

**Zeitschrift:** Eclogae Geologicae Helvetiae  
**Herausgeber:** Schweizerische Geologische Gesellschaft  
**Band:** 77 (1984)  
**Heft:** 3

**Artikel:** Palökologie und Sedimentologie der Echinodermenlagerstätte Schofgraben (mittleres Oxfordian, Weissenstein, Kt. Solothurn)  
**Autor:** Meyer, Christian A.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-165526>

#### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

#### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

#### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 14.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

Eclogae geol. Helv.	Vol. 77	Nr. 3	Seiten 649–673	Basel, Dezember 1984
---------------------	---------	-------	----------------	----------------------

# Palökologie und Sedimentologie der Echinodermenlagerstätte Schofgraben (mittleres Oxfordian, Weissenstein, Kt. Solothurn)

Von CHRISTIAN A. MEYER<sup>1)</sup>

*Erweiterte Fassung eines Vortrags, gehalten an der Frühjahrsversammlung der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft, am 30. April 1983 in Fribourg*

## ZUSAMMENFASSUNG

Palökologie einer Seestern-Schlangenstern-Decapoden-Gemeinschaft aus den unteren Effinger Schichten des Schofgrabens (Weissenstein, Kt. Solothurn): Ernährungsweise, Populationsdichte, Populationsdynamik und Beziehungen zwischen Räuber und Beute. Die Gründe für die hervorragende Erhaltung dieser Fauna liegen in einer raschen Überdeckung durch eine Sturmlage. Sedimentologie und bathymetrische Einstufung der Gemeinschaft ergeben ein gegenüber früheren Darstellungen modifiziertes Bild der Paläogeographie.

## ABSTRACT

Palaeoecology of a Late Jurassic starfish-brittle star-decapod community from early Effingen beds (Schofgraben, Weissenstein, Kt. Solothurn; Switzerland): Nutrition, population density, predator-prey relationships and population dynamics. The exceptional preservation of the fauna is due to smothering by storm layers. The latter and the bathymetrical range of the community modify to some extent the palaeogeographical model as postulated by former authors.

## 1. Einleitung

Isolierte Randplatten von Seesternen (*Sphaeraster*, *Pentasteria*) sind im Oxfordian des Schweizer Jura recht häufig (HESS 1955, 1975), zusammenhängend erhaltene Funde gehören jedoch zu den grössten Seltenheiten. Eine Ausnahme bildet das Vorkommen einer Seestern-Schlangenstern-Decapoden-Gemeinschaft in den unteren Effinger Schichten des Schofgrabens. Die Seesterne wurden von HESS (1968) beschrieben.

In der vorliegenden Arbeit soll versucht werden, anhand der sedimentologischen, paläontologischen und ökologischen Daten eine ganzheitliche Interpretation anzustreben. Einerseits wird ein chronologischer Ablauf der einzelnen Sedimentationsphasen gegeben, deren Entstehung diskutiert und die wichtigsten Resultate in einen etwas erweiterten paläogeographischen Rahmen gestellt; andererseits wird versucht, die wäh-

---

<sup>1)</sup> Geologisches Institut der Universität Bern, Baltzerstrasse 1, CH-3012 Bern.

rend der einzelnen Sedimentationsphasen lebenden Gemeinschaften nach dem holistischen Konzept der ökologischen Einheiten (KAUFFMAN & SCOTT 1976) zu analysieren und zu interpretieren.

### 1.1 Lokalisation der Fundstelle und Profilübersicht

Die Fundstelle befindet sich am oberen Ende des Schofgrabens (Landeskarte der Schweiz 1:25 000, Blatt 1107, Koord. 606.137/234.100), im Nordschenkel der Weissenstein-Antiklinale, nordöstlich Solothurn. Die bearbeitete Fauna stammt aus einer Kalkarenitbank etwa 6 m über der Obergrenze der liegenden Birmenstorfer Schichten (Fig. 1). Letztere sind als 13 m mächtige Wechsellagerung von graubeigen, sandigen Biomikriten, Biopelmikriten und grauen Mergeln ausgebildet und führen reichlich Quarz, Ammoniten (*Perisphinctiden* und *Taramelliceras* sp.) und im unteren Teil auch Schwämme. Darüber folgen blaugraue, magere Tone – die unteren Effinger Schichten –, in die graue, zentimeter- bis dezimetermächtige Kalkarenitbänke eingeschaltet sind. Der Aufschluss liegt in der nordwestlichen Fortsetzung einer tektonischen Störung (BRIANZA 1977). Die Birmenstorfer Schichten fallen mit 60° nach Süden, die Fundschicht zeigt unterschiedliches Einfallen (64°N–80°S) und ist in eine leichte S-Falte gelegt.

### 1.2 Material und Methoden

Nur eine grössere Grabung konnte genügend Material erbringen, um diese Fundstelle genauer analysieren zu können. Die Grabung wurde vom Atelier Meyer & Imhof (Trimbach) mit finanzieller Unterstützung des Naturmuseums Solothurn und des Lotteriefonds im Sommer 1979 durchgeführt (MEYER 1979). Aufgrund der schwierigen tektonischen Verhältnisse wurden zwei parallele Schlitze mit dem Stelzenbagger ausgehoben, die Schichtflächen von Hand gereinigt und mit einem Koordinatennetz (50 × 50 cm) versehen. Die Schicht wurde Meter für Meter ungesehen geborgen und anschliessend im Labor im Verlauf von vier Jahren präpariert und teilweise wieder zusammen gesetzt.

Die Präparation aller Echinodermen erfolgte mittels Ätzkali (KOH, technisch). Diese Technik ist für Echinodermen geradezu ideal, da ihr Skelett (Hoch Mg-Calcit) in basischem Milieu stabil bleibt. Da sich auf der Seesternoberseite (oral/aboral, je nach Lage) immer vermehrte Quarzanhäufungen befinden, wurden fast alle Exemplare von der Schichtunterseite her freigelegt. Die einzelnen Gesteinsplatten wurden mit Araldit (Typ AW 106/HV 953) verklebt, z. T. auf der Rückseite mit Quarzmehl aufgefüttert und zusammen mit Araldit verstärkt. Die Vorpräparation erfolgte mit einem pneumatischen Gravierstichel, die Feinpräparation mittels Ätzkali; hartnäckige Sedimentreste wurden mit einem Feinsandstrahlgerät entfernt. Die Crustaceen konnten nur unter dem Binokular mit alten Grammophonnadeln sauber freigelegt werden, härtere Partien wurden mit einem Dreh schleifer mit Diamanteinsätzen entfernt. Die Härtung und die Konservierung aller Fossilien erfolgten mit Acrylharzdispersion. Die Präparation einer etwa 1 m<sup>2</sup> grossen Seesternplatte (Th. Imhof, präp.), das wichtigste Stück des vorliegenden Materials, dauerte vom September 1979 bis November 1980: Sie ist aus rund 200 Einzelteilen zusammengesetzt und erforderte 450 effektive Arbeitsstunden; heute ist sie im Naturmuseum Solothurn ausgestellt.

Die Gesamtfläche der Grabung beträgt 12 m<sup>2</sup>; insgesamt wurden vierzig Seesterne, 150 Schlangensterne und vier Schlankhummer geborgen. Daneben stand uns noch Material aus mehreren Privatsammlungen zur Verfügung (Samml. Schnell, München; Samml. Zbinden, Ipsach; Samml. Meyer & Imhof, Trimbach).

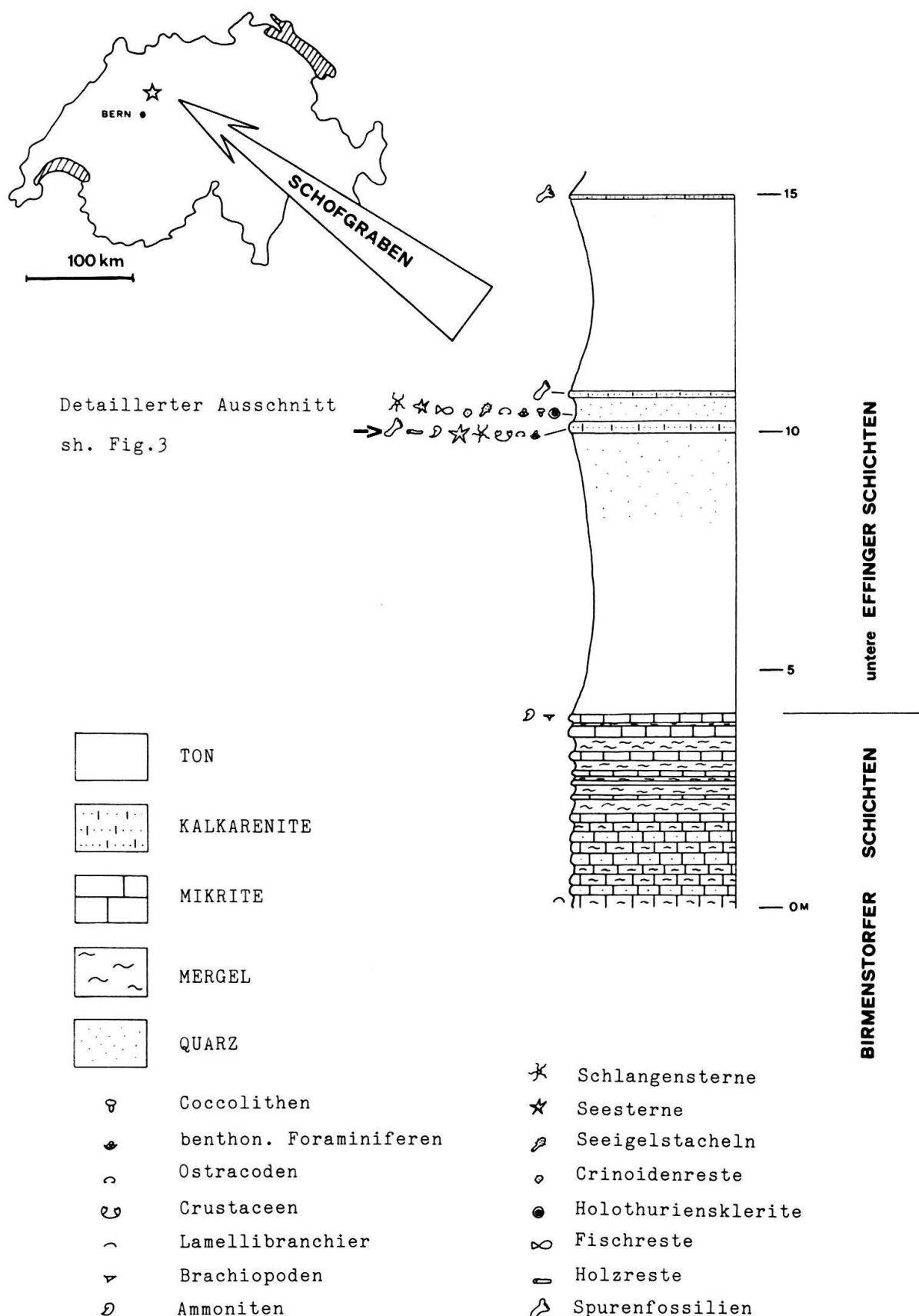


Fig. 1. Geographische Lage und Profil der Fundstelle Schofgraben (Weissenstein, Kt. Solothurn).

