

**Zeitschrift:** Eclogae Geologicae Helvetiae  
**Herausgeber:** Schweizerische Geologische Gesellschaft  
**Band:** 82 (1989)  
**Heft:** 3

**Artikel:** Über die veränderliche Gehäuseform des Brachiopoden  
Rhynchonelloidella alemanica (Rollier) aus den Varians-Schichten  
(Bathonian) verschiedener Fundorte

**Autor:** Sulser, Heinz  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-166408>

### **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:** 12.12.2025

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

# Über die veränderliche Gehäuseform des Brachiopoden *Rhynchonelloidella alemanica* (ROLLIER) aus den Varians-Schichten (Bathonian) verschiedener Fundorte

VON HEINZ SULSER<sup>1)</sup>

## ZUSAMMENFASSUNG

Die polymorphe Brachiopodenart *Rhynchonelloidella alemanica* (ROLLIER) aus dem Bathonian wird an ca. 250 Individuen aus 7 Fundorten untersucht, die sich von Süddeutschland über den Schweizer Jura bis in das französische Nachbargebiet erstrecken, aus welchem der Lectotypus stammt. Die einzelnen Populationen werden durch die Gehäusevolumina charakterisiert, die üblichen Masse von Länge, Breite und Dicke hingegen nur für die Definition des allgemeinen Schalenhabitus verwendet. Feinere Formunterschiede werden durch visuelle Beurteilung typischer Schalenmerkmale (dorsaler Wulst, Wölbung der Dorsalklappe, frontale Kommissur, seitliche «Flügel», Berippung) erfasst und deren gegenseitige Beziehungen ermittelt.

*Rhynchonelloidella alemanica* kann aufgrund des vorliegenden Materials durch die Aufstellung von 6 Morphotypen hinreichend beschrieben werden. Die Gründe für die Variabilität dieser Brachiopoden-Spezies und die unterschiedliche Verteilung der Morphotypen an den einzelnen Fundorten sind nicht bekannt, werden jedoch in paläo-ökologischen Faktoren vermutet, wofür einige Hinweise gegeben werden. Vergleiche mit ähnlichen Arten oder Formen ausserhalb des Untersuchungsgebietes werden soweit möglich diskutiert.

## RÉSUMÉ

Le brachiopode *Rhynchonelloidella alemanica* (ROLLIER), espèce polymorphique du Bathonien, est examiné chez environ 250 individus provenant de 7 localités, qui s'étendent du sud de l'Allemagne et le Jura suisse jusqu'à la contrée française environnante d'où on connaît le lectotype. Les diverses populations sont caractérisées par le volume de la coquille, tandis que les mesures usuelles (longueur, largeur, épaisseur) ne sont utilisées que pour la définition de sa forme générale. Les différences plus fines sont établies par l'examen visuelle des caractères typiques de la coquille (bourrelet dorsal, courbure de la valve dorsale, commissure frontale, «ailes» latérales, costulation) et leurs relations mutuelles sont étudiées.

A la base du matériel examiné *Rhynchonelloidella alemanica* peut être décrite d'une manière satisfaisante par la création de 6 morphotypes. La cause de la variabilité de cette espèce et la distribution changeante des morphotypes dans les localités différentes ne sont pas connues, mais ont leur origine probablement dans des facteurs paléocéologiques, pour lesquels quelques indications sont données. Des comparaisons avec des espèces ou des formes semblables hors des régions étudiées sont discutées autant que possible.

## ABSTRACT

The polymorphic brachiopod species *Rhynchonelloidella alemanica* (ROLLIER) is investigated at about 250 specimens from 7 localities, ranging from the south of Germany and the Swiss Jura to the adjacent French country, where the lectotype comes from. The diverse populations are characterized by the volume of the shell, while the usual measures (length, width, thickness) are used for the definition of its general form only. Finer differences are

---

<sup>1)</sup> Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, Kunstlergasse 16, CH–8006 Zürich.

established by visual examination of typical characters of the shell (dorsal fold, curvature of the dorsal valve, anterior commissure, lateral «wings», costulation) and their mutual relations are studied.

Based on the examined material *Rhynchonelloidella alemanica* can be described satisfactorily by 6 morphotypes. The cause for the variability of this species and the changing distribution of the morphotypes at the different localities are not known, but are suspected to have its origin in paleoecological factors for which some indications are given. Comparisons with similar species or forms out of the regions studied are discussed as far as possible.

## 1. Einleitung

«Es ist schwer, diese Muschel in allen ihren Modificationen festzuhalten, allein wenn man sich an das Lager hält, ist volle Sicherheit... Wollte ich die Sache erschöpfend behandeln, so müsste ich für diese zierlichste unter den deutschen Terebrateln einen grossen Raum in Anspruch nehmen». – Mit diesen Worten äusserte sich QUENSTEDT (1871) zu der verwirrenden Formenvielfalt der Brachiopodenart *Rhynchonelloidella alemanica* (ROLLIER). Der früher gebräuchliche Artname «*varians*» bezeichnete in treffender Weise diese Eigenschaft, musste aber den Nomenklaturregeln weichen und ist heute ungültig. Er hat sich hingegen in den Begriffen «Varians-Schichten» oder «Marnes à *Rhynchonella varians*» erhalten, wo *R. alemanica* als häufiges Faziesfossil auftritt.

LAURIN (1984) widmete der «*alemanica*-Gruppe», wie er diese veränderlichen Rhynchonelliden nannte, eine ausführliche Studie, in der aber nur der westliche Teil ihres Verbreitungsgebietes (Nordostfrankreich) berücksichtigt wurde. Er selber räumte ein, dass hinsichtlich ihrer Variabilität noch Fragen offen bleiben. Im folgenden Beitrag wird der Versuch unternommen, diese Spezies in ihren hauptsächlichsten Varianten von verschiedenen Fundpunkten des schweizerischen und schwäbischen Jura, d.h. über den Hauptbereich ihres Vorkommens, näher zu erfassen.

## 2. Geschichtliches zu *Rhynchonelloidella alemanica* (ROLLIER 1911)

? 1708	<i>Terebratula striata lacunosa minima cinerea</i> LANG, S. 158, Tf. 49, Fig. 4.
non 1820	<i>Terebratulites varians</i> SCHLOTHEIM, S. 267, keine Abbildung (Referenz: Encyclopédie méthodique 1813, Tf. 241, Fig. 5a, b).
1832	<i>Terebratula varians</i> SCHLOTHEIM–ZIETEN, S. 57, Tf. 42, Fig. 7a–f (= <i>Rhynchonella zietenii</i> D'ORBIGNY).
pars 1834	<i>Terebratula varians</i> SCHLOTHEIM–BUCH, S. 36–37, Tf. 1, Fig. 19.
non 1836	<i>Terebratula varians</i> SCHLOTHEIM–ROEMER, S. 38, Tf. 2, Fig. 12.
pars 1836	<i>Terebratula varians</i> SCHLOTHEIM–LAMARCK, S. 352.
non (?) 1837	<i>Terebratula varians</i> SCHLOTHEIM var. <i>popilana</i> PUSCH, S. 12, Tf. 3, Fig. 3.
pars 1837	<i>Terebratula varians</i> SCHLOTHEIM–BRONN, S. 289–290, Tf. 18, Fig. 4a–d.
1838	<i>Terebratula varians</i> SCHLOTHEIM–FROMHERZ, S. 26.
pars 1838	<i>Terebratula varians</i> SCHLOTHEIM–BUCH, S. 135, Tf. 14, Fig. 4.
non 1841	<i>Terebratula varians</i> SCHLOTHEIM var. <i>gamma</i> ROEMER, S. 37, Tf. 1, Fig. 3.
1843	<i>Terebratula varians</i> SCHLOTHEIM–QUENSTEDT, S. 368–369.
1850	<i>Rhynchonella zietenii</i> D'ORBIGNY, S. 315, Nr. 348.
1852	<i>Terebratula varians</i> SCHLOTHEIM–QUENSTEDT, S. 454, Tf. 36, Fig. 19.
? 1852	<i>Rhynchonella varians</i> (SCHLOTHEIM)–DAVIDSON, S. 83, Tf. 17, Fig. 15, 16.
1857	<i>Rhynchonella varians</i> (SCHLOTHEIM)–OPPEL, S. 498–499.
1858	<i>Terebratula varians</i> SCHLOTHEIM–QUENSTEDT, S. 495–496, 498, Tf. 66, Fig. 25.
? 1859	<i>Rhynchonella varians</i> (SCHLOTHEIM)–EUDES-DESLONGCHAMPS, S. 247–248, Tf. 4, Fig. 15.
non 1863	<i>Rhynchonella varians</i> D'ORBIGNY (sic)–OOSTER, S. 48.
1867	<i>Terebratula varians</i> SCHLOTHEIM–QUENSTEDT, S. 542, Tf. 46, Fig. 19.

