

Alte und neue Funde fossiler Lungenfisch-Reste aus dem Keuper der Umgebung von Murrhardt

Dr. rer. nat. Rolf Schweizer, Murrhardt, zum 60. Geburtstag gewidmet

VON DIETER B. SEEGIS

Die Reste fossiler Wirbeltiere wecken seit jeher wegen ihrer Größe und stammesgeschichtlichen Aussagekraft ein besonderes Interesse bei Laien und Fachwissenschaftlern. Dies gilt besonders für Angehörige von Tiergruppen, die in der heutigen Tierwelt nur noch mit wenigen, aber ausgesprochen »konservativen« Formen vertreten sind, die sich also im Laufe ihrer Stammesgeschichte kaum verändert haben. Da sie sich von ihren fossil überlieferten Vorfahren nur wenig unterscheiden, hat man für sie den Begriff »lebende Fossilien« geprägt¹. Eine dieser stammesgeschichtlich »alten« Tiergruppen sind die Lungenfische. Sie haben ihren Namen von der Fähigkeit, mit Hilfe einer Lunge (die der Schwimmblase anderer Fische entspricht) im Bedarfsfall auch atmosphärische Luft atmen zu können. Heute findet man sie nur noch in den tropischen Gebieten Afrikas, Südamerikas und Australiens; in der erdgeschichtlichen Vergangenheit waren sie dagegen wesentlich weiter verbreitet. So lebten während der erdgeschichtlichen Periode der Trias, die den Zeitraum von vor etwa 250–210 Millionen Jahren umfaßt, Lungenfische auch im Gebiet des heutigen Mitteleuropa. Damals herrschten bei uns ähnliche klimatische Bedingungen, wie wir sie heute in Australien finden.

In Gesteinsschichten des Keupers – des obersten Abschnitts der Trias – sind uns die versteinerten Knochen- und Zahnreste solcher Lungenfische überliefert, die zur Zeit der Ablagerung dieser Schichten, vor über 200 Millionen Jahren, bei uns lebten. An manchen Fundstellen treten diese Lungenfischreste relativ häufig auf. Besonders Baden-Württemberg hat hier im Laufe der letzten 150 Jahre viele Fundstücke geliefert, die meisten davon aus dem Raum Stuttgart, Ludwigsburg, Schwäbisch Hall und dem Stromberg. Wenig bekannt ist, daß auch bei Murrhardt Funde dieser interessanten Tiergruppe gemacht wurden, über die hier berichtet werden soll.

Paläontologen und Fossiliensammler verbinden mit dem Namen »Lungenfisch« fast immer sofort die charakteristischen dreieckigen, mit Kämme versehenen Zahnplatten, die bereits optisch recht eindrucksvoll sind (Abb. 7–11). Das liegt daran, daß diese Zahnplatten die am besten erhaltungsfähigen, am leichtesten erkennbaren und deshalb auch am häufigsten gefundenen Hartteile des gesamten Lungenfisch-Skeletts darstellen. Jeder Lungenfisch besitzt von diesen Zahnplatten vier Stück, zwei im Ober- und zwei im Unterkiefer (Abb. 2). Ihre gewellten

¹ Vgl. *E. Thenius: Lebende Fossilien. 1965.*

Kauflächen griffen beim lebenden Tier genau ineinander und bildeten damit ein wirkungsvolles Quetschgebiß.

Aus den Gesteinen der Trias in Mittel- und Westeuropa kennt man diese Zahnplatten seit über 150 Jahren in größerer Zahl. Erstmals hat sie im Jahre 1838 der Paläontologe L. Agassiz unter dem Namen *Ceratodus* beschrieben². Reste des übrigen Skeletts waren dagegen zunächst unbekannt und blieben auch noch lange Zeit größte Seltenheiten. Bis 1870 wußte man weder, zu welcher konkreten Fischgruppe diese fossilen Zahnplatten zu rechnen waren, noch kannte man ihre genaue Anordnung im Kiefer. Dann entdeckte G. Krefft³ in zwei Flüssen in Queensland (Australien) eine lebende, fast zwei Meter Körperlänge erreichende Fischart, deren Kiefer genau die typischen Zahnplatten aufwies, die man bis dahin nur fossil kannte. Dieser »Australische Lungenfisch« (Abb. 1) wurde von Krefft wegen seiner ähnlichen Zahnplatten zunächst ebenfalls zur Gattung *Ceratodus* gestellt und *Ceratodus forsteri* benannt; 1876 wurde dann von Castelnau aufgrund von Unterschieden in der Zahnplattenform für den Australischen Lungenfisch eine eigene Gattung, *Neoceratodus*, geschaffen.

