FACIES	39	105-124	Pl. 20-24	3 Figs.	--	ERLANGEN 1998

Lebensspuren von Meersauriern und ihren Beutetieren im mittleren Jura (Callovien) von Liesberg, Schweiz

Lebensspuren made by Marine Reptiles and their Prey in the Middle Jurassic (Callovian) of Liesberg, Switzerland

Jörn **Geister**, Bern

KEYWORDS: TRACE FOSSILS - FEEDING TRACES - VERTEBRATES - MARINE SAURIANS - JURA MOUNTAINS (SWITZERLAND) - JURASSIC (CALLOVIAN)

SUMMARY

Numerous gutter-like furrows, up to 60 cm wide and up to 9 m long are preserved at the interface "Macrocephalus Beds" / "Callovian Marl" over a surface of 20 by 200 m. They are interpreted as feeding traces made by large marine vertebrates, most likely plesiosaurs and ichthyosaurs searching for food in the lime mud of the shallow Middle Jurassic sea floor. Possible prey animals were infaunal invertebrates (crustaceans) which produced an intricate meshwork of burrows (mainly *Rhizocorallium irregulare* and *Thalassinoides*) in the bottom sediments, as well as infaunal bivalves.

Evidence from cololites of predatory pelagic reptiles (ichthyosaurs, plesiosaurs) as well as reptile regurgitalites indicate that these animals fed not only on fast-swimming vertebrates and cephalopods but also on epi- and endobenthic invertebrates. In addition, the cololites show that the predators ingested considerable amounts of bottom sediment.

Different sizes and shapes of the traces suggest that the gutters were produced by different reptiles or age groups. Candidates for the widest gutters are pliosaurs. Of the marine vertebrates known from Jurassic time, only the snout of adult pliosaurs of the genus *Liopleurodon* was broad enough to produce gutters more than 40 cm wide. Smaller, less than 15 cm wide gutters, could have been made by plesiosauroids or by the narrow pointed snouts of ichthyosaurs.

Almost identical traces described from the Oxfordian of Spain and similar but smaller traces from the Lower Devonian of Prague are equally interpreted as feeding traces on the sea floor. Feeding traces of vertebrates in bottom sediments may give detailed information on the hunting behaviour of the predators. However, the attribution of the traces to definite vertebrate taxa remains uncertain.

1 EINFÜHRUNG - INTRODUCTION

The traces described and figured herein were studied in a temporary outcrop of the uppermost of the "Macrocephalus Beds" (Lower Callovian) in the former Liesbergmüli clay pit (20 km SW Basel). Since the clay pit became a regional garbage dump, most of the traces are no longer accessible today.

Gutter-like epichnial grooves observed on the uppermost bedding plane of the "Macrocephalus Beds" can be interpreted as feeding traces made by marine vertebrates. To illustrate the formation of such traces in relation to the feeding behaviour of different vertebrate groups some modern examples will be briefly described before discussing the fossil grooves.

Major feeding traces are produced by fishes and marine mammals on the modern sea floor when preying on the endofauna (crustaceans, mollusks, echinoderms, worms). Trace characteristics result from the feeding behaviour and size of the predators as well as from their techniques to excavate the prey from the sediment.

To expose the prey (mollusks etc.), modern sting rays (Dasyatidae) blow out the bottom sediment by directed water jets and by movements of their fins creating excavations 1 to 2 m wide and more than 10 cm deep. Goat fishes (Mullidae) of the Caribbean reefs swim closely above the sandy bottom when searching with their barbels for hidden endofauna. From time to time they dig into the sediment with their snouts to catch prey leaving feeding traces more than 1 cm wide and 2 to several cm long.

Giant feeding furrows that average 47 x 0.4 x 0.1 m

Adresse: Dozent Dr. J. Geister, Geologisches Institut, Universität Bern, Baltzerstr. 1, CH-3012 Bern; Fax: +41-31 631 4843; e-mail: joern.geister@geo.unibe.ch

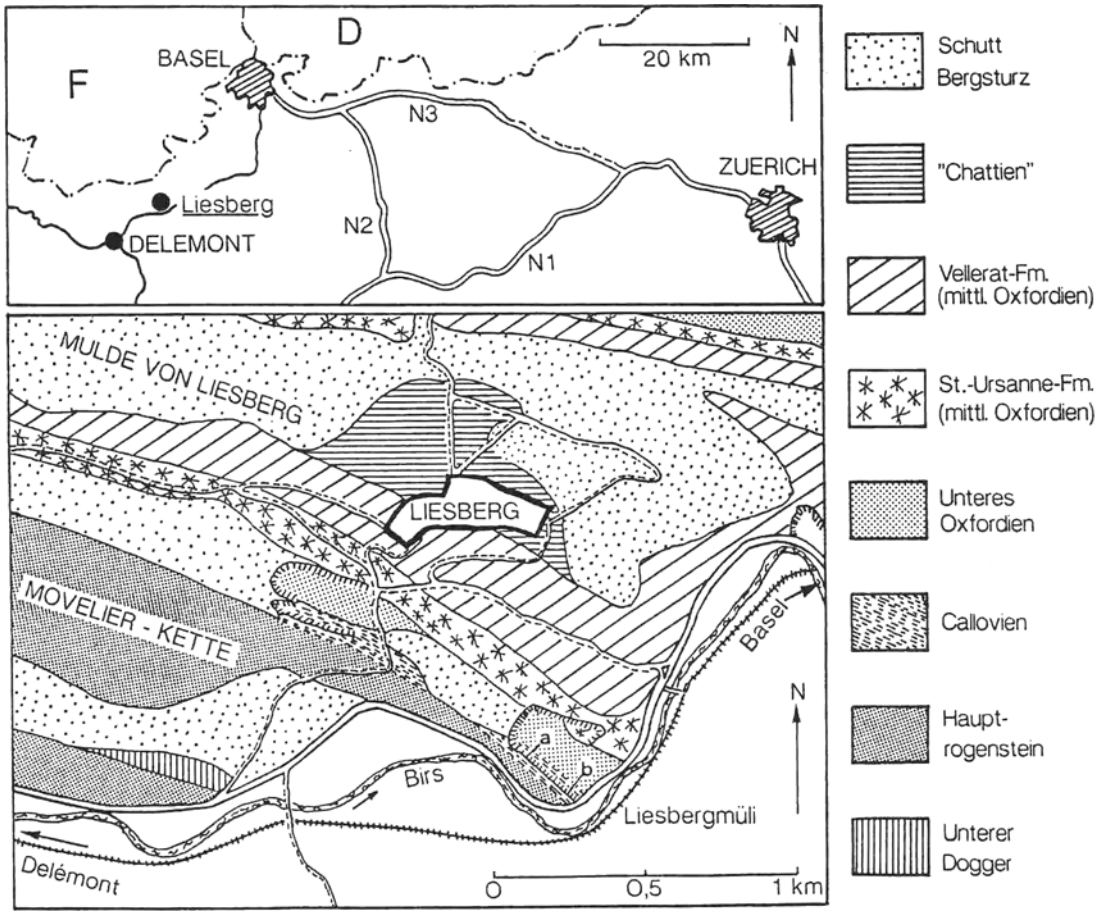


Fig. 1. Location and geological sketch map of the Liesberg area. The clay pit of Liesbergmüli is situated 1 km SSE of the village of Liesberg. The feeding traces figured and discussed in this paper became exposed on the SW wall of the pit during excavation of the clay. The letters (a) and (b) indicate areas of the exposed bedding plane where the photographs for the plates have been taken. The clay pit of "Liesberg-Dorf" situated some 150 m to the SW of the village did not yield comparable traces. Geological map adapted from FISCHER (1964).

(length - width - depth) are produced on the sandy to gravelly floor of the Bering Sea by walruses (*Odobenus rosmarus*) foraging for endobenthic clams. In areas with sandy to muddy bottom 25 x1.5 m x 10 cm deep pits are formed by gray whales (*Eschrichtius robustus*) sucking in sediment rich in endobenthic amphipods (NELSON et. al. 1987).

1.1 Lage der Aufschlüsse

Die Tongrube Liesbergmüli liegt nahe der Ortschaft Liesberg (Kanton Baselland) etwa 20 km SW Basel im N-Schenkel der Movelier-Antiklinale. In der Grube wurden der "Callovien-Ton" (Unteres Callovien) und die Tone und Mergel des Oxfordien abgebaut (Abb. 1). An der südwestlichen Wand der Tongrube (siehe Abb. 1) wurde durch den Abbau der "Callovien-Tone" die Dachfläche der steilstehenden "Macrocephalus-Schichten" über eine seitliche Erstreckung von rund 200 m bei rund 20 m Höhe freigelegt. Alle nachfolgend diskutierten Spuren stammen aus der obersten Bank der "Macrocephalus-Schichten".

Seit einigen Jahren dient die Grube als Kehrrichtdeponie, und die meisten der hier untersuchten rinnenförmigen Eintiefungen sind heute bereits von Abfall zugedeckt. Die

Plate 20 Lebensspuren made by marine reptiles and their prey (Middle Jurassic: Liesberg, Switzerland)

Panorama showing top of the "Macrocephalus Beds" in the western part of the Liesbergmüli clay pit (see geological map Fig. 1, area a). The bedding plane corresponds to a fossil sea floor marked by a number of giant gutter-like trace fossils. The silhouette of a 12 m long *Liopleurodon ferox* gliding over the exhumed sea floor was added at the same scale for comparison with the traces. On the left side of the picture three gutters of exceptional length and width as well as five smaller gutter traces are exposed. The large gutter to the left of *Liopleurodon* is 9 m long and about 40 cm wide. It corresponds to Gutter Type (c) of Fig. 2. A gutter of similar dimensions and about the same orientation is partly destroyed by a fault some 4 m below. About 10 smaller gutter traces can be seen in the right half of picture. Outcrop situation of 1987. In 1998 the bedding plane shown on this photograph was completely covered by garbage.

Fotografien (Taf. 20-24) dokumentieren die Aufschlußverhältnisse im Jahre 1987, vor Auffüllung der Deponie.

1.2 Bildung großdimensionaler Freßspuren am heutigen Meeresboden durch marine Vertebraten

Die auf der Dachbank der "Macrocephalus-Schichten" auftretenden "dezimetertiefen Hohlformen" werden bereits bei BERNOULLI & GYGI (1983) erwähnt und später erstmals kurz beschrieben und als Saurierspuren angesprochen (GEISTER 1988). Wie weiter unten näher ausgeführt werden soll, lassen sie sich als Freßspuren von marinen Vertebraten deuten.

Viele bodenbezogene, marine Nektonten der heutigen Meere ernähren sich von Endofauna (Crustaceen, Mollusken, Echinodermen, Würmern u. a.) der obersten Sedimentschicht. Bei der Nahrungsaufnahme werden diese Beutetiere auf recht unterschiedliche Weise aus dem Sediment freigelegt, wobei auf der Oberfläche charakteristische Freßspuren von vielfältiger Morphologie und Größe zurückbleiben. Umriß und Morphologie der erzeugten Freßspuren lassen Rückschlüsse auf die Nahrungsaufnahmetechniken zu. Um die Bildungsweise von Freßspuren auf dem Meeresboden in Abhängigkeit vom Freßverhalten verschiedener Tiergruppen aufzuzeigen, sei vorgehend deren Bildung an rezenten Beispielen erläutert.

1.2.1 Freßspuren von Fischen

Die Stechrochen (Dasyatidae) der heutigen Tropenmeere graben mit flatternden Bewegungen ihrer Brustflossen und mit gezieltem Wasserstrahl unter der Sedimentoberfläche liegende Muscheln und andere Beutetiere aus. Sie erzeugen dabei bis zu mehr als dezimetertiefe Mulden von unterschiedlichem Umriß, welche mit 1 bis 2 m Durchmesser mehr als doppelt so groß wie die Tiere selbst sein können. Oftmals graben sich die Tiere auch vorübergehend in den von ihnen erzeugten Mulden ein (siehe auch COOK 1971, HOWARD et al. 1977).

Nach eigenen Beobachtungen schwimmen die Meerbarben (Mullidae) der karibischen Riffgebiete unmittelbar über dem sandigen Meeresgrund und tasten mit ihren Barteln die Sedimentoberfläche nach versteckten Endobenthonten ab. Sind sie fündig geworden, stoßen sie mit ihrer Schnauze zentimetertief in das Sediment ein und durchpflügen es auf eine Länge von 2 bis zu mehreren cm. Dabei hinterlassen sie auf der Sedimentoberfläche längliche Gruben von Zentimeterbreite.