Die wichtigsten Stücke befinden sich heute in folgenden Museen: Staatl. Museum f. Naturkunde, Stuttgart; Bayr. Staatssamml. hist. Geol. u. Paläont., München; Nathist. Museum, Basel; Bally-Stiftung Schönenwerd; Naturwiss. Samml. Stadt Winterthur; Naturmuseum Olten; Naturhist. Museum Bern.

Sämtliche Handstücke und übriges Belegmaterial wird am Naturmuseum Solothurn unter den Nummern NMS 20040–20150 aufbewahrt.

## 2. Sedimentologische Beobachtungen

### 2.1 Lithologie

Die im Dünnschliff untersuchte Bank (Pfeil in Fig. 1) besteht aus detritischem Quarz (40–60%) in einer mikritischen Matrix. Die mittlere Korngrösse liegt bei 40 µm (0,02–0,06 mm). Einzelne Körner erreichen einen Millimeter Durchmesser; ihre Oberfläche ist «rond mat», die Rundung sehr gut. Im Rasterelektronenmikroskop lassen sich vernarbte Muschelbrüche und Lösungsspuren an den Körnern erkennen. Die kleinen Quarzkörner sind eckig und weisen keine Kompaktionserscheinungen auf; doch

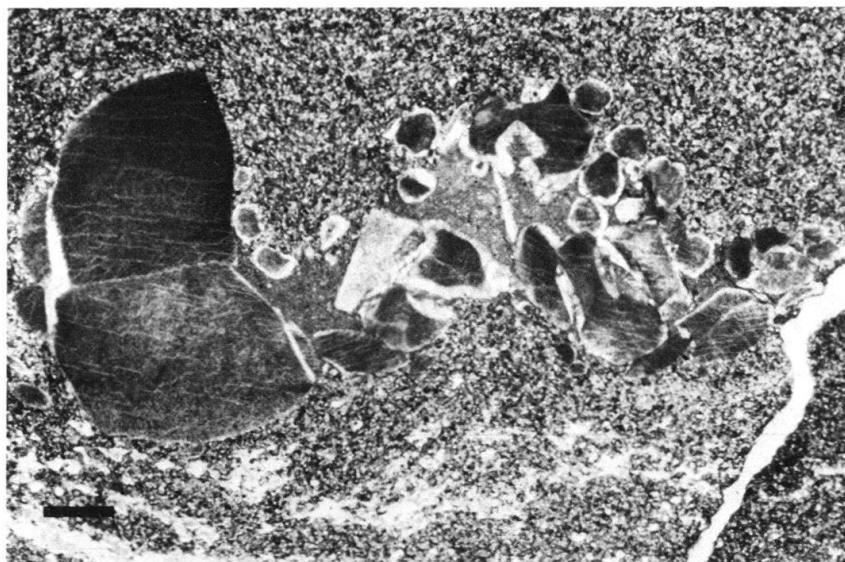


Fig. 2. Dünnschliff durch *Pentasteria* (× Nichols). Balkenlänge = 1 mm. Deutlich erkennbar die Füllung des Körperhohlraums mit Feinsilt-/Tonfraktion und die gestörte Sedimentation auf der Unterseite.

können mit Hilfe von Rasterelektronenmikroskop-Aufnahmen frische Muschelbrüche und calcitische Neomorphismen an den Quarzkörnern beobachtet werden. Pyrit lässt sich einerseits als schnurartige Anordnung auf der Aboralseite der Seesterne und andererseits als framboidaler Pyrit im Innern aufgebrochener Coccosphären (mündl. Mitt. F. Zweili) beobachten. Der Pyritanteil liegt in fossilreichen Lagen bei 5%, in fossilleeren verschwindet er fast ganz. Das Sediment lässt sich als sehr gut sortierter, strukturell reifer, sandiger Kalkarenit bis Kalklitit ansprechen (Fig. 2).

### 2.2 Feinstratigraphie und Sedimentstrukturen

Aufgrund der geringen Korngrösse und der Kompaktheit der fossilführenden Bank lassen sich im Aufschluss nur selten Sedimentstrukturen beobachten. Lässt man die

Handstücke etwas verwittern, treten einzelne Strukturen zutage; die besten Resultate wurden jedoch mit Radiographien erzielt. Die Profilkolonne in Figur 3 stellt eine Zusammenfassung beider Untersuchungsmethoden dar.

An der Basis tritt eine subparallele, kreuzgeschichtete Feinlamination auf (Phase I), die von einer etwa  $\frac{1}{2}$  mm dünnen Mergellage abgeschlossen wird; einzelne Laminae weisen einen erhöhten Quarzgehalt auf. Anschliessend folgt ein feinlaminiertes Intervall

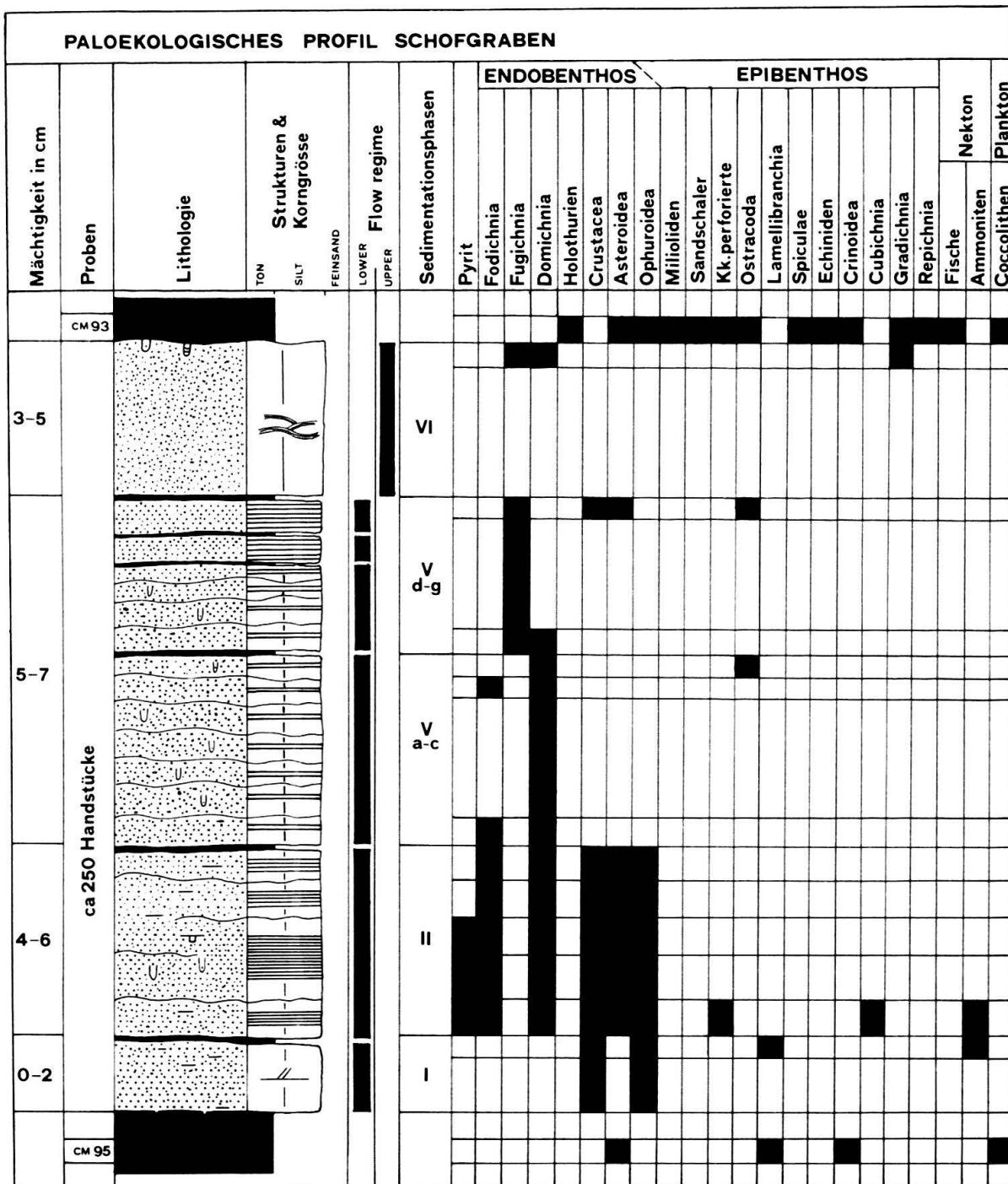


Fig. 3. Palökologisches Profil der Grabung.

(Phase II) mit vier Kleinrippellagen, die je nach Lage im Aufschluss als Sinus-, Oszillations- und Interferenzrippeln ausgebildet sind. Einzelne Abschnitte sind stark bioturbiert, den Abschluss bildet eine dünne Mergellage. Der nächste Abschnitt zeigt wiederum eine Feinlamination mit sechs Kleinrippellagen und einer Mergellage als Dach (Phase Va-c). Darüber folgt ein feinlaminiertes Intervall mit sechs Kleinrippellagen und zwei Mergellagen (Phase Vd-g). Die Unterteilung der V. Phase in Unterphasen erfolgt aufgrund von sieben verschiedenen Bioturbationsniveaus, das Ganze wird von einer weiteren Mergellage abgeschlossen. Die letzte Phase (Phase VI) wird von einer Lage mit «low angle hummocky cross stratification» (WALKER 1979) gebildet, die noch einzelne Fluchtspuren aufweist.

*Bankunter- und Bankoberseiten.* – Die Unterseite der Kalkarenitbank auf den liegenden Ton zeigt in Nord-Süd-Richtung verlaufende Strömungsmarken. Ihre Bankoberseite ist leicht gewellt und mit einer feinen Tonhaut überzogen. Zahlreiche Schreit- und Kriechspuren (vorwiegend *Gyrochorte* sp.), kleine U-Bauten, Liegespuren von Lamellibranchiern (*Pelecypodichinius* sp.) und Fluchtspuren sind zu erkennen (vgl. MEYER 1983, S. 68, Abb. 20, 21). Vereinzelt finden sich konzentrische Ringe, die in ihrem Zentrum einen senkrechten Bau aufweisen («Concentric injections», SEILACHER 1982, S. 341, Fig. 4d).

*Bankinternstrukturen.* – Es lassen sich insgesamt dreizehn Kleinrippellagen beobachten, die aber z. T. seitlich auslaufen. Die Unterscheidung der einzelnen Rippletypen ist aufgrund der geringen Korngrösse manchmal schwierig; zu den bereits erwähnten Formen kommen noch symmetrische Zungenrippeln hinzu, häufigste Formen sind aber die einfachen und verzweigten Sinusrippeln.

### 3. Fossilinhalt und Einbettung

#### 3.1 Fossilinhalt

Die Zusammensetzung der Fauna ändert sich innerhalb der untersuchten Kalkarenitbank rasch, deshalb wird sie nach den einzelnen Sedimentationsphasen getrennt (vgl. Fig. 3) und in abnehmender Häufigkeit dargestellt.

##### Phase I

*Ophiomusium gagnebini* (THURMANN)  
*Sinosura wolburgi* HESS  
*Eryma* sp.  
*Perisphinctidae* gen. et spec. indet. (Phragmokonreste)  
*Ostrea ? unguis* (MERIAN) (linke Klappe)

##### Phase II

*Pentasteria* (*Pentasteria*) *longispina* HESS  
*Ophiomusium gagnebini* (THURMANN)  
*Fodichniac* (Polychätenspuren)  
*Sinosura wolburgi* HESS  
*Eryma* sp.  
*Ophiopetra* ? *oertlii* HESS  
 Reste von gagatisiertem Holz  
*Fodichnia* (Polychätenspuren)

*Perisphinctes (Dichotomoceras) sp.<sup>2)</sup>*

Ruhespur von *Pentasteria*

Erymidenbauten

Phase Va-f

Fodichnia (Polychätenspuren)

Fugichnia (Typus *Phyllactis*)

Ostracoden (im Dünnschliff)

Phase Vg

Ostracoden (im Dünnschliff)

*Pentasteria (Pentasteria) longispina* HESS

*Eryma* sp.