Die Lungenfische sind in der heutigen Tierwelt nur noch mit sechs Arten, die zu drei Gattungen gehören, vertreten. Außer dem Australischen Lungenfisch *Neoceratodus forsteri* existieren noch die Gattung *Protopterus* aus Afrika mit vier Arten sowie die Gattung *Lepidosiren* aus Südamerika mit einer Art. Die konservativste Art, die ihren fossilen Verwandten am meisten gleicht, ist aber der Australische Lungenfisch *Neoceratodus forsteri*; genaugenommen trifft nur auf ihn die Bezeichnung »lebendes Fossil« zu. Seine Verwandten aus Afrika und Südamerika sind ihm gegenüber deutlich weiterentwickelt: ihre Schuppen sind reduziert, ihr Skelett ist kaum mehr verknöchert, sondern überwiegend knorpelig ausgebildet, und ihre Zahnplatten sind stark modifiziert. Sie sind daher als Vergleichsmodell für die fossilen Formen weniger gut geeignet.

Die erste Lungenfisch-Zahnplatte aus dem Murrhardter Raum (Abb. 3) wurde 1880 von dem Altmeister der schwäbischen Geologie, Friedrich August von Quenstedt, beschrieben⁴. Er entdeckte sie im Rahmen einer Erstellung der geologischen Karte im Maßstab 1:50000 (damals noch als »Geognostische Karte« bezeichnet). Das Stück entstammt den »Unteren Bunten Mergeln« des Mittleren Keupers und wurde im Tal des Seebachs nördlich von Murrhardt gefunden (Abb. 4). Quenstedt⁵ gibt die Fundschicht genau an: »in rothem und grünem Mergel eine spannendicke grüne Bank mit Fischschuppen«, die unter dem Kiesel-sandstein liegt. Nach diesen Angaben ist klar, daß es sich um eine Lage innerhalb der sogenannten Lehrbergsschichten (Abb. 5) handelt, des obersten Abschnitts der »Unteren Bunten Mergel«. Diese nach dem kleinen Ort Lehrberg bei Ansbach

2 Vgl. L. Agassiz: Recherches sur les poissons fossiles, Bd. 3. Neuchâtel 1838.

3 Vgl. G. Krefft: Description of a gigantic Amphibian allied to the genus *Lepidosiren*, from the Wide-Bay district, Queensland. – In: Proceedings of the Zoological Society of London 1870, S. 221–224.

4 Vgl. F. A. v. Quenstedt: Begleitworte zur geognostischen Specialkarte von Württemberg. Atlasblatt Hall. 1880, S. 26.

5 Quenstedt 1880 (wie Anm. 4), S. 26.

benannte Schichtenfolge besteht aus rotbraunen, graugrünen und violetten Ton- und Mergelsteinen mit zwischengeschalteten hellgrauen, kalkigen Dolomitbänken⁶, die man als »Lehrbergbänke« bezeichnet. Letztere enthalten örtlich Fossilien, darunter auch Lungenfisch-Reste. Zusammenhängende Skelettreste treten allerdings nicht auf, sondern es liegen ausschließlich einzelne Schuppenreste, Knochen, Zahnplatten etc. vor. Es muß betont werden, daß Lungenfisch-Reste im Verhältnis zum gesamten Fossilinhalt einen sehr kleinen Anteil am Fundgut ausmachen. Weitaus häufiger sind in den Lehrbergbänken Reste von Muscheln, Schnecken, Schuppen und Knochenreste anderer Fische, die aber wissenschaftlich nicht weniger bedeutsam sind.

Im Laufe der vergangenen zehn Jahre gelangen im Raum Murrhardt im Zuge einer detaillierten stratigraphischen, paläontologischen und sedimentologischen Untersuchung der Lehrbergsschichten weitere Funde. Anders als bei früheren Aufsammlungen wurden dabei möglichst alle Wirbeltierreste erfaßt, um zuverlässige Daten über Häufigkeit, Erhaltung, Variationsbreite etc. der einzelnen Arten zu erhalten. Von Lungenfisch-Resten liegen neben einer kleinen Zahl weiterer Zahnplatten bzw. Fragmenten davon nun zahlreiche Schuppenreste, Teile des Achsenskelettes sowie einige der bis dahin äußerst seltenen Schädelplatten vor (siehe unten).