1.2.2 Freßspuren von Walrossen und Grauwalen

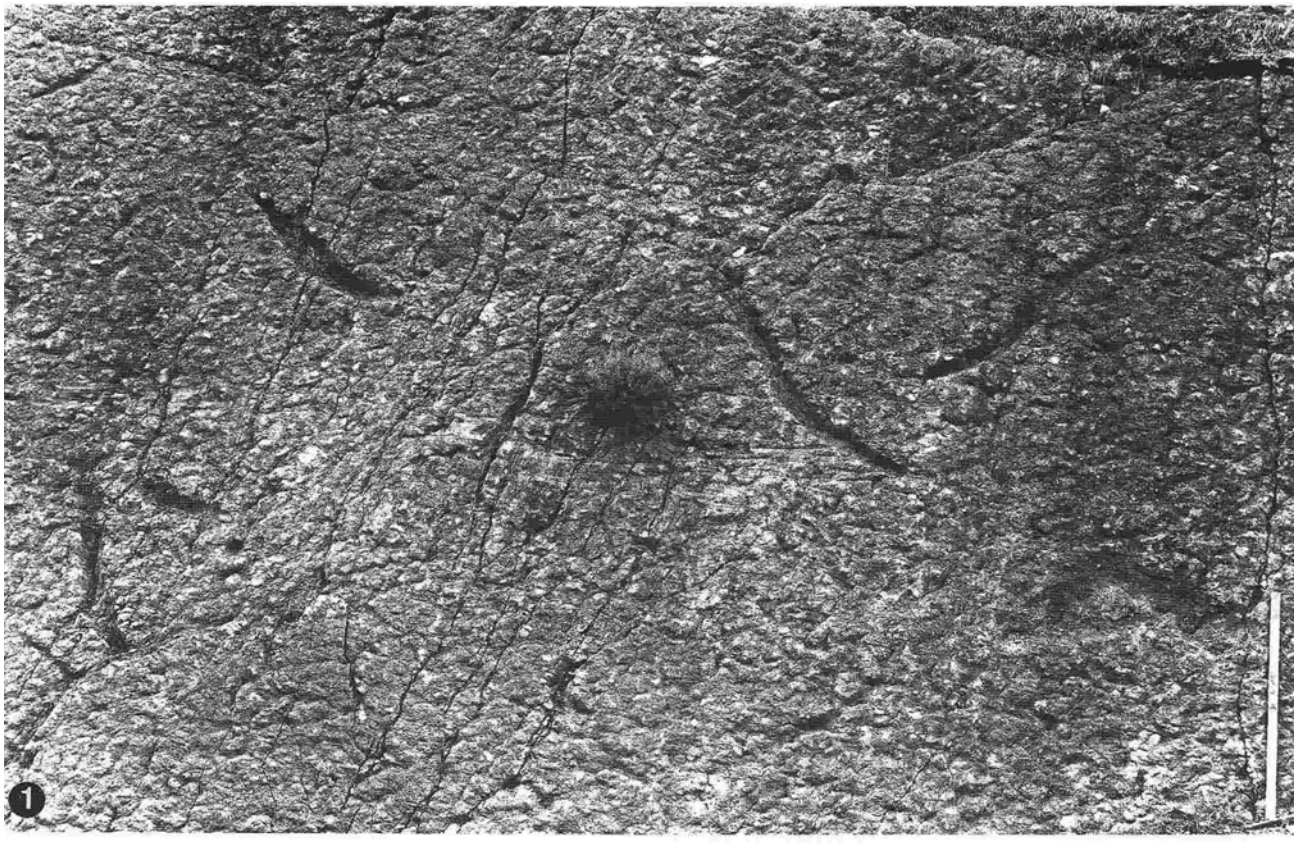
Nach Bildungsweise und Form den Meerbarben-Spuren ganz ähnliche, jedoch viel größere Freßspuren werden von Walrossen (*Odobenus rosmarus*) in muschelreichem, grobsandig-kiesigem Sediment des flachen Beringmeeres erzeugt (NELSON & JOHNSON 1987; NELSON et al. 1987). Die 10 cm tiefen Rinnen erreichen eine mittlere Länge von 47 m bei 0,4 m Breite, entsprechend der Breite des Walroßmaules. An den Rändern der bei der Nahrungsaufnahme frisch angelegten Furchen werden von den Walrossen die leeren Schalen der erbeuteten und verzehrten Muscheln zurückgelassen. Neben Muschelschalen gelangen dabei auch Sand und Kies in den Verdauungstrakt der Tiere.

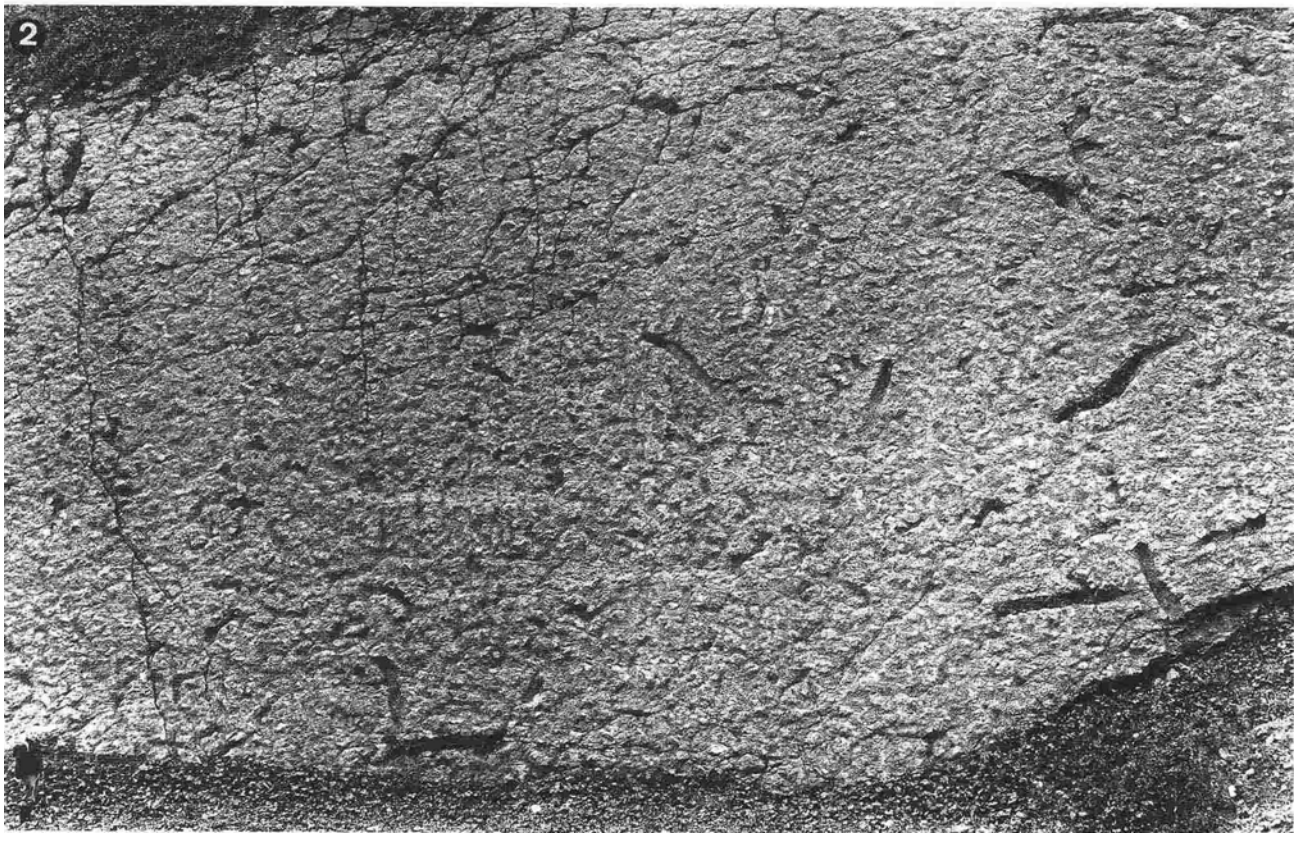
Auf schlammig-sandigen Sedimenten des Beringmeeres hingegen werden von Grauwalen (*Eschrichtius robustus*) großdimensionierte Freßspuren gebildet. Dort erzeugen die den Grauwalen als Nahrung dienenden Flohkrebse (Amphipoda) aus Schleimröhren einen dichten Filz. Nach NELSON & JOHNSON (1987) und NELSON et al. (1987) legt sich ein am Meeresgrund fressender Grauwal so auf die Seite, daß sich sein Maulschlitz parallel zum Boden erstreckt. Durch Rückziehen seiner Zunge saugt er seitlich ein Maulvoll Bodensediment ein, mit allem was darin lebt. Danach filtert er es durch die Barten auf der anderen Seite aus und fängt so die Beute ein. Auf dem Meeresboden bleiben Gruben von durchschnittlich 2,5 m Länge, 1,5 m Breite und 10 cm Tiefe zurück. Diese Gruben sind so häufig, daß sie in bestimmten Bereichen des Beringmeeres ein auffallendes, großflächiges Muster bilden.

Plate 21 Lebensspuren made by marine reptiles and their prey (Middle Jurassic: Liesberg, Switzerland)

Fig. 1. Three wider sigmoidal gutter traces exposed in the Liesbergmüli clay pit (see geological map Fig. 1; situated between outcrop areas a and b). Gutter on the upper left is approximately 3.5 m long and has an exceptional width of 60 cm in its central part. Gutter in centre right is 5.5 m long and about 45 cm wide. Gutter to the right is 4 m long and up to 30 cm wide. These three traces belong to Gutter Type (c) of Fig. 2 characterised by gradual deepening of the gutter at both ends. The wide and shallow impression to the upper left of the scale board, though less distinct than the gutters and without sharp contours, might well have been formed by the such activities of large vertebrates as rubbing of the skin on the sea floor. Total length of scale board on bottom right of picture is 4 m. Photograph taken in 1987.

Fig. 2. Panoramic view of eastern outcrop area of the top of the "Macrocephalus Beds" in the eastern part of the Liesbergmüli clay pit (Fig. 2, below; outcrop area b), showing nine major gutters and several additional gutter traces of smaller size. No predominant orientation of the gutters can be recognised. Most of the gutters belong to Gutter Type (b) as defined in Fig. 2. The large gutters on bottom centre left and bottom right are shown in close-ups on Pl. 22. For scale see person (1.8 m) on bottom left. Outcrop situation of 1987.


1


2

2 DAS SPURENVORKOMMEN VON LIESBERG - THE OCCURRENCE OF TRACES AT LIESBERG

The intensively bioturbated muddy pellet-packstones of the higher "Macrocephalus Beds" were deposited at water depths probably less than 10 m. They were overlain by the "Callovian Clay" after a rapid sea level rise. The uppermost bed of the packstones is heavily bioturbated by a meshwork of *Rhizocorallium irregulare*, a few *Thalassinoides* and other endichnian feeding traces. In the top bedding plane large gutter-like structures (epichnial grooves) are preserved. These are from less than 15 to over 40 cm wide, up to 30 cm deep and from less than 1 to 9 m long (see Pls. 20-23). The gutters are oriented at random. They do not cross nor intersect but cut through the endichnial meshwork of the bed (Pl. 24). Three types of gutters are recognized (Fig. 2). They are interpreted as feeding traces made by major vertebrates "ploughing" the sediment surface with their snouts in search for prey animals (presumably trace-making crustaceans and worms as well as mollusks).

2.1 Geologische Situation

Die "Macrocephalus-Schichten" bestehen aus mergeligen, biogenen und Pellet-Packstones (siehe BERNOULLI & GYGI 1983). Die Dachbank enthält in Liesberg Eisenooide, welche diagenetisch kalzitisiert wurden (BITTERLI 1977) und führt stellenweise außerdem massenhaft korrodierte Muschelsteinkerne (STÄUBLE 1959) von *Pholadomya*, *Pleuromya* und anderen grabenden Formen, aber nur sehr selten Ammoniten. Fehlende Auswaschung des feinkörnigen Sediments deutet auf eine Ablagerung unterhalb der Schönwetter-Wellenbasis hin (BURKHALTER 1989). Die Wassertiefe während der Ablagerung der obersten Bänke war die flachste des gesamten Zyklus. Das Wasser war offensichtlich wesentlich flacher als das für Ammoniten geltende Optimum. Das Auftreten von Rindenkörnern gegen Ende des Zyklus scheint bei schwacher bis mittlerer Wasserenergie für eine Wassertiefe von weniger als 10 m zu sprechen (BITTERLI 1977). Präzise paläobathymetrische Indikatoren sind nicht vorhanden.

Die Macrocephalus-Schichten werden von einer deutlichen Omissionsfläche abgeschlossen. Der überlagernde Callovien-Ton ist basal äußerst reich an Muscheln und vor allem auch an Ammoniten. Die einsetzende Tonsedimentation und der Fauneninhalt spiegeln einen kräftigen relativen Meeresspiegelanstieg und damit ruhigere Sedimentationsverhältnisse wider.

Die heutige höckrige Topographie der Grenzfläche zwischen "Macrocephalus-Schichten" und "Callovien-Ton" dürfte im wesentlichen noch dem Relief des ehemaligen Meeresbodens gegen Ende der Karbonatablagerungsphase entsprechen. Zu diesem Zeitpunkt wurden in das damals noch lockere Substrat der Wasser/Sediment-Grenzfläche die hier interessierenden großdimensionalen, rinnenförmigen Strukturen eingetieft (siehe Taf. 20-23) und vom "Callovien-Ton" überdeckt.

2.2 Kleindimensionierte Freß-Wohnbauten im Sediment und ihre Urheber

Die Dachbank der Macrocephalus-Schichten weist eine hohe Dichte an etwa zentimeterdicken, überwiegend horizontalen Gängen auf (Taf. 24/1-2). Diese Spuren sind meist U-förmig, unverzweigt und können sich auf unterschiedlichem Niveau überkreuzen ohne sich zu schneiden. Vereinzelt finden sich zusätzlich aber auch die verzweigten Grabgänge von *Thalassinoides*, welche nicht überall schichtparallel liegen. Beide Spuren wurden innerhalb des Sedimentes gebildet (Endichnia *sensu* MARTINSSON 1970).

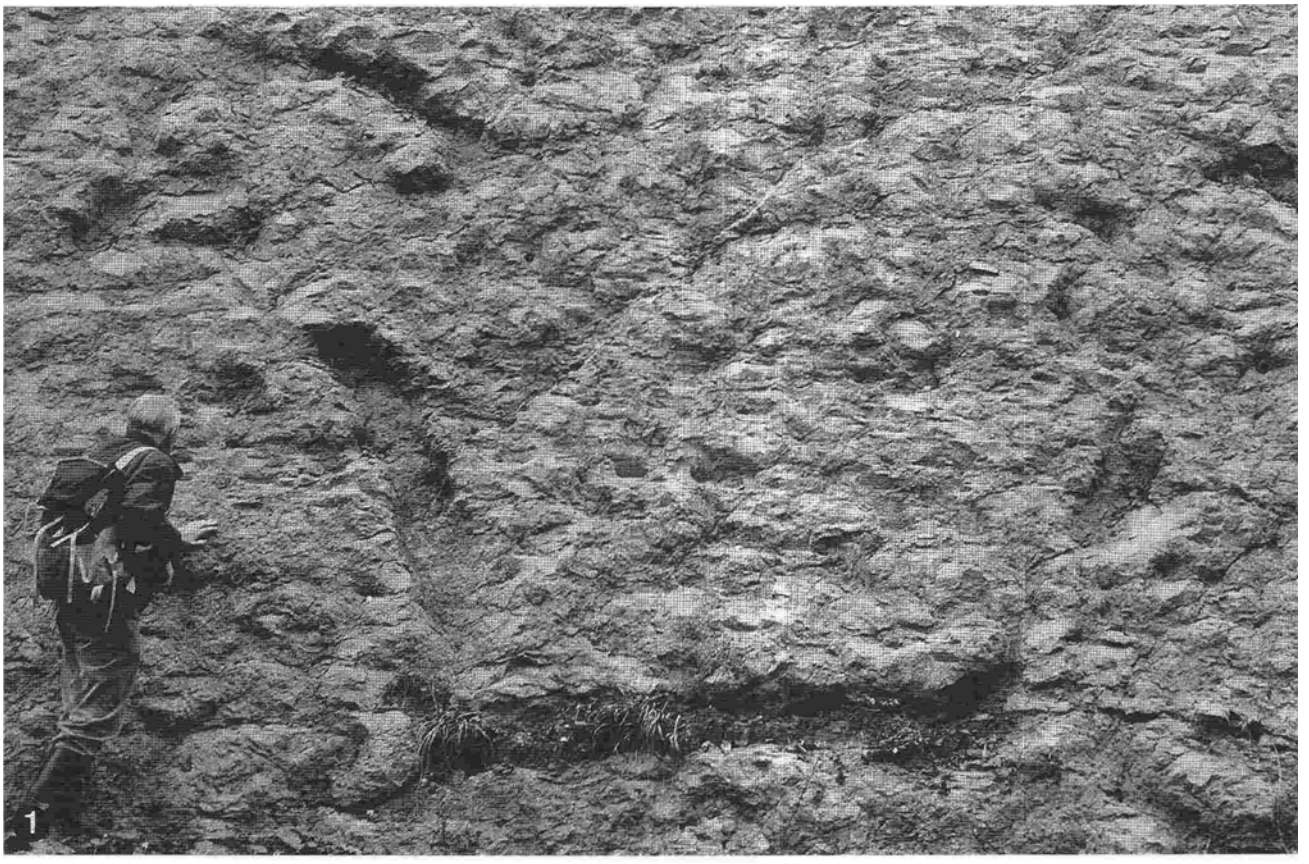
Die U-förmigen Freßbauten werden von jeweils zwei, in einem Abstand von 1 bis wenigen cm parallel nebeneinander verlaufenden, mehr als 80 cm langen und 1 bis 1,5 cm dicken Gängen gebildet. Diese stehen über eine U-Biegung miteinander in Verbindung (Taf. 24/1, 2) und bilden wahrscheinlich eine Spreite. Auffallend ist die ausschließlich schichtparallele Lage dieser Spuren innerhalb der Kalkbank. Sie werden hier als Wohn-Freßbau der Art *Rhizocorallium irregulare* MAYER, 1954 angesehen. Als Urheber von *Rhizocorallium irregulare* (siehe FÜRSICH 1974) und von *Thalassinoides* (siehe BROMLEY 1990:142) werden Crustaceen angenommen.

