die ein Einsinken im Schlamm verhinderten. Jedenfalls lebte *P. spinosa* auf dem Sediment und ernährte sich filtrierend.

Myoconcha quadricosta (Taf. 4, Fig. 6) ist eine längliche Muschel mit stark gebogenem, kleinem Wirbel. Die Skulptur ist charakteristisch und besteht aus schmalen aber deutlichen Radialrippen und zahlreichen regelmäßigen, konzentrischen Rippen, die etwas schwächer sind. KUHN (1935, 1936) listet etliche Arten der Gattung *Myoconcha* auf, von denen *M. quadricosta* dem hier abgebildeten Stück am nächsten zu kommen scheint. *Myoconcha* lebte vermutlich halb eingegraben und ernährte sich filtrierend.

Kleine, dünnschalige Exemplare von *Oxytoma* sp. (Taf. 4, Fig. 10) kommen regelmäßig in Schlammproben aus Buttenheim, Unterstürmig und Kalchreuth vor. Es ist nicht klar, ob es sich um eine kleinwüchsige Art oder um Jugendformen handelt. *Oxytoma* hat ausgeprägte Flügel am Wirbel, wie es für viele Arten der Gruppe Pteriomorpha typisch ist, der *Oxytoma* angehört. *Oxytoma* lebte wahrscheinlich auf dem Meeresboden, war mit Byssusfäden festgeheftet und ernährte sich filtrierend.

Parallelodon sp. (Taf. 4, Fig. 7-8) kommt verbreitet im Amaltheenton von Kalchreuth und Buttenheim vor. KUHN (1935, 1936) beschrieb etliche Arten (meist der verwandten Gattung als *Cucullaea* zugeordnet), die ohne Neustudium seines Originalmaterials nicht identifizierbar erscheinen. *Parallelodon* sp. lebte auf dem Meeresboden, war mit Byssusfäden festgeheftet und ernährte sich filtrierend.

Nicaniella pumila (Taf. 4, Fig. 11-12) ist eine kleine, heterodonte Muschel aus der Familie Astartidae, die im Amaltheenton Frankens relativ häufig ist. Die gewölbten Klappen haben annähernd kreisförmigen Umriss. Ähnlich wie moderne Astartiden hat *Nicaniella* vermutlich flach eingegraben im Sediment gelebt und sich filtrierend ernährt.

Kahnfüßer (Scaphopoda)

Scaphopoden sind im Amaltheenton Frankens häufig (Taf. 2, Fig. 6-8). Aus Buttenheim und Kalchreuth liegen zahlreiche Exemplare von *Progadilina* sp. vor. Es handelt sich

Tafel 5: Stachelhäuterreste (Schlangensterne und Seelilien)

1-7 Ophiurenarmfragmente von *Palaeocoma milleri* (PHILLIPS, 1829) ▷

1, 2: Relativ distaler Armbereich (weit weg vom Zentrum des Tiers), Kalchreuth, BSPG 2008 VI 15; 1: Dorsalansicht mit von den Lateralschildern halb verdeckten Dorsalschildern in der Mitte, 2: Ventralansichten mit den Ventralschildern in der Mitte und schön erkennbaren Tentakelporen (zwischen Lateral- und Ventralschildern);

3-5: Relativ distaler Armbereich (weit weg vom Zentrum des Tiers), 9,3 mm lang, Buttenheim, BSPG 1999 VII 27; 3: Dorsalansicht, 4: Ventralansicht (siehe Fig. 2), 5: Lateralansicht, 6-7: Relativ proximaler Armbereich (nahe dem Zentrum des Tiers), 11,5 mm lang, Buttenheim, BSPG 1999 VII 28.

8-9 Crinoidenstielstücke mit Verzweigung (Nodale) von *Balanocrinus subteroides*, Buttenheim

8: 9,7 mm hoch, BSPG 1999 VII 29;

9: 8,4 mm hoch, BSPG 1999 VII 30.



um ein leicht gebogenes, sich verjüngendes Röhrrchen mit dreieckigem Querschnitt (bei rundem Lumen) und transversaler, feiner Ringelung. Die drei liassischen Arten, die ENGESER & RIEDEL (1992) der Gattung *Progadilina* zuordnen, scheinen einander ziemlich ähnlich zu sein; ohne genauere Kenntnis des jeweiligen Typusmaterials ist die Zuweisung der fränkischen Stücke verfrüht. Dreieckige, geringelte Scaphopoden gibt es heute nicht mehr. Moderne Scaphopoden leben beweglich im Sediment und ernähren sich von Kleinstorganismen, die sie mit Fangfäden erlangen.