- 1870 *Rhynchonella varians* ZIETEN (sic)–GREPPIN, S. 51, 56.
- non (?) 1870 *Rhynchonella varians* SCHLOTHEIM–ROEMER, S. 225, Tf. 20, Fig. 18 (in Legende Fig. 19).
- non (?) 1870 *Rhynchonella varians* DAVIDSON (sic)–ROEMER, S. 227, Tf. 17, Fig. 24.
- non (?) 1870 *Rhynchonella varians* D'ORBIGNY (sic)–ROEMER, S. 238, Tf. 21, Fig. 17, 18.
- 1871 *Terebratula varians* SCHLOTHEIM–QUENSTEDT, S. 85–89, 92, 93, Tf. 38, Fig. 56–69, 92, 93, 95, 96 [= *Rhynchonella alemanica* (ROLLIER)].
- 1871 *Terebratula varians angulata* QUENSTEDT, S. 91–92, Tf. 38, Fig. 88 [= *Rhynchonella basileensis* (ROLLIER)].
- 1871 *Terebratula varians planata* QUENSTEDT, S. 91, Tf. 38, Fig. 89–90 [= *Rhynchonella planata* (ROLLIER)].
- non 1871 *Terebratula varians plicatella* QUENSTEDT, S. 92, Tf. 38, Fig. 94 [= *Kallirhynchia yaxleyensis* (DAVIDSON 1878)?].
- 1871 *Terebratula varians arcuata* QUENSTEDT, S. 89, Tf. 38, Fig. 70–80.
- non 1871 *Terebratula varians concinna* QUENSTEDT, S. 92, Tf. 38, Fig. 91 [= *Kallirhynchia concinna* (SOWERBY 1815)?].
- 1871 *Terebratula varians quadra* QUENSTEDT, S. 94, Tf. 38, Fig. 102–104, non 99, non 101 [= *Rhynchonella blumbergensis* ROLLIER und *Rhynchonella brisgoviensis* ROLLIER].
- 1871 *Terebratula quadra* QUENSTEDT, S. 95, Tf. 38, Fig. 105–106.
- non 1871 *Terebratula varians pommerana* QUENSTEDT, S. 90, Tf. 38, Fig. 81.
- non 1871 *Terebratula varians gigas* QUENSTEDT, S. 93, Tf. 38, Fig. 97 [= *Goniorhynchia boueti* (DAVIDSON)].
- non 1871 *Terebratula varians morièrei* QUENSTEDT, S. 94, Tf. 38, Fig. 100 [= *Kutchirhynchia morieri* (DAVIDSON)].
- 1875 *Rhynchonella varians* (SCHLOTHEIM)–LEPSIUS, S. 29, 30.
- ? 1878 *Rhynchonella varians* var. *smithi* WALKER in DAVIDSON, S. 213, Tf. 28, Fig. 1–3.
- non 1879 *Rhynchonella varians* (SCHLOTHEIM)–STUTZ, S. 846.
- non (?) 1879 *Rhynchonella varians* (SCHLOTHEIM)–SZAJNOCHA, S. 224, Tf. 6, Fig. 5–9.
- 1882 *Rhynchonella varians* (SCHLOTHEIM)–HAAS & PETRI, S. 229–231, Tf. 6, Fig. 11–13.
- 1882 *Rhynchonella* cf. *variens* (SCHLOTHEIM)–HAAS & PETRI, Tf. 7, Fig. 23.
- non 1882 *Rhynchonella varians* (SCHLOTHEIM), var. *oolithica* HAAS & PETRI, S. 231–233, Tf. 6, Fig. 14, 15 [= *Rhynchonella haasi* ROLLIER].
- 1885 *Terebratula varians* SCHLOTHEIM–QUENSTEDT, S. 692, Tf. 53, Fig. 52.
- pars 1887 *Rhynchonella varians* (SCHLOTHEIM)–HAAS, S. 92.
- 1888 *Rhynchonella varians* (SCHLOTHEIM)–SCHLIPPE, S. 102.
- non 1888 *Rhynchonella varians* (SCHLOTHEIM), var. *oolithica* HAAS & PETRI–SCHLIPPE, S. 102.
- \*1911 *Rhynchonella alemanica* ROLLIER, S. 21 (inkl. Fussnote), 218.
- 1911 *Rhynchonella arcuata* QUENSTEDT–ROLLIER, S. 218.
- 1911 *Rhynchonella basileensis* ROLLIER, S. 219.
- 1911 *Rhynchonella blumbergensis* ROLLIER, S. 219.
- 1911 *Rhynchonella planata* ROLLIER, S. 218.
- 1911 *Rhynchonella zietenii* D'ORBIGNY–ROLLIER, S. 217.
- 1917 *Rhynchonella alemanica* ROLLIER, S. 151–152.
- 1917 *Rhynchonella arcuata* (QUENSTEDT)–ROLLIER, S. 152.
- 1917 *Rhynchonella basileensis* ROLLIER, S. 152–153.
- 1917 *Rhynchonella blumbergensis* ROLLIER, S. 152.
- 1917 *Rhynchonella brisgoviensis* ROLLIER, S. 161.
- 1917 *Rhynchonella planata* ROLLIER, S. 152.
- 1917 *Rhynchonella zietenii* D'ORBIGNY–ROLLIER, S. 151.
- 1917 *Rhynchonella spathica* LAMARCK–CLERC & FAVRE, Tf. 18, Fig. 111–112.
- 1920 *Cyclothyris varians* (SCHLOTHEIM)–LEIDHOLD, S. 353–354, Tf. 5, Fig. 1.
- 1922 *Rhynchonella alemanica* ROLLIER (= *Rh. varians* SCHLOTHEIM pars)–LEUTHARDT, S. 566.
- non (?) 1934 *Rhynchonella varians* (SCHLOTHEIM)–STOLL, S. 7, 39, Tf. 1, Fig. 3.
- non (?) 1934 *Rhynchonella alemanica* ROLLIER–MOISSEIEV, S. 72–74 (engl. Zusammenfassung, S. 186), Tf. 7, Fig. 1–8.
- 1945 *Rhynchonella* (*Kallirhynchia*?) *basileensis* (ROLLIER)–LIEB, S. 151.
- 1945 *Rhynchonella* (*Rhynchonelloidella*) *wattonensis* MUIR-WOOD–LIEB, S. 152.

- 1945 *Rhynchonella (Rhynchonelloidella) tutcheri* MUIR-WOOD-LIEB, S. 152.  
 1945 *Rhynchonella (Rhynchonelloidella) trigonalis* MUIR-WOOD-LIEB, S. 152-153.  
 1945 *Rhynchonella (Rhynchonelloidella) globosa* MUIR-WOOD-LIEB, S. 153.  
 1945 *Rhynchonella (Rhynchonelloidella) mesoloba* MUIR-WOOD-LIEB, S. 153.  
 1945 *Rhynchonella (Rhynchonelloidella) smithi* (DAVIDSON)-LIEB, S. 153, Tf. 2, Fig. 12.  
 1945 *Rhynchonella (Rhynchonelloidella) smithi* var. *crassa* MUIR-WOOD-LIEB, S. 154.  
 1945 *Rhynchonella (Rhynchonelloidella) zietenii* (D'ORBIGNY)-LIEB, S. 154, Tf. 2, Fig. 3.  
 1945 *Rhynchonella (Rhynchonelloidella) quenstedtii* LIEB, S. 154 [nomen novum für *Terebratulita varians* SCHLOTHEIM in QUENSTEDT 1871, Tf. 38, Fig. 95].  
 1945 *Rhynchonella (Rhynchonelloidella) arcuata* (QUENSTEDT) ROLLIER (sic)-LIEB, S. 155.  
 1945 *Rhynchonella (Rhynchonelloidea) alemanica* ROLLIER-GARDET, S. 49-53, Tf. 4, Fig. 1-12.  
 non (?) 1950 *Cyclothyris varians arcuata* (QUENSTEDT)-MAKRIDIN, S. 142, Tf. 1, Fig. 9-12.  
 non (?) 1964 *Ivanoviella alemanica* (ROLLIER)-MAKRIDIN, S. 140-142, Tf. 5, Fig. 3-6.  
 non (?) 1964 *Ivanoviella basileensis* (ROLLIER)-MAKRIDIN, S. 142-143, Tf. 5, Fig. 7.  
 non (?) 1978 *Ivanoviella alemanica* (ROLLIER)-WISNIEWSKA-ZELICHOWSKA, S. 73-75, Tf. 2, Fig. 1-3, Textfig. 5.  
 non (?) 1978 *Ivanoviella arcuata* (ROLLIER)-WISNIEWSKA-ZELICHOWSKA, S. 71-73, Tf. 1, Fig. 1-4, Textfig. 4.  
 non (?) 1978 *Rhynchonelloidella varians popilana* (PUSCH)-WISNIEWSKA-ZELICHOWSKA, S. 77-79, Tf. 3, Fig. 1-4, Textfig. 7, 8.  
 non (?) 1978 *Rhynchonelloidella globosa* MUIR-WOOD-WISNIEWSKA-ZELICHOWSKA, S. 79, Tf. 3, Fig. 5-7.  
 1984 *Rhynchonelloidella alemanica alemanica* (ROLLIER)-LAURIN, S. 157-170, 361-363, Tf. 1, Fig. 1-6, Textfig. 101-108, 110.  
 1984 *Rhynchonelloidella alemanica* (ROLLIER) *gardeti* LAURIN, S. 170-172, 363, Tf. 1, Fig. 7-10, Textfig. 110.