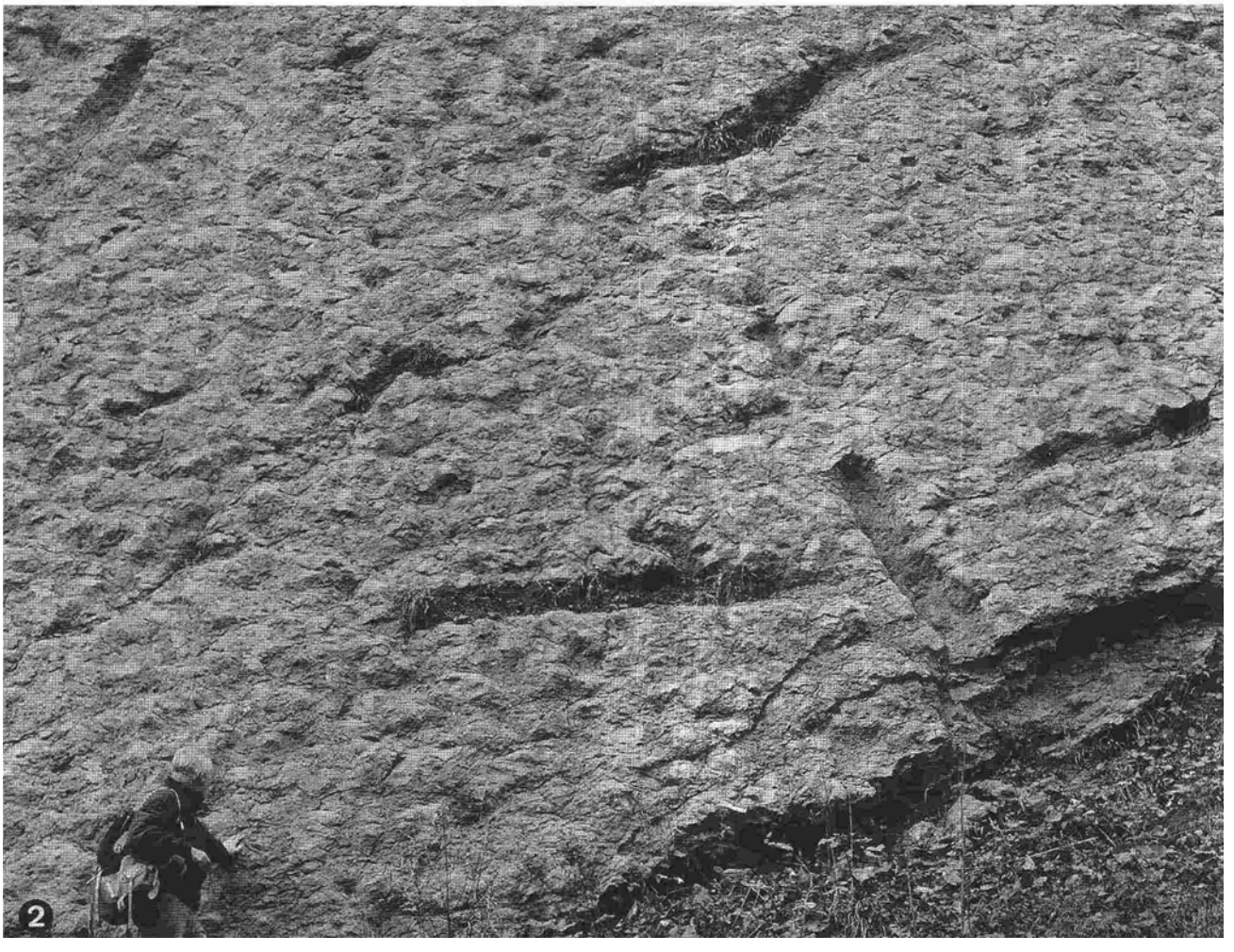
Die Bauten von *Thalassinoides* sp. dürften einem tieferen Stockwerk des Substrates als diejenigen von *Rhizocorallium irregulare* angehören (BROMLEY 1990). Im vorliegenden Aufschluß werden sie jedoch gemeinsam in der selben Bank angetroffen. Dies deutet darauf hin, daß gegen Ende der Sedimentation der "Macrocephalus-Schich-

Plate 22 Lebensspuren made by marine reptiles and their prey (Middle Jurassic: Liesberg, Switzerland
Close-up photographs of parts of bedding plane shown in Pl. 21)

Fig. 1. Two gutter-like feeding traces in centre of picture almost touch each other but do not intersect. The trace directed upwards ends abruptly and thus corresponds to Gutter Type (a). In addition, a sigmoidal feeding trace belonging to Gutter Type (c) can be seen near the left upper margin of the picture.

Fig. 2. Two almost intersecting large gutter traces can be seen near the bottom of figure.
The trace oriented horizontally was formed during the movement of the vertebrate from right to left. The adjacent gutter to the right was formed during a swimming movement of the vertebrate directed towards the upper margin of the figure. The gutter ends in a small cavity and thus belongs to Gutter Type (b) of Fig. 2. A similar, but shorter gutter of Type (b) is seen in left upper corner. A sigmoidal gutter of Type (c) is seen near the right upper margin of picture.


1


2

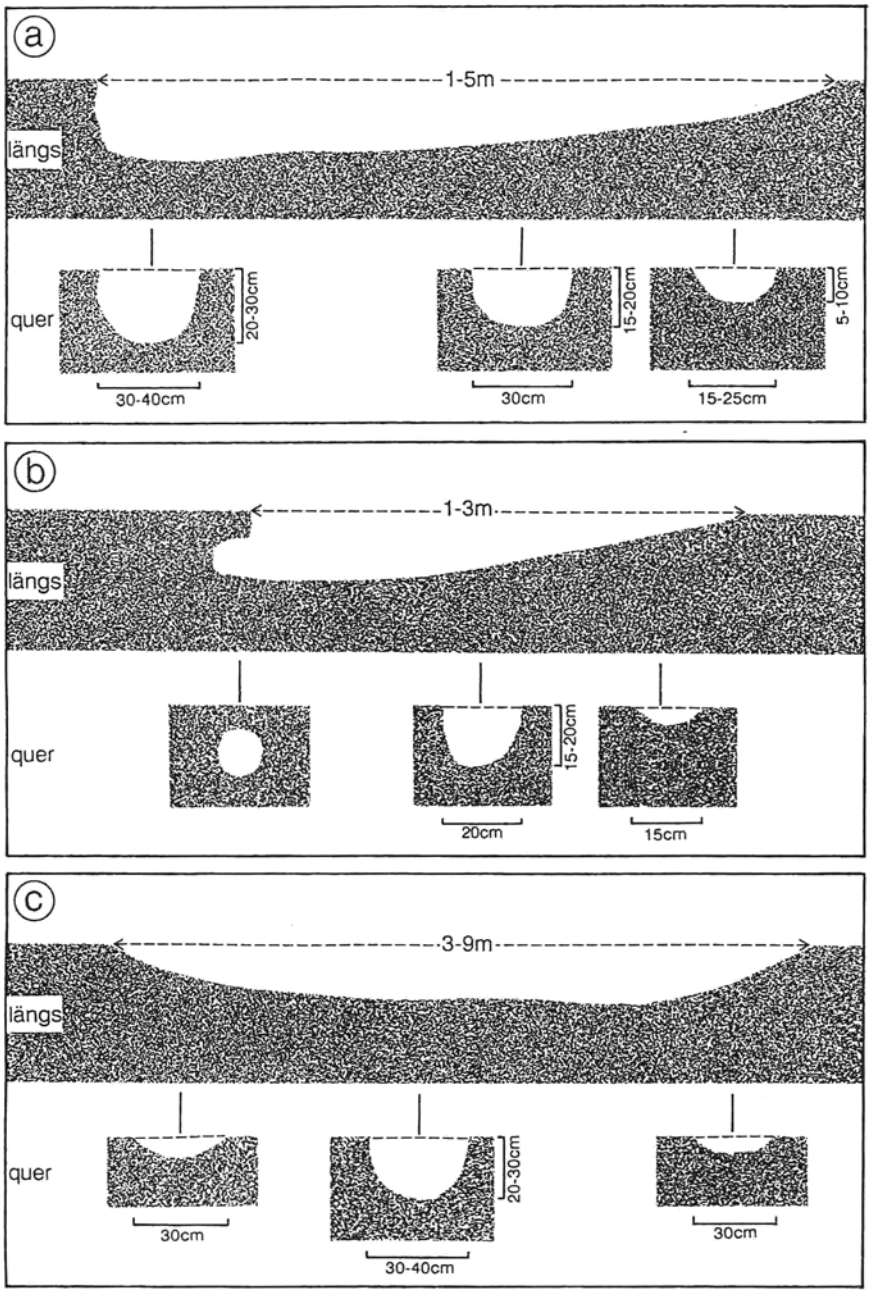


Fig. 2. Schematic longitudinal and transverse sections of the gutters observed on the uppermost bedding plane of the "Macrocephalus Beds".
The diameter, length and cross-section of the gutters varies as indicated by measurements. The outline (sinuous or straight), the distribution and the orientation of the gutters on the bedding plane can be observed best on the panoramic outcrop photographs of Pls. 20 and 21/2. Note that furrows may be much larger than shown in longitudinal sections.

Three types of gutters can be distinguished:
(a): The trace maker moved from right to left and pushed the snout gradually deeper into the sediment. Finally, the head was abruptly withdrawn. This type attains a depth of 30 cm, a width of 40 cm and a length of up to 5 m. Its course is generally straight. See example Pl. 23.
(b): The trace maker coming from right, lowered its snout up to 20 cm into the lime mud and then forced it horizontally into the sediment, apparently in an attempt to catch a prey animal. Subsequently, the snout was withdrawn first horizontally and then vertically. This type attains around 3 m length. It is usually straight, 15 to 20 cm deep and hardly ever broader than 20 cm. See examples on Pl. 22/2.
(c): The trace maker lowered its snout gradually 20 to 30 cm deep into the sediment when moving from either right or left. After a maximum distance of 9 m the snout was gradually withdrawn from the mud. Longer gutters have a rather straight course (see Pl. 20). Most gutters of less than 3 m of length frequently show a clear sigmoidal outline. They are up to 45 cm (exceptionally 60 cm) wide. See examples Pls. 20 and 21/1-2.

For the presumed mode of trace formation see also Fig. 3.

ten" im Bereich des Aufschlusses Liesbergmüli lokal Erosion stattgefunden hat. Wohl dadurch gerieten Teile bereits vorhandener *Thalassinoides*-Bauten in den oberflächennahen Bereich der Sedimentsäule, in dem jetzt die *Rh. irregulare*-Grabgänge gebildet wurden.

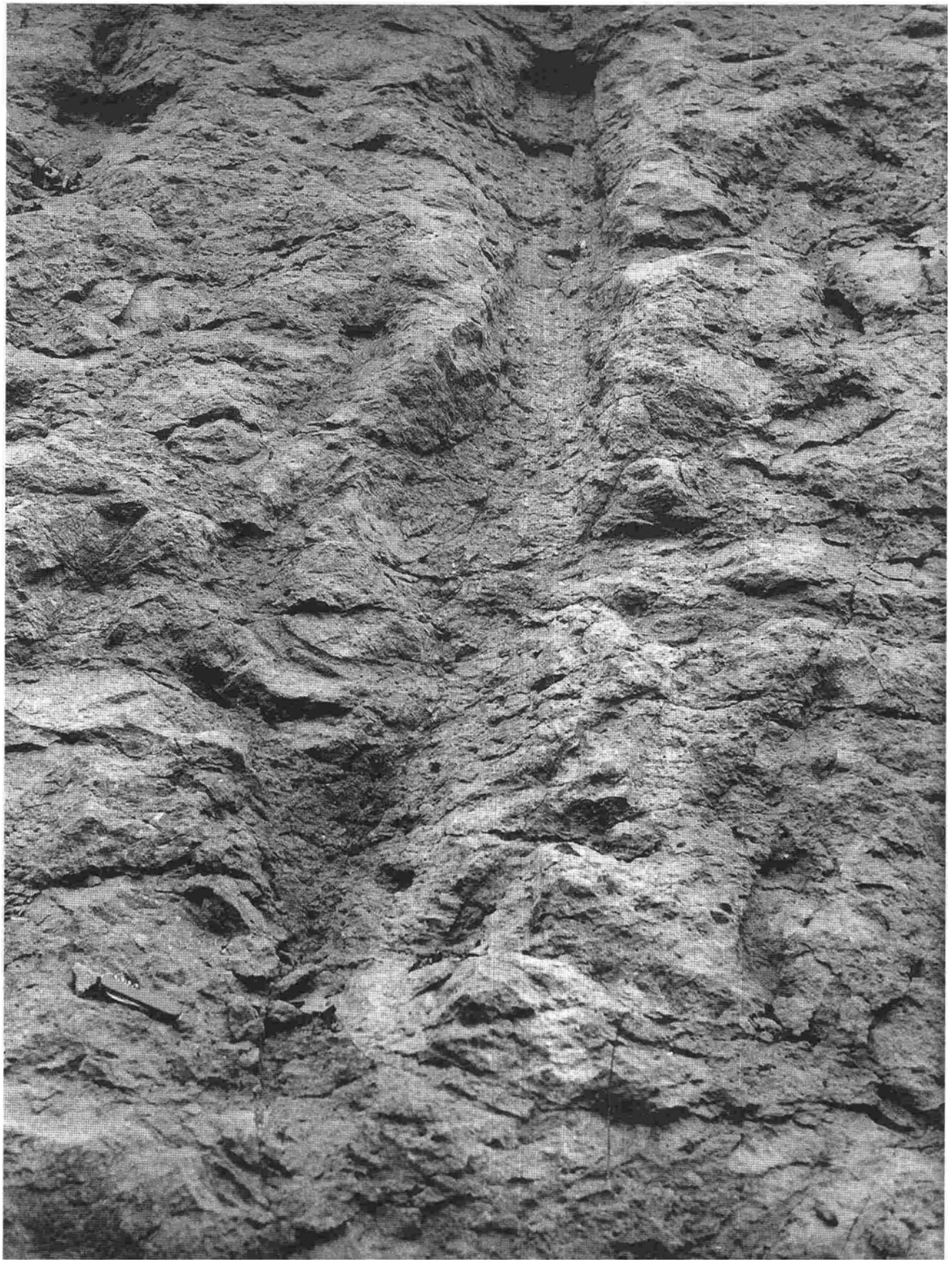
2.3 Großdimensionierte Rinnen und ihre Deutung als Freßspuren

In der Oberseite der Dachbank der Macrocephalus-Schichten sind auffallende, meist leicht gewundene 15 bis mehr als 40 cm breite, dachrinnenförmige Furchen eingetieft. Sie erreichen zwischen weniger als 1 und bis zu 9 m Länge (Taf. 20) und durchschneiden die kleindimensionierten Spuren (*Rhizocorallium* und *Thalassinoides*). Gabelungen und Überkreuzungen der Rinnen wurden nicht beobachtet. Gelegentlich nähern sich zwei Rinnen in stumpfen Winkel an, ohne sich zu schneiden (siehe Taf. 22/1, 2).