Stachelhäuter (Echinodermata)

Reste von Stachelhäutern (Echinodermata) sind im Amaltheenton Frankens sehr häufig. Allerdings sind ihre vielteiligen Skelette nach dem Tod fast immer vollständig in ihre Einzelteile (Ossikel) zerfallen. Seeigel sind selten. Ihre Stacheln sind gelegentlich in Schlämmproben zu finden. Seelilien sind vergleichsweise häufig und einige Gattungen treten auf. In der Regel liegen die Stielglieder isolierte vor.

Die häufigsten Stachelhäuterreste des fränkischen Amaltheentons sind kleine, isolierten Skelettelemente (Ossikel) von Schlangensterne (Ophiuren). Sie sind in Schlämmrückständen zum Teil überaus häufig. Schlangensterne erinnern an Seesterne, mit denen sie auch nahe verwandt sind. Schlangensterne haben jedoch schlankere, beweglichere Arme, die vom Zentralschild wohl abgesetzt sind. Die Arme werden aus zahlreichen kleinen Wirbeln gebildet, die von verschieden gestalteten Plättchen bedeckt sind. Gelegentlich kann man Bruchstücke von Ophiurenarmen finden, bei denen etliche Plattenreihen noch im Verband sind (Taf. 5, Fig. 1-7). Bei den abgebildeten Ophiurenarmfragmenten handelt es sich um die Art *Palaeocoma milleri*, die im Pliensbachium sehr häufig ist (siehe WALTSCHEW 2000). Komplette Schlangensterne sind meines Wissens in den Tongruben bei Buttenheim und Kalchreuth bisher nicht gefunden worden.

Als Beispiel für Crinoidenstielstücke werden hier zwei Exemplare der Seelilie *Balanocrinus subteroides* abgebildet (Taf. 5, Fig. 8-9). Die Stiele dieser Art haben einen kreisrunden Querschnitt. Die kleinen Stielglieder (Columnalia) liegen oft isoliert vor oder es können mehrere noch miteinander verbunden sein, wie es bei den abgebildeten Exemplaren der Fall ist. Bei den abgebildeten Stücken ist auch je ein so genanntes Nodale vorhanden, das heißt ein Stielglied, dem Seitenäste (Cirren) anhängen. Der Stiel einer solchen Seelilie besteht also aus einigen Nodalen zwischen denen bis zu 13 Stielglieder liegen. Komplette Crinoiden sind aus dem Amaltheenton von Buttenheim und Kalchreuth meines Wissens nicht bekannt. Noch häufiger als Reste von *Balanocrinus*

Tafel 6: Krebsreste und Brachiopoden

1-3 Reste von Krebschlenen von *Eryma* sp., Buttenheim

1-2: BSPG 1999 VII 31; 1: 2,5 cm hoch, 2: 1,7 cm hoch;