Phase VI

Ostracoden (im Dünnschliff)

*Pentasteria* sp. (Arm- und Scheibenreste)

*Ophiomusium* sp. (Armreste im Dünnschliff)

Nach Phase VI (CM 93, Schlämmprobe)

*Balanocrinus subteres* (MÜNSTER) (Stiele, Armreste)

*Ophiomusium gagnebini* (THURMANN) (Wirbel, Lateralschilder)

*Spirillina helvetica* KÜBLER & ZWINGLI

?*Galliacytheridea* sp.

*Lenticulina* sp.

*Marginulina* sp.

*Sinosura wolburgi* HESS (Wirbel, Ventral- und Lateralschilder)

*Polydiadema* sp. (Stacheln, Ambulakralplattenreste)

*Achistrum issleri* (CRONEIS) (Sklerite)

*Stueria gracillima* (WHIDBORNE) (Sklerite)

*Nodosaria* sp.

*Dentalina* sp.

*Priscopedatus* sp. (Sklerite)

*Pentasteria (Pentasteria) longispina* HESS (Marginalia)

*Ophiopetra ?oertlii* HESS (Wirbel, Dorsalschilder)

*Ophiacantha constricta* HESS (Lateralschilder)

*Haplophragmium coprolithiformis* SCHWAGER

*Textularia ?jurassica* GÜMBEL

*Theelia* sp.

Fischzähne

Die Probe CM 93 enthielt insgesamt 28 Coccoolitharten, ganze Coccosphären sind nicht selten. Nachstehend die häufigsten Arten (Bestimmung unter dem Rasterelektronenmikroskop durch F. Zweili, Bern).

*Discorhabdus patulus* (DEFLANDRE)

*Ellipsagelosphaera britannica* (STRADNER)

*Cyclagelosphaera margereti* NOËL

*Axopodorhabdus cylindratus* (NOËL)

*Hexapodorhabdus cuvilli* NOËL

---

<sup>2)</sup> Zwei Exemplare dieser Gattung werden am Naturhistorischen Museum Basel unter den Nummern 30703 und 30704 aufbewahrt (Bestimmung: R. A. Gygi).

- Ethmorhabdus gallicus* NOËL  
*Polydorhabdus escaigi* NOËL  
*Stephanolithion bigoti* DELFLANDRE  
*Crepidolithus perforatus* (MEDD)  
*Vekshinella quadriarculla* (NOËL)  
*Zygolithites choffati* ROOD, HAY & BARNARD

### 3.2 Einbettung

Die meisten Astropectiniden liegen mit ausgebreiteten Armen im Sediment, wie dies auch SCHÄFER (1962) an Seesternen der Nordsee beobachten konnte. Einige Exemplare liegen jedoch nicht in einer Schichtfläche, sondern mehrere oder alle Arme verlaufen schräg zur Schichtung. Die Supramarginalstacheln des Exemplars auf Figur 4 (oben) stecken schräg im Gestein, und die Ambulakralregion bildet einen Wulst, dieselben Merkmale zeigt auch der von HESS (1975, Tf. 1) abgebildete Seesterne.

Die Wulstbildung der Ambulakralregion ist auf die dachförmig angeordneten Ambulakralia zurückzuführen. Der Eindruck eines Wulstes wird durch das Absinken der Körperdecke während der Einbettung noch verstärkt. Diese Wulstbildung scheint aber nicht nur eine Folge der Bauweise zu sein. Zahlreiche Exemplare (von der Oralseite her

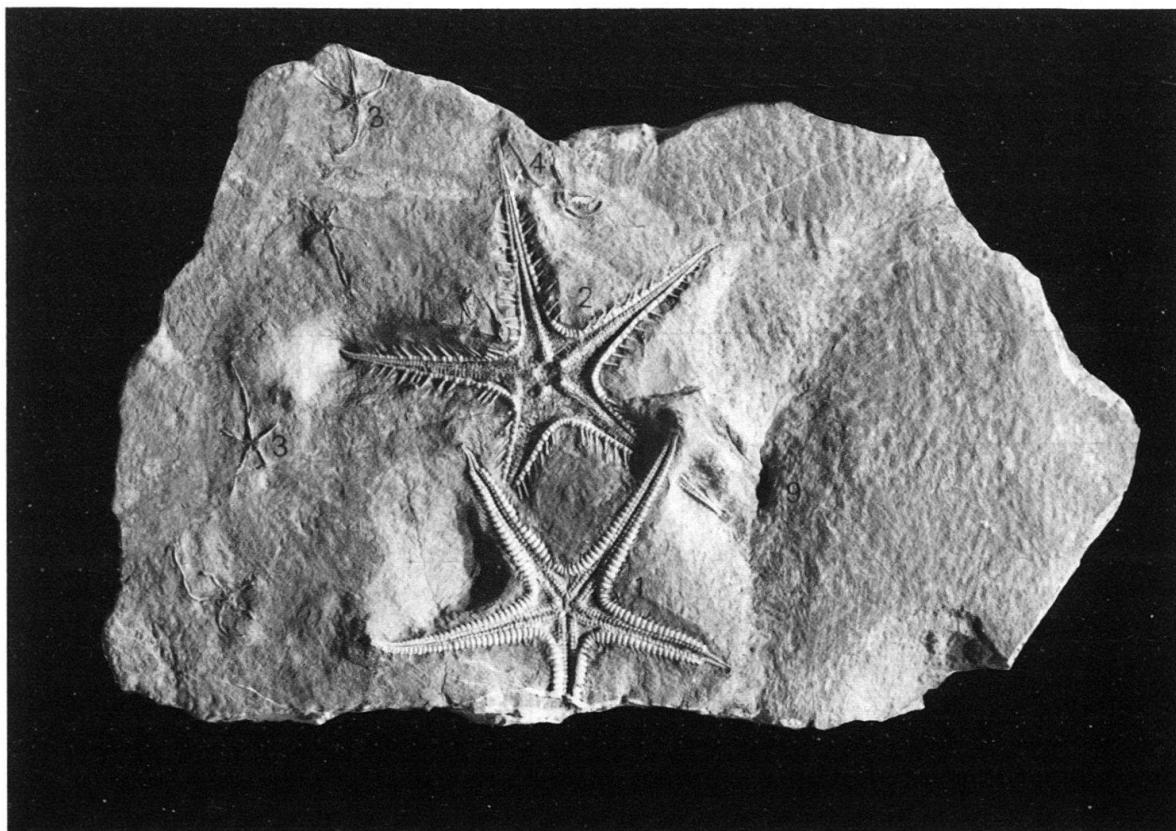


Fig. 4. *Pentasteria (Pentasteria) longispina* HESS.  $\times 0,2$ . Samml. Meyer & Imhof (Trimbach). 1 = Oralseite mit distal regenerierten Armen; 2 = Aboralseite; beachte die Wulstbildung der Ambulakralregion und die schräg im Gestein steckenden Supramarginalstacheln; 3 unten = *Ophiomusium gagnebini* (THURMANN), Aboralseite; 3 oben = Oralseite; 4 = *Sinosura wolburgi* HESS, Aboralseite; gleich rechts daneben Kleinrippeln; 9 = Bau von *Eryma* sp. im Querschnitt.

gesehen) weisen eine starke Verschmälerung der Ambulakralrinne auf (Tafel, subadultes Exemplar bei \*); eine weit geöffnete Rinne zeigt der Seester auf der Tafel (rechts von \*), eine Mittelstellung lässt sich auf der Tafel (oberhalb 5) beobachten.

Die unterschiedlichen Öffnungswinkel der Ambulakralrinne und die schräg nach oben im Gestein steckenden Supramarginalstacheln lassen sich meines Erachtens nicht mit Kompaktionserscheinungen während der Einbettung und der Fossilisation erklären. Dieses Phänomen liesse sich durchaus mit einer Öffnung oder Schliessung der Rinne während des Ein- bzw. Ausgrabevorgangs erklären; zudem treten bei der Präparation von der Oberseite her immer verstärkte Quarzanhäufungen auf den Armen und um diese herum auf, was auf eine «Sortierung» des Sediments während einer Bewegungsphase deutet. In An- und Dünnschliffen durch Seesterne (Fig. 2) lässt sich auf der Unterseite eine deutliche Störung des normalerweise feinlaminierten Sediments feststellen, wie dies bereits HESS (1968) erkannt hat. Der ursprüngliche Körperhohlraum ist zudem mit einer Feinsilt-/Tonfraktion gefüllt (Fig. 2); das gleiche Sediment findet sich sonst nur in eingefüllten Erymidensiedlungen.

Auf der grossen Platte (Tafel, bei ○) befindet sich eine fast erwachsene *Pentasteria*, von der drei aborale Arme sichtbar sind, die zwei übrigen Arme sind auf der Schichtoberseite (nicht sichtbar) vorhanden. Unmittelbar daneben befindet sich ein grosses Exemplar von *Eryma* sp. Der Bau des Erymidens ist auf einer Länge von 30 cm gut sichtbar (Tafel, 6) und ist mit einer Feinsilt-/Tonfraktion verfüllt. Der Querschnitt des Baus ist rund bis elliptisch und zeigt eine gute Übereinstimmung mit den von RICE & CHAPMAN (1971) beschriebenen Bauten des Schlankhummers *Nephrops norvegicus* (LEACH).

Die Orientierung der Organismen im Sediment ist unterschiedlich. Die Erymidensiedlungen sind in Lebensstellung eingebettet. Die Seesterne zeigen zu 85% Normallage, der Rest liegt verkehrt; weshalb so viele Exemplare (15%) verkehrt liegen, lässt sich vermutlich erst abklären, wenn spezifische, experimentelle Untersuchungen zur Einbettung rezenter Asteriden vorliegen. Die Schlangensterne (v.a. *Ophiomusium*) zeigen zu 58% die Aboralseite, 42% die Oralseite. Der kräftige Armbau (massive Lateralschilder) und die unterschiedliche Orientierung im Substrat sprechen für eine epibenthonische Lebensweise; vereinzelte, starke Quarzanhäufungen auf der Aboralseite lassen darauf schliessen, dass sich die Ophiuren auch oberflächlich einwühlen konnten. Die Orientierung von *Sinosura* im Sediment (50% Oralseite, 50% Aboralseite) lässt sich aufgrund ihrer Seltenheit (4 Exemplare) nicht deuten; ihr zarter Armbau (sehr dünne Lateralschilder) lässt aber eher auf eine endobenthonische Lebensweise schliessen.

## 4. Diskussion

### 4.1 Populationsdichte

Die Messung der Seesterndichte erfolgte auf der gesamten Grabungsfläche ( $12 \text{ m}^2$ ); sie liegt im Mittel bei  $3,3 \text{ m}^{-2}$ . Das Besiedlungsmuster ist aber recht unterschiedlich. Einzelne Flächen weisen eine dünne Besiedlung auf ( $0\text{--}2 \text{ Individuen m}^{-2}$ ), stellenweise zeigen sich aber Anhäufungen mit einer Dichte von bis zu  $12 \text{ Individuen m}^{-2}$  (Fig. 5). Ähnliche Besiedlungsmuster wurden von WARNER (1979) bei rezenteren Asteriden festgestellt. Nachstehend ein Vergleich von Populationsdichten fossiler und rezenter Asteriden.