Die Rinnen weisen keine vorherrschende Orientierung auf (siehe Taf. 20 und 21), wie das bei Schleifmarken oder Kolkmarken zu erwarten wäre, die sich unter dem Einfluß der Strömung gebildet hätten (siehe Beispiele in WUNDERLICH 1979). Die sigmoidale Form zahlreicher Rinnen allein widerspricht einer Bildung als Schleifmarken. Auch kann

Plate 23 Lebensspuren made by marine reptiles and their prey (Middle Jurassic: Liesberg, Switzerland)

Close-up of gutter trace cutting through sea-floor sediments. Gutter Type (a) of Text-Fig. 2. Pocket knife (8.5 cm) on lower left gives scale.



es sich kaum um Hohlformen von auf den Meeresboden abgesunkenen Baumstämmen handeln. Das ergibt sich aus dem Fehlen von Seitenästen, Wurzeln, Rindenabdrücken und aus der oben erwähnten fehlenden Stromorientierung. Alle diese Beobachtungen deuten darauf hin, daß es sich bei den Rinnen nicht um Marken oder Abdrücke von Körperfossilien handelt, sondern um echte Lebensspuren. Stratonomisch handelt es sich um exogene Spuren oder deren Unterfährten.

Sämtliche Rinnen setzen zumindest an einem Ende sehr flach ein, vertiefen sich allmählich auf 15 bis 30 cm, um danach oft abrupt an einer senkrechten Kante zu enden (Abb. 2a). Nimmt man an, daß die Rinnen von der Schnauze eines größeren Vertebraten bei der Nahrungssuche in der obersten Sedimentschicht erzeugt wurden, könnte der plötzliche Abbruch der Spur darauf hindeuten, daß die Tiere auf der Nahrungssuche dicht über dem Meeresgrund schwammen, dabei mit ihrer Schnauze von Zeit zu Zeit in das Lockersediment eindrangen und so eine mehr oder weniger lange Furche durch das Sediment zogen. Wurden sie fündig, hoben sie die Schnauze aus dem Sediment heraus, um den Schlamm vor dem Verschlingen der Beute abzuschütteln. Dies würde den abrupten Abbruch der Spur an einem Ende bei diesem speziellen Spurentyp erklären.

Manche dieser Furchen enden zudem in einer auffallenden, kleinen Höhlung. Offensichtlich hat in diesem Fall das Raubtier seine spitze Schnauze durch eine schnelle horizontale Bewegung nach dem innerhalb seines Baues fliehenden Opfers tiefer in den Schlamm gestoßen und von dort wieder horizontal zurückgezogen (Abb. 2b, Taf. 22/2).

Im Gegensatz zu den obengenannten Beipielen gibt es aber auch Rinnen, deren Boden nach beiden Enden hin graduell zur Sedimentoberfläche aufsteigt. Eine derartige Ausbildung der Freßspur läßt vermuten, daß die Schnauze des Raubtieres während des Vorbeischwimmens langsam in die obere Sedimentschicht eingeführt und ohne anschließende Fangbewegung wieder langsam aus dem Schlamm zurückgezogen wurde (Abb. 2c, Taf.20, 21/1).

3 BEUTETIERE UND RÄUBER AM MEERESGRUND - PREY AND PREDATORS ON THE SEA FLOOR

Prey animals in the upper sediment layer may have been crustaceans which produced the meshwork of *Rhizocorallium* and *Thalassinoides*, but also worms and numerous endofaunal pelecypods (*Pholadomya, Homomya, Pleuromya*). However, no empty broken shells were found beside the fossil gutters as in the case of the walrus feeding furrows.

Because of the width of the traces, candidates for gutter formation are limited to major marine vertebrates, both fish and reptiles. Though the snouts of durophagan fishes such as *Asteracanthus* and *Lepidotus* were wide enough, there is no evidence that they "ploughed" the sediment surface to obtain infaunal food. Fossil gut contents (cololites) of these groups are unknown. The only cololite known from a Jurassic marine crocodile (*Metriorhynchus*) contains hooklets of pelagic cephalopods and stomach stones without endofaunal component (MARTILL 1986).

Ichthyosaur cololites are formed by cephalopod hooklets as well as by fish scales, aptychi and occasionally belemnites (ABEL 1935: 305; KELLER 1976). Durophagan ichthyosaurs feeding on endofauna are only known from the Triassic. Surprisingly, great amounts of sand in some Jurassic ichthyosaur cololites (BRONN 1844, POLLARD 1968, and unpublished) suggest that the animals ingested bottom sediment when exploiting an unknown food source or to aid digestion. With their narrow and pointed snouts, ichthyosaurs are good candidates for the narrower gutters which end in a small cavity (Fig. 2b).

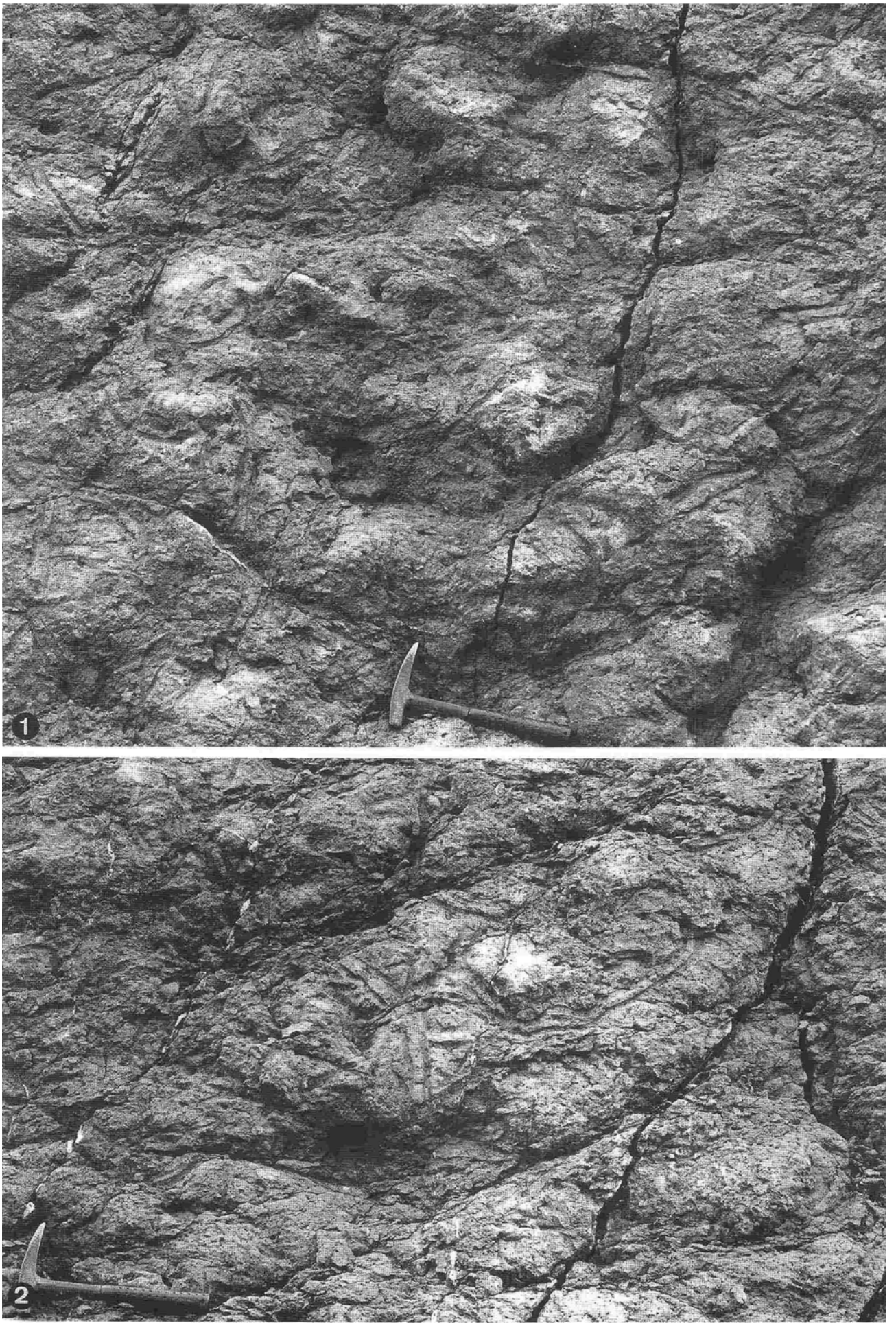
Cololites of long-necked plesiosaurs (plesiosauroids) from the Upper Cretaceous of North America consist of stomach stones and gravel (WILLISTON 1904, 1906), only one cololite yielding remnants of the last meal: fishes, *Pterodactylus* bones and ammonites (BROWN 1904). Ingestion of sediment is remarkable, but evidence for infaunal prey is lacking.

Functional morphology of pliosaurs (short-necked plesiosaurs) suggests that they were pelagic hunters (MASSARE 1987, 1988). Cololites show hooklets of pelagic cephalopods, bones of fishes and reptiles as well as great amounts of sediment (ANDREWS 1910, 1911; ZHURAVLEV 1943) indicating these animals also took up bottom sediment. Infaunal crustaceans found in one cololite (ZHURAVLEV 1943) may have been ingested with the sediment (see Fig. 3).

Regurgitalites studied from shallow marine deposits of Middle Jurassic and Upper Cretaceous age (WETZEL 1952, 1960, 1964; HORSTMANN & MAIER 1957) are attributed to marine reptiles. They contain both remnants of pelagic and epi- and endobenthic animals. Skeletons in the regurgitalites are frequently broken but not crushed by teeth, as might be expected in the case of durophagan predators. Most likely candidates that produced these regurgitalites are long-necked plesiosaurs with grasping teeth, which were able to sieve but not to crush shelly food. When swimming at the surface in shallow water - thanks to their long necks

Plate 24 Lebensspuren made by marine reptiles and their prey (MiddleJurassic: Liesberg, Switzerland)

Dense web of horizontal spreiten burrows of *Rhizocorallium irregulare* in the uppermost of the "Macrocephalus Beds". The traces never cross at even level, but always below and above each other. These endichnial feeding burrows are made by crustaceans, which, presumably, were prey animals of the large marine vertebrates. The large gutters discussed in this paper were apparently excavated at the sediment surface when the large vertebrates preyed on these crustaceans and other endofauna. Length of hammer 32 cm.


1
2

comparable to today's swans - they were able to feed both in the water column and on the sediment floor (see Fig. 3).

3.1 Crustaceen und Pelecypoden

Welchen Beutetieren mögen nun die Rinnen-Erzeuger nachgestellt haben? Es ist dabei an die Endofauna zu denken, welche das dichte Geflecht von *Rhizocorallium irregulare* und anderen Spuren in der obersten Sedimentschicht erzeugt haben, also in erster Linie an Crustaceen, aber wahrscheinlich auch Würmer. Ähnlich wie die Grauwale im Rezenten müßten die entsprechenden Räuber des Jurameeres in der Lage gewesen sein, die Unmengen von Sediment von den vorhandenen Beutetieren in ihrem Maul zu trennen und damit die verwertbare Nahrung zu konzentrieren. Es ist anzunehmen, daß dies nicht vollständig gelang, so daß stets ein gewisser Anteil Sediment mit der Beute in den Verdauungstrakt des Räubers gelangte.

Weitere denkbare Beutetiere sind die zahlreichen endobenthonischen Pelecypoden. Allerdings wurden keine Nahrungsreste in Form von Ansammlungen disartikulierter oder zerbrochener Muschelklappen neben den Rinnen wie bei den Walrossen gefunden. Sollten die Räuber Muscheln gefressen haben, dann muß man wohl davon ausgehen, daß hier auch die Schalen wenigstens vorübergehend in den Verdauungstrakt aufgenommen worden waren, um dann später von Zeit zu Zeit konzentriert als Speiballen abgegeben zu werden.

Wegen der beträchtlichen Breite der beschriebenen Freßspuren kommen zur Jurazeit nur größere Wirbeltiere wie Fische und marine Reptilien als Urheber der Rinnen in Betracht.

3.2 Große Fische

Leedsichthys problematicus aus dem Lower Oxford Clay (Callovien) von England, der mit weit über 20 m Körperlänge wohl längste bekannte Fisch der Erdgeschichte, dürfte als Erzeuger von Freßspuren auf dem Meeresboden kaum in Frage kommen, da sein Kiemenbau ihn als Planktonfresser ausweist (MARTILL 1986a, 1988).