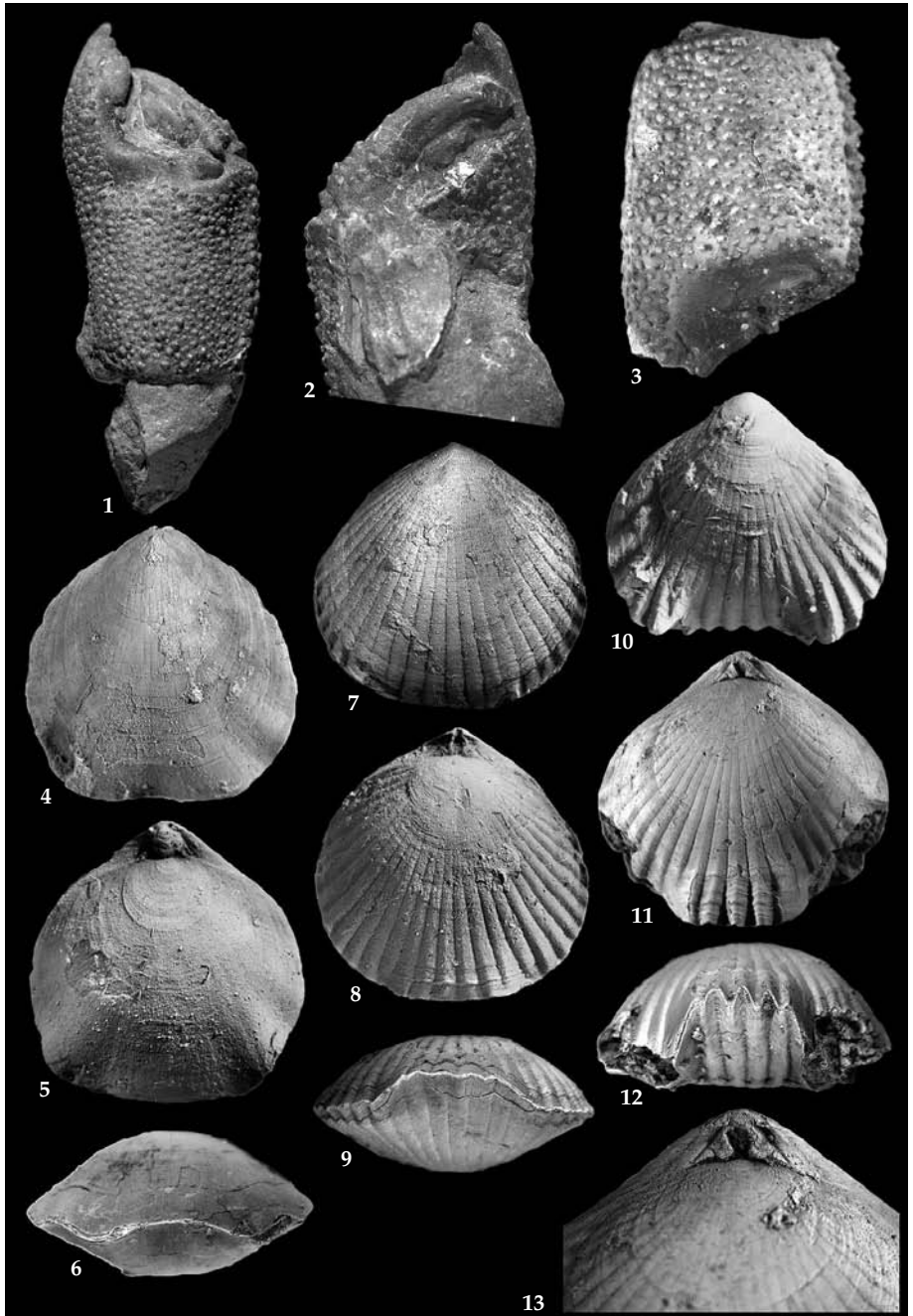
3: 8,5 mm hoch, BSPG 1999 VII 32.

4-13 Brachiopoden aus Kalchreuth

4-6: Brachiopode 1, 5,8 mm breit, BSPG 2008 VI 16;

7-9: Brachiopode 2, 10 mm breit, BSPG 2008 VI 17;

10-13: Brachiopode 3, 11 mm breit, BSPG 2008 VI 18; 13: Detail, siehe Fig. 11.



subteroides können solche von *Isocrinus basaltiformis* auftreten, dessen Columnalia sich im Querschnitt durch einen fünfeckigen, sternförmigen Umriss auszeichnen (WALTSCHAU 2000). Die Seelilien des Amaltheentons lebten vermutlich am Boden festgewachsen. Seelilien können auch als Bewuchs von Treibholz auftreten, wie es aus dem Posidonien-schiefer hinlänglich bekannt ist. Es konnten jedoch Crinoidenwurzeln auf Muscheln beobachtet werden, was nahe legt, dass dies im Amaltheenton-Meer nicht so war. Seelilien filtern Nahrung aus dem Meerwasser.

Brachiopoden

Brachiopoden sind zweiklappige Tiere, die meistens mit einem Stiel am Boden oder an Gegenständen festgeheftet sind. Sie filtern das Meerwasser nach Nahrung. Brachiopoden ähneln oberflächlich betrachtet Muscheln unterscheiden sich aber fundamental von diesen. So besitzen Brachiopoden eine obere und eine untere Klappe (Stiel- und Armklappe oder auch Bauch- und Rückenklappe), während Muscheln eine linke und eine rechte Klappe haben. Auch die Weichkörper von Brachiopoden und Muscheln unterscheiden sich vollkommen. Im Amaltheenton Frankens kommen Brachiopoden häufig und mit einigen Arten vor (Taf. 6, Fig. 4-13). Ähnlich wie die meisten anderen am Meeresboden lebenden Tiere des Amaltheentons, sind auch sie ziemlich kleinwüchsig, das heißt, ihre Größe übertrifft selten 1-2 cm. Außerdem sind sie offenkundig ziemlich dünnchalig und liegen daher meistens von der Auflast der Gesteine platt gedrückt vor. Unverdrückte Erhaltung, wie bei den hier abgebildeten Exemplaren, kommt fast nur in den Konkretionen vor. Arbeiten, die sich speziell mit den Brachiopoden des fränkischen Amaltheenton befassen sind mir nicht bekannt. Die nach wie vor wichtigste Arbeit über Brachiopoden des Amaltheentons lieferte RAU (1905), der die Formen Schwabens abhandelte.