Quenstedt hatte seinen Fund als Vertreter einer neuen Art angesehen, die er *Ceratodus margatus* nannte⁷. 1928 erkannte dann G. F. Oertle⁸, daß dieses Stück zu einer bereits bekannten Art gerechnet werden muß, die T. Plieninger im Jahre 1844 als *Ceratodus concinnus* beschrieben hatte⁹. Nach den international gültigen zoologischen Nomenklaturregeln, die für die Benennung von Tierarten verbindlich sind, besitzt damit der ältere Name *Ceratodus concinnus* alleinige Gültigkeit. Die Originalstücke von Plieninger wurden in den Lehrbergsschichten von Stuttgart geborgen, also im gleichen Schichtabschnitt wie das Quenstedt'sche Exemplar¹⁰. Die neu gefundenen Zahnplatten gehören zur gleichen Art wie das Quenstedt'sche Exemplar und die Stücke Plieningers, also zu *Ceratodus concinnus*. Da Zahnplatten anderer Lungenfischarten in den Lehrbergsschichten sehr selten sind – es handelt sich nur um einzelne Stücke der Art *Ptychoceratodus phillipsi*, die sehr viel kleiner ist als *Ceratodus concinnus* –, müssen auch die sonstigen größeren Lungenfisch-Skelettreste *Ceratodus concinnus* zugeordnet werden. Es ist damit eine der wenigen Arten, von der auch andere Reste als Zahnplatten in größerer Zahl bekannt sind. Während früher alle triassischen Lungenfischarten zu einer Gattung, *Ceratodus*, gestellt wurden, zeigte sich mit zunehmenden Funden von Schädelknochen, daß sich die in der Zahnplattenform recht ähnlichen Arten im Schädelbau deutlich

6 Sie wurden früher als »Steinmergel« bezeichnet.

7 Vgl. Quenstedt 1880 (wie Anm. 4), S. 26.

8 Vgl. G. F. Oertle: Das Vorkommen von Fischen in der Trias Württembergs. – In: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie Beilagenband 60, Abt. B, 1928, S. 325–472.

9 Vgl. H. v. Meyer und T. Plieninger: Beiträge zur Paläontologie Württemberg's, enthaltend die fossilen Wirbeltierreste aus den Triasgebilden mit besonderer Rücksicht auf die Labyrinthodonten des Keupers. 1844.

10 Vgl. M. Martin: Revision of *Ceratodus concinnus* PLIENINGER. – In: Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, 56, 1980.

unterscheiden. Daher unterteilt man die frühere Gattung *Ceratodus* heute in eine Anzahl selbständiger Gattungen¹¹. Auch *Ceratodus concinnus* gehört aufgrund der neueren Funde offensichtlich nicht mehr zu *Ceratodus* im engeren Sinne, sondern zu einer separaten Gattung. Da die Untersuchungen hierzu aber noch nicht abgeschlossen sind, wird hier noch der alte Name weiterverwendet.

Präparation der Fossilien

Lungenfischreste sind – wie viele fossile Wirbeltierreste – beim Aufspalten von Gesteinsblöcken oft sehr unscheinbar; meist zeigen sie sich nur als leichte Verfärbungen, die der Laie kaum beachtet. Gewöhnlich zerbricht das Fossil beim Zerschlagen des Gesteins in zwei oder mehrere Stücke, die sorgfältig gesammelt und wieder zusammengefügt werden müssen. Besonders schwierig ist die anschließende Freilegung. Da die Knochen in den harten Dolomitlagen des Mittleren Keupers gewöhnlich weicher als das umgebende Gestein sind – nur die harten Zahnplatten machen hier eine Ausnahme –, ist eine rein mechanische Freilegung (mit kleinen Meißeln, Nadeln etc.) nur bedingt möglich und fast immer mit Beschädigungen der empfindlichen Knochenoberfläche verbunden. Weitaus bessere Ergebnisse erbringt hier die Anwendung einer kombiniert mechanisch-chemischen Freilegung unter Verwendung organischer Säuren. Dazu wird das Stück an allen Stellen, die von der Säure nicht angegriffen werden sollen (z.B. bereits freiliegende Knochenteile), mit einem dicken Schutzüberzug aus Lack versehen. Anschließend kommt es für einige Stunden in ein stark verdünntes Säurebad, wird dann gewässert und getrocknet. Da die Säure das Sediment nur jeweils oberflächlich anlost und lockert, muß diese oberste Schicht noch mechanisch entfernt werden. In der unmittelbaren Umgebung des Fossils erfolgt dies stets unter dem Stereomikroskop, um Beschädigungen des Fossils zu vermeiden. Der gesamte Vorgang muß viele Male wiederholt werden. Dadurch läßt sich – gewöhnlich in wochenlanger Arbeit – ein Knochenrest fast ohne Beschädigungen aus dem Gestein freilegen. Diese Methode erfordert aber viel Erfahrung; bei unsachgemäßer Anwendung sind Beschädigungen oder gar die Zerstörung der meist wissenschaftlich sehr wertvollen Fossilien nahezu unvermeidlich. Eine solche Präparation sollte daher dem Fachmann überlassen bleiben.