Eher ist an durophage Fische mit Pflasterzahngebiß zu denken. Sie besaßen geeignete Kauwerkzeuge zum Zerkleinern einer mutmaßlich hartschaligen Nahrung (grabende Muscheln und Seeigel) und von Crustaceen, wie etwa die Haie der nahe verwandten Gattungen *Asteracanthus* (siehe PEYER 1946) und *Heterodontus*. Aufgrund von Kieferfragmenten (PEYER 1946) kann man bei *Asteracanthus* auf eine Schnauzenbreite von wenigstens 20 cm schließen.

Gut erhaltene Kieferreste von *Asteracanthus* wurden aus dem Oxford Clay (Mittel-Callovien bis unterstes Oxfordien) Englands von SMITH WOODWARD (1888) beschrieben, einzelne Zähne auch aus dem Callovien der Fränkischen Alb (HELLER 1955) und ein großer Flossenstachel aus dem Ober-Callovien von Kandern/Schwarzwald, 40 km NE Liesberg (SCHATZ 1973a). Aus dem Dogger des Schweizer Juragebirges sind *Asteracanthus*-Funde bisher nicht beschrieben worden aber aus dem Bathonien und Ober-Callovien durch Privatsammlungen belegt, nicht dagegen aus dem Unter-Callovien (persönliche Mitteilung R. Kindlimann, Aathal-Seegräben; P. Borer, Laufen). Obwohl *Asteracanthus* in den "Macrocephalus-Schichten" des Juragebirges bisher nicht nachgewiesen wurde, kann bei seiner bekannten stratigraphischen Verbreitung als sicher gelten, daß er damals auch hier gelebt und Lebensspuren am Meeresgrund hinterlassen hat.

Über die Nahrung und Lebensweise von *Asteracanthus* ist kaum etwas bekannt. Der rezent etwa 1,2 m lange Pflasterzahnhai *Heterodontus portusjacksoni* der australischen Meere ernährt sich von epibenthischen Echinodermen, Mollusken, Crustaceen und Knochenfischen vor allem im Hartbodenbereich des Riffes (persönliche Mitteilung M. McGrouther, Sydney). Er legt aber auch im Sand verborgene Beutetiere frei, indem er Wasser und Sand durch die Kiemen pumpt (MICHAEL 1993:38). Die resultierenden Oberflächenspuren sind nicht beschrieben. Die Gattung *Heterodontus* ist seit der Jurazeit fossil nachgewiesen und durch unveröffentlichte Zahnfunde auch aus dem Dogger des Schweizer Juragebirges belegt (persönliche Mitteilung R. Kindlimann, Aathal-Seegräben).

Außerdem waren zur Jurazeit durophage Ganoidfische wie der großwüchsige *Lepidotus* und die wesentlich kleineren Pycnodonten verbreitet. Die im Malm von Solnhofen (Bayern) gefundenen vollständigen, mehr als 1,7 m langen Exemplare von *Lepidotus* hätten die erforderliche Schnauzenbreite für die Erzeugung der schmaleren in Liesberg angetroffenen Spuren. Schuppen von *Lepidotus* wurden auch im Dogger des Schweizer Juragebirges wiederholt gefunden (persönliche Mitteilung T. Bürgin, St. Gallen).

Über die vermutlich hartschalige Nahrung und die Nahrungsaufnahme von *Lepidotus* und den Pycnodonten gibt es aber keine gesicherten Vorstellungen. Fossile Mageninhalte sind von ihnen genau so wenig bekannt wie von *Asteracanthus*. Vor allem gibt es bisher keinerlei Hinweise darauf, daß Pflasterzahn-Haie und/oder Pflasterzahn-Knochenfische bei der Nahrungssuche mit der Schnauze das Sediment "durchpflügten" und so die rinnenförmigen Spuren erzeugt haben könnten.

3.3 Meereskrokodile

Auch Meereskrokodile kommen als potentielle Erzeuger von Furchen am Meeresboden in Betracht. Aus dem Callovien sind sie durch BUFFETAUT & THIERRY (1977) von Burgund, durch WENZ (1970) aus Calvados und durch KUHN-SCHNYDER (1960) aus der Ardèche belegt. Zwei Wirbel eines nicht näher bestimmten Meereskrokodils wurden auch im Callovien (Dalle Nacrée) von Liesbergmüli durch P. Borer (Laufen) geborgen (verwahrt im "Museum Laufental", Laufen).

Jurassische Meereskrokodile gelten als opportunistische Räuber auf Fische und Cephalopoden. Der einzige Fund eines Inhaltes des Verdauungstraktes ("Cololites" *sensu* HUNT et al. 1994) stammt von *Metriorhynchus* und besteht neben Magensteinen fast ausschließlich aus den Fanghaken dibranchiater Cephalopoden (MARTILL 1986).

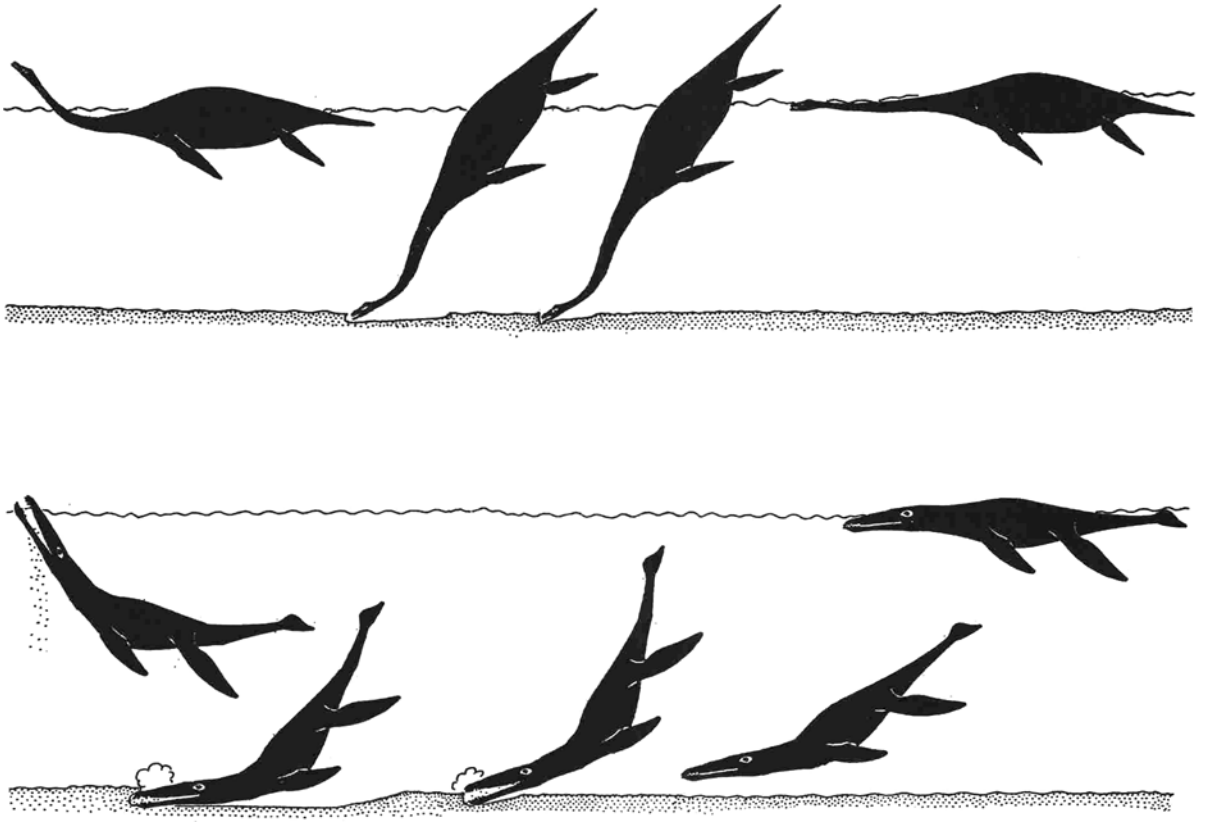


Fig. 3. Hypothetical mode of formation of the gutter-like feeding traces as exemplified by plesiosaurs s.l.:

a) upper sequence of images, from right to left:
Trace formation on the sediment surface of the sea floor by a long-necked plesiosaur (example: *Muraenosaurus*).
The traces are produced by the snout when the animal fed on the ground while swimming at the surface.

* reptile swimming at the surface
* beginning of feeding process, penetration into uppermost sediment layer while swimming produces gutter-like feeding trace
* advanced stage of gutter formation
* swallowing process at surface

b) lower sequence of images, from right to left:
Trace formation on the sea floor by short-necked plesiosaur of Pliosaurus type (example: *Liopleurodon*).
The gutter traces are drawn when diving slightly above the sediment surface.

* reptile swimming at the water surface
* diving slightly above the sea floor
* gutter formation when beginning uptake of food and sediment at the sea floor
* advanced stage of gutter formation
* surfacing and swallowing of sediment

The images illustrate two theoretical possibilities of gutter formation. But they do not prove that the gutters may only be formed by plesiosaurs or that the traces under discussion have actually been formed by those animals. Other large marine vertebrates should also be capable of producing comparable gutter traces of equal size by similar techniques of food and sediment uptake.

Ohne Endobenthos-Komponenten in zukünftigen Cololit-Funden muß offen bleiben, ob Meereskrokodile als Erzeuger von Freßspuren am Meeresboden in Frage kommen.

3.4 Ichthyosaurier

Cololite liassischer Ichthyosaurier bestehen vor allem aus einer Masse von Fanghäkchen dibranchiater Cephalopoden, die wohl als Speiballen wieder ausgewürgt werden sollten. Zudem fanden sich bei *Stenopterygius* Schuppen der Fische *Dapedius* und *Pachycormus*, Aptychen und gelegentlich auch Belemniten (ABEL 1935:305) sowie Reste planktonfressender Schwarmfische und pelagischer Raubfische (KELLER 1976). Aufschlußreiche Funde aus dem Dogger liegen nicht vor. Nach den vorliegenden Befunden jagten die jurassischen Ichthyosaurier als behende Räuber eher in der Wassersäule als am Boden, jedenfalls nicht auf benthische Invertebraten. Gegen Endobenthos als Nahrung der jurassischen Ichthyosaurier spricht auch deren Bezahnung (siehe MASSARE 1987) und Körperbau (MASSARE 1988), die eher an die Jagd auf größere, schnellschwimmende, pelagische Beutetiere zugeschnitten sind.

Durophage Ichthyosaurier (*Omphalosaurus* und *Phalarodon*) sind aus der Mitteltrias des Alpenraums bekannt (TICHY 1995, BRINKMANN 1997) und der durophage *Tholodus* aus dem Unteren Germanischen Muschelkalk (PEYER 1939,

TICHY 1995). *Omphalosaurus nettarhynchus* aus der nordamerikanischen Untertrias besaß außer einem durophagem Gebiß eine spatulate Schnauze, welche als Anpassung an das Graben am Meeresboden gedeutet wird (siehe MAZIN & BUCHER 1987). Dieser Fischsaurier dürfte in der Lage gewesen sein, Freßspuren am flachen Meeresboden zu erzeugen, wie sie im Callovien von Liesberg beobachtet werden. Ichthyosaurier mit durophagem Gebiß und solche mit spatulater Schnauze sind aber aus der Jurazeit bisher nicht bekannt.

Bereits BRONN (1844:399) erwähnte bei vier Ichthyosauriern aus dem Posidonienschiefer (Toarcien) von Bad Boll zwischen den Rippen liegende "Koprolithen-Massen". Bei einem dieser Tiere fand er eine "dunkle sandige Masse zwischen den Rippen des Tieres bestehend aus Hirsen-großen, rauchgrauen Sandkörnchen mit einem sehr harten Zement...", die als Sedimentanteil in der Füllung des Verdauungstraktes zu deuten ist. Auch POLLARD (1968) fand im Mageninhalt eines nicht näher bestimmten Ichthyosauriers aus dem unteren Lias von Südengland neben tierischen Resten (Fanghaken von dibranchiaten Cephalopoden) zahlreiche Quarzkörner mit einem Durchmesser von 0,25-1,4 mm, welche mit der Nahrung aufgenommen worden waren. Im Jura-Museum Willibaldsburg von Eichstätt wird derzeit ein Ichthyosaurier aus dem Untertithon der Fränkischen Alb präpariert, bei dem gleichfalls der Inhalt des Verdauungstraktes erhalten ist. Nach den bisherigen Befunden besteht letzterer aus einem Gemenge von Grobsand bis Feinkies mit zum Teil scharfkantigen Quarz- und Feldspatkomponenten sowie zahlreichen Fanghäkchen von Cephalopoden (persönliche Mitteilung G. Viohl, Eichstätt).

Also nahmen wohl selbst die an pelagische Beute angepaßten Ichthyosaurier gelegentlich Bodensediment auf, sei es unbeabsichtigt bei der Ausbeutung einer noch unbekannten Nahrungsquelle oder um die Verdauungsprozesse zu unterstützen. Diese Ichthyosaurier wären wohl in der Lage gewesen, mit ihrer Schnauze Rinnen am Meeresboden zu erzeugen. Jedoch läuft die Schnauze der jurassischen Ichthyosaurier recht spitz aus und kommt deshalb von der Form her für die Erzeugung der breiteren Rinnen kaum in Frage. Sie könnte aber für die kleine Höhlung am Ende verschiedener der schmaleren Rinnen verantwortlich sein.

3.5 Plesiosaurier (Plesiosauroiden und Pliosaurier)

Man nimmt heute an, daß sowohl die langhalsigen Plesiosauroiden als auch die kurzhalsigen Pliosaurier an der Wasseroberfläche und in der Wassersäule jagend ihre Beute (z.B. Fische und Cephalopoden) gefangen haben (MASSARE 1987, 1988). Jedoch dürften vor allem die langhalsigen Plesiosauroidea ihre Nahrung zusätzlich auch auf dem flachen Meeresgrund gesucht haben, wie das heute etwa die Schwäne beim Gründeln tun (ANDREWS 1910:xvii). Diese These wird durch Ergebnisse späterer Untersuchungen von NEWMAN & TARLO (1967) über Skelettbau und Muskulatur der Plesiosauroiden gestützt, welche gleichfalls für eine gründelnde Lebensweise dieser langhalsigen Formen - im Gegensatz zu den kurzhalsigen Pliosauriden - sprechen.