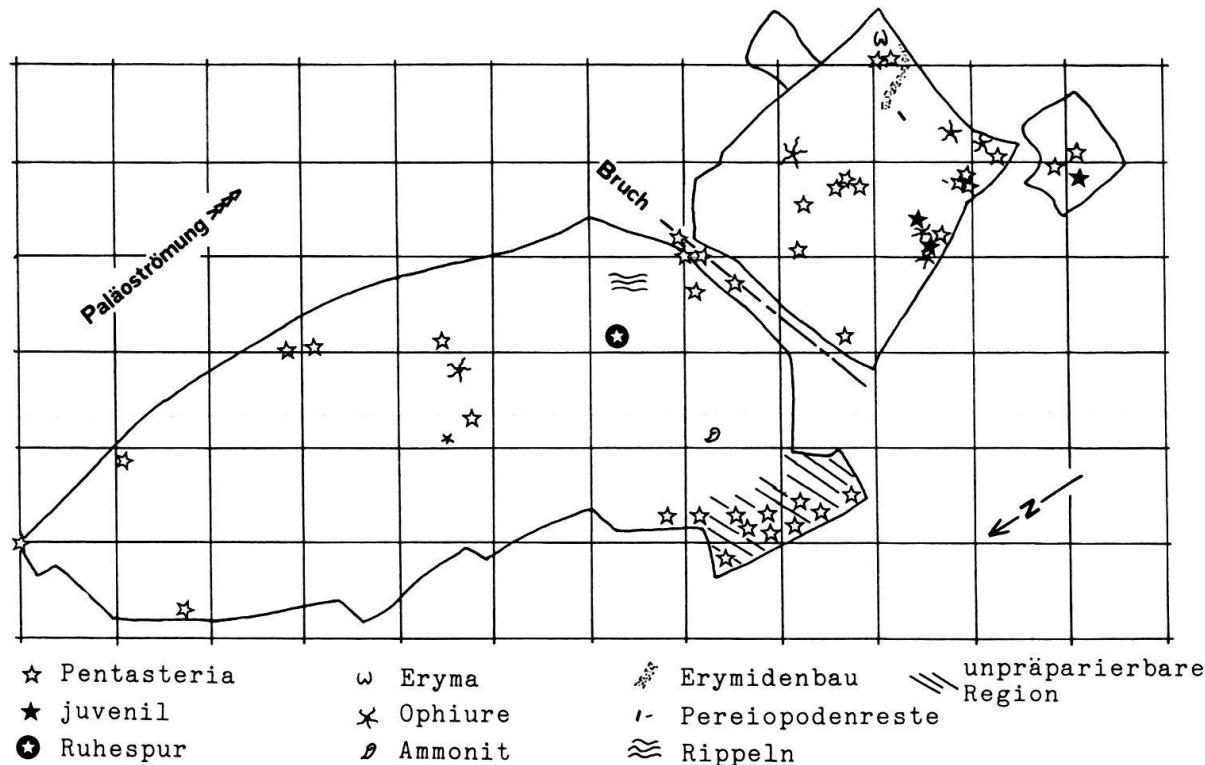


Fig. 5. Besiedlungsmuster einer Schichtfläche der Phase II, gezeichnet nach dem Grabungsbefund von 1979 (unterer Teil) und nach Abschluss der Präparation (Rasterbreite = 50 cm).

Art	Dichte ( $\text{m}^{-2}$ )	Alter, Lokalität	Autor
<i>Palaeaster echaris</i>	21	Devon, Saugerties New York, USA	CLARK (1912)
<i>Pentasteria longispina</i>	3,3	Mittleres Oxfordian, Schofgraben	Diese Arbeit
<i>Asterias vulgaris</i>	15		REESE (1966)
<i>Asterias vulgaris</i>	80	Vor Devon (Küste)	WARNER (1979)
<i>Astropecten auraciacus</i>	0,1	Arzachena, Sardinien	BURLA et al. (1976)
<i>Astropecten bispinosus</i>	0,016	Costa Colostrai, Sardinien	RIBI et al. (1976)
<i>Astropecten jonstoni</i>	0,027	Costa Colostrai, Sardinien	RIBI et al. (1976)

Die Beurteilung von Populationsdichten ist nicht einfach, da sich diese aus verschiedensten ökologischen Gründen innerhalb kurzer Zeit verschieben können. *Astropecten auraciacus* (LINNÉ) sammelt sich vorwiegend dort an, wo gute Fanggründe liegen. Wegen ihrer Größe und ihres Räubertums können nach BURLA et al. (1976) adulte Individuen nur in geringer Dichte vorkommen. Nach diesen Untersuchungen lässt sich auch ein statistischer Zusammenhang zwischen Korngröße des Sediments, Körpergröße und Abundanz feststellen. Im Gegensatz zu rezenten Astropectiniden erreichen unsere Formen eine wesentlich höhere Dichte. Vergleichbar hohe Dichten lassen sich bei rezenten Formen bei *Acanthaster planci* und *Asterias vulgaris* feststellen. Die Gründe für solche Massenvorkommen sieht WARNER (1979) einerseits in einer temporären Ansammlung während der Reproduktionsperiode (bei *Acanthaster*), andererseits aber als Resultat eines Nahrungsüberangebots (bei *Asterias*). JOST (1980) konnte folgendes

Phänomen beobachten: Wird auf einem begrenzten Areal die Beutetierdichte von *Astropecten aranciacus* künstlich erhöht, so stellt sich innert zehn Tagen eine sechsfach höhere Seesterndichte ein als innerhalb einer normal besiedelten Fläche. Die hohe Dichte in unserer Population scheint eher auf ein erhöhtes Nahrungsangebot hinzuweisen.

Die Schlangensterndichte wurde auf kleineren Handstücken ausgemessen, da die Präparation einer grösseren Fläche der basalen Lage (Phase I, Fig. 3) nicht möglich war.

*Ophiomusium gagnebini* (THURMANN) weist eine Minimaldichte von 330 Individuen  $m^{-2}$ , eine Maximaldichte von 1800 Individuen  $m^2$  und eine mittlere Dichte von 720 Individuen  $m^{-2}$  auf; *Sinosura wolburgi* HESS zeigt eine mittlere Dichte von 0,3  $m^{-2}$ .

Die Dichte der Schlangensterne der Phase II wurde auf der gesamten Grabungsfläche gemessen. *O. gagnebini* (THURMANN) weist eine Dichte von 0 bis 200 Individuen  $m^{-2}$  (mittlere Dichte 3 Individuen  $m^{-2}$ ), *S. wolburgi* HESS eine mittlere Dichte von 0,16 Individuen  $m^{-2}$  und *O. oertlii* HESS eine solche von 0,08 Individuen  $m^{-2}$  auf.

Art	Dichte ( $m^{-2}$ ) Mittelwert = $\bar{m}$	Alter, Lokalität	Autor
<i>Amphiura filiformis</i>	3–400 2200		BUCHANAN (1964) KOENNECKER & KEEGAN (1973)
<i>Ophiura robusta</i>	$\bar{m}$ 120		REESE (1966)
<i>Ophiocoma bollousi</i>	40–200		REESE (1966)
<i>Ophiotrix fragilis</i>	60–340 2196		REESE (1966) BRUN (1969)
<i>Strataster ohioensis</i>	$\bar{m}$ 4500	Mississippian, Ohio, USA	KESLING & LE VASEUR (1971)
<i>Arenorbis</i> sp.	$\bar{m}$ 180	Muschelkalk, Crailsheim, BRD	Eigene Beobachtungen
<i>Aplocoma agassizi</i>	$\bar{m}$ 3500	Rhät, Allgäu, BRD	HESS (1965a)
<i>Ophiopinna elegans</i>	$\bar{m}$ 1500 $\bar{m}$ 200	Callovien, La Voûlte, Frankreich	HESS (1960) DIETL & MUNDLOS (1972)
<i>Ophiomusium gagnebini</i>		Oxfordian, Schofgraben	Diese Arbeit
Phase I	330–1800		
Phase II	0–200		
<i>Sinosura wolburgi</i>			
Phase I	0,3		
Phase II	0,16		
<i>Ophiopetra oertlii</i>			
Phase II	0,08		

Bei rezenten Schlangensternen findet man sehr unterschiedliche Populationsdichten, sie sind vor allem auf ökologische Faktoren zurückzuführen. Klar ersichtlich ist, dass fossile Populationen überwiegend eine höhere Dichte aufweisen als rezente. Eine Ausnahme bilden *Amphiura filiformis* und *Ophiotrix fragilis*. Diese in Massenvorkommen auftretenden Schlangensterne sind nach WARNER (1979) vorwiegend spezialisierte Suspensionsfresser. Diesen Schlangensternen bringt ein Massenauftreten in einem Milieu erhöhter Strömung einen wesentlichen Stabilitätsvorteil gegenüber einzeln auftretenden Individuen. Übersteigt die Strömung  $20 \text{ cm sec}^{-1}$ , rücken die Ophiuren näher zusam-

men und hängen mit ihren Armen am Nachbarn ein; so bilden sie ein dichtes Netz, das ein Verschwemmtwerden verhindert (WARNER 1979). Ein weiterer Vorteil bringt der gemeinsame Nahrungserwerb. Massenvorkommen erreichen durch gleichzeitiges Suspensionsfischen mit den Armen ein Abbremsen der Strömungsgeschwindigkeit und somit direkt eine höhere Partikelabsatzrate; dadurch wird für alle Individuen die Wahrscheinlichkeit, ein Nahrungspartikel zu fangen, erhöht (WARNER 1979).

Unsere *Ophiomusium*-Population (Phase I) lebte in einem vergleichbaren Strömungsregime (vgl. Kap. 4.4) und zeigt hinsichtlich der Dichte, des Besiedlungsmusters und des Substrats eine bemerkenswerte Übereinstimmung mit den von WARNER (1979) untersuchten Populationen. Vergleichbare Verhältnisse finden wir auch bei anderen fossilen Massenvorkommen (KESLING & LE VASEUR 1971; HESS 1965).

In unseren Populationen zeigt sich ein grosser Dichteunterschied in den drei auftretenden Ophiurenarten. Im Englischen Kanal wurden hohe Dichten von *Ophiotrix fragilis* festgestellt; in derselben Gemeinschaft treten 500 *O. fragilis* und 3 *Ophiopholis aculeata* pro Flächeneinheit auf. Mit Hilfe von markiertem Phytoplankton gelang es ROUSHDY & HANSEN (1960; in FELL 1966) nachzuweisen, dass erstere Art ein viel effektiverer Planktonfilterer ist; dies erklärt auch die unterschiedliche Dichte. Eine Untersuchung von BLEGVAD (1914; in REESE 1966) im Limifjord zeigt eine ähnliche Dichteverteilung zwischen *Ophiura* sp. als bentonischer Carnivore und *Ophiura texturata* als Detritusfresser. Die Dichteunterschiede der drei Ophiurenarten in unseren Populationen könnten sehr wohl mit der unterschiedlichen Ernährungsweise zusammenhängen, zumal sie sich in ihrer Morphologie und in ihrer Lebensweise voneinander unterscheiden (vgl. Kap. 3.2).