Der Skelettbau der Lungenfische

Um die fossil überlieferten Knochenreste von Lungenfischen zu verstehen und richtig einzuschätzen, ist die Kenntnis einiger Grundlagen der Anatomie des Lungenfischskeletts erforderlich. Das Schädeldach eines Lungenfisches besteht aus wenigen großen, sich randlich überlappenden Knochenplatten; am Gaumen liegen zwei Oberkieferknochen, die je eine Zahnplatte tragen und ein unpaarer Gaumen-

¹¹ Vgl. H.-P. Schultze: Das Schädeldach eines ceratodontiden Lungenfisches aus der Trias Süddeutschlands (Dipnoi, Pisces). – In: Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B, 70, 1981.

knochen. Die Verbindung zwischen Oberkieferknochen und Schädeldach stellen zwei Knochenfortsätze dar, die jeweils von der Unterseite eines Schädelknochens und der Oberseite eines Kieferknochens ausgehen und über ein knorpeliges Mittelstück miteinander verbunden sind. Diese elastische Verbindung ist in der Lage, die beim Kauvorgang auf den Kieferknochen wirkenden Kräfte abzufangen. Vor den Zahnplatten liegt in jeder Oberkieferhälfte ein kleiner, blattförmiger Zahn auf einem schmalen Knochensockel; er wird als »Vomerzahn« bezeichnet. Seitlich am Kopf folgen auf jeder Seite zwei Kiemendeckelknochen sowie um die Augenhöhle eine Reihe kleiner Knochenplättchen. Jeder Unterkieferast besteht aus drei Elementen: dem zahntragenden Kieferknochen, einer seitlich anliegenden Knochenplatte (Abb. 13) und einer fast quadratischen Platte an der Kieferunterseite. Hinter dem Kopf liegen auf jeder Seite drei große, plattige Schultergürtelknochen.

Das Rumpfskelett ist relativ einfach gebaut. Da verknöcherte Wirbelkörper fehlen, folgen im Bereich des Flossensaums unter- und oberhalb der knorpeligen Wirbelsäule drei Reihen stäbchenförmiger, an den Enden verbreiteter Knochenelemente. Darüber liegen die dünnen, hornigen Flossenstrahlen. Die Rippen sind dünn, leicht gebogen und verknöchert.

Das Schuppenkleid der Lungenfische besteht aus großen, rundlichen Schuppen. Eine Besonderheit gegenüber anderen Fischen ist, daß jede Schuppe aus einer Anzahl von Knochenplättchen mit körniger, gestreifter oder netzförmiger Oberfläche aufgebaut wird¹². Diese Plättchen werden nur vom Bindegewebe zusammengehalten und fallen daher nach dem Tode des Tieres bald auseinander. Sie werden deshalb im fossilen Zustand gewöhnlich isoliert gefunden. Aufgrund ihrer großen Anzahl beim lebenden Tier gehören sie zu den häufigeren Fossilfunden, wurden aber wegen ihrer Unscheinbarkeit bis vor kurzem kaum beachtet.

Die Neufunde aus dem Raum Murrhardt

a) Die Zahnplatten

Aufgrund ihrer relativen Häufigkeit im fossilen Material sind die Zahnplatten bei allen Lungenfischarten die am besten untersuchten Teile des gesamten Lungenfischskeletts. Während die Zahnplatten des rezenten Australischen Lungenfisches weiß sind, zeigen fossile Zahnplatten gewöhnlich eine schwarze bis graue Farbe, was wahrscheinlich auf chemische Umsetzungen während der Fossilisation zurückgeht. Jede Zahnplatte ist durch zahlreiche, senkrecht zur Kaufläche verlaufende Röhrchen charakterisiert, die der Zahnplattenoberfläche ein typisches punktiertes Aussehen verleihen (Abb. 7). Die Oberfläche einer Zahnplatte wird von den fächerförmig angeordneten Kämmen gebildet, deren Zahl bei den verschiedenen Lungenfischarten differiert und daher mit zur Bestimmung herangezogen werden kann. Die Zahnplatten des Oberkiefers tragen gewöhnlich einen Kamm mehr als

¹² Vgl. T. Kerr: The scales of modern lungfish. – In: Proceedings of the Zoological Society of London, 125, 1955, S. 335–345.

die des Unterkiefers; so besitzt *Ceratodus concinnus* aus den Lehrbergsschichten stets fünfkämmige Oberkiefer- und vierkämmige Unterkieferzahnplatten (Abb. 7, 11). Ein wichtiges Merkmal zur Artbestimmung sind die Winkel, die die einzelnen Kämme zueinander bilden.