Krebsreste

Krebsreste sind im Amaltheenton Frankens selten. Gelegentlich können in Buttenheim Scherenreste von *Eryma* sp. gefunden werden (Taf. 6, Fig. 1-3), die auch schon von KUHN (1936) aus dem Amaltheenton belegt wurden. Trotz ihrer Seltenheit, die vielleicht nur Erhaltungsumständen zuzuschreiben ist, spielten die Krebse im ökologischen Gefüge des Amaltheenton Meeres wohl eine wichtige Rolle, da sie als möglich Fressfeinde der benthischen Mollusken in Frage kommen.

Beziehungen zu anderen Regionen

Die Beziehungen der Fauna des fränkischen Pliensbachiums zu anderen europäischen Faunen sind nicht gut untersucht. Einige der Arten treten sicher auch in Frankreich, der Schweiz und England auf. Jedoch fehlen besonders für die kleinwüchsigen Formen moderne Bearbeitungen. Deutliche Beziehungen bestehen natürlich zum schwäbischen Amaltheenton, z.B. sind etliche der Schneckenarten auch aus Schwaben bekannt (z.B. BRÖSAMLEN 1909). Relativ neu, wenn auch nicht überraschend, ist die Tatsache, dass die charakteristische Kleinschnecken-Assoziation aus *Levipleura blainvillei*, *Kalchreuthia frankei* und *Cylindrobullina domeria* mehr oder weniger ähnlich auch in der Herforder

Liasmulde (bei Bielefeld) in Geschieben bei Hamburg, im Lias von Grimmen und in der Usedom-Senke auftritt (SCHRÖDER 1995, GRÜNDEL 1999b, SCHUBERT et al. 2008).

Schlussgedanken zum Ökosystem des Amaltheenton-Meeres

Nachdem nun exemplarisch einige wichtige und häufige Fossilien des Amaltheenton Meeres abgehandelt wurden, scheint es am Platze einige Gedanken über den Lebensraum und das Ökosystem desselben zu entwickeln, wie dies schon von KUHN (1935) und NÜTZEL & KIESSLING (1997) versucht wurde.

Die Beschaffenheit des Meeresbodens war sicher tonig und weich. Es gibt keine Anzeichen für die Anwesenheit von sandigem oder felsigem Grund. Ob der Boden suppig weich war oder doch eine gewisse Tragfähigkeit hatte, lässt sich nicht abschließend beurteilen. Die geringe Größe vieler Fossilien könnte eine Anpassung auf sehr weiche Böden darstellen und ein Einsinken verhindern. Auch die Morphologie der Muschel *Plicatula spinosa* kann als Anpassung auf Weichböden gedeutet werden. Die beiden großen, jedoch seltenen Gastropoden *Pleurotomaria amalthei* und *Katosira undulata* sowie das gelegentliche Auftreten größerer auf dem Boden lebender Muscheln spricht aber doch für eine gewisse Tragfähigkeit des Untergrunds.

Der generelle Reichtum an Fossilien mit bodenbezogener Lebensweise in Buttenheim und Kalchreuth spricht für eine ausreichende Versorgung mit Sauerstoff; es ist jedoch möglich, dass es zu Schwankungen im Sauerstoffgehalt kam. Das Porenwasser im schlackigen Boden dürfte schon in geringer Tiefe sauerstofffrei gewesen sein, wo dann auch der überall vorhandene Pyrit gebildet wurde. Allerdings wurde das Sediment zumindest in seinen oberen Bereichen vermutlich ständig durchwühlt, wie es die allgemeine Homogenität des Sediments und der früh gebildeten Konkretionen vermuten lässt. Im Gegensatz hierzu sind unter lebensfeindlichen Bedingungen abgelagerte Sedimente häufig laminiert, da eine Durchwühlung des Bodens nicht stattfand (z.B. im Posidonienschiefer).