Die Dichte der Erymiden-Populationen (auf der ganzen Grabungsfläche gemessen) beträgt 0,08 Individuen  $m^{-2}$  in Phase I und 0,017 Individuen  $m^{-2}$  in Phase II; sie zeigen eine recht gute Übereinstimmung mit den Angaben von CHAPMAN & RICE (1971): *Nephrops norvegicus* (LEACH) weist in schottischen Gewässern eine Dichte von 0,2 Individuen  $m^{-2}$  auf.

#### 4.2 Populationsdynamik

Sämtliche an dieser Fundstelle in der Grabung 1979 gefundenen See- und Schlangensterne wurden vermessen, und zwar bei den Ophiuren der Scheibenradius und bei den Seesternen der Armradius (von der Armspitze bis zum Scheibenzentrum, Fig. 6). Die Schlangensternpopulationen der I. und II. Phase (Fig. 6a, b) und die Astropectinidenpopulation der II. Phase (Fig. 6d) weisen unterschiedliche Größenklassen auf, was auf mehrere Generationen hinweist; frühe Wachstumsstadien sind selten oder fehlen ganz. Rezente Astropectiniden besitzen eine mittlere Lebenserwartung von 6 bis 7 Jahren (GRAY et al. 1968; RIEDL 1970); rezente Ophiuren eine solche zwischen 6 und 10 Jahren (HYMAN 1955; GUILLOU & ROBERT 1980).

Bei den Erymiden wurden keine Larvenstadien beobachtet. Allein von der unterschiedlichen Grösse der Scheren-, Carapaxreste, Abdominalfragmente und der kompletten Exemplare lässt sich eindeutig feststellen, dass wir es mit verschiedenen Altersstadien zu tun haben.

Die Wachstumsgeschwindigkeit rezenter Stelleroideen hängt von verschiedenen Bedingungen ab, so vom Nahrungsangebot, dem Substrat, vom Predatorendruck und von

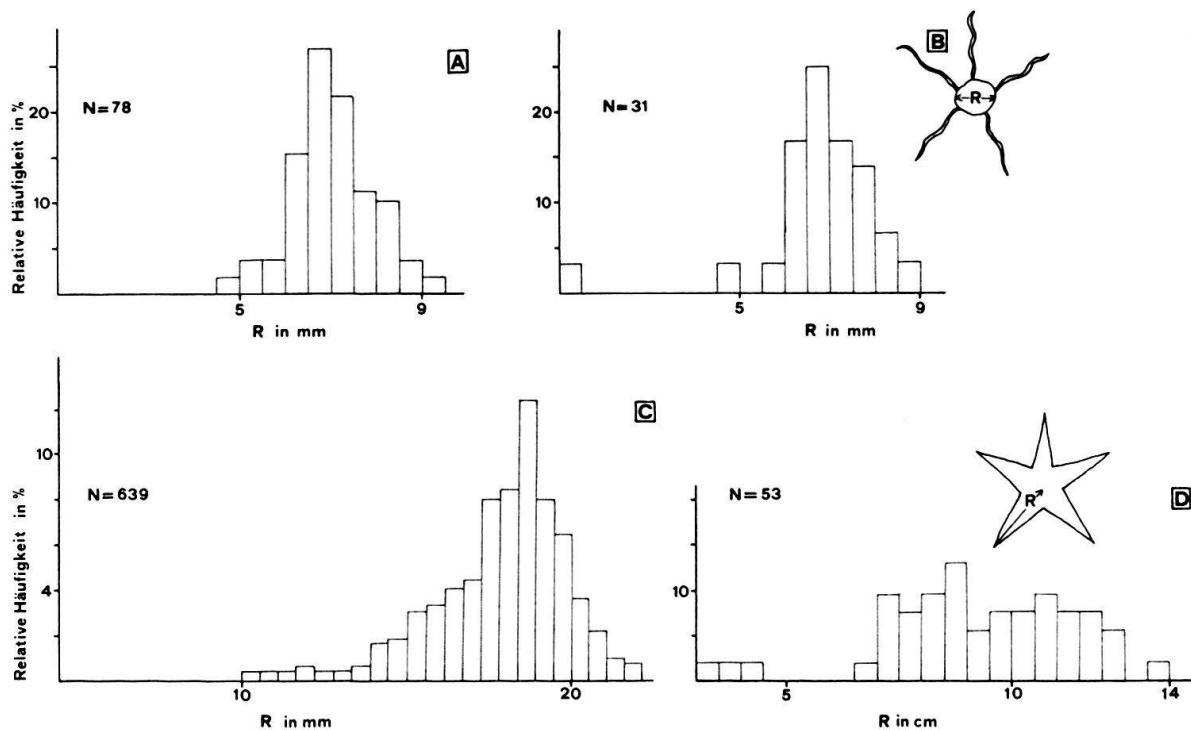


Fig. 6. Grösse-Häufigkeits-Verteilung der Ophiuren- und Asteriden-Populationen: a = *Ophiomusium gagnebini* (THURMANN) aus Phase I; b = *Ophiomusium gagnebini* (THURMANN) aus Phase II; c = *Ophiura texturata* (rezent), Bucht von Douarnenez, 22. November 1977 (umgezeichnet nach GUILLOU & ROBERT 1980); d = *Pentasteria (P.) longispina* HESS aus Phase II.

der geographischen Breite (FEEDER & CHRISTENSEN 1966; GUILLOU & ROBERT 1980). *Asterias rubens* zeigt im ersten Jahr einen Armlängenzuwachs von 15 mm, im Winter einen Wachstumsstillstand und im folgenden Sommer einen Armlängenzuwachs von 25 mm (GUILLOU 1980). Bei *Astropecten jonstoni* zeigen jüngere Individuen (mittlerer Armradius: 12 mm) einen Zuwachs von 5 mm in fünf Wochen, Individuen mit einem mittleren Armradius von 36 mm hingegen verzeichnen innerhalb derselben Zeitspanne keinen Zuwachs (RIBI et al. 1976). Ähnliche Verhältnisse zeigen GUILLOU & ROBERT 1980 bei *Ophiura texturata* auf. Im Mittelmeer hat diese Art eine durchschnittliche Lebensdauer von zwei Jahren, an der Bretagne von drei Jahren und in nordischen Gewässern eine solche von fünf bis sechs Jahren. Die klimatischen Faktoren scheinen also, nebst anderen Umweltparametern, eine wichtige Rolle zu spielen.

Die Häufigkeitsdiagramme der Schlangensterne (Fig. 6a, b) zeigen nur sehr wenige juvenile Individuen (Scheibenradius unter 4 mm).

Die verschiedenen Generationen in unseren Populationen weisen – analog den rezenten Schlangensternen – auf eine Lebensdauer von mehreren Jahren hin; dadurch ist eine jahreszeitliche Abhängigkeit der Populationen gegeben. Das Fehlen früher Wachstumsstadien spricht für eine jahreszeitliche Abhängigkeit der Rekrutierungsmechanismen. Eine der unsrigen vergleichbare Häufigkeitsverteilung wurde von GUILLOU & ROBERT (1980) während der Herbst-Winter-Frühlings-Monate an einer Population von *Ophiura texturata* festgestellt (Fig. 6c). Ein ähnliches Phänomen zeigt sich in einer Population von *Amphiura filiformis* vor Irland. Hier konnten O'CONNOR & MCGRATH (1980) eine numerische Dominanz von Individuen mit einem Scheibenradius von 4,5



Fig. 7. *Ophiomusium gagnebini* (THURMANN), Aboralseite aus Phase II (NMS 20042), Scheibenradius 1 mm.

mm und grösser feststellen. Die Grösse-Häufigkeits-Verteilung der *Pentasteria*-Population (Fig. 6d) weist – ähnlich den Schlangensternen – eine geringe Zahl an Jungtieren auf. Rezente Asteriden zeigen wie die Ophiuren eine Segregation in Grössenklassen; kleine Individuen von *Astropecten bispinosus* und *A.jonstoni* finden sich in deutlich flacherem Wasser als grössere (RIBI et al. 1976). Dieser Befund steht nach diesen Autoren in Zusammenhang mit Nahrungsangebot, Konkurrenz und Kannibalismus. Die unterschiedlichen Grössenklassen und die Seltenheit früher Wachstumsstadien weisen auf eine jahreszeitliche Abhängigkeit unserer *Pentasteria*-Population. Ähnliche Häufigkeitsverteilungen sind von *Asterias vulgaris* (GUILLOU 1980) und von *Echinaster* sp. (SCHEIBLING 1982) beschrieben worden.

#### 4.3 Regeneration

Regenerierte Arme sind bei unseren fossilen Seesternen weitaus häufiger als bei den Schlangensternen, liegt doch der Anteil an der Gesamtpopulation bei 30% (Individuen mit regenerierten Armen). Es werden sowohl distale, intermediäre als auch proximale Teile von der Regeneration erfasst. Normalerweise sind die Arme gleichmässig nachgewachsen (Fig. 4, 1), was für eine Autotomie spricht; in Ausnahmefällen zeigt sich eine



Fig. 8. *Ophiomusium gagnebini* (THURMANN), Aboralseite aus Phase I (NMS 20043), Balkenlänge 5 mm; mit vier Armen und zwei ungleichen Regeneraten (Pfeile).

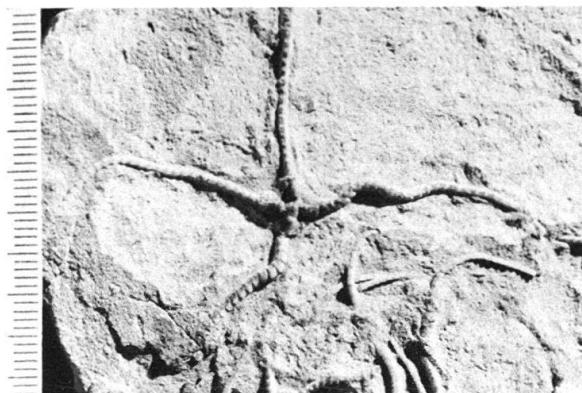


Fig. 9. *Ophiomusium gagnebini* (THURMANN), Aboralseite aus Phase I (NMS 20041). Vierarmiges Exemplar ohne sichtbaren Scheibendefekt.

schräg verlaufende Nahtstelle (Tafel,  $\times$ ), was sich auf eine Biss- oder Schneideverletzung – eventuell von Fischen oder Schlankhummern – zurückführen lässt.

Regenerierte Arme sind bei rezenten Schlangensternen recht häufig, bei fossilen hingegen sind sie meines Wissens nur von HESS (1960) beschrieben worden. In einer grossen Population von *Ophiopinna elegans* (HELLER) wurden lediglich zwei Exemplare gefunden, die am distalen Armteil ein kurzes Regenerat aufweisen. Bei unseren Funden sind sie ebenfalls recht spärlich (0,05% bezogen auf Gesamtpopulation) und wurden bei *Ophiomusium gagnebini* (THURMANN) (Fig. 8) und bei *Sinosura wolburgi* HESS (Fig. 10) festgestellt. Bei Exemplar NMS 20040 wurden gleich zwei Arme proximal regeneriert; auf dem gleichen Handstück befindet sich noch ein zweites Exemplar, dessen Arm im mittleren Bereich regeneriert ist. Figur 8 lässt eine vierarme Ophiure mit asymmetrischem Scheibenbau erkennen. Ein Arm stellt ein direkt aus der Scheibe wachsendes Regenerat dar, ein anderer ist erst etwa 2 mm von der Scheibe entfernt



Fig. 10. *Sinosura wolburgi* HESS, Aboralseite aus Phase I (NMS 20044), Balkenlänge 5 mm; mit regeneriertem Arm (Pfeile).

regeneriert; hier scheint es sich um eine Verletzung durch Predatoren zu handeln. Figur 9 zeigt ein *Ophiomusium* mit vier Armen ohne sichtbaren Scheibendefekt. Der Bau des Individuums ist perfekt vierfach symmetrisch, was auf eine frühlarvale Fehlentwicklung schliessen lässt.