3.5.1 Plesiosauroiden (langhalsige Plesiosaurier)

Große jurassische Plesiosauroiden mit Reusengebiß vom Habitus des *Tricleidus, Muraenosaurus* oder *Cryptoclidus* (siehe BROWN 1981), welche aus dem Lower Oxford Clay von England bekannt wurden, kämen als Rinnenerzeuger durchaus in Frage. Ihre Schnauzenbreite von 10 und mehr cm würde der Breite der schmaleren in Liesberg angetroffenen Rinnen in etwa entsprechen. Da sie jedoch keine spitze Schnauze besaßen, hätten sie nur Rinnen ohne die häufig beobachtete Höhlung am Ende erzeugen können. Tatsächlich wurde in Beinwil (13 km WSW Liesberg) in den "Macrocephalus-Schichten" ein Skelettrest eines nicht näher bestimmten Plesiosauroiden von P. Borer (Laufen) geborgen (verwahrt im "Museum Laufental", Laufen). Ein weiterer, vollständigerer Fund eines Plesiosauroiden aus dem Callovien der Region wurde von Kandern am Schwarzwaldrand (40 km NE Liesberg) bekannt (SCHATZ 1973b).

Hinweise auf die Beutetiere der Plesiosauroiden liefern seltene Funde von Cololiten. Plesiosaurier aus der oberkretazischen Niobrara-Formation (South Dakota) zeigen kieselige Magensteine in großer Zahl (WILLISTON 1904, 1906) von Walnußgröße bis etwa 12 cm Durchmesser. In einem Fall nahmen sie ein Volumen von einem halben Scheffel (ca. 18 l) ein. Exemplar Nr. 5803 des American Museum enthält Reste des letzten Mahles: Fischwirbel und Fischgräten, zerbrochene *Pterodactylus*-Knochen und sieben mehr oder weniger zerbrochene Ammoniten der Gattung *Scaphites* (BROWN 1904).

Dieser Fund zeigt, daß Plesiosaurier neben Wirbeltieren auch Invertebraten fraßen, die wegen fehlender Brechzähne zunächst nur verschluckt und dann erst mit Hilfe der Magensteine zerkleinert wurden (BROWN 1904). Daneben wurden beträchtliche Sedimentmengen aufgenommen. Leider sind wir über die Nahrung und eventuelle Sedimentaufnahme bei jurassischen Plesiosauroiden in Ermangelung von Cololiten (außer gelegentlichen Magensteinen) bislang schlecht informiert.

3.5.2 Pliosaurier (kurzhalsige Plesiosaurier)

In wieweit kommen aber auch die kurzhalsigen Pliosaurier als Erzeuger der in Liesberg beobachteten Spuren in Frage? Reste von Pliosauriern sind im Callovien der näheren und weiteren Umgebung von Liesberg bekannt. So ist der Zahnfund von *Liopleurodon ferox*, dem größten Vertreter dieser Gruppe (ursprünglich beschrieben als *Ischyrodon meriani* H. v. MEYER, 1856; neu bestimmt durch PERSSON 1963) aus dem Callovien im Fricktal (50 km ENE Liesberg) belegt. Zudem wurde das Skelett eines *Liopleurodon ferox* bei Balingen auf der Schwäbischen Alb aus Schichten von Callovien-Alter geborgen (siehe v. HUENE 1934).

Große Pliosauriden - wie etwa *Liopleurodon* - kommen wegen der beträchtlichen Breite ihres Schädels für die

Bildung vor allem der breiteren Rinnen in Betracht. Nach NEWMAN & TARLO (1967) erreicht ein 12 m langes Exemplar eines *Liopleurodon ferox* eine Schädelbreite von rund 1,2 m bei einer Schnauzenbreite von etwa 0,4 m. *Liopleurodon* ist damit das einzige aus dem Dogger bekannte marine Reptil mit einer den breitesten Rinnen entsprechenden Schnauzenbreite. Jedoch sprechen auch hier die Gebiß-Ausbildung (MASSARE 1987) und Körperform (MASSARE 1988) eher für einen opportunistischen Großräuber des offenen Meeres (siehe NEWMAN & TARLO 1967). Außerdem war der kurze Hals zum Gründeln ungeeignet.

Zahlreiche Cephalopoden-Fanghaken im Mageninhalt eines Pliosauriers (*Peloneustes*) aus dem unteren Oxford Clay (Callovien) von England (siehe ANDREWS 1910, 1911) sprechen in der Tat für Jagd auf pelagische Tintenfische. Jedoch zeigen auch hier große Mengen von Sand und Steinen in demselbem Mageninhalt, daß sich dieser Pliosaurier gelegentlich Bodensediment einverleibte. Dies bietet einen Ansatzpunkt für die Erklärung der Rinnenerzeugung: Pliosaurier hätten wie Plesiosauroiden Bodensediment (und Steine) mit dem Maul aufgenommen, vielleicht um darin enthaltene Bodenfauna zu fressen, vielleicht aber auch nur, um Nahrungsaufbereitung und Verdauung zu unterstützen. Damit ergibt sich die Möglichkeit, daß die breiteren der beobachteten Rinnen von Pliosauriern bei der Nahrungs- und Sedimentaufnahme auf dem Meeresboden erzeugt worden sein könnten.

In einer sehr gründlichen Analyse beschreibt ZHURAVLEV (1943) die Rückstände aus dem Verdauungstrakt eines großen, nicht näher bestimmten Pliosauriers, der im oberjurassischen Brennschiefer des Gebietes von Saratov (Rußland) gefunden wurde. Dieser Cololit gibt weitergehende Auskunft über die Speisekarte dieser Tiere: Auf der Gaumenseite des Schädels lagen Bruchstücke von Rippen großer Reptilien. Im Magenbereich fanden sich Rippen und andere Skelettreste in mehr oder weniger natürlichem Verband. Sie stammen von einem großen Knochenfisch, welcher vollständig verschluckt worden war. Zahlreiche Armhäkchen, welche örtlich Ansammlungen bilden (S. 299), deuten auf Tintenfische. Zwischen den Häkchen lag Feinkies (Korngröße 3-4 mm) aber keine großen Gastrolithen, wie sie von anderen kurzhalsigen Plesiosauriern bekannt sind (S. 300). Im hinteren Rumpfbereich fanden sich Reste palinurer Krebse der Gattung *Glyphea*. Hier wie auch im vorderen Bereich des Pubis sind Schalenklappen des Ostrakoden *Cypridina* extrem häufig (S.299).

Alle im Verdauungstrakt erhaltenen Nahrungsrückstände zeigen, daß der Pliosaurier von Saratov hauptsächlich nektonische Cephalopoden und Vertebraten jagte. Die beobachteten Krebse (*Glyphea)* wurden von ZHURAVLEV als Aasfresser gedeutet, welche von der Saurierleiche auf dem Meeresboden angezogen wurden. Jedoch ist *Glyphea* im Mesozoikum als Erzeuger von *Thalassinoides*-Bauten bekannt (BROMLEY 1990:142) und deshalb wohl von dem Pliosaurier beabsichtigt oder auch unbeabsichtigt mit dem Sediment in den Verdauungstrakt aufgenommen worden?

Plesiosaurier als mögliche Spurenerzeuger am Meeresboden sind in Fig. 3 dargestellt.

3.6 Speiballen von Meeresreptilien als Hinweis auf endobenthonische Beutetiere

"Speiballen" oder "Gewölle" ("Regurgitalites" *sensu* HUNT et al. 1994), die marinen Reptilien nicht näher bekannter Zuordnung zugeschrieben werden, wurden aus dem Dogger von Bielefeld in Norddeutschland bekannt (WETZEL 1952; HORSTMANN & MAIER 1957; WETZEL 1964). Diese faust- bis kindskopfgroßen Ballen enthalten reichlich gut erhaltene Ammonitenschalentrümmer (meist juvenile Formen), Belemniten, Cephalopoden-Fanghaken, Echinodermen, Scaphopoden, Schnecken, Crustaceen-Reste sowie eine diverse Muschelfauna (mit erhaltenem Periostrakum!), in der neben epibenthischen vor allem endobenthische Formen (*Nucula* dominant!) vertreten sind. Die Muschelklappen sind oftmals nicht zertrümmert. Weitere Bestandteile der Speiballen sind gelegentliche Saurierzähne, planktonische Fossilien, Holz- und Algenreste sowie ein erstaunlich hoher Gehalt an mikroskopischen Resten von Landpflanzen. Brachiopoden und benthische Foraminiferen sind selten. Auffallenderweise fehlen klastische Bestandteile.

Dieses Spektrum ist so zu deuten, daß ein an der Meeresoberfläche schwimmendes räuberisches Reptil zeitweilig vom flachen Meeresboden Nahrung aufnahm, ohne sie zu zerkauen (HORSTMANN & MAIER 1957 und WETZEL 1952). Als Erzeuger der Speiballen kämen also hier durchaus die langhalsigen Plesiosauroiden in Frage. Deren Skelettbau läßt nach NEWMAN & TARLO (1967) darauf schließen, daß sie sich als Oberflächenschwimmer gründelnd ernährten.

Vergleichbare Regurgitalite aus der Oberkreide von Chile (WETZEL 1960) enthalten grabende Muscheln, Scaphopoden, Ammoniten, Belemnitenreste und Pflanzenblätter. Auch hier werden gründelnde Plesiosauroiden in Betracht gezogen.

Bei einem angeblichen "fossilen Mageninhalt" (FRENTZEN 1936) im Pliensbachien der Schwäbischen Alb scheint es sich ebenfalls um einen Speiballen zu handeln, da zugehörige Skelettreste nicht erhalten sind. Sein Fossilinhalt besteht aus Brachiopoden, juvenilen Ammoniten, Belemniten und Muscheln, und zwar überwiegend aus grabenden Formen (*Nucula, Leda;* seltener auch *Lucina*). Die Schalen sind im Gegensatz zu den obengenannten Funden größtenteils zertrümmert, aber diagenetisch wenig verändert. Ein unbekanntes Wirbeltier (Fisch oder Reptil) dürfte die Schalentiere in der Nähe des Meeresbodens und im Sediment erbeutet haben. Die endobenthischen Muscheln wurden dabei aus dem flachen Sediment ausgegraben und mit einem Knackgebiß (Pflasterzähne?) zerbrochen. Die unverdaulichen Reste wurden dann als Speiballen ausgewürgt.

In allen genannten Fällen sind in der Speisekarte neben Nektonten auch Epi- und Endobenthonten enthalten. Sichere Aussagen über die systematische Stellung der Räuber und über die Art der Spuren, die sie beim Ausgraben der Beute an der Sedimentoberfläche hinterlassen haben, sind kaum möglich. Immerhin kommen von den bekannten Reptilien jurassische und kreidezeitliche Plesiosaurier

s.l. mit Reusengebiß als Urheber von Speiballen aus wenig zerbrochenen Schalen in Frage. Der Speiballen aus dem Lias dagegen dürfte von einem Raubtier mit Knackgebiß, also möglicherweise einem Pflasterzahn-Hai oder *Lepidotus* erzeugt worden sein. Da in beiden Fällen Schalenreste von Endobenthos angetroffen wurden, müssen die Räuber Spuren ihres Beuteganges auch im Bodensediment zurückgelassen haben. Im Callovien von Liesberg sind bisher keinerlei Speiballen gefunden worden.

4 MERKMALE DER RINNENERZEUGER VON LIESBERG
CHARACTERISTICS OF THE TRACE MAKERS OF LIESBERG

The lack of swimming traces left by extremities - touching the sea floor during the excavation process - would point to long-necked animals. But also short-necked animals such as fishes and ichthyosaurs cannot be ruled out. Jaws with grasping teeth as found in Jurassic plesiosauroids would be an advantage for the predators when sieving off the sediment and maneuvering the prey to the gullet without crushing its skeleton.

Most diagnostic is the width of the gutters because it reflects the width of the trace maker's snout. This argument is especially valid for the larger (40 cm and exceptionally 60 cm wide) traces (Pl. 21/1). In the Middle Jurassic only adults of the pliosaur *Liopleurodon ferox* had a sufficiently wide snout to match these gutters (see Pl. 20).

Narrower gutters could have been produced by plesiosauroids and smaller pliosaurs. Gutters less than 15 cm wide match best the pointed snouts of ichthyosaurs. Also, the deep cavity at the end of some of the gutters could be formed more easily by ichthyosaurs. The snouts of most plesiosauroids were too blunt. Narrow gutters could also have been formed by juveniles of above groups.

Welche Hinweise auf den Körperbau der Spurenverursacher gibt der Geländebefund der Spuren in Liesberg? Für lange Hälse dürfte die Beobachtung sprechen, daß die Extremitäten bei dem angenommenen Fressen am Meeresgrunde keine Schwimmspuren hinterlassen haben. Ein langer Hals war beim Gründeln zweifellos nützlich. Trotzdem kommen grundsätzlich auch Tiere ohne langen Hals in Frage, zum Beispiel Fische oder Ichthyosaurier. In jedem Fall wäre ein Reusengebiß, wie es bei typischen Plesiosauroiden auftritt, beim Abseihen des Sediments bei gleichzeitigem Festhalten der Beute von Vorteil gewesen.

Für den Steckbrief liefert die Breite der Rinnen das wichtigste Indiz, denn sie gibt Hinweis auf die Breite der Schnauze der Urheber. Das gilt besonders bei den größten Spuren, die in Liesberg 40 cm und ausnahmsweise auch 60 cm Breite erreichen (Taf. 21/1). Zur fraglichen Zeit hatten nur mehr als 12 m lange Exemplare des Pliosauriers *Liopleurodon ferox* eine hinreichend breite Schnauze (siehe Taf. 20). Diese Art ist im Callovien des Fricktals (50 km ENE Liesberg) durch einen Zahnfund nachgewiesen (PERSSON 1963).

Schmalere Rinnenspuren könnten von kleineren Pliosauriern und Plesiosauroiden mit schmaleren Schnauzen stammen. Rinnenspuren von weniger als 15 cm Breite passen dagegen am besten auf die schmalen und spitzen Schnauzen der Ichthyosaurier. Auch die höhlenartige Vertiefung am Ende mancher Rinnen könnte so am einfachsten erklärt werden, denn die Schnauzen der meisten Plesiosauroiden sind hierfür zu stumpf. Andererseits könnten die schmaleren Rinnen auch von Jungtieren derselben Art erzeugt worden sind.

5 VERGLEICH MIT ÄHNLICHGROSSEN FOSSILEN LEBENSSPUREN
COMPARISON WITH OTHER TRACE FOSSILS OF SIMILAR SIZE

Megapermichnus aliabadensis (Permian, Iran) a tube-like endichnian trace fossil of comparable size shows thickening (possible living chambers) and bifurcations (JENNY & JENNY-DESHUSSES 1978). Hence, it must be interpreted as an endichnial living burrow, and is not comparable to the epichnian gutters of Liesberg.

Hitherto undescribed sigmoidal epichnial grooves from Lower Devonian limestones of Prague (Czech Republic) are considerably smaller (20 to 35 cm long by 3 to 5 cm wide, and less than 3 cm deep). They may be feeding traces made by jawless fishes or early jawed fishes feeding on the muddy sea floor in a similar way as the trace makers at Liesberg.