«*Rhynchonella varians*» ist trotz mancher Versuche, den von SCHLOTHEIM (1820) aufgestellten Namen (*Terebratulites varians*) auf eine bestimmte Spezies festzulegen, ein nomen dubium geblieben. Wahrscheinlich bezog sich SCHLOTHEIM sowohl auf Exemplare von Elligerbrink bei Alfeld in der Nähe von Hannover (untere Kreide) als auch von Amberg in der Fränkischen Alb (Lias?), das Taxon ist also weder von der Lokalität noch vom stratigraphischen Niveau her bestimmt (vgl. ALMÉRAS 1966). Obschon verschiedene Autoren auf diese Unsicherheit hinwiesen, hatte es sich im letzten Jahrhundert eingebürgert, *Rhynchonella varians* als eine Art des oberen Dogger zu betrachten. Zur Festigung des Namens trugen die häufig zitierten Varians-Schichten bei, die nach dem oft massenhaften Vorkommen dieses Brachiopoden in bestimmten Bänken des Braunjura epsilon von Süddeutschland, der Schweiz und von Elsass-Lothringen benannt wurden. ROLLIER (1911, 1917) hielt streng an der Herkunft der *Rhynchonella varians* aus der norddeutschen Kreide fest und nannte die Doggerform «*varians* auctt.» *Rhynchonella alemanica*. Er bezog sich dabei auf die in HAAS & PETRI (1882, Tf. 6, Fig. 12, 13) abgebildeten Formen aus dem Bathonian einer nicht näher bezeichneten Lokalität bei Ferrette (Pfirt), Dép. Haut-Rhin, Frankreich, 22 km westsüdwestlich von Basel. LAURIN (1984) bezeichnete Figur 13 als Lectotypus. Das in Strassburg aufbewahrte Original ging durch Kriegseinwirkung verloren.

Unter den Rhynchonelliden des oberen Doggers, deren Variabilität i.a. gross ist, sticht *R. alemanica* durch besonderen Formenreichtum hervor. Dies brachte es mit sich, dass *Rhynchonella varians* auctt. immer mehr in eine Gruppenbezeichnung ausartete, die weiterer Differenzierungen durch trinominale Namengebung (z.B. bei QUENSTEDT) oder Aufgliederung in Varietäten oder Unterarten bedurfte. Eine durchgehende Klärung der Nomenklatur in bezug auf die Frage, was alles im engeren Sinne zu *alemanica* gezählt werden muss, erscheint heute kaum mehr möglich. Selbst für einen engeren

geographischen Raum ergeben sich noch heikle Fragen, was die Variationsbreite und die Interspezifität einzelner Populationen angeht.

Aus dem «*varians*-Komplex» bearbeitete MUIR-WOOD (1936) isolierte Formen des Bathonian von Somerset (England), die sie in mehrere neue, nur mangelhaft gegeneinander abgegrenzte Arten aufteilte und in das von ihr neu errichtete Genus *Rhynchonelloidella* (Typusart: *Rhynchonella varians* var. *smithi* DAVIDSON 1878) stellte. Morphologische Beziehungen zu Formen der mitteleuropäischen Varians-Schichten wurden hierbei nicht in Betracht gezogen.

Die Eigenständigkeit der Gattung *Rhynchonelloidella* gegenüber der bereits 1918 von BUCKMAN aufgestellten und zumindest äusserlich sehr ähnlichen *Rhynchonelloidea* ist umstritten. Beide Gattungen zeichnen sich durch einen markanten dorsalen Wulst, einen ausgeprägt uniplicaten Stirnrand und das charakteristische, an einen Hundekopf erinnernde («cynocephale») Profil aus. Mehrere Autoren stimmen jedoch mit MUIR-WOOD darin überein, dass die inneren Strukturen genügend Unterscheidungsmerkmale besitzen, um beide Gattungen auseinanderzuhalten (vgl. z.B. BAGUE 1954; ROUSSELLE 1975; LAURIN 1984). Abgesehen von diesen schwierigen, subjektiv geprägten Abgrenzungen werden bei der Gattungszuweisung häufig auch stratigraphische Gesichtspunkte berücksichtigt, indem Arten des Unterdoggers in der Regel bei *Rhynchonelloidea*, solche des Oberdoggers bei *Rhynchonelloidella* untergebracht werden. Besondere Erwähnung verlangt die Gattung *Ivanoviella* MAKRIDIN 1955, die auf einer falsch interpretierten *Rhynchonella alemanica* ROLLIER aus dem Callovian der zentralrussischen Platte (!) als Typusart erreicht wurde und als revisionsbedürftig gilt.

Entwicklungsgeschichtlich können diese Gattungen innerhalb der Familie Rhynchonellidae (Subfamilie Rhynchodellinae) in folgende Reihe gestellt werden: *Homoeorhynchia* (Lias) – *Rhynchonelloidea* (unterer Dogger) – *Rhynchonelloidella/Ivanoviella?* (Oberer Dogger) – *Thurmannella* (Oxfordian), vgl. ROUSSELLE (1970); AGER et al. (1972).

Von diesen Gattungen ist *Rhynchonelloidella* mit gegenwärtig über 20 nominellen Spezies bei weitem die umfangreichste. Dies widerspiegelt zu einem guten Teil das Ausmass und die Häufigkeit variabler Formen, wie sie die beschleunigte Brachiopoden-Entwicklung im Oberdogger offenbart.

LIEB (1945) war einer der ersten, der in seiner Arbeit über die Brachiopoden des schweizerischen Jura für Formen der *alemanica*-Gruppe die Gattung *Rhynchonelloidella* benutzte und Vergleiche mit den von MUIR-WOOD (loc. cit.) beschriebenen englischen Taxa anstellte. Wie ein Blick auf die Synonymieliste zeigt, wurde die MUIR-WOOD'sche Gattung für *Rhynchonella alemanica* auch in der jüngeren Literatur nicht angezweifelt. Sie ist auch in dieser Arbeit ohne Versuch einer Neubewertung beibehalten worden.

Eine eingehende Bearbeitung nach statistischen und ökologischen Gesichtspunkten erfuhr *Rhynchonelloidella alemanica* neulich durch LAURIN (1984). Diese Spezies ist nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand auf den schwäbischen und schweizerischen Jura, das Breisgau und Elsass-Lothringen beschränkt. Sie scheint sich innerhalb des Pariser Beckens nicht weiter gegen Süden und Westen ausgedehnt zu haben. Angaben aus dem übrigen Europa sind nicht überprüft. Eine spezielle Untersuchung wert wäre der Vergleich von *R. alemanica* des europäischen Kontinents mit den südenglischen Gattungsvertretern.

### 3. Fundstellen

Aus sieben Lokalitäten (vgl. Fig. 1) stammt das Material, das für die vorliegenden Untersuchungen verwendet wurde.

**Al:** Gegend von Aldingen (Baden-Württemberg, BRD). Die Fossilien stammen aus den Sammlungsbeständen des Naturhistorischen Museums St. Gallen. Obwohl die exakte Fundstelle aus der Etikettenbeschriftung nicht hervorgeht, dürfte es sich gemäss den Angaben von DIETL & RIEBER (1980) um eines der nördlichsten Vorkommen der Varians-Schichten an der Westalb in Südwestdeutschland handeln.

**Bl:** Blumberg-Zollhaus (Baden-Württemberg, BRD). *R. alemanica* wurde in grosser Zahl in zerfallenden, dunkelbraunen Kalkmergeln auf der Abraumhalde nördlich des Lindenbühls gesammelt (ungefähre Koord.: 683,0/299,0/720). Untergeordnet kommt der Terebratulide *Arceothyris diptycha* (OPPEL) vor. – Eine nach Abschluss dieser Arbeiten gesammelte Population (ca. 80 Exemplare) aus den am Westabhang des Buchberges bei Blumberg anstehenden Varians-Schichten (ungefähre Koord.: 680,8/298,3/800) zeigte ein durchaus vergleichbares Analysenmuster.