## 5. Genese der Lagerstätte

### 5.1 Sedimentationsphasen

*Erste Phase (Fig. 11, 1).* – Nach längerer Tonsedimentation wird durch eine verstärkte Strömung Quarzsand in unser Gebiet transportiert. Es entstehen feinlaminierte, subparallel kreuzgeschichtete Sande mit Sinusrippeln. Aufgrund der Sedimentstrukturen und der Korngrösse lässt sich eine Strömungsgeschwindigkeit von 20 bis 60 cm sec<sup>-1</sup> angeben (lower flow regime). Dreidimensional orientiert gesägte Handstücke zeigen eine bevorzugte Paläoströmung aus Norden (Schüttungsrichtung der Rippeln), sie bleibt in allen Sedimentationsphasen konstant. Im Aargau und im Wutachtal weisen die unteren Effinger Schichten eine Paläoströmung aus Norden bis Nordwesten auf (GYGI 1969, S. 171). Die Frage nach dem Liefergebiet der Quarzsande wurde bereits eingehend von BOLLIGER & BURRI (1970, S. 75f.) diskutiert. Sie beziehen das terrigene Material aus der paläozoischen und triadischen Hülle des Rheinischen Massivs. Die grossräumigen Transportmechanismen, die den Quarzsand in unser Milieu gebracht haben, sind unklar (?Windtransport), regional gesehen dürfte es sich aber um «contour currents» handeln. Dies ist aus der weiteren Paläogeographie und der faziellen Verbreitung der Sande ersichtlich (Fig. 12).

Während dieser ersten Phase herrschten offenbar optimale Nahrungsbedingungen. Nahrungsangebot, Substrat und eine erhöhte Strömung sind der Grund für die hohe Besiedlungsdichte und das Verteilungsmuster. Als allochthone Elemente sind Reste von Ammoniten und einer Auster anzusehen. Die Schlangensterne finden sich vor allem in Horizonten mit erhöhtem Mergelanteil, in den stark quarzreichen Lagen im obersten Grabungsabschnitt fehlen sie ganz. Dies scheint eine Folge des erniedrigten Feinfaktionanteils des ursprünglichen Sediments zu sein, in Sedimenten mit höherer Feinfaktion ist mehr organisches Material (Nahrung) angereichert und wird somit von detritusfressenden Organismen bevorzugt. Die biostratinomischen Beobachtungen sprechen in diesem ersten Abschnitt für eine Oberflächenbesiedlung. *Ophiomusium* konnte sich aber auch oberflächlich leicht einwühlen. HESS (1965b) betrachtet *Sinosura* als endobenthonische, Schlammböden bevorzugende Form, was auch die relative Seltenheit in den Kalksiltböden unserer Fundstelle erklären würde. Die Erymiden sind selten und treten als subadulte Individuen auf. Sie ernährten sich von Schlangensternen und herumliegendem Aas, andererseits bestand für sie auch die Möglichkeit, Detritus zu fressen. Rezente Nephropsiden bevorzugen Algen, Krebse und Fische (THOMAS & DAVIDSON 1962). Nach den Klassifizierungsvorschlägen von SCOTT (1976) lässt sich diese Fauna als epi-/endobenthonisch lebende, vagile detritus-/suspensionsfressende Gemeinschaft einstufen. Die Lebensdauer dieser Gemeinschaft und auch die Dauer dieser Phase liegen im Bereich von fünf bis zehn Jahren.

*Zweite Phase (Fig. 11, 2).* – In dieser Phase nimmt die mittlere Strömungsgeschwindigkeit ab. Die parallel bis feinlaminierten Sande werden nur durch kurze Episoden

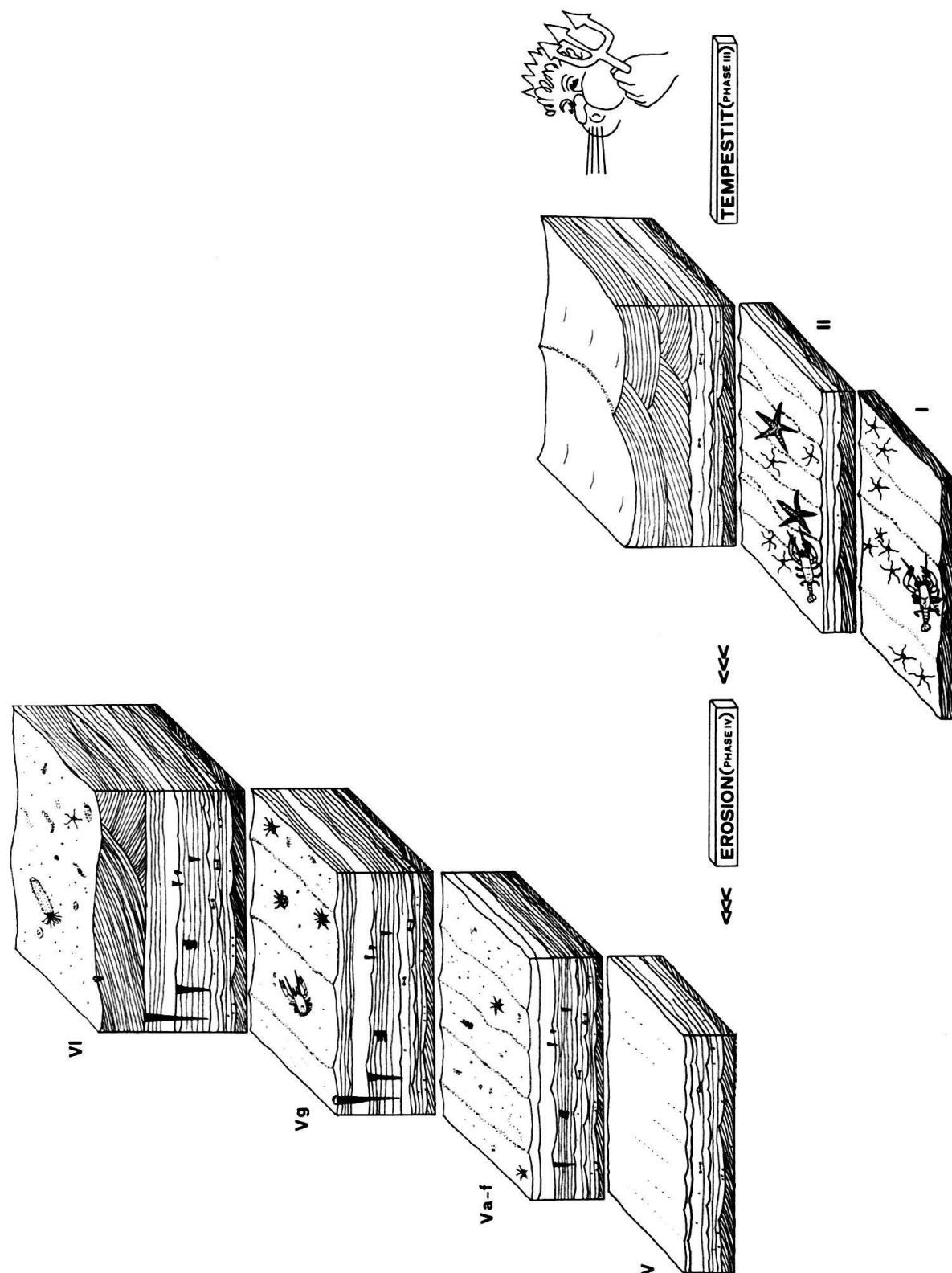


Fig. 11. Genesemodell der Echinodermenlagerstätte (Maßstab 1:3).

leicht erhöhter Strömung (Rippelböden) abgelöst. Reste von Treibholz und Ammonitenfragmente, als allochthone Elemente, dokumentieren die zeitweilig erhöhte Strömung. Die nun plötzlich auftretenden Astropectiniden finden sich in allen Niveaus und in allen ontogenetischen Stadien, wobei die Erwachsenen überwiegen. Das Nahrungsangebot der Astropectiniden (Ophiuren, Crustaceen; Polychäten, als Spuren) war optimal, anders lässt sich eine so hohe Dichte kaum interpretieren. Nach BURLA et al. (1976) sammelt sich *Astropecten aranciacus* vorwiegend dort an, wo gute Fanggründe liegen. Rezente Astropectiniden ernähren sich vorwiegend von Bivalven, Gastropoden, jungen Seesternen, Ophiuren, Krebsen, Copepoden und Polychäten (HYMAN 1955). In untergeordnetem Masse sind sie auch Mikrophagen, sie benutzen schleimproduzierende Flagellen (*Astropecten irregularis*, in REESE 1966), um Bodenmaterial und Kleinstorganismen zu fressen. Auf den Schichtflächen sichtbare Ophiuren- und Crustaceenreste (vgl. Tafel) weisen auf die Predatorenaktivität der Astropectiniden hin. Die Möglichkeit, dass sich die Seesterne von den Polychäten (als Spuren erhalten) ernährt haben, ist nicht auszuschliessen. Dass die Seesterne auch selbst Opfer der Krebse waren, zeigen die schräg angewachsenen Regenerate. Rezente Astropectiniden können, da sie die meiste Zeit vergraben sind, ihren Feinden entgehen. Nach SCHÄFER (1962) werden Seesterne oft von Grundfischen in Massen gefressen. Grössere Crustaceen sind ebenfalls zu ihren Predatoren zu rechnen; auch der unter ihnen weit verbreitete Kannibalismus ist nicht zu unterschätzen (FELL 1966; mündl. Mitt. B. Pabst, Zürich).

Die Anhäufung von Quarzsand auf der Oberseite der Seesterne und die unterschiedliche Ausbreitung der Arme im Sediment – eindeutige Anzeichen für eine Bewegung im Sediment – sprechen dafür, dass die meisten Seesterne noch versucht haben, sich auszugraben, einige entkamen vielleicht, der Rest der Population starb. Die im Dünnenschliff beobachteten Pyritschnüre auf der Aboralseite der Seesterne lassen sich als ein Rest der Körperhaut deuten und sprechen somit für sauerstoffarme Verhältnisse nach ihrem Tod. Die frühen Astropectiniden sind mit ihren Paxillenvorläufern an eine endobenthonische Lebensweise angepasst. Die Gründe für ihren Tod liegen wohl in einer zu grossen Sedimentüberschüttung, die einerseits zu einer starken Herabsetzung der Sauerstoffdiffusionsrate und somit zum Erstickungstod führte, andererseits waren vermutlich noch Kompaktionsfaktoren daran beteiligt. Dies lässt sich jedoch mangels experimenteller Daten nur schwer abschätzen.

Die Fauna der zweiten Phase lässt sich als endobenthonisch lebende, vagile Predatorengemeinschaft charakterisieren. Die Lebensdauer der Fauna und auch die Sedimentationszeit liegen zwischen fünf und zehn Jahren.