Megaplanolites ibericus from the Oxfordian of Spain (CALVO et al. 1987) are preserved as hypichnial ridges very similar in size and shape to the gutter traces from Liesberg. Their origin may have been the same - feeding by major vertebrates in the upper sediment layer - but the preservation of the traces was different.

5.1 *Megapermichnus aliabadensis* aus dem Perm des Elburs-Gebirges (Iran)

Megapermichnus aliabadensis (JENNY & JENNY-DESHUSSES 1978) bildet positive Hypo-Reliefs auf der Unterseite von vier schwarzen biodetritischen Kalkbänken. Die aus dem unterlagernden Mergel ausgewitterten Spuren haben die Form von etwa halbkreisförmig gebogenen bis unregelmäßig gewundenen, bis zu mehreren Metern langen Zylindern mit einem mittlerem Durchmesser von 30 cm und bis zu mehreren Metern Länge. An einem Ende laufen sie aus der überlagernden Kalkbank in den darunter liegenden Mergel und am anderen Ende wieder ebenso graduell in die Kalkbank zurück, ohne sich je von ihr zu trennen. Kalkbank und Spurenfüllung sind petrographisch identisch. Im Gegensatz zu den Liesberger Rinnen treten Y-förmige Gabelungen und örtliche als Wohnkammen gedeutete Verdickungen auf.

Die Gabelungen und Verdickungen und die damit verbundene Deutung von *Megapermichnus* als Wohntunnel durch JENNY & DESHUSSES (1978) schließen trotz ähnlicher Größe und Form einen direkten Vergleich mit den rinnenförmigen Freßspuren von Liesberg aus.

5.2 Freßspuren am frühdevonischen Meeresboden von Prag

Im W von Prag-Hlubočepy sind im verlassenen "Vysoká-Steinbruch" die 40 m mächtigen, mikritischen Třebotov-Kalke des Unterdevons aufgeschlossen (siehe CHLUPÁČ 1993). Die dort großflächig freigelegten, steil einfallenden Schichtoberseiten zeigen rinnenförmige Lebensspuren, die - obwohl wesentlich kleiner - den Spuren von Liesberg sehr ähnlich sehen: Beide Spuren sind exogener Natur und liegen als negatives Epi-Relief (SEILACHER 1953) oder "epichniale Rinnen" (MARTINSSON 1970) vor. Ihr Umriß ist meist sigmoidal.

Die Spuren von Prag erreichen Längen von nur 20 - 35 cm bei 3-5 cm Breite. Die Rinnentiefe übersteigt kaum 3 cm (geschätzt). Sie sind damit wesentlich kleiner als die Spuren von Liesberg. Es überwiegt der sigmoidale Spurentyp mit gradueller Eintiefung an beiden Enden (etwa vergleichbar den auf Taf. 21 wiedergegebenen Spuren von Liesberg). Wie in Liesberg sind die Spuren auf den meisten Schichtflächen nicht gleichsinnig ausgerichtet, obwohl stellenweise eine gewisse Einsteuerung festgestellt wurde. Ueberschneidungen der Spuren wurden nicht beobachtet. Sie liegen ziemlich dicht beieinander (meist weniger als 0,5 m) und sind recht gleichmäßig über die gesamte Schichtfläche verteilt.

Die im Umriß und Relief sehr ähnliche Ausbildung der Spuren von Liesberg und Prag läßt daran denken, daß beide von Tieren bei der Nahrungsaufnahme an der Oberfläche des kalkigen Meeresbodens auf gleiche Weise mit der Schnauze gegraben wurden. Nach ihrer Bildung wurden sie von einer der rhythmisch eingeschalteten sehr dünnen Mergellagen und danach wieder von Kalkschlamm eingedeckt. Aus dem Mergelschlamm bildeten sich später Mergelschiefer-Fugen, an welchen sich heute im Steinbruch die Kalkbänke ablösen.

Als Urheber solcher Spuren kommen vor allem bodenbezogene Vertebraten wie Agnathen, Panzerfische aber auch modernere Fischgruppen in Frage, die ihrer Nahrungsaufnahme im lockeren Oberflächensediment des frühdevonischen Meeresbodens nachgingen. Eine Zuordnung der Spuren zu einer bestimmten Tiergruppe ist auch hier problematisch. Die reiche Cephalopodenfauna und das Zurücktreten des Benthos sowie die gleichmäßige Bankung spricht für ein offenes, nicht zu flaches marines Ablagerungsmilieu unterhalb der Sturmwellenbasis. Eine gründelnde Lebensweise der Spurenerzeuger war wegen der zu großen Wassertiefe ausgeschlossen. Auch sind zur damaligen Zeit noch keine langhalsigen Vertebraten bekannt, die einer gründelnden Lebensweise nachgegangen sein könnten.

5.3 *Megaplanolites ibericus* aus dem Oxfordien von Teruel (Spanien)

In der Sot de Chera-Formation des obersten Oxfordiens von Teruel wurden von CALVO et al. (1987) bei der Lokalität Bueña in einer flachmarinen Abfolge von stark bioturbierten, dünnen, mergeligen Kalkbänken rinnenförmige Spuren beobachtet. Sie treten auf der Unterseite der Bänke als positive Hypo-Reliefs ("hypichniale Wülste") in Erscheinung. Nur eine einzige Spur ist wie in Liesberg als negatives Epi-Relief ("epichniale Rinne") erhalten. Im übrigen gilt Ähnliches: mangelnde Ausrichtung, fehlende Durchkreuzung, keine Gabelung. Die Spuren von Bueña (*Megaplanolites ibericus*) erreichen eine Breite von 20-30 cm und maximale Längen von 9-10 m und sind zumeist gerade, verschiedentlich auch gewunden, wobei sich mitunter Spiralen und Kreise von 1,5 - 2 m Durchmesser bilden. Sie sind in die unterlagernden Mergel bis zu 10 cm eingetieft und streichen an beiden Enden graduell an der Schichtoberseite aus.

Die Autoren interpretieren die Rinnen als Kriech- oder Weidespuren, die nicht an der Sedimentoberfläche (exogen) sondern eher im Sediment (endogen) enstanden seien. Als Urheber werden größere Vertebraten und große, grabende Seeigel ausgeschlossen, große Arthropoden oder riesige Würmer dagegen für möglich gehalten. Der Vergleich mit Liesberg legt indessen nahe, daß die Spuren hier wie dort während eines Sedimentationsumschlages als Rinnen eingetieft wurden.

Wenn die obere Kalkschlammlage dünn genug war, konnte sich die Rinne bis in die nächst untere Lage eintiefen. Infolge des durch die Mergelfuge dokumentierten kurzfristigen Sedimentationsumschlags konnten die Spuren als Hypo- oder Epirelief herauswittern. Beide Spuren besitzen vergleichbare Anordnung, Dimension und Umriß. Nur die Erhaltungsweise ist verschieden.

Der Bildungsmechanismus dürfte damit für beide Erhaltungsweisen derselbe gewesen sein: Aufnahme von Nahrung aus der obersten Sedimentschicht am Meeresboden und/oder Sedimentaufnahme in den Verdauungstrakt durch große, dicht über dem Meeresboden schwimmende Wirbeltiere - am ehesten wohl auch hier durch Meersaurier oder Fische.

Wenn diese Neuinterpretation zutrifft, könnten die Rinnen von Liesberg und Bueña zum selben Ichnogenus *Megaplanolites* gestellt werden, auch wenn die Erzeuger nicht notwendigerwese identisch waren.

6 SCHLUSSFOLGERUNGEN: DISKUSSION UND ERGEBNISSE
CONCLUSIONS: DISCUSSION AND RESULTS

Palichnological methods are well-suited to reconstruct behavioural patterns, especially interspecific behaviour such as the predator/prey relationship. Functional morphology of skeletons and teeth studied from marine reptiles (MASSARE 1987, 1988) gives only partial evidence for prey preferences, as do the carnivore teeth of the brown bear (*Ursus arctos*) and the European badger (*Meles meles*) which both live overwhelmingly on a diet of plants and insects (BERDUCOU et al. 1983; STOCKER & LÜPS 1984).

Prey animals found in the digestive tract of fossil marine predators show definitively who was eaten by whom, and if the prey was swallowed as a whole or in pieces. Predator and prey may generally be identified, but

it remains uncertain if the predator hunted for food or fed on carrion.

Also certain trace fossils such as biting marks on bones of fossil land mammals may be attributed specifically to certain carnivores (ABEL 1935:324). But here only the biostratonomic context may reveal if the animals were hunted or eaten as carrion.

In contrast, most traces recorded on bedding planes in the sediment do not easily reveal the exact taxonomic position of predator and prey. But they may provide evidence of hunting techniques, as shown by THOMAS & FARLOW (1998) in the terrestrial environment. Traces documenting the hunting behaviour on the sea floor are discussed in this paper.

Vertebrate feeding traces on the sea floor can be expected since the appearance of the jawless fishes in the Ordovician. Their food was probably organic detritus and minor invertebrates. Subsequently, predators were jawed fishes, amphibians, reptiles and finally mammals. Behavourial patterns and traces remained essentially the same through time, with minor changes due to evolution.

The present study demonstrates the bioturbating effect of vertebrates on the sea floor. Few traces of this kind are known from the fossil record, because only rarely are outcrops of bedding planes large enough to show the traces in their mutual relationship. The occurrence of durophagan reptiles and a rich endobenthos in the Triassic may reveal tell-tale discoveries in the future.

Die Palichnologie als Wissenschaft der fossilen Lebensspuren erlaubt in besonderem Masse die Lebensweise und das Verhalten der Tiere der geologischen Vergangenheit zu rekonstruieren. Dies bedeutet, daß auch Verhaltensmuster abgebildet werden. Diese betreffen nicht nur Verhalten gegenüber ihrer physischen Umwelt sondern auch zwischenartliches Verhalten. Dazu gehört die Beziehung Räuber/Beutetier. Die Funktionsmorphologie des Skelettes (MASSARE 1988) und der Bezahnung (MASSARE 1987) verschiedener mariner Raubtiere geben wertvolle Hinweise auf Nahrungspräferenzen und die Art der Beute. Gelegentliche Funde von fossilen Magen/Darm-Inhalten hingegen zeigen, daß das Nahrungsspektrum nur teilweise dem funktionsmorphologischen Befund entspricht (diese Arbeit).

Entsprechend ist dem Raubtiergebiß heutiger Braunbären (*Ursus arctos*) kaum anzusehen, daß deren Nahrung überwiegend pflanzlich ist und aus viel Grasblättern (Graminacae), jahreszeitlich beträchtlichen Mengen von Wespen (Hymenoptera vespoidea) sowie im Herbst aus massenhaft Waldbeeren (*Vaccinum myrtillus* und *Rubus idaeus)* besteht. Großtiere werden nur untergeordnet verzehrt (BERDUCOU et al. 1983). Auch die europäischen Dachse (*Meles meles*) sind Träger eines Raubtiergebisses, fressen aber je nach Jahreszeit in großen Mengen Regenwürmer (Lumbricidae), Wespen (*Paravespula* sp.), Steinfrüchte (Zwetschgen, Pflaumen, Kirschen) und Mais sowie Wühlmäuse (Microtidae), wobei letztere aber insgesamt nur 5% des Gesamtvolumens der untersuchten Mageninhalte ausmachen (STOCKER & LÜPS 1984). So wird wahrscheinlich, daß auch bei fossilen Wirbeltieren wie den marinen Sauriern die Gebisse kaum deren vollständige Speisekarte verraten.

Reste von Beutetieren in der Leibeshöhle fossiler mariner Wirbeltiere zeigen, wer von wem gefressen wurde, und ob das Opfer als ganzes oder stückweise verschlungen wurde (siehe oben). Dabei lassen sich die Beutetiere oft eindeutig bestimmen. Fraglich bleibt hingegen, ob das Futtertier gejagt oder als Aas verschlungen wurde.

Bestimmte Spurenfossilien können ebenfalls Anhaltspunkte über die taxonomische Stellung der Räuber liefern. So lassen sich Beißspuren an den fossilen Knochen oft eindeutig bestimmten Gattungen oder Arten von Raubtieren zuordnen - zum Beispiel Freßspuren von Hyänen und anderen Raubtieren an den Knochen von Hipparionen, Paarhufern und Nashörnern aus dem Unterpliozän Griechenlands (ABEL 1935:324). Aber auch im Falle der Beißspuren kann nur der biostratonomische Kontext Aufschluß darüber geben, ob die Tiere gejagt oder als Aas gefressen wurden.

Während bei den meisten im Sediment überlieferten Spurenfunden die taxonomische Stellung von Räuber und Beute ungewiß bleibt, erlauben geeignete Spuren, die Jagdtechniken der Räuber zu studieren. Das zeigen die von THOMAS & FARLOW (1998) aus Texas beschriebenen kreidezeitlichen Dinosaurierfährten, welche die Verfolgung eines Sauropoden durch einen Theropoden mit nachfolgender Attacke dokumentieren. Spuren im Sediment des Meeresbodens, die das Jagdverhalten von marinen Vertebraten auf endobenthonische Invertebraten belegen, werden in der vorliegenden Arbeit dargestellt.

Freßspuren mariner Vertebraten am Meeresboden sind seit dem Auftreten der Agnathen im Ordovizium zu erwarten. Die Nahrung bestand neben organischem Detritus vor allem aus kleinen Invertebraten. Später traten als Beutegänger echte Fische, Amphibien, Reptilien und schließlich auch Säugetiere hinzu. Verhaltensmuster und Spuren sind dabei im Grunde stets die gleichen geblieben, auch wenn sich das Verhalten im Detail durch evolutionäres Wettrüsten auf beiden Seiten verändert hat.

Die vorliegende Arbeit versucht, am Beispiel des Callovien von Liesberg den Bioturbationseffekt von Vertebraten am Meeresboden aufzuzeigen. Die Durchsicht der Literatur ergab, daß fast identische Spuren auch im Oxfordien von Spanien auftreten. Ein Spurenvorkommen von Prag belegt ein vergleichbares Verhaltensmuster von Vertebraten bereits im Unterdevon.

Nur wenige derartige Spuren wurden bisher bekannt. Das mag daran liegen, daß entsprechende Schichtflächen nur selten so großräumig aufgeschlossen sind, daß großdimensionale Spuren in ihren gegenseitigen Beziehungen sichtbar werden. Das Auftreten durophager Reptiliengruppen und eines reichen, großwüchsigen Endobenthos zur Triaszeit läßt auf entsprechenden Schichtflächen besonders aufschlußreiche Funde erwarten.