**Si:** Churztal nördlich Siblingen, Kt. Schaffhausen (Koord.: 682,05/286,90/640). In dem in einem Wald gelegenen Aufschluss sind die Varians-Schichten unterhalb des einen Kondensationshorizont bildenden Callovian (belegt durch *Macrocephaliten* und *Reineckia anceps*), ca. 1 m unter den Birnenstorfer-Schichten, entblösst. Ihr oberba-

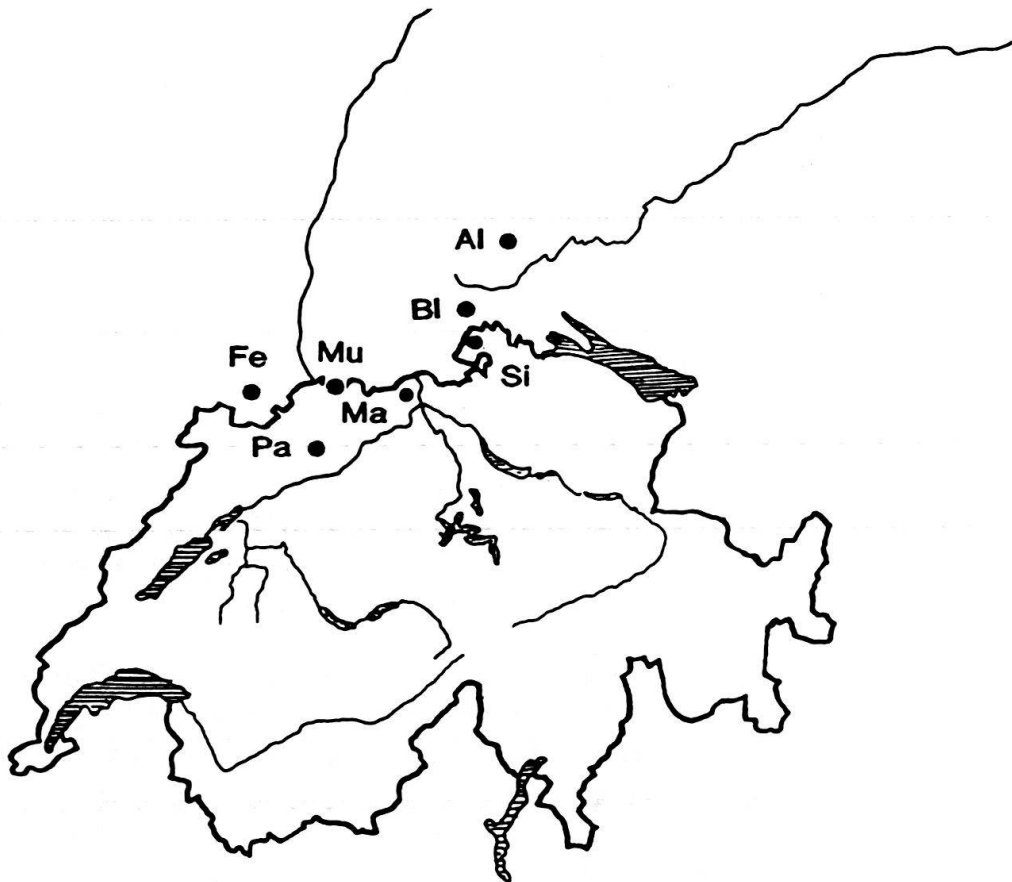


Fig. 1. Geographische Lage der Fundstellen (Varians-Schichten). Al: Aldingen, Bl: Blumberg, Si: Siblingen, Ma: Mandach, Pa: Passwang, Mu: Muttentz, Fe: Ferrette.

thonisches Alter ist durch *Oxycerites aspidoides* belegt. *R. alemanica* konnte aus dem Anstehenden, einem dichten grauen Kalk, gesammelt werden. Begleitfauna inkl. *Acanthothiris spinosa* (L.) eher spärlich.

**Ma:** Egg südöstlich Mandach, Kt. Aargau (Koord.: 656,65/265,90/602). Das Profil ist in SCHMASSMANN (1945, S. 68–69) beschrieben. Die Varians-Schichten bilden hier mit nur 1,4 m Gesamtmächtigkeit das Dach der Spatkalke. An ihrer Obergrenze führen sie über einem Austernpflaster zahlreiche Fossilien (Bank 20 und 21 des Profils) und schliessen gegen die hangenden Birnenstorfer-Schichten (Schichtlücke!) mit einem limonitischen Hardground ab. Ausser der dominierenden *R. alemanica* besteht die Makrofauna aus weiteren Brachiopoden (*Acanthothiris spinosa*, *Stenogmus pentagonalis* COOPER), Bivalven der Gattungen *Gresslya* (sehr häufig), *Pholadomya*, *Modiolus*, *Trigonia*, Pectiniden, aufgearbeiteten Austernbruchstücken (*Ctenostreon pectiniformis*, *Lopha marshi*), Gastropoden, Belemniten, Ammonitenfragmenten (u.a. ein grosser *?Procerites* sp.), Echiniden (*Pygomalus ovalis*). Serpelnbewuchs ist häufig. Die detritischen Mergel enthalten bis knapp handgrosse Einlagerungen kalkigeren Materials mit gleichem Faunenspektrum.

**Pa:** Beibelberg am Passwang, Kt. Solothurn (Koord.: 615,60/245,15/940). Die Varians-Schichten sind durch eine Geländerutschung freigelegt, die kein horizontiertes Aufsammeln ermöglichte. Das Sediment zeigt geringen Sandgehalt und enthält ausser *R. alemanica* viele dünnchalige Weichbodenbewohner (Pholadomyiden, die kleine Auster *Catinula knorri*) und wenige Terebratuliden, u.a. *Ornithella lagenalis* (SCHLOTHEIM).

**Mu:** Wartenberg bei Muttentz, Kt. Basel-Land (Koord.: 616,65/263,40/360). Die Varians-Schichten stehen auf der Ostseite des Wartenberges unterhalb der Oxfordmergel an, doch scheinen frische Aufschlüsse zu fehlen. *R. alemanica* konnte an einer humusarmen Stelle im Waldboden zusammen mit der typischen Fauna (*Acanthothiris* sp., *Arceythyris diptycha*, *Gresslya* sp., *Catinula knorri*) gesammelt werden.

**Fe:** 1 km SW von Ferrette (Dép. Haut-Rhin, Frankreich). In einem leicht abschüssigen Waldstück konnte die sehr häufig auftretende *R. alemanica* in den Varians-Schichten der Typusregion gesammelt werden (Koord.: 590,00/259,65/555). Die ebenfalls individuenreiche Begleitfauna besteht aus Terebratuliden (*Arceythyris diptycha*, *Arceythyris* sp.), daneben weitere Rhynchonelliden (*Acanthothiris* sp., *Kallirhynchia* sp., *?Cererithyris* sp.) und verschiedenen Muschelarten.

Die meisten der untersuchten Exemplare von *R. alemanica* liegen in Schalenerhaltung vor. Bei der Entfernung von Sedimentresten war manchmal ein Abheben kleiner Schalenteile vom Steinkern nicht zu vermeiden, was jedoch die Untersuchung nicht beeinträchtigte. Insbesondere die im weichen Sediment eingebetteten Brachiopoden zeigten oft durchgehende Rekristallisation des Schaleninnern.

## 4. Untersuchung der Variationsbreite

### 4.1 Vorbemerkungen zum methodischen Vorgehen

Für die zu untersuchenden Brachiopoden wurde als Basisgrösse das Schalenvolumen gewählt. Dieses lässt sich leicht und zuverlässig bestimmen, wurde aber meines Wissens bei fossilen Brachiopoden bisher nicht angewendet. Gegenüber der



für biometrische Zwecke häufig benutzten Länge (L), Breite (B) und Dicke (D) bietet das räumliche Körpermass für den Vergleich veränderlicher Organismen Vorteile, da es kein richtungsabhängiges Wachstum voraussetzt.

Für L, B und D besteht im weiteren ein messtechnisches Problem. Verschiedentlich wurde darauf hingewiesen, dass zumindest die L- und D-Messung an Brachiopoden ohne geraden Schlossrand, ohne rectimarginate Front und ohne plan verlaufende Kommissur (wie bei Rhynchonelliden die Regel) mehr oder weniger willkürlich erfolgen muss, da die räumliche Orientierung des Fossils nicht eindeutig gegeben ist. Bisherige Vorschläge zur Überwindung dieser methodischen Schwierigkeit können nicht überzeugen. Die Unsicherheit in der Bestimmung von L und D überträgt sich auch auf die näher an die Morphologie der Brachiopodenschale heranführenden Verhältniszahlen von L, B und D, z.B. die relative Dicke  $D/L$  oder  $D/B$ , sowie Indices für den Umriss ( $B/L$ ) oder den «Aufblähungsgrad» ( $2 D/[L+B]$ ) usw. Näheres zu diesen Beziehungsgrößen siehe bei DELANCE (1969), LAURIN (1984). Selbst die Messung der maximalen Länge ( $L_{max}$ ) bzw. Dicke ( $D_{max}$ ), d.h. des grössten Abstandes zwischen Wirbel der Ventralklappe und Stirnrand bzw. zwischen Ventral- und Dorsalklappe, ohne Rücksicht auf ein rechtwinkliges Koordinatensystem, stellt Probleme bei extrem variablen Formen, wie sie gerade *R. alemanica* zeigt. Im Gegensatz dazu ist die maximale Breite ( $B_{max}$ ), die zur Symmetrieebene des Brachiopodengehäuses senkrecht steht, klar definiert und gut bestimmbar (die speziellen Fälle von Brachiopoden mit seitlicher Asymmetrie können hier ausser Betracht fallen); vgl. Fig. 2.

Für eine feinere Differenzierung der Gehäuseform sind die Betrachtung und Verwendung qualitativer Merkmale immer noch unentbehrlich, selbst wenn sich dabei eine gewisse Subjektivität in der Aufstellung von Kriterien und deren Bewertung ergibt. Das Auge vermag intuitiv eine Form ganzheitlich zu erfassen, womit oft mehr erreicht wird als auf der Basis numerischer Ansätze, die auch unter Aufbietung vieler Einzeldaten und ihrer Verarbeitung häufig unterlegen sind. So hilfreich biometrische Methoden zur Ordnung eines Komplexes von Messdaten auch sind, vermitteln sie im Grunde doch nur ein Beziehungsnetz geometrischer Größen, das die wirkliche Brachiopodengestalt nur sehr bedingt wiederzugeben vermag.