Stammesgeschichtlich lassen sich die Zahnplatten aus der Verschmelzung fächerförmig angeordneter Zahnreihen ableiten, wobei jeder Kamm einer Zahnreihe entspricht. Dies ist bei gut erhaltenen fossilen Zahnplatten noch erkennbar: Hier findet man gelegentlich am äußersten Rand der Kämme eine Reihe kleiner Zahnschmelzen, die beim Breitenwachstum der Zahnplatte angelegt wurden und die gewissermaßen eine Wiederholung der Stammesgeschichte beim einzelnen Individuum darstellen. Die Zahnplatten der Lungenfische wachsen zeitlebens. Sie werden also – im Gegensatz zu den Zähnen der Haifische etwa – nicht als Ganzes ersetzt, sondern die Abnutzung wird durch das Wachstum ständig ausgeglichen. So unterscheiden sich Zahnplatten jugendlicher Exemplare von denen ausgewachsener Tiere im wesentlichen nur durch die Größe, kaum aber in den Proportionen. Auffallend sind die individuellen Unterschiede: So trifft man bei etwa gleichgroßen Zahnplatten einer Art häufig sehr verschiedene Abkautstadien an. Das läßt sich vermutlich auf individuell verschiedene Nahrungsvorlieben oder ein unterschiedliches Nahrungsangebot, wodurch die Zahnplatten in unterschiedlichem Ausmaß abgenutzt wurden, zurückführen. Bei alten Exemplaren sind die Kämme der Zahnplatten schließlich weitgehend eingeebnet und nur noch am äußeren Zahnplattenrand deutlich vorhanden (Abb. 8).

Die Zahnplatten von *Ceratodus concinnus* sind im Murrhardter Material mit derzeit zehn vollständigen Exemplaren vertreten, dazu kommen mehrere kleine Zahnplattenfragmente. Sieben dieser Zahnplatten sitzen noch auf den gut erhaltenen Kieferknochen, was einen nicht allzu weiten Transport der Reste im Wasser nahelegt; bei weiterer Verfrachtung zerbrachen in der Regel die dünnen Kieferknochen leicht oder die Zahnplatten lösten sich von ihnen ab. Eine Besonderheit ist ein kleiner (4,5 mm) Vomerzahn eines jugendlichen Individuums (Abb. 6), ein Skelettelement, das aufgrund seiner Unscheinbarkeit nur von den wenigsten fossilen Lungenfischen bekannt ist.

b) Die Schädelknochen

Von den Knochen des Schädeldachs liegen fünf Exemplare vor, auch hier sind die meisten vollständig; allerdings ist nur ein Stück (Abb. 12) bislang fertig präpariert. So kann derzeit nur gesagt werden, daß das Schädeldach von *Ceratodus concinnus* aus wahrscheinlich zwölf Knochenelementen besteht: zwei unpaaren medianen Platten, beiderseits sich anschließend nochmal je drei Platten sowie ganz außen jeweils zwei Platten. Vertreten sind ferner ein Kiemendeckel sowie der seitliche Deckknochen des Unterkiefers (Abb. 13).

c) Reste des Achsenskeletts

Die typischen stab- oder röhrenförmigen Achsenskelettelemente sind im Murrhardter Fundgut reichhaltig vertreten. Zweifellos liegen sowohl Rippen als auch die die saumartige Schwanzflosse stützenden Wirbelsäulenfortsätze vor, doch sind auch hier bislang nur wenige Exemplare präpariert (Abb. 14). Weitaus häufiger als komplette Exemplare sind Fragmente von Stücken, die bereits vor der Einbettung zerbrochen waren (Abb. 15).

d) Schuppenreste

Die nur wenige Millimeter großen, gekörneltten, gestreiften oder netzförmig skulpturierten Plättchen der Schuppen liegen aus den Lehrbergbänken des Murrhardter Raums in großer Anzahl vor. Größere Exemplare zeigen oft einen etwa rhombenförmigen Umriß, was sich auch bei den Schuppen rezenter Lungenfische beobachten läßt¹³.