Dank

Christian Gaillard (Lyon), Hartmut Haubold (Halle), Olivier Rieppel (Chicago) und Rupert Wild (Stuttgart)

haben eine frühe Fassung dieser Arbeit gelesen und kommentiert. Richard Bromley (Kopenhagen), Rudolf Fischer (Hannover), Martin Sander (Bonn) und Marc Weidmann (Jongny) verdanke ich wertvolle Diskussionsbeiträge im Anschluß an Vorträge. Hartmut Haubold (Halle) besuchte und diskutierte mit mir die Spuren in Liesberg. Bereitwillig Auskunft erteilten Peter Borer (Laufen), Winand Brinkmann (Zürich), Toni Bürgin (St. Gallen), René Kindlimann (Aathal-Seegräben), Peter Lüps (Bern), Mark McGrouther (Sydney), David Senn (Basel) und Günther Viohl (Eichstätt). Das Manuskript wurde kommentiert von Hans-Ruedi Bläsi und Karl Ramseyer (Bern). Adolf Seilacher (Tübingen) und Andreas Wetzel (Basel) unterzogen die Arbeit einer gründlichen Durchsicht. Susan Ellis (Bern) kontrollierte den englischen Text. Allen danke ich für Anregungen und konstruktive Kritik. Andy Werthemann (Bern) schließlich sei herzlich gedankt für die graphische Darstellung der Abb. 1 und 2, die notwendigen Fotoaufnahmen im Gelände und die Fotoarbeiten im Labor.

Literatur

ABEL, O. (1935): Vorzeitliche Lebensspuren. - 644 S., 530 Abb., Jena (Fischer)

ANDREWS, C.W. (1910, 1913): A descriptive catalogue of marine reptiles of the Oxford Clay. Based on the Leeds collection in the British Museum (Natural History), London, pt. 1, 24 + 205 S.; pt. 11, 24 + 206 S., London

BERNOULLI, D. & GYGI, R.A. (1983): Der Wechsel zwischen Ammoniten-/Schwamm- und Korallenfazies im nordwestschweizerischen Jura (Gressly 1838): zyklische Sedimentation und Karbonatplattform-Entwicklung. - Eclogae geol. Helv. **76/1**, 126-137, 15 Abb., 2 Tab., Basel

BERDUCOU, C., FALIU, L. & BARRAT, J. (1983): The food habits of the brown bear in the national park of the western Pyrenees (France) as recorded by faeces analysis. - Acta zool. fennica **174**, 153-156, 2 Abb., Helsinki

BITTERLI, P.H. (1977): Sedimentologie und Paläogeographie des oberen Doggers im zentralen und nördlichen Jura. Mit einem Beitrag zur Eisenoolithbildung. - Inauguraldissertation Universität Basel, 132 S., 51 Abb., 23 Taf., Basel

BRINKMANN, W. (1997): Die Ichthyosaurier (Reptilia) aus der Mitteltrias des Monte San Giorgio (Tessin, Schweiz) und von Besano (Lombardei, Italien) - der aktuelle Forschungsstand. - Vierteljahr.-Schr. natf. Ges. Zürich 422/2, 69-78, 10 Abb., Zürich

BROMLEY, R.G. (1990): Trace Fossils. Biology and Taphonomy. - Special Topics in Palaeontology. - 280 S., Abb. 1.1-12.16, London (Hyman)

BRONN, H. G. (1844): Ueber Ichthyosauren in den Lias-Schiefern der Gegend von Boll in Württemberg. - N. Jahrb. Mineral. Geogn. Geol. Petrefaktenkd., Jg. **1844**, 385-408, 2 Taf., Stuttgart

BROWN, B. (1904): Stomach stones and food of plesiosaurs. - Science (N.S.) **20**, No. 501, 184-185, Washington

BROWN, D.S. (1981): The English Upper Jurassic Plesiosauroidea (Reptilia) and a review of the phylogeny and classification of the Plesiosauria. - Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Geology) **35/4**, 253-347, 44 Abb., London

BUFFETAUT, E. & THIERRY, J. (1977): Les crocodiliens fossiles du Jurassique moyen et supérieur de Bourgogne. - Geobios **10**, 151-194, 4 Abb., 9 Taf., Lyon

BURKHALTER, R. (1989): Zur Geologie der Grenchenberg-Kette zwischen Obergrenchenberg und Hasenmatt (Kantone Solothurn und Bern). - Lizentiatsarbeit Geol. Inst. Universität Bern. - 241 S., 22 Abb., 2 Tab., 1 geol. Karte, Bern

CALVO, J.M., GIL, E. & MELÉNDEZ, G. (1987): *Megaplanolites ibericus* (ichnogen. et ichnosp. nov.), a new trace fossil from the Upper Jurassic (uppermost Oxfordian) of Bueña (Teruel Province, Iberian Chain, Spain). - Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. **61**, 199-204, 3 Abb., 1 Taf., Amsterdam

CHLUPÁČ, I. (1993): Geology of the Barrandian. A Field Trip Guide. - Senckenberg-Buch **69**, 1-163, 106 Abb., Frankfurt / Main (Kramer)

COOK, D.O. (1971): Depressions in shallow marine sediment made by benthic fish. - J. sediment. Petrol. **41/2**, 577-578, 2 Abb., Tulsa

FRENTZEN, K. (1936): Ein fossiler Mageninhalt aus dem Lias Delta (Amaltheen-Schichten) von Reichenbach, O. A. Aalen. - Beitr. natkd. Forsch. Südwestdtschl. **1**, 153-156, Karlsruhe

FÜRSICH, F. (1974): Ichnogenus *Rhizocorallium*. - Paläont. Z. **48/1-2**, 16-28, 1 Taf., Stuttgart

GEISTER, J. (1988): Lebensspuren von Sauriern (?) und deren Beutetieren im Callovien von Liesberg (Kanton Bern). - Schweiz. paläont. Ges., 67. Jahrversl. 1988, Tagh. 59-66, 5 Abb., Bern

HELLER, F. (1955): *Asteracanthus*- (*Strophodus*) Zähne aus dem Callovien der Frankenalb. - Geol. Bl. NO-Bayern **5**, 41-43, 1 Abb., Erlangen

HORSTMANN, G. & MAIER, D. (1957): Neue Sauriergewölle aus dem Bielefelder Dogger. - Aufschluss **8**, 17-21, 8 Abb., 1 Tab.. Heidelberg

HOWARD, J.D., MAYOU, T.V. & HEARD, R.W. (1977): Biogenic sedimentary structures formed by rays. - J. sediment. Petrol. **47**, 339-346, 5 Abb., Tulsa

HUENE, F. von (1934): Ein großer *Pliosaurus* aus dem schwäbischen Ornatenton. - Jh. Ver. vaterl. Natkd. Württemberg, **90**. Jg., 31-45, 26 Abb., Stuttgart

HUNT, A.P., CHIN, K. & LOCKLEY, M.G. (1994): The palaeobiology of vertebrate coprolites. - 221-240, 2 Abb. - In: DONOVAN, S.K. (Hrsg.): The Palaeobiology of Trace Fossils. - 221-240, 2 Abb., Baltimore (John Hopkins University Press)

JENNY, J. & JENNY-DESHUSSES, C. (1978): Sur la présence de *Megapermichnus* ichnogen. nov., nouvel ichnogenre de taille géante dans le Permien de l'Elbourz oriental (Iran). - Eclogae geol. Helv. **71/2**, 313-319, 4 Abb., Basel

KELLER, T. (1976): Magen- und Darminhalte von Ichthyosauriern des süddeutschen Posidonienschiefers. - N. Jahrb. Geol. Paläont. Mh., **1976/5**, 266-283, 11 Abb., Stuttgart

KUHN-SCHNYDER, E. (1960): Ein Schädelfragment von *Metriorhynchus* aus dem unteren Callovien von La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). - Eclogae geol. Helv. **53/2**, 793-804, 7 Abb., 2 Taf., Basel

MARTILL, D. (1986a): The world's largest fish. - Geology Today, Mar-Apr **1985/61**, 3 Abb., Oxford

MARTILL, D.M. (1986b): The diet of *Metriorhynchus*, a Mesozoic marine crocodile. - N. Jahrb. Geol. Paläont. Mh., **1986/10**, 621-625, 2 Abb., Stuttgart

-- (1988): *Leedsichthys problematicus*, a giant filter feeding teleost from the Jurassic of England and France. - N. Jahrb. Geol. Paläont. Mh., **1988/11**, 670-680, 7 Abb., Stuttgart

MARTINSSON, A. (1970): Toponomy of trace fossils. - S.323-330, 2 Abb. - In: CRIMES, T.P. & HARPER, J. G.: Trace Fossils. - Geol. Journal Spec. Iss. No. **3**, Liverpool (Seal House)

MASSARE, J. (1987): Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. - J. vertebr. Paleont. **7/2**, 121-137, 16 Abb., 1 Anhang, Norman

MASSARE, J.A. (1988): Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: implications for the method of predation. - Paleobiology **14/2**, 187-205, 7 Abb., 1 Anhang, Ithaca

MAZIN, J.-M. & BUCHER, H. (1987): *Omphalosaurus nettarhynchus*, une nouvelle espèce d'Omphalosauridé (Reptilia, Ichthyopterygia) du Spathien de la Humboldt Range (Nevada, U.S.A.). - C.R. Acad. Sci. (II), **305**, 823-828, 3 Abb., Paris

MEYER, H. von (1856): *Ischyrodon meriani* aus dem Oolith im

Frickthale. - Palaeontographica **6**, 14-18, 2 Taf., Kassel

MICHAEL, S.C. (1993): Reef Sharks & Rays of the World. A guide to their identification, behavior, and ecology. - vi + 107 S., zahlr. Abb., Monterey (Sea Challengers).

NELSON, H.C. & JOHNSON, K.R. (1987): Wale und Walrosse als Gestalter des Meeresbodens. - Spektrum der Wissenschaft, April **1987**, 68-74, 8 Abb., Heidelberg

NELSON, C.H., JOHNSON, K.R. & BARBER, J.H., jr. (1987): Gray whale and walrus feeding excavations on the Bering Shelf, Alaska. - J. sediment. Petrol. **57**, 419-430, 12 Abb., 1 Tab., Tulsa

NEWMAN, B. & TARLO, B. (1967): A giant marine reptile from Bedfordshire. - Animals **10**/2, 61-63, 4 Abb., London

PERSSON, P. O. (1963): A revision of the classification of the Plesiosauria with a synopsis of the stratigraphical and geographical distribution of the group. - Acta Univ. Lund (2) **59**, 1-60, 9 Abb., Lund

PEYER, B. (1939): Über *Tholodus schmidi* H. v. Meyer. - Palaeontographica Abt. A, 90, 1-47, 21 Abb., 2 Taf., Stuttgart

-- (1946): Die schweizerischen Funde von *Asteracanthus* (*Strophodus*). - Schweiz. palaeont. Abh. **64**, 1-101, 33 Abb., 11 Taf., Basel

POLLARD, J.E. (1968): The gastric contents of an ichthyosaur from the Lower Lias of Lyme Regis, Dorset, - Palaeontology **11**, 376-388, 2 Abb., 1 Tab., 2 Taf., London

SCHATZ, R. (1973a): Fund eines Haifischflossenstachels im oberen Dogger von Kandern am südwestlichen Schwarzwaldrand. - Aufschluss **24**, 359-360, 2 Abb., Heidelberg

-- (1973b): Plesiosaurusfund im oberen Dogger von Kandern am südwestlichen Schwarzwaldrand. - Aufschluss **24**, 365-366, 3 Abb., Heidelberg

SEILACHER, A. (1953): Studien zur Palichnologie. I. Ueber die Methoden der Palichnologie. - N. Jahrb. Geol. Paläont. Abh. **96**/3, 421-452, 10 Abb., 1 Taf., Stuttgart

SMITH WOODWARD, A. (1888): On some remains of the extinct selachian *Asteracanthus* from the Oxford Clay of Peterborough, preserved in the collection of Alfred N. Leeds, Esq., of Eyebury. - Ann. Mag. nat. Hist., Ser. 6, **2**, 336-342, London

STÄUBLE, A.J. (1959): Zur Stratigraphie des Callovian im zentralen Schweizer Jura. - Eclogae geol. Helvetiae **52**/1, 57-176, 16 Abb., Basel

STOCKER, G. & LÜPS, P. (1984): Qualitative und quantitative Angaben zur Nahrungswahl des Dachses *Meles meles* im Schweizerischen Mittelland. - Revue suisse Zool. **91**/4, 1007-1015, 2 Abb., 4 Tab., Genf

THOMAS, D. A. & FARLOW, J. A. (1998): Spuren einer Dinosaurierjagd. - Spektrum der Wissenschaft **1998**/2, 86-91, 4 Abb., Heidelberg

TICHY, G. (1995): Ein früher durophager Ichthyosaurier (Omphalosauridae) aus der Mitteltrias der Alpen. - Geol.-paläontol. Mitt. Innsbruck **20**, 349-369, 3 Taf., Innsbruck

WENZ, S. (1970): Sur un *Metriorhynchus* à museau court du Callovien des Vaches Noires (Calvados). - Bull. Soc. géol. France, (7), **12**/2, 390-397, 3 Abb., 1 Taf., Paris

WETZEL, W. (1952): Die Bielefelder Garantianen-Knollen als paläobiologisches Objekt. - Z. dt. geol. Ges. **104**, 499-505, 1 Taf., 1 Tab., Hannover

-- (1960): Nachtrag zum Fossilarchiv der Quiriquina-Schichten. - N. Jahrb. Geol. Paläont. Mh. **1960**, 439-446, 4 Abb., Stuttgart

-- (1964): Mikroorganismen aus jurassischen und kretazischen Saurier-Geröllen. - Z. dt. geol. Ges. **116**, 867-874, 3 Taf., Hannover

WILLISTON, S. W. (1904): The stomach stones of the plesiosaurs. - Science **20**, S. 565, Washington

-- (1906): North American plesiosaurs: *Elasmosaurus, Cimiliasaurus,* and *Polycotylus*. - Amer. J. Science, Ser. 4, **21**, 221-236, 5 Abb., 4 Taf., New Haven

WUNDERLICH, F. (1979): Die Insel Mellum (südliche Nordsee): Dynamische Prozesse und Sedimentgefüge. I. Südwatt, Übergangszone und Hochfläche. - Senckenbergiana marit. **11**/1-2, 59-113, 2 Abb., 11 Taf., Frankfurt / Main

ZHURAVLEV, K. I. (1943): Nakhodki ostatkov verkhnejurskikh reptiliy v Savel'evskom slancevom rudnike. - Izvestiya Akademiya Nauk Soyusa SSR, Otdelenie biologich. Nauk **5**, 294-307, 4 Abb., Moskau

Manuskript erhalten am 5. 5. 1998
2. veränderte Fassung erhalten am 26. 6. 1998