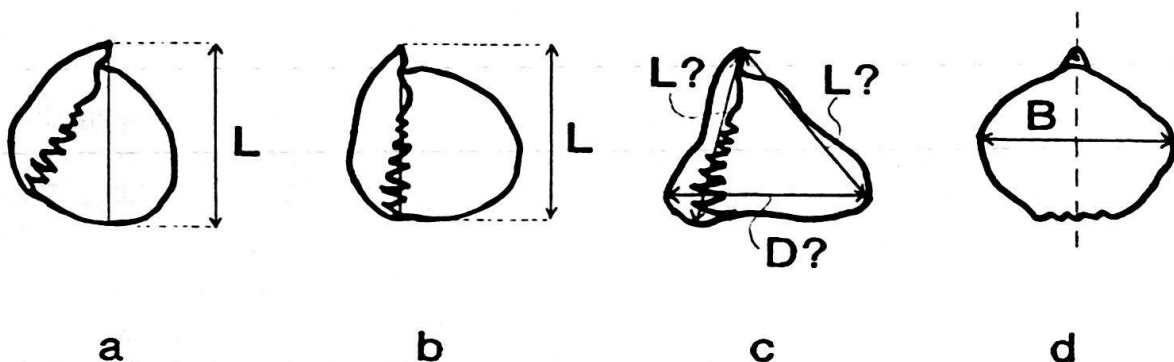


Fig. 2. Messung von Länge, Breite und Dicke der Brachiopodenschale in Abhängigkeit der Lage.

a, b, c: Profilansichten. Maximale Länge (L), falls Achse mit dem hintersten Abschnitt der seitlichen Kommissur (a) oder ihrem späteren Verlauf (b) parallelisiert wird. Problematik der Messung von maximaler Länge (L) und Dicke (D) bei extremer Gehäuseform (c).

d: Dorsalansicht. Die maximale Breite (B) steht senkrecht zur Ebene der Schalensymmetrie (schraffierte Schnittlinie) und ist dadurch definiert.

#### 4.2 Gehäusevolumen

Das Volumen der Brachiopodenschalen lässt sich anhand der im Anhang gegebenen Anleitung bestimmen. Es diente der Charakterisierung der Populationen aus den einzelnen Fundorten innerhalb der Gesamtheit aller Stichproben. Das Datenmaterial wurde zu diesem Zweck mit Hilfe von Mittelwert, Median, Standardabweichung und Streubereich geordnet (Tab. 1). Dichte und Asymmetrie der Verteilung ist aus den Histogrammen ersichtlich (Fig. 9).

#### 4.3 Allgemeine Gehäuseform

Ein grobes Bild der Gehäuseform ergibt sich aus der Gegenüberstellung von Länge, Breite und Dicke. Diese Werte wurden wie eingangs erwähnt lediglich als ungefähre Masse benutzt, um jeder Brachiopodenschale eine «Gehäuseformel» zuzuordnen. Die folgenden Hauptkombinationen zwischen L, B und D (es handelt sich jeweils um  $L_{\max}$ ,  $B_{\max}$  und  $D_{\max}$ ) kommen vor:  $B > L > D$ ,  $B = L > D$ ,  $L > B > D$ , wobei D gegenüber B und/oder L meistens deutlich abfällt. Andere Varianten, etwa  $B = L = D$  oder  $B > D = L$ , sowie alle Gehäuse mit  $D > L$  oder  $D > B$  betreffen nur wenige Exemplare (Tab. 1).

#### 4.4 Dorsaler Wulst

Der dorsale Wulst stellt bei vielen Rhynchonelliden ein beherrschendes Schalenelement dar. Bei *R. alemanica* ist er sehr unterschiedlich entwickelt. Ich habe vier Stufen unterschieden (Fig. 3.1):

**Wulst nicht entwickelt;**

**mässig entwickelt:** bei undeutlicher seitlicher Begrenzung an der Front nur etwa 1 mm über die Dorsalklappe erhoben;

**stark entwickelt:** seitlich deutlich abgesetzt, ca. 2 mm über die Dorsalklappe erhoben;

**sehr stark entwickelt:** ausgesprochen kräftig herausgehoben durch tiefe seitliche Abfälle, an der Front besonders markant entwickelt, ca. 3 mm und mehr über die Dorsalklappe erhoben.

Die Wulstentwicklung setzt in der Regel etwa in der Mitte der Dorsalklappe ein, d.h. in ca. 6–8, spätestens 10 mm Abstand vom Wirbel. Diese Unterschiede sind weniger auffällig und wurden für die Untersuchung der Variabilität nicht berücksichtigt. Weitere wichtige Eigenschaften des Wulstes, wie Krümmungsverlauf und Breite, werden in den Merkmalen anderer Gehäuseelemente (Klappenwölbung, Stirnrand) erfasst.

#### 4.5 Wölbung der Dorsalklappe

Unter Klappenwölbung ist die Krümmung der vom Apex zur Front verlaufenden medianen Linie auf der Oberfläche von Dorsal- und Ventralklappe zu verstehen. Sie entspricht der Schnittlinie der Symmetrieebene durch das Gehäuse. Es wurde nur die dorsale Wölbung berücksichtigt (im vorderen Teil entspricht sie bei vorhandenem

Fundstellen	Aldingen	Blumberg	Siblingen	Mandach	Passwang	MuttENZ	Ferrette	Total
Anzahl untersuchter Exemplare	36	57	32	51	28	23	51	278
Gehäusevolumen (cm <sup>3</sup> )								
Mittelwert	,61	,48	1,00	1,03	,68	,48	,66	,71
Standardabweichung	,33	,32	,59	,35	,27	,22	,26	,35
Variationskoeffizient (%)	54	67	59	34	40	46	39	49
Median	,50	,41	1,01	1,02	,66	,49	,66	,64
grösster Wert	1,46	1,62	2,50	1,95	1,63	,93	1,51	2,50
kleinster Wert	,16	,05	,14	,45	,08	,22	,12	,05
Allgemeine Gehäuseform								
B>L>D	26	48	19	23	21	15	20	172
B=L>D	7	4	7	7	3	5	25	58
L>B>D	3	5	3	12	3	3	6	35
"aberrante" Formen:								
D=L>B	-	-	-	3	-	-	-	3
D=L=B	-	-	1	2	-	-	-	3
D=B>L	-	-	-	-	1	-	-	1
B>D=L	-	-	-	3	-	-	-	3
L>B=D	-	-	1	-	-	-	-	1
D>L=B	-	-	-	1	-	-	-	1
D>L>B	-	-	1	-	-	-	-	1
Dorsaler Wulst								
nicht entwickelt	2	5	-	-	4	3	9	23
mässig entwickelt	18	15	9	4	19	10	19	94
stark entwickelt	11	24	15	21	5	8	20	104
sehr stark entwickelt	5	13	8	26	-	2	3	57
Wölbung der Dorsalklappe								
gleichmässig konvex	5	4	-	3	8	3	12	35
konvex/flach	23	33	8	20	18	16	30	148
konvex/flach/frontale Umb.	-	-	6	6	-	-	3	15
konvex/ konkav	8	18	13	5	2	4	4	54
konvex/konkav/frontale Umb.	-	2	5	17	-	-	2	26
Stirnrand								
gerade	-	2	-	-	1	-	1	4
schmal/niedrig	1	-	1	-	-	-	-	2
schmal/hoch	4	13	11	5	1	-	2	36
breit/niedrig	17	14	6	3	16	10	23	89
breit/hoch	8	25	10	31	8	11	20	113
arcuat	5	3	2	9	-	-	3	22
trapezförmig	1	-	2	3	2	2	2	12
Flügel								
nicht vorhanden	-	-	-	-	1	-	1	2
angedeutet	2	5	3	1	9	10	14	44
deutlich entwickelt	13	5	13	14	5	7	26	83
stark entwickelt	21	47	16	36	13	6	10	149
Gesamtrippenzahl (11-27)								
14 und weniger	1	3	1	1	-	1	-	7
15-17	8	18	5	2	-	-	1	34
18-20	15	25	12	23	15	11	25	126
21-23	6	11	12	21	9	9	22	90
24 und mehr	6	-	2	4	4	2	3	21

Tab. 1: Untersuchungen an Schalenmerkmalen. Zusammenstellung der Ergebnisse (Gehäusevolumen in cm<sup>3</sup>, übrige Merkmale in Anzahl Individuen).