*Dritte und vierte Phase (Fig. 11).* – Der folgende Sedimentstapel (7–20 cm) würde nicht ausreichen, um die liegende Gemeinschaft an einem wirkungsvollen Ausgraben zu hindern. Eine Vergiftung des Porenwassers kommt wegen des zu geringen Pyritgehalts (max. 5%) kaum in Frage. Das Vorkommen von mehreren bis zu 20 cm mächtigen Tempestitlagen (AIGNER 1979) im Hangenden legt den Schluss nahe, dass es sich hier um eine eingeschaltete Tempestitlage (Phase III) handelte, die den Seesternen und Krebsen ein Ausgraben verunmöglichte; diese Sturmlage fiel einer nachträglichen, flächigen submarinen Erosion (Phase IV) zum Opfer, ohne sichtbare Spuren zu hinterlassen. Ein Hinweis darauf ist die feine Mergellage am Ende der Phase II, die als Suspensionsabsatz der erosiven Phase IV gedeutet werden kann.

Für die Tempestit-Hypothese sprechen folgende Argumente:

- Die Seesterne sind während des Ein- bzw. Ausgrabevorgangs gestorben.
- Das Körperinnere der Seesterne (Fig. 2) und die Erymidenbauten sind mit extrem feinem, tonigem Sediment gefüllt, das nirgends im Sedimentstapel vorhanden ist.
- Das Auftreten von bis zu zehn Tempestitlagen in den unteren und mittleren Effinger Schichten der Region zeigt, dass wir uns hier in einer dafür empfänglichen Tiefenstufe befinden.

Experimentelle Studien an einer Polychäten-Pelecypoden-Infauna zeigen, dass sie eine Sedimentüberdeckung von 10 bis 20 cm innerhalb von 24 Stunden ohne Schaden durchgraben; 30 cm sind bereits zu viel. Es müssen in einer bestimmten Tiefe Kompaktionserscheinungen auftreten, die eine Bewegung verunmöglichen (NICHOLS et al. 1978). Die überdeckende Tempestitlage muss also in unserem Fall mehr als 20 cm betragen haben.

*Fünfte Phase (a–c; Fig. 11).* – Nach den beiden hochenergetischen Phasen III und IV findet wieder eine langsame, gleichmässige Sedimentation statt. Es sind parallele, fein-laminierte Sande, die insgesamt von sechs Rippellagen unterbrochen werden. Die Subphasen a–c entsprechen verschiedenen Bioturbationsniveaus, sie weisen auf Momente besonders langsamer Sedimentation hin.

*Fünfte Phase (d–g; Fig. 11).* – Die folgenden vier Phasen entsprechen wiederum vier verschiedenen Bioturbationsniveaus und werden von vier Kleinrippellagen unterbrochen. Bemerkenswert ist das gehäufte Auftreten von «*Phyllactis*»-Spuren (Seeanemonen-Fluchtspuren) am Ende der fünften Phase. Einen Hinweis auf eine erneute Besiedlung durch eine Makrofauna ergeben die zuoberst in der Lage Vg gefundenen Crustaceen und ein juveniler Seestern. Die Faunengemeinschaft der ganzen fünften Phase lässt sich als endobenthonisch lebende, detritus- und suspensionsfressende Gemeinschaft einstufen.

*Sechste Phase (Fig. 11, 6).* – Das Sedimentationsgeschehen ändert sich schlagartig. Die nun einsetzende «hummocky cross stratification» (WALKER 1979) überdeckt die liegenden Sedimentlagen. Verschiedene Beobachtungen zeigen, dass es sich hier wiederum um eine Sturmlage (Tempestit sensu AIGNER 1979) handelt: Das Auftreten von «h.c.s.» spricht für die Beteiligung von Sturmwellen (GOLDRING & BRIDGES 1973; WALKER 1979). Nach SEILACHER (1982) ist das Auftreten von Fluchtspuren typisch für einen Tempestit. In einem dreidimensional gesägten Handstück wurde ein komplett verfalteter und teilweise disartikulierter Seestern gefunden. Das Fehlen einer Endofauna – ausser Fluchtspuren – ist auffällig. Die auftretenden konzentrischen Ringe sind nach SEILACHER (1982) nur auf der Oberseite von Tempestiten, niemals aber auf Turbiditen anzutreffen. Eine Tonhaut auf der Oberseite der Lage deutet auf einen Suspensionsabsatz hin.

Dass die Oberfläche des Tempestits nachträglich besiedelt wurde, zeigen zahlreiche Spuren und das Auftreten einer reichen Mikrofauna. Die Spuren geben Hinweise auf Polychäten, Arthropoden und Muscheln; in der Schlammprobe CM 93 sind bentonische Foraminiferen, Schwämme, Ostracoden und sämtliche Echinodermenklassen vertreten.

## 5.2 Verbreitung der Tempestitfazies

Die unteren und mittleren Effinger Schichten unseres Untersuchungsgebiets zeigen, ja nach Aufschluss, bis zu zehn quarzsandführende Tempestitlagen mit «hummocky

cross stratification» und feinlaminierte Kalkarenite, die mit Tonmergellagen alternieren. Die Spurenfossillassoziation ist in allen Aufschlüssen identisch. Autochthone Echinodermenlagerstätten konnten bis jetzt nur im Schofgraben und im Wasserlauch (hier eventuell auch paraautochthon) nachgewiesen werden, wo der Quarzgehalt niedriger ist als 50%. In der Farisberg-Antiklinale konnten bis jetzt keine Tempestite gefunden werden. Die Faziesnordgrenze liegt im Nordschenkel der Weissenstein-Antiklinale, nördlich davon schliesst die Tonmergel-Mudstone-Fazies an (Fig. 12), in der alloch-

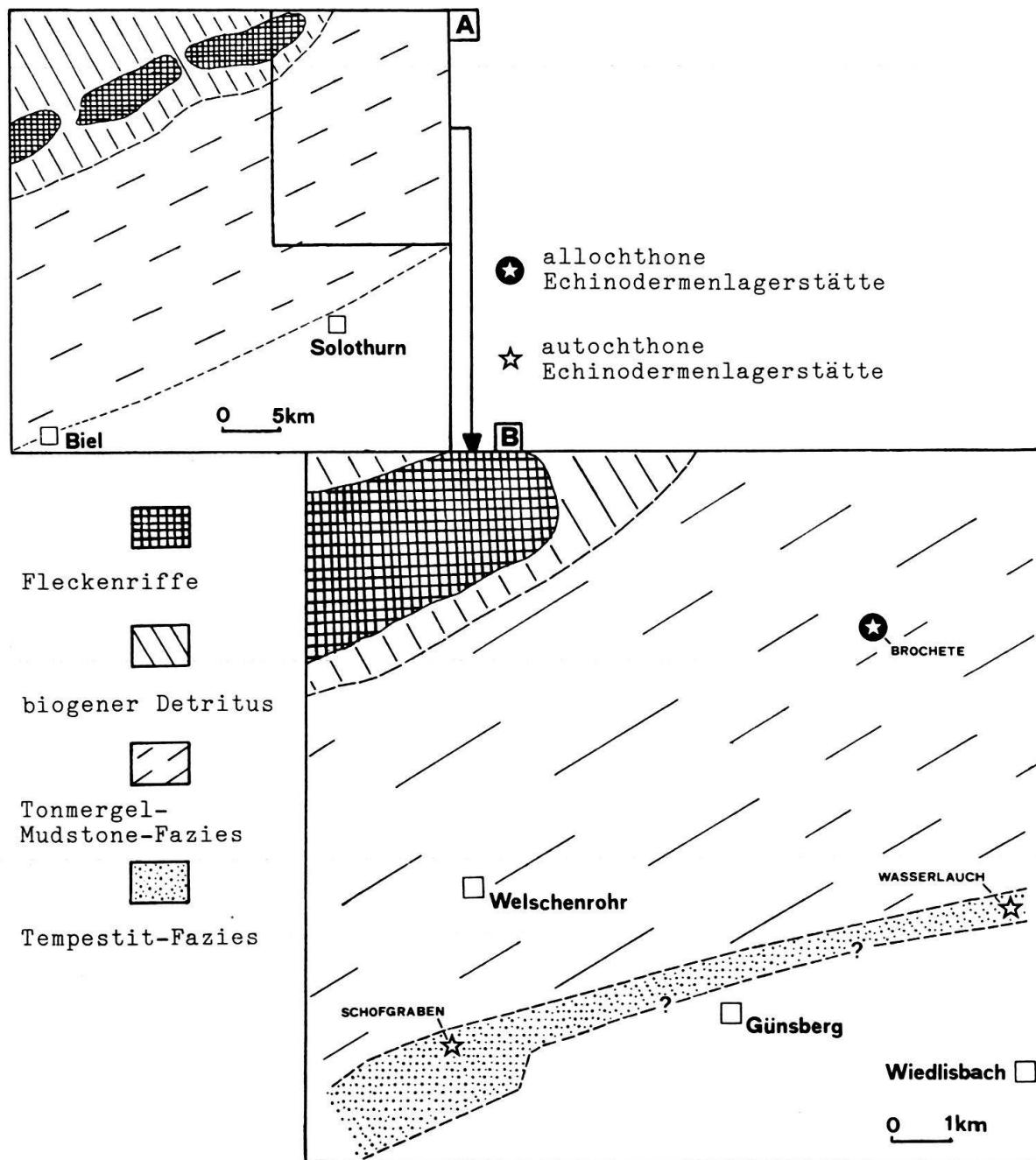


Fig. 12. Paläogeographie und Fazies der unteren Bifurcatus-Zone (untere Effinger Schichten, Moutier-Korallenkalk), umgezeichnet und ergänzt nach BOLLIGER & BURRI (1970). a = Paläogeographie der weiteren Umgebung; b = Ausschnitt aus a.

thone Echinodermenlagerstätten nicht selten sind (HESS 1966, 1975). Die Südgrenze der Fazies ist durch das Abtauchen der mesozoischen Sedimente unter die Molasse gegeben, im Nordosten ist sie durch den abgerutschten Südschenkel nicht mehr eruierbar. Die Tempestifazies setzt, soweit aufgrund der tektonischen Verhältnisse ersichtlich, etwa 4 bis 6 m über den liegenden Birmenstorfer Schichten ein.

Die Quarz-Feldspat-Schüttungen, die BOLLIGER & BURRI (1970) als Grundlage ihrer zeitlichen Korrelation zwischen Riff- und Beckenfazies dienten, scheinen durch unsere Untersuchungen in Frage gestellt, da die Quarzsande aufgrund ihres Ablagerungsmodus in unserer Region mit Sicherheit ein- bis mehrmals aufgearbeitet sind.

## 6. Schlussfolgerungen

Die Tempestite, die unsere Fossilgemeinschaft so hervorragend konserviert haben, lassen sich im mittleren Schelfbereich ansiedeln, also zwischen Normalwellen- und Sturmwellenbasis (SEILACHER 1982). Letztere ist natürlich stark von der regionalen, submarinen Topographie abhängig. An ozeanischen Küsten liegt sie heute bei 40–80 m, an der Nordsee bei 30 m, in Extremsfällen im Oregonschelf bei 200 m (LIEBAU 1980). Rezente Astropectiniden finden sich im Mittelmeer in einer Tiefe von 3 bis 100 m im sandigen Infralitoral (BURLA et al. 1976). Phylogenetisch unserer Ophiuren-Population nahestehende rezente Vertreter finden wir in Tiefen zwischen 15 und 100 m, und die Erymiden bevorzugten nach FÖRSTER (1966) eine Tiefe zwischen 50 und 70 m. Die bathymetrischen Verbreitungsdaten aller drei Tiergruppen decken sich also bei einer Wassertiefe zwischen 50 und 100 m.