Körpergröße

Aus der Anordnung und Größe der Kieferknochen (Abb. 2) ergibt sich für *Ceratodus concinnus* eine Schädellänge von etwa 13 cm. Legt man die Proportionen des Australischen Lungenfisches zugrunde, so dürfte *Ceratodus concinnus* eine Körperlänge von etwa 80 cm erreicht haben.

Lebensweise

Der rezente Australische Lungenfisch lebt in Australien in Flußabschnitten mit geringer Strömung und starker Vegetation. Er ernährt sich von Schnecken, Krebsen, Würmern, Insekten-, Fisch- und Amphibienlarven, wobei er anscheinend oft große Mengen an Pflanzenmaterial verschlingt, zwischen denen diese Tiere sitzen. Die Nahrung wird zwischen den Zahnplatten zerquetscht; die Pflanzenteile scheinen dagegen weitgehend unverdaut wieder ausgeschieden zu werden¹⁴. Aufgrund der übereinstimmenden Zahnplatten darf für die fossilen Formen eine gleichartige Ernährung angenommen werden; die starke Abnutzung legt eine hartschalige Nahrung nahe.

Der Lebensraum von *Ceratodus concinnus*

Die tonigen Schichten des Mittleren Keupers werden heute allgemein als Ablagerungen ausgedehnter, zeitweise wasserbedeckter Tonebenen und Seen (»Playas« bzw. »Playa-Seen«) angesehen, die damals einen großen Teil Mitteleuropas ein-

13 Vgl. Kerr 1955 (wie Anm. 12).

14 Vgl. K.-H. Lüling: Die Lungenfische und der Südamerikanische Kurzschwanzaal (*Dipnoidea - Synbranchidae*). 1979.

nahmen. Randlich gingen diese Ebenen und Seen in flache, sandige Schwemmfächer bis Schwemmebenen über, die von Hochgebieten im Süden und Osten – im heutigen Oberschwaben und Böhmen gelegen – her geschüttet wurden. Hier entstand ein Teil der Sandsteine des Mittleren Keupers, wie Kiesel- oder Stubensandstein. Das Klima war tropisch warm und trocken, wie die im Keuper häufigen roten Gesteinsfarben belegen; sie weisen auf ein stark oxidierendes Milieu hin, wie es unter durchgehender Wasserbedeckung nicht auftritt.

Die Lehrbergbänke repräsentieren Bildungen über längere Zeit stabiler, wahrscheinlich während etwas niederschlagsreicherer Perioden entstandener Seen, in denen sich eine Fauna etablieren konnte. Randlich einmündende Flüsse, die wohl nicht immer Wasser führten, sorgten für die Süßwasserzufuhr und ermöglichten die Zuwanderung von Tierarten. Die Seen waren sehr flach und abflußlos, die Verdunstungsrate hoch; infolgedessen hatten klimatisch bedingte Schwankungen der Süßwasserzufuhr starke Auswirkungen auf die Seespiegelhöhe. Aufgrund eines flachen Reliefs am Seeboden kam es daher oft vor, daß einzelne Bereiche der Seefläche trockenlagen, während andere noch wasserbedeckt waren. Zahlreiche fossile Trockenrisse in den Lehrbergbänken sind Belege dafür.

Relikte von Gips treten besonders im zentralen Bereich der Lehrberg-Seen auf; sie weisen darauf hin, daß aufgrund der Eindunstung das Wasser hier einen gewissen Salzgehalt aufwies, der für die meisten Süßwasser-Organismen lebensfeindlich war. Im Randbereich der Seen war dieser Salzgehalt dank der Süßwasserzuflüsse hingegen nur gering, so daß hier eine Fauna existieren konnte. In diesem ausgesüßten Bereich liegen Fundstellen wie das Murrhardter Seebachtal.

Ein solcher Lebensraum konnte nur von wenigen, an derart extreme Lebensbedingungen angepaßten Tierarten besiedelt werden. Lungenfische waren aufgrund ihrer Fähigkeit, auch in sehr flachem und sauerstoffarmem Wasser überleben zu können, hierfür geradezu prädestiniert. Da sie hier nur wenige Konkurrenten hatten, konnten sie sich bei ausreichendem Nahrungsangebot gut vermehren. In den Lehrbergbänken finden sich die fossilen Reste von Muscheln, Schnecken, Schalenkrebsen und verschiedenen Fischen, die *Ceratodus concinnus* wahrscheinlich als Nahrung dienten.