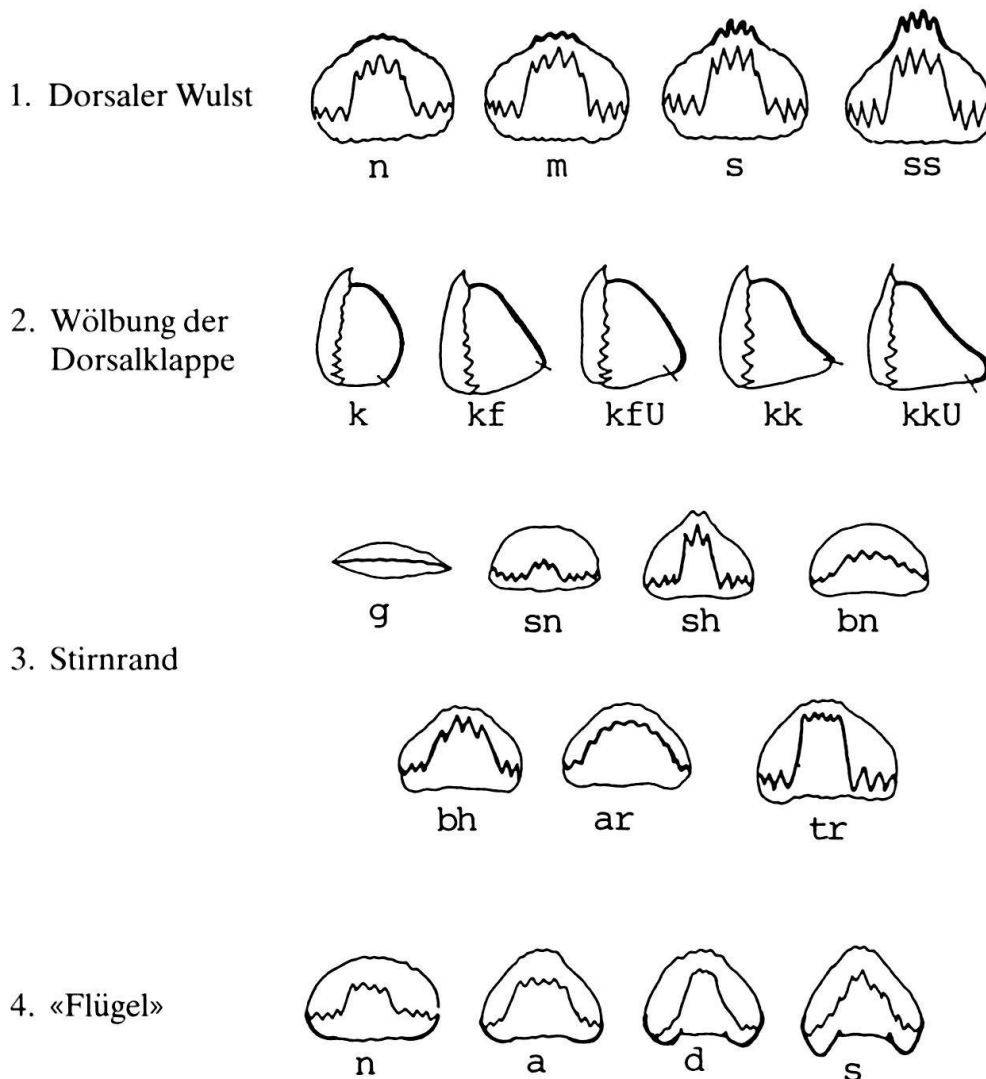


Fig. 3. Vorlagen für visuell erfasste Unterschiede der Schalenmorphologie (jeweilige Merkmale fett ausgezogen).

*Abkürzungen:* Dorsaler Wulst: n=nicht entwickelt, m=mässig entwickelt, s=stark entwickelt, ss=sehr stark entwickelt; Wölbung der Dorsalklappe: k=gleichmässig konvex, kf=konvex/flach, kfU=konvex/flach mit frontaler Umbiegung, kk=konvex/konkav, kkU=konvex/konkav mit frontaler Umbiegung; Stirnrand: g=gerade, sn=schmal/niedrig, sh=schmal/hoch, bn=breit/niedrig, bh=breit/hoch, ar=arcuat, tr=trapezförmig; Flügel: n=nicht entwickelt, a=angedeutet, d=deutlich entwickelt, s=stark entwickelt. Der Querstrich bei den Abbildungen von 2 markiert die Lage der frontalen Kommissur.

Wulst der Wulstwölbung). Sie kann zahlenmässig durch das Verhältnis von effektiver Wölbungsstrecke (z.B. durch Abrollen gemessen) zur Länge der betreffenden Klappe angegeben werden. Stattdessen beschränkte ich mich darauf, die Fossilien visuell in bestimmte wiederkehrende Wölbungsmuster einzuteilen (Fig. 3.2):

**gleichmässig konvex;**

**konvex/flach:** im hinteren Teil der Klappe verflacht sich die anfänglich konvexe Wölbung, im Profil erscheint eine Gerade bis zur Front;

**konvex/flach mit frontaler Umbiegung:** 1–2 mm vor dem Stirnrand weist die flache Klappe eine scharfe Einkrümmung auf, so dass die Front wie knieförmig umgebogen erscheint;

**konvex/konkav:** die konvexe Wölbung kehrt sich in eine meist schwache, doch deutlich sichtbare konkave Innenwölbung um;

**konvex/konkav mit frontaler Umbiegung:** gleicher Wölbungsverlauf wie oben angegeben, doch mit umgebogener Front.

Zwischen diesen fünf Wölbungstypen gibt es Übergänge und Varianten, die hier nicht berücksichtigt wurden, weil sie für die Formerfassung von sekundärer Bedeutung sind. Sie betreffen in erster Linie die Regelmässigkeit und Stärke der Wölbung, sowie die Lage des Wechsels von gewölbt zu flach bzw. von konvex zu konkav usw.

#### 4.6 Stirnrand

Die vordere Kommissur richtet sich nach der Wulstbreite und den dorsalwärts ziehenden, mehr oder weniger verlängerten ventralen Sinus. Sie ist in der Regel uniplicat, doch sehr vielgestaltig. Sie weist Züge auf, die hauptsächlich, aber nicht ausschliesslich, durch den Wulst bestimmt sind. Für ordnende Zwecke erwies sich eine Einteilung in folgende Stirnrandtypen als zweckmässig (Fig. 3.3):

**gerade**

**schmal/niedrig**

**schmal/hoch bis V-förmig**

**breit/niedrig bis U-förmig**

**breit/hoch**

**arcuat**

**trapezförmig**

Damit werden sowohl die Höhe als auch die seitlichen Begrenzungen der uniplicaten Front berücksichtigt, die mehr oder weniger schräg bis nahezu senkrecht verlaufen können. Ein Grenzfall ist im bogenförmigen (arcuaten) Stirnrand erreicht, indem der Vorderrand einen regelmässigen Bogen beschreibt. Anders beim trapezförmigen Stirnrand, wo ein horizontales, breites Dach seitlich durch steile Abfälle begrenzt wird.

#### 4.7 Ventro-laterale Gehäuseelemente («Flügel»)

Diese paarigen Gehäuseelemente prägen wie der mediane Wulst den visuellen Eindruck des Gehäuses besonders stark. Bei hohem Wulst erscheinen diese seitlichen Anhänge sehr «niedergedrückt». Eine genauere Prüfung ergibt indessen, dass das Erscheinungsbild der Flügel durchaus unabhängig von der Gestalt des Wulstes beurteilt werden kann. Folgende Abstufungen wurden vorgenommen (Fig. 3.4):

**Flügel nicht vorhanden;**

**angedeutet:** gerade erkennbare Flügelbildung;

**deutlich:** bei schwach eingetieftem ventralen Sinus erscheinen relativ stumpfe Buckel;

**stark:** bei tiefem Sinus stark bis sehr stark in Erscheinung tretend.

In der häufigen Verbindung mit einem kräftigen Wulst bilden die Flügel eine Dominante des Brachiopodengehäuses von *R. alemanica*, welches dann den Anschein erweckt, als wären die seitlichen Partien gegen die festgehaltene mediane Region zurückgeschoben worden.

#### 4.8 Rippen

QUENSTEDT (1871), der durch viele Abbildungen von *R. alemanica* einen guten Überblick über den im schwäbischen Raum anzutreffenden Variantenreichtum dieser Spezies vermittelte, versuchte eine Differenzierung anhand der Zahl von Wulstrippen vorzunehmen. Später befasste sich auch GARDET (1945) mit der Häufigkeitsverteilung von Wulstrippen an Material aus Lothringen. Die gesamte Rippenzahl und die Unterscheidung von Wulst-, Sinus- und seitlichen Rippen (sog. Rippenformel) ist ein beliebtes, leicht zu untersuchendes Element vieler Beschreibungen von Rhynchonelliden. Schon das Zählen der Rippen birgt aber seine Tücken, weil die Entscheidung, ob die oft nur angedeuteten oder nicht gleichmässig ausgebildeten, gegen die Kommissur hin verwischten Seitenrippen mitgezählt werden sollen oder nicht, recht willkürlich erfolgen muss.