Wie eingangs erwähnt, ist die Ermittlung der Wassertiefe mit Unsicherheit behaftet. Es fehlt jeglicher Hinweis auf Pflanzenwachstum am Boden (Algen oder Korallen, die mit Algen vergesellschaftet waren). Es fehlen auch Hinweise auf Wellen oder Sturmwellensedimente, so dass der Lebensraum unterhalb der Sturmwellenbasis gelegen haben könnte. Für KUHN (1935) Vermutung, die Brachiopoden und *Plicatula spinosa* aus dem unteren Amaltheenton seien an Algen festgeheftet gewesen, gibt es keinen Beleg. Auch die Annahme, die Kleinschnecken lebten in Algendickichten, kann weder belegt noch widerlegt werden. Kleinschnecken können selbstverständlich auch anders leben als in Algendickichten. Träfe es zu, dass der Meersboden dicht mit Algen bewachsen war, wäre die Wassertiefe relativ gering gewesen. Die Anheftungsflächen von *P. spinosa* zeigen eher, dass die Larven und jugendlichen Tiere sich auf am Boden liegenden Schalen von Ammoniten, Schnecken, Muscheln und Brachiopoden anhefteten und nicht auf Algen.

Etwas spekulativ kann man sich den Lebensraum Amaltheenton-See folgendermaßen vorstellen: Auf einem schlammigen, weichen Boden liegen relativ dicht Schlangensterne die mit ihren beweglichen Armen Nahrungspartikel vom Boden oder aus dem Wasser aufnehmen. Gelegentlich steht eine filigrane Seelilie da und filtriert Nahrung aus dem Meerwasser. Der Boden ist mit kleinen Brachiopoden und Muscheln besiedelt, die entweder an toten Schalen festgeheftet sind oder frei auf dem Sediment liegen. Auch sie ernähren sich filtrierend. Andere Muscheln leben mehr oder weniger tief im Sediment und filtrieren mit Siphonen, die sie mit der Sedimentoberfläche in Verbindung setzen. Auf dem Boden kriechen zahlreiche kleine Schnecken, vor allem *Levipleura blainvillei*, *Kalchreuthia frankei* und *Francoerithium kochi*. Sie ernähren sich von Nahrungspartikeln im Schlamm, der organisches Material, Kleinlebewesen, Bakterien und vielleicht auch Algen enthält. Einige der selteneren, kleinen Arten leben vielleicht räuberisch oder parasitisch. Auch Aas wird sicher nicht verschmäht. Nur gelegentlich kriechen große Schnecken wie *Pleurotomaria amalthei* und *Pseudokatosira undulata* vorbei. Der weiche Boden wird ständig von Würmern, Kahnfüßern (Scaphopoden), nuculoiden Muscheln und einigen opisthobranchiaten Schnecken (vor allem *Cylindrobullina domeria*) auf der Suche nach Nahrung durchwühlt. Krebse durchforschen das Gebiet und knacken die Schalen von Muscheln und Schnecken. Ob es Algendickichte gibt, ist unklar. Vermutlich ist das Wasser etliche zehner Meter tief und aufgrund toniger Trübe dringt wenig Sonnenlicht zum Meeresboden.

Diese Lebensgemeinschaft wurde an der Wende vom Pliensbachium zum Toarcium durch ein Massenaussterben ausgelöscht. Im Meer bildete sich eine Wasserschichtung mit einem unteren Wasserkörper, der weitgehend sauerstofffrei war. Somit war Leben am Meeresboden nicht mehr oder nur noch eingeschränkt möglich. Unter diesen Bedingungen wurde der Posidonienschiefer abgelagert.

Danksagung

Besonderer Dank gebührt Johann Schobert (Hirschaid), der seit vielen Jahren unermüdlich die Tongrube bei Buttenheim absammelt und der Bayerischen Staatsammlung in großzügiger, uneigennütziger Weise Material überlässt und so der Wissenschaft zugänglich macht. Auch bei anderen Sammlern möchte ich mich herzlich für ihre Hilfe bedanken, namentlich Olaf Neubauer (Pettstadt), Wolfgang Dietz (Herzogenaurach), Horst Gradl (Nürnberg) und Sebastian Demmel (Nürnberg). Christian Schulbert (Erlangen) half bei Geländearbeiten und Aufsammlungen. Anton Waltschew (Nürnberg) danke ich für die Identifikation der Echinodermen. Winfried Werner (München) half bei den Muscheln. Günter Schweigert (Stuttgart) identifizierte die Krebsreste. Martin Nose (München) regte diese Arbeit an und sah sie kritisch durch. Ihnen allen sei herzlich gedankt.