Unter den rezenten Lungenfischen besitzen nur die afrikanischen und südamerikanischen Arten die Fähigkeit, sich bei Austrocknung ihrer Gewässer in den Schlamm einzugraben und dort monatelang zu überdauern. Der Australische Lungenfisch ist dazu nicht imstande; er geht zugrunde, wenn sein Wohngewässer vollständig austrocknet¹⁵. Ob auch die Lungenfische des Keupers zu einem solchen »Trockenschlaf« befähigt waren, ist nicht bekannt. Aus Gesteinsschichten Nordamerikas, die gleich alt wie unser Keuper sind, kennt man fossile Bauten, die auf Lungenfische zurückgeführt werden¹⁶. Sie enthalten jedoch keinerlei Skelettreste von Exemplaren, die etwa während des Trockenschlafs umgekommen wären,

15 Vgl. Lüling 1979 (wie Anm. 14).

16 Vgl. R. F. Dubiel, R. H. Blodgett und T. M. Bown: Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores Formations, Colorado Plateau. – In: Journal of Sedimentary Petrology 57, 1987, S. 512–521.

und es ist daher einstweilen nicht erwiesen, ob es sich hier wirklich um Lungenfischbauten handelt. In fossilen Bauten in Gesteinsschichten des Perms, also vor ca. 290–250 Millionen Jahren, von Texas fand man dagegen gelegentlich solche Skelettreste von Lungenfischen, die den Trockenschlaf nicht überstanden hatten¹⁷. Für den Keuper Mitteleuropas steht der Nachweis solcher Lungenfischbauten bislang aus.

Tabelle Zusammenstellung von Zahnplatten und Kieferknochen von *Ceratodus concinnus* aus den Lehrbergsschichten von Murrhardt

Lage im Kiefer	Zahnplatten-Länge (in mm)	mit(+)/ohne(-) Kieferknochen	Verbleib
rechte Unterkiefer-Zahnplatte	30	+	Sammlung Seegis (Schorndorf)
linke Unterkiefer-Zahnplatte	13,5	+	Sammlung Seegis (Schorndorf)
rechte Unterkiefer-Zahnplatte	11	+	Sammlung Seegis (Schorndorf)
rechte Unterkiefer-Zahnplatte	14	-	Sammlung Seegis (Schorndorf)
linke Unterkiefer-Zahnplatte	15	-	Sammlung Seegis (Schorndorf)
rechte Unterkiefer-Zahnplatte	32	+	Sammlung Wolfart (Althütte)
rechte Unterkiefer-Zahnplatte	24	+	Sammlung Bienert (Murrhardt)
rechte Unterkiefer-Zahnplatte	28	+	Institut und Museum für Geologie und Paläontologie Tübingen
linke Oberkiefer-Zahnplatte	35	+	Sammlung Seegis (Schorndorf)
rechte Oberkiefer-Zahnplatte	24	-	Sammlung Seegis (Schorndorf)

¹⁷ Vgl. R. F. Dubiel et al. 1987 (wie Anm. 16).

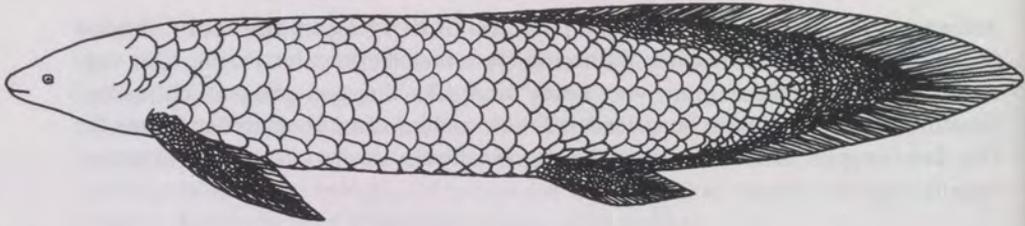


Abb. 1 Der Australische Lungenfisch *Neoceratodus forsteri*

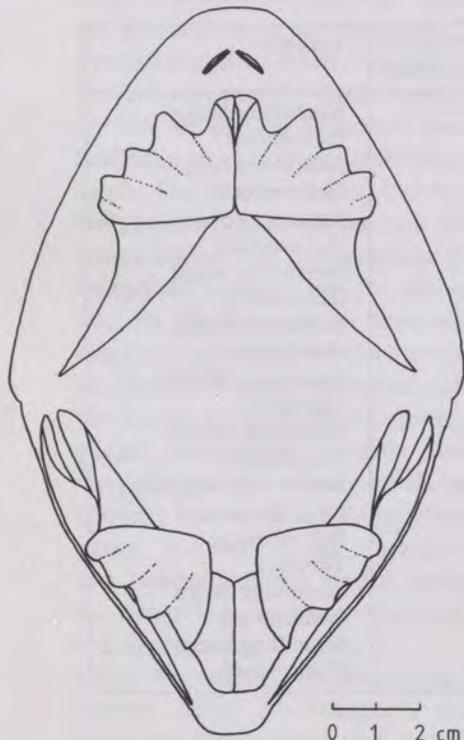


Abb. 2 Rekonstruktionsskizze des geöffneten Maules von *Ceratodus concinnus*; gezeigt wird die Anordnung der zahnplattentragenden Ober- und Unterkieferknochen. Vor den Oberkieferzahnplatten liegen die kleinen, in der Aufsicht länglichen Vomerzähne