Trotz diesen Vorbehalten wurde die Gesamtrippenzahl der Dorsalklappe an unserem Material ermittelt und in die vorliegende Untersuchung einbezogen. Auf die Abgrenzung von Wulstrippen wurde hingegen verzichtet, weil sich ihre Zahl nach der Wulstbreite (vgl. Abschnitt 4.6) richtet. Auch hier ist das Zählen wegen der an den Wulstseiten befindlichen Rippen problematisch<sup>1)</sup>. Zudem sind die Rippen, insbesondere in der Region zwischen kräftigem Wulst und markanten Flügeln, oft stark deformiert oder es kommt dort zu Rippenneubildungen<sup>2)</sup>. Auf weitere Eigenschaften der Rippen wird in Abschnitt 5 hingewiesen.

#### 4.9 Weitere Merkmale

Eine Reihe weiterer Eigenschaften erwiesen sich für die Untersuchung der Variabilität als sekundär. Sie sind im beschreibenden Teil (Abschnitt 5) berücksichtigt.

#### 4.10 Diskussion der Ergebnisse

In Tabelle 1 sind die Untersuchungsergebnisse zusammengestellt. Daraus ist ersichtlich, wie häufig die einzelnen Merkmale insgesamt und an den verschiedenen Fundorten vorkommen. Die Volumenmessungen sind durch die üblichen statistischen Kennzahlen wiedergegeben, die Rippenzahlen in Grössenklassen zusammengezogen.

Um eine Vorstellung der vorkommenden Merkmalskombinationen zu erhalten, wurden diese Rohdaten für jeden Brachiopoden zunächst in einer Datenbank aufgelistet und geordnet, wodurch die wechselseitigen Beziehungen klarer hervortreten. Zwischen Volumen bzw. Rippenzahl und der Gehäusemorphologie ergab sich kein ersichtlicher Zusammenhang, weshalb den Merkmalen qualitativ-visueller Art mehr Gewicht

---

<sup>1)</sup> Die breit-uniplicate, bogen- und trapezförmige Front zeigt in der Regel einen Wulst mit 5–6, selten 7 oder 8 Rippen, die zugespitzte V-Front einen solchen mit 3–4 Rippen. 5 und 6 Rippen kommen hier bei hoher Gesamtrippenzahl oder kleinen Exemplaren vor.

<sup>2)</sup> Normalerweise ist die Rippenzahl des Wulstes ungerade und um 1 grösser als jene des Sinus, da die Dorsalklappe die Medianrippe trägt (die Ventralklappe den korrespondierenden Rippenzwischenraum). Quenstedt hat beobachtet, dass wegen der erwähnten Erscheinung die Zahlen von Wulst- und Sinusrippen vertauscht sein können.

beigemessen wurde. 24 Merkmale, verteilt auf 5 Gruppen, nämlich 4 für den Wulst, 5 für die Klappenwölbung, 7 für den Stirnrand, 4 für die Flügel und 4 für die Gehäuseform (aberrante Formen zusammengefasst), ergeben 2240 theoretisch mögliche Kombinationen. Eliminiert man den nur bei juvenilen Exemplaren vorkommenden geraden und schmal/niedrig-uniplicaten Stirnrand, sowie das Merkmal «nicht vorhandene Flügel», so ergeben sich noch 1200 Merkmalskombinationen. Gemäss Aufstellung in Tabelle 2 wurden bei 278 untersuchten Individuen 124 verschiedene Kombinationen ermittelt: 71 kommen je 1mal, 20 2mal und 30 etwas häufiger (3 bis 9mal) vor. Nur 3 Kombinationen kommen markant häufiger (13 bzw. 14mal) vor. Letztere machen knapp 15% aller untersuchten Individuen aus.

Die Häufung gleichartiger Merkmalskombinationen ist somit recht gering, was bei der Polymorphie dieser Brachiopoden nicht weiter erstaunt. Zur genaueren Prüfung kann jedes Merkmal innerhalb einer Gruppe mit jedem anderen einer anderen Gruppe verglichen werden. Um den Aufwand aber nicht unnötig anwachsen zu lassen, zog ich es vor, die Merkmale quasi-hierarchisch zu ordnen, wobei zuerst nach Wulstmerkmalen (bei *R. alemanica* besonders wichtig) aufgegliedert wurde, gefolgt vom Typ der dorsalen Klappenwölbung, der Gestalt des Stirnrandes usw., wie in Tabelle 2 dargestellt. Damit wird eine Gewichtung der hauptsächlichsten Abhängigkeiten in übersichtlicher Darstellung möglich.

Keinen Wulst weisen insgesamt nur wenige Exemplare (23 von 278) auf. Es handelt sich meist um juvenile Stücke bis zum Volumen von knapp  $0,4 \text{ cm}^3$ . Bei den grösseren ist die Dorsalklappe vorwiegend konvex geformt, vorne z.T. zur Verflachung neigend, der Stirnrand meist breit-uniplicat und nur schwach angehoben, die Flügel angedeutet. Die Gehäusedimensionen zeigen das Schema  $B > L > D$ , seltener  $B = L > D$ . Die Rippenzahl liegt meist über 20.

Brachiopoden mit mässig bzw. stark entwickeltem Wulst (94 bzw. 104) dominieren, solche mit sehr starkem Wulst (57 Ex.) treten etwas zurück. Etwa zwei Drittel der Individuen mit schwachem Wulst sind kleinwüchsig, was darauf hindeutet, dass diese Eigenschaft wenigstens teilweise mit dem Stadium der Unreife korreliert ist. Andere Brachiopoden, die als adult gelten können, haben aber diese Wulstform offenbar beibehalten. Mehrheitlich besitzen diese eine konvexe, vorne verflachte Dorsalklappe, einen breiten, schwach gebogenen Stirnrand und deutliche, seltener markante Flügel. Diese Formengruppe umfasst etwa 30 Exemplare mittlerer Grösse um den Volumenschwerpunkt von  $1 \text{ cm}^3$ . Zählt man noch Formen mit hoher Front hinzu, so erweitert sich die Gruppe auf etwa 45 Individuen. Bei den Gehäusedimensionen überwiegt  $B > L > D$ , Formen mit grösster L oder D sind Einzelfälle; die Rippenzahlen reichen von 14–26.

Das Feld der «typischen» *R. alemanica* wird von auffälligen Wulstformen (Merkmale «stark» und «sehr stark») beherrscht. Die Aufstellung in Tabelle 2 macht deutlich, dass mit der zunehmenden Verstärkung des Wulstes zunächst der konvex/flache, dann der konvex/konkave Wölbungstyp dominant wird. Daraus geht hervor, dass die Heraushebung des Wulstes deutlich von der Verflachung und schliesslich dem Konkavwerden der vorderen Klappenpartie abhängig ist. Zählt man die Individuen mit der charakteristischen frontalen Umbiegung, so sind es beim starken Wulst 17 von 104, beim sehr starken Wulst bereits 22 von 57. Der Stirnrand ist variabel, hohe Uniplication von unterschiedlicher Breite herrscht jedoch vor. Besonders regelmässige, bogen-

DoWu	WGD0	St	F1	GeFo	GRZ	GeVol	Al	Bl	Si	Ma	Pa	Mu	Fe	Total
n	k	g	n	L>B>D	23	0,12							1	1
n	k	bn	a	B>L>D	21-22	0,1-0,6		2			1			3
n	k	bn	a	B=L>D	20-25	0,2-0,9					1	1	2	4
n	k	bn	d	B=L>D	22	0,93						1		1
n	k	tr	d	B>L>D	27	1,63					1			1
n	kf	g	n	B=L>D	18	0,08					1			1
n	kf	g	a	B>L>D	16/18	0,05/0,10		2						2
n	kf	bn	a	B>L>D	21	0,33							1	1
n	kf	bn	a	B=L>D	18-22	0,2-0,5	1						3	4
n	kf	bn	d	B>L>D	21	0,62							1	1
n	kf	bn	d	B=L>D	22	0,54							1	1
n	kf	bh	s	B>L>D	11	1,62		1						1
n	kf	ar	s	B>L>D	24	0,20	1							1
n	kf	tr	a	L>B>D	20	0,22						1		1
m	k	bn	a	B>L>D	14-22	0,5-0,8					1	1	2	4
m	k	bn	a	L>B>D	15	0,34	1							1
m	k	bn	d	B>L>D	16	0,50	1							1
m	k	bn	d	B=L>D	18-23	0,7-0,9	2						1	3
m	k	bn	d	L>B>D	23	1,49							1	1
m	k	bn	s	B>L>D	20	0,65					1			1
m	k	bh	d	B>L>D	20	0,88					1			1
m	k	bh	d	B=L>D	19	1,04							1	1
m	k	bh	d	L>B>D	20/24	0,55/1,07		1			1			2
m	k	ar	d	B>L>D	18/19	0,64/1,20				1			1	2
m	k	tr	a	B>L>D	24	1,51							1	1
m	kf	sh	s	B>L>D	16/20	0,22/0,34		2						2
m	kf	sh	s	L>B>D	21	0,41		1						1
m	kf	bn	a	B>L>D	19-23	0,2-1,4	1	1	1		4	5	2	14
m	kf	bn	a	B=L>D	18-23	0,4-0,7					1	1	3	5
m	kf	bn	a	L>B>D	18	0,51				1				1
m	kf	bn	d	B>L>D	16-24	0,2-1,0	4	2	2		4		2	14
m	kf	bn	d	B=L>D	20	0,40	1							1
m	kf	bn	s	B>L>D	16-26	0,1-0,8	3	4			1			8
m	kf	bn	s	B=L>D	22	0,93							1	1
m	kf	bn	s	ab	22	0,59					1			1
m	kf	bh	d	B>L>D	16-22	0,2-1,4		1	1				1	3
m	kf	bh	d	L>B>D	23/23	0,63/0,68				1			1	2
m	kf	bh	s	B>L>D	16-20	0,3-1,0	1	1			2	1		5
m	kf	bh	s	L>B>D	20	0,94					1			1
m	kf	ar	a	B>L>D	25	1,08			1					1
m	kf	ar	d	B>L>D	19-24	0,2-0,8	3							3
m	kf	ar	d	B=L>D	24	0,62				1				1
m	kf	tr	d	B>L>D	22/22	0,66/0,67						1	1	2
m	kf	tr	d	B=L>D	22	0,82							1	1
m	kfU	bn	d	B>L>D	22	1,01			1					1
m	kfU	ar	d	B>L>D	22	1,36			1					1
m	kk	sn	d	B>L>D	14	0,23			1					1
m	kk	sh	s	B>L>D	20	0,54			1					1
m	kk	bn	a	B>L>D	18	0,32						1		1
m	kk	bn	s	B>L>D	20	0,30		1						1
m	kk	bn	s	L>B>D	20	1,19	1							1
m	kk	bh	s	B>L>D	20/21	0,33/0,73		1			1			2
s	k	bn	d	B>L>D	19-25	0,7-1,2	1				1		1	3
s	k	bh	d	B=L>D	20	0,60							1	1
s	k	bh	d	L>B>D	23	0,85				1				1
s	kf	sn	s	B>L>D	16	0,16	1							1
s	kf	sh	s	B>L>D	16-23	0,2-1,2		3	1	1				5
s	kf	sh	s	B=L>D	15/16	0,37/0,47			2					2