Literatur

- BRÖSAMLEN, R. (1909): Beitrag zur Kenntnis der Gastropoden des schwäbischen Jura. – *Palaeontographica*, **56**: 177-321.
- ENGESER, T. & RIEDEL, F. (1992): Scaphopods from Middle Liassic boulders of northern Germany; with a review on Liassic Scaphopoda. – *Scripta Geologica*, **99**: 35-56.
- GOLDFUSS, A. (1844): *Petrefacta Germaniae*, Abbildungen und Beschreibungen der Petrefacten Deutschlands und der angränzenden Länder, Teil 3. Molluscorum Gasteropodum Reliquiae. Einkammerige Schnecken der Vorwelt. 1-128, pls. 166-199, Düsseldorf (Arnz & Comp.).
- GRÜNDEL, J. (1999a): Procerithiidae (Gastropoda) aus dem Lias und Dogger Deutschlands und Polens. – *Freiberger Forschungshefte C*, **481**: 1-37.
- (1999b): Gastropoden aus dem höheren Lias von Grimmen (Vorpommern) (Deutschland). – *Archiv für Geschiebekunde*, **2**: 629-672.
- GRÜNDEL, J. & NÜTZEL, A. (1998): Gastropoden aus dem oberen Pliensbachium (Lias δ , Zone des *Pleuroceras spinatum*) von Kalchreuth östlich Erlangen. – *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie*, **38**: 63-96.
- KUHN, O. (1935): Die Fauna des untersten Lias δ (Gibbosus-Zone) aus dem Sendelbach im Hauptsmoorwald östlich Bamberg. – *Neues Jahrbuch Mineralogie, Geologie, Paläontologie, Abteilung B, Beilage Band 73*: 465-493.
- (1936): Die Fauna des Amaltheentons (Lias δ) in Franken. – *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilageband 75*: 231-311.
- NÜTZEL, A. & GRÜNDEL, J. (2007): Two new gastropod genera from the Early Jurassic (Pliensbachian) of Franconia (South Germany). – *Zitteliana*, **47**: 61-69.
- NÜTZEL, A. & HORNING, T. (2002): *Katosira undulata* (BENZ) (Gastropoda) aus dem Lias Frankens und eine Gastropoden-Assoziation des oberen Pliensbachiums. – *Geologische Blätter für Nordost-Bayern*, **52**: 55-62.
- NÜTZEL, A. & KIESSLING, W. (1997): Gastropoden aus dem Amaltheenton (oberes Pliensbachium) von Kalchreuth. – *Geologische Blätter für Nordost-Bayern Bayern*, **47**: 381-414.
- QUENSTEDT, F. A. (1856-1858): *Der Jura*. – Text + Atlas, 842 S., 100 Taf.: Tübingen (H. Laupp).
- (1881-1884): *Petrefaktenkunde Deutschlands*. Erste Abteilung, Band 7: Gasteropoden. – 867 S., Taf. 185-218: Leipzig (Fues's).
- RAU, K. (1905): Die Brachiopoden des mittleren Lias Schwabens mit Ausschluss der Spiriferinen. – *Geologisch-paläontologische Abhandlungen (N.F.)*, **6**: 263-355.
- RICHTER, A. E. (1993): Die Tongrube Kalchreuth. – *Fossilien*, Heft **1**: 18-24.
- (2003): Die Tongrube Kalchreuth. – *Fossilien*, Heft **1**: 95-103.
- RÖHL, H.-J. (1998): Hochauflösende palökologische und sedimentologische Untersuchungen im Posidonienschiefer (Lias Epsilon) von SW-Deutschland. – *Tübinger geowissenschaftliche Arbeiten, Reihe A*, **47**: 1-170.
- SCHRÖDER, M. (1995): Frühontogenetische Schalen jurassischer und unterkretazischer Gastropoden aus Norddeutschland und Polen. – *Palaeontographica Abt. A*, **238**: 1-95.
- SCHUBERT, S., GRÜNDEL, J. & NÜTZEL, A. (2008): Early Jurassic (Upper Pliensbachian) gastropods from the Herforder Liasmulde (Bielefeld, Northwest Germany). – *Paläontologische Zeitschrift*, **82**: 17-30.
- SCHWEIZER, V. B. (1969): Zur Lebensweise und Entwicklung von *Plicatula spinosa* (Lamellibranchiata). – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1969**(1): 40-45.
- WALTSCHEW, A. (2000): Die Mikrofauna des fränkischen Carixium (Unteres Pliensbachium, Lias). – *Erlanger geologische Abhandlungen*, **132**: 1-91.



Paläontologisches Museum München