Abb. 3 Die von F. A. v. Quenstedt gefundene rechte Unterkieferzahnplatte von *Ceratodus concinnus* aus den Lehrbergsschichten des Seebach bei Murrhardt. Umgezeichnet nach Oertle 1921 (wie Anm. 8). Die Länge der Zahnplatte beträgt 28 mm. Die Zahnplatte sitzt Resten des Unterkieferknochens (weiß) auf, dem noch Gesteinsrest (schwarz) anhaften.

 Sandstein,
hellbraun

 Dolomit

 Tonstein,
rotbraun

 Tonstein,
graugrün

 Tonstein,
graugrün,
feinsandig

 Mergelstein,
violett

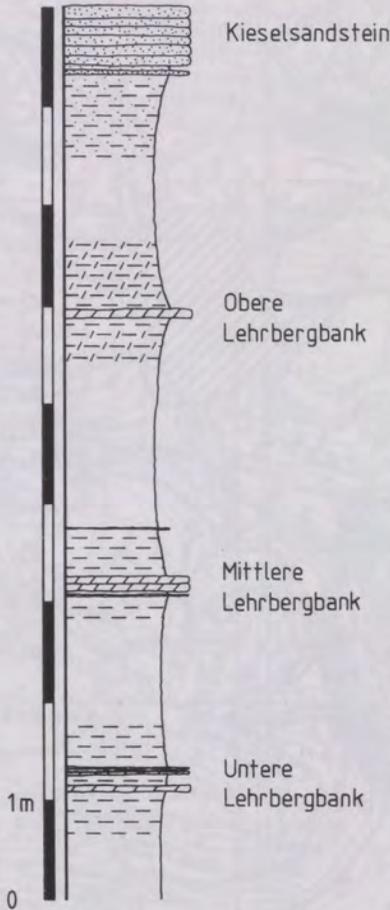


Abb. 5 Geologisches Profil der Lehrbergsschichten im Raum Murrhardt.

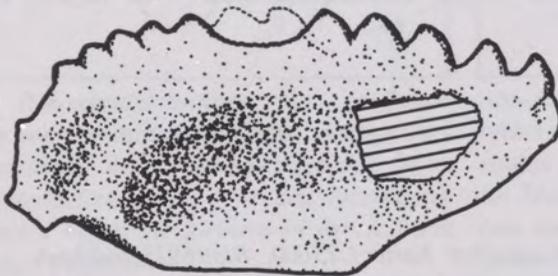


Abb. 6 Skizze des linken Vomerzahns eines jugendlichen Individuums von *Ceratodus concinnus*. Länge: 4,5 mm. Ein beschädigter Teil des Zahns ist schraffiert gekennzeichnet.



Abb.7 Rechte Unterkieferzahnplatte von *Ceratodus concinnus*, stark abgekaut. Länge: 30 mm.



Abb.8 Linke Oberkieferzahnplatte mit Kieferknochen von *Ceratodus concinnus*. Die stark abgekaute, große Zahnplatte stammt von einem alten Individuum. Zahnplattenlänge: 35 mm.



Abb. 9 Rechte Unterkieferzahnplatte von *Ceratodus concinnus*. Wenig abgekaute, kleine Zahnplatte eines jungen Individuums. Länge: 11 mm.



Abb. 10 Rechte Unterkieferzahnplatte von *Ceratodus concinnus*. Länge: 14 mm.



*Abb. 11 Rechte Oberkieferzahnplatte von Ceratodus concinnus, wenig abgekaut.
Länge: 24 mm.*



*Abb. 12 Knochen des Schädeldachs von Ceratodus concinnus.
Länge: 55 mm.*



Abb. 13 Seitlicher Unterkiefer-Deckknoch
des rechten Kieferastes von *Ceratodus*
concinnus, Innenseite. Länge: 54 mm.

Abb. 14 Achsenskelett-Element von *Cerat*
concinnus. Länge: 43 mm.

Abb. 15 Fragment eines Achsenskelett-
Elements von *Ceratodus concinnus*.
Länge: 17 mm.