Aufgrund der paläontologischen und sedimentologischen Kriterien lässt sich unsere Fossilgemeinschaft ins mittlere Sublitoral (sensu LIEBAU 1980), in eine Tiefe zwischen 50 und 100 m stellen, und gehört zu den Obrutionslagerstätten im Sinne von SEILACHER (1970). Die Nordgrenze der Tempestifazies entspricht also einer Isobathe, die zwischen 50 und 100 m Meerestiefe liegt.

## Verdankungen

Herrn Prof. R. Herb, als Betreuer meiner Diplomarbeit, aus der diese Publikation entstanden ist, möchte ich für die Durchsicht des Manuskripts herzlich danken. Mein Dank geht auch an W. Kuenzler, Naturmuseum Solothurn, für wichtige Bemerkungen, an Prof. L. Hottinger, Dr. H. Hess und Dr. H. R. Bläsi, Bern, Basel, für die kritische Begutachtung des Manuskripts und zahlreiche konstruktive Hinweise. Die Photoarbeiten wurden in verdankenswerter Weise von unserem Institutsphotographen A. Werthemann ausgeführt. Dank geht auch an F. Zweili, Abteilung für Rasterelektronenmikroskopie (Univ. Bern), für das Bestimmen von Coccolithen und an das Atelier Meyer & Imhof (Trimbach), das die meiste Präparationsarbeit ausgeführt hat. Mein Dank geht auch Dr. R. A. Gygi, Basel, für die Bestimmung der Perisphinctiden.

## LITERATURVERZEICHNIS

- AIGNER, T. (1979): Schill-Tempestite im Oberen Muschelkalk (Trias, SW-Deutschland). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 157, 326–343.  
 BOLLIGER, W., & BURRI, P. (1970): Sedimentologie von Schelf-Carbonaten und Beckenablagerungen im Oxford des zentralen Schweizer Jura. – Beitr. geol. Karte Schweiz [N.F.] 140.

- BRIANZA, M. (1977): Zur Geologie der Weissensteinkette in der Umgebung des Balmberges. – Unpubl. Diplomarb. Univ. Basel.
- BRUN, E. (1969): Aggregation of *Ophiotrix fragilis* (ABILDGAARD) (Echinodermata: Ophiuroidea). – Nytt. Mag. Zool. 17, 153–160.
- BUCHANAN, J. B. (1964): A comparative study of some features of the biology of *Amphiura filiformis* and *A. chiajei* (Ophiuroidea) considered in relation to their distribution. – J. marine biol. Assoc. U. K. 44, 565–576.
- BURLA, H., PABST, B., & STAHEL, W. (1976): Vorkommen von *Astropecten aranciacus* (Echinodermata, Asteroidea) in Abhängigkeit von Umweltbedingungen. – Helgoländer wiss. Meeresunters. 28, 167–182.
- CHAPMAN, C. J., & RICE, A. L. (1971): Some direct observations on the ecology and behaviour of the Norway lobster *Nephrops norvegicus* (LEACH). – Marine Biol. 10, 321–329.
- CLARK, J. M. (1912): Early adaptations in the feeding habits of starfishes. – J. Acad. nat. Sci. Philadelphia (2), 15.
- O'CONNOR, B., & MCGRATH, D. (1980): The population dynamics of *Amphiura filiformis* (O. F. MUELLER) in Galway Bay, West coast of Ireland. In: JANGOUX, M. (Ed.): Echinoderms Present and Past (S. 219–222). – Balkema, Rotterdam.
- DIETL, G., & MUNDLOS, R. (1972): Ökologie und Biostratinomie von *Ophiopinna elegans* (Ophiuroidea) aus dem Untercallovium von La Voûte (Südfrankreich). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1972, 449–464.
- FEEDER, H. M., & CHRISTENSEN, A. M. (1966): Aspects of asteroid biology. In: BOOLOTIAN, R. A. (Ed.): Physiology of Echinodermata (S. 87–128). – Interscience, New York.
- FELL, H. B. (1966): The ecology of ophiuroids. In: BOOLOTIAN, R. A. (Ed.): Physiology of Echinodermata (S. 129–144). – Interscience, New York.
- FÖRSTER, R. (1966): Über die Erymiden, eine alte konservative Familie der mesozoischen Decapoden. – Palaeontographica (A) 125/4–6, 61–175.
- GOLDRING, R., & BRIDGES, P. (1973): Sublitoral sheet sandstones. – J. sedimentol. Petrol. 43/3, 736–747.
- GRAY, I. E., DOWNEY, M. E., & CERAME-VIVAS, M. J. (1968): Sea stars of North Carolina. – Fishery Bull. 67/1, 127–163.
- GUILLOU, M. (1980): Données sur la croissance d'*Asterias rubens* en Bretagne Sud. In: JANGOUX, M. (Ed.): Echinoderms Present and Past (S. 179–186). – Balkema, Rotterdam.
- GUILLOU, M., & ROBERT, R. (1980): Principaux aspects de la dynamique d'une population d'*Ophiura texturata* en Baie de Douarnenez. In: JANGOUX, M. (Ed.): Echinoderms Present and Past (S. 171–178). – Balkema, Rotterdam.
- GYGI, R. A. (1969): Zur Stratigraphie der Oxford-Stufe (ob. Jura-System) der Nordschweiz und des süddeutschen Grenzgebiets. – Beitr. geol. Karte Schweiz [N. F.] 136.
- HESS, H. (1955): Die fossilen Astropectiniden. – Schweiz. paläont. Abh. 71.
- (1960): Neubeschreibung von *Geocoma elegans* (Ophiuroidea) aus dem unteren Callovien von La Voûte sur Rhône (Ardèche). – Eclogae geol. Helv. 53/1, 335–384.
- (1965a): Trias Ophiuren aus Deutschland, England, Italien und Spanien. – Mitt. bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 5, 151–177.
- (1965b): Ophiuren-Reste aus den Neuburger Bank-Kalken des Fränkischen Jura. – Mitt. bayer. Staatsamml. Paläont. hist. Geol. 5, 179–184.
- (1966): Mikropaläontologische Untersuchungen an Ophiuren V. Ophiuren aus dem Argovien vom Guldenthal und von Savigna. – Eclogae geol. Helv. 59/2, 1025–1063.
- (1968): Ein neuer Seestern (*Pentasteria longispina* n.sp.) aus den Effinger Schichten des Weissenstein. – Eclogae geol. Helv. 61/2, 607–614.
- (1975): Die fossilen Echinodermen des Schweizer Jura. – Veröff. nathist. Mus. Basel 8.
- HYMAN, L. H. (1955): The Invertebrates. Echinodermata IV. – McGraw-Hill, New York.
- JOST, P. (1980): Reaction of two sea star species to an artificial prey patch. In: JANGOUX, M. (Ed.): Echinoderms Present and Past (S. 197). – Balkema, Rotterdam.
- KAUFFMAN, E. G., & SCOTT, R. W. (1976): Basic concepts of community ecology and paleoecology. In: SCOTT, R. W., & WEST, R. R. (Ed.): Structure and classification of paleocommunities (S. 1–28). – Dowden, Hutchinson & Ross Inc., Pennsylvania.
- KESLING, R. V., & LE VASEUR, D. (1971): *Strataster ohioensis*, a new early mississippian brittle star and the paleoecology of its community. – Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan, Ann Arbor 1971, 305–341.
- KÖNNECKER, G., & KEAGAN, B. F. (1973): In situ behavioural studies on echinoderm aggregations. Part I. *Pseudocucumis mixta*. – Helgoländer wiss. Meeresunters. 24, 157–162.
- LIEBAU, A. (1980): Paläobathymetrie und Ökofaktoren: Flachmeerzonierungen. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 160/2, 173–216.

- MEYER, C. A. (1983): Stratigraphische und paläontologische Untersuchungen am Weissenstein. – Unpubl. Diplomarb. Univ. Bern.
- MEYER, M. (1979): Paläontologische Grabung in den unteren Effinger Schichten des Weissenstein. – Jber. Mus. Stadt Solothurn.
- NICHOLS, J. A., ROWE, G. T., CLIFFORD, C. H., YOUNG, R. A., & AOML, N. (1978): In situ experiments on the burial of marine invertebrates. – *J. sediment. petrol.* 48/2, 419–425.
- REESE, E. S. (1966): The complex behaviour of echinoderms. In: BOLOTIAN, R. A. (Ed.): *Physiology of Echinodermata* (S. 157–218). – Interscience, New York.
- RIEDL, R. (1970): Fauna und Flora der Adria. – Parey, Hamburg.
- RIBI, G., BURLA, H., & OCHSNER, P. (1976): Beobachtungen über Vorkommen, Abundanzen und Körpergrößen der Gattung *Astropecten*. – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 28, 235–241.
- RICE, A. L., & CHAPMAN, C. J. (1971): Observation on the burrows and burrowing behaviour of two muddwelling decapod crustaceans, *Nephrops norvegicus* and *Goneplax rhomboides*. – *Marine Biol.* 10, 330–342.
- SCHÄFER, W. (1962): Aktuopaläontologische Untersuchungen nach Studien in der Nordsee. – Kramer, Frankfurt a. M.
- SCHEIBLING, R. E. (1982): Differences in body size and growth rate between two morphs of *Echinaster* (Echinodermata: Asteroidea) from the eastern Gulf of Mexico. In: LAWRENCE, J. M. (Ed.): *Echinoderms: Proceedings of the International Conference, Tampa Bay* (S. 291–298). – Balkema, Rotterdam.
- SCOTT, R. W. (1976): Trophic classification of benthic communities. In: SCOTT, R. W., & WEST, R. R. (Ed.): *Structure and classification of paleocommunities* (S. 29–66). – Dowden, Hutchinson & Ross Inc., Pennsylvania.
- SEILACHER, A. (1970): Begriff und Bedeutung der Fossillagerstätten. – *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* 1970, 34–39.
- (1982): Distinctive features of sandy tempestites. In: EINSELE, G., & SEILACHER, A. (Ed.): *Cyclic and event stratification* (S. 333–349). – Springer, Berlin.
- THOMAS, H. J., & DAVIDSON, C. (1962): The food of the Norway lobster *Nephrops norvegicus*. – *Marine Res.* 3, 1–15.
- WALKER, R. G. (1979): Shallow marine sands. In: WALKER, R. G. (Ed.): *Facies models* (S. 75–89). – Repr. Geosci. Canada 1.
- WARNER, G. F. (1979): Aggregations in Echinoderms. In: LARDWOOD, G., & ROSEN, B. R. (Ed.): *Biology and Systematics of colonial organisms* (S. 375–396). – Spec. Vol. Syst. Assoc. 11, Academic Press, London.

### Tafel

Gesteinsplatte aus den unteren Effinger Schichten, Schofgraben, Weissenstein (Kt. Solothurn); Naturmuseum Solothurn. Masse: 100 × 100 cm. Die Gesteinsplatte zeigt die untere Schichtfläche der Phase II.  
*Pentasteria* (*Pentasteria*) *longispina* HESS. 1 = Aboralseite. 2 = Oralseite. 3 = juveniles Exemplar (Aboralseite).  
4 = *Ophiomusium gagnebini* (THURMANN), Oralseite. 5 = *Eryma* sp., von unten und Pereiopodenreste. 6 = Bau von *Eryma* sp. 7 = Rippelmarken. \* = *Pentasteria* (juvenile) mit stark geschlossener Ambulakralfurche.  
○ = *Pentasteria* in zusammengefalteter Lage. × = *Pentasteria* mit schräg regeneriertem Arm.