Tab. 2: – Fortsetzung

DoWu	WöDo	St	Fl	GeFo	GRZ	GeVol	Al	Bl	Si	Ma	Pa	Mu	Fe	Total
s	kf	sh	s	L>B>D	16/20	0,41/0,55	1				1			2
s	kf	bn	d	B>L>D	17-22	0,5-1,0	1			1			1	3
s	kf	bn	d	B=L>D	18	0,32							1	1
s	kf	bn	s	B=L>D	17/21	0,47/0,54	1			1				2
s	kf	bn	s	L>B>D	18	0,41		1						1
s	kf	bh	d	B>L>D	20-22	0,4-0,8						2	1	3
s	kf	bh	d	B=L>D	19-25	0,5-1,0				3		1	2	6
s	kf	bh	d	L>B>D	21/26	0,65/0,67						1	1	2
s	kf	bh	s	B>L>D	17-24	0,2-1,2	1	5		2	1	2	2	13
s	kf	bh	s	B=L>D	15-20	0,2-1,2	1	2					1	4
s	kf	ar	d	B>L>D	20/21	0,82/1,22				1			1	2
s	kf	ar	d	L>B>D	18	0,45				1				1
s	kf	ar	s	B>L>D	18-22	0,2-0,8	1	3						4
s	kf	tr	d	L>B>D	22	0,70				1				1
s	kf	tr	s	B>L>D	18-21	0,8-1,4				2	1			3
s	kfU	sh	d	L>B>D	23	1,46				1				1
s	kfU	bn	a	B=L>D	22	1,10			1					1
s	kfU	bh	d	B>L>D	20-22	0,6-1,9			1	1				2
s	kfU	bh	d	B=L>D	19/21	0,78/0,84							2	2
s	kfU	bh	d	L>B>D	20/22	0,64/1,60			1				1	2
s	kfU	bh	s	B=L>D	20	0,72				1				1
s	kfU	ar	d	B>L>D	18	0,78				1				1
s	kfU	tr	d	B>L>D	23	1,40			1					1
s	kk	sh	s	B>L>D	14-21	0,2-0,6		2	3					5
s	kk	sh	s	B=L>D	19/20	0,50/0,63	1						1	2
s	kk	bn	d	B>L>D	16/20	0,63/1,06		1	1					2
s	kk	bn	s	B>L>D	20	0,41		1						1
s	kk	bh	d	B>L>D	20-23	0,4-1,7			1		1	1		3
s	kk	bh	d	B=L>D	19	0,82							1	1
s	kk	bh	s	B>L>D	15-23	0,2-1,8	1	5	1	1		1		9
s	kk	bh	s	L>B>D	18	0,82							1	1
s	kk	ar	s	B>L>D	21	0,69				1				1
s	kk	tr	s	B>L>D	20	0,63	1							1
s	kkU	bh	d	B=L>D	21	0,72							1	1
s	kkU	bh	d	L>B>D	20	1,43			1					1
s	kkU	bh	s	B>L>D	21	0,73				1				1
s	kkU	bh	s	B=L>D	22/22	0,86/1,37		1					1	2
s	kkU	tr	s	B>L>D	24	2,04			1					1
ss	k	sh	s	B>L>D	20	0,82		1						1
ss	k	bh	s	ab	20	1,44				1				1
ss	kf	sh	d	B>L>D	15	1,17		1						1
ss	kf	sh	s	B>L>D	15-18	0,2-1,2	1	3		1				5
ss	kf	sh	s	B=L>D	20	0,51							1	1
ss	kf	sh	s	L>B>D	21/24	0,50/0,77				1		1		2
ss	kf	bh	s	B>L>D	20	0,65							1	1
ss	kf	ar	s	B>L>D	19	1,23				1				1
ss	kf	ar	s	L>B>D	14	1,04				1				1
ss	kfU	bh	s	L>B>D	21	0,77				1				1
ss	kfU	bh	s	ab	23	1,14				1				1
ss	kk	sh	s	B>L>D	14-20	0,2-1,2	2	1						3
ss	kk	sh	s	B=L>D	15-20	0,2-0,6		1	2					3
ss	kk	sh	s	L>B>D	18	0,26		1						1
ss	kk	bn	s	B>L>D	17	0,20		1						1
ss	kk	bh	d	L>B>D	20	1,26			1					1
ss	kk	bh	s	B>L>D	17-25	0,2-1,6	2	2		1				5
ss	kk	bh	s	B=L>D	18-23	0,7-0,8			1			1	1	3
ss	kk	bh	s	L>B>D	16-21	0,4-0,8		1		2				3
ss	kk	bh	s	ab	20	1,41			1					1

Tab. 2: – Fortsetzung

DoWu	WöDo	St	Fl	GeFo	GRZ	GeVol	Al	Bl	Si	Ma	Pa	Mu	Fe	Total
ss	kkU	sh	s	B>L>D	20/22	0,87/1,20		1		1				2
ss	kkU	sh	s	B=L>D	20	1,00			1					1
ss	kkU	sh	s	ab	18-19	1,0-1,6			1	2				3
ss	kkU	bh	s	B>L>D	21-23	1,0-1,8				5				5
ss	kkU	bh	s	B=L>D	20	1,41				1				1
ss	kkU	bh	s	L>B>D	24	0,91				1				1
ss	kkU	bh	s	ab	19-24	0,8-2,6			1	5				6
ss	kkU	ar	s	B>L>D	22	1,09				1				1

Tab. 2: Vorkommende Kombinationen der Schalenmerkmale und ihre Häufigkeit an den einzelnen Fundorten.

*Abkürzungen:* DoWu = dorsaler Wulst: n = nicht entwickelt, m = mässig entwickelt, s = stark entwickelt, ss = sehr stark entwickelt; WöDo = Wölbung der Dorsalklappe: k = gleichmässig konvex, kf = konvex/flach, kfU = konvex/flach mit frontaler Umbiegung, kk = konvex/konkav, kkU = konvex/konkav mit frontaler Umbiegung; St = Stirnrand: g = gerade, sn = schmal/niedrig, sh = schmal/hoch, bn = breit/niedrig, bh = breit/hoch, ar = arcuat, tr = trapezförmig; Fl = Flügel: n = nicht entwickelt, a = angedeutet, d = deutlich entwickelt, s = stark entwickelt; GeFo = allgemeine Gehäuseform: B = maximale Breite, L = maximale Länge, D = maximale Dicke, ab = aberrant (umfasst die in Tab. 1 aufgeführten B/L/D-Verhältnisse); GRZ = Gesamtrippenzahl der Dorsalklappe; GeVol = Gehäusevolumen in cm<sup>3</sup>. Rippenzahl und Volumen werden individuell, bei mehr als 3 Exemplaren in der gleichen Gruppe bereichsweise angegeben.

oder trapezförmige Frontpartien bilden eher die Ausnahme, die Flügel sind fast immer stark zurückgebogen. Das Gehäuse nimmt vermehrt aberrante Formen an.

Die wichtigsten Beziehungen zwischen den untersuchten Gehäuseelementen können wie folgt zusammengefasst werden:

1. Adulte Individuen ohne erkennbaren Wulst zeigen eine mehr oder weniger konvex gewölbte Dorsalklappe, einen breiten, eher niedrigen Stirnrand und eher unauffällige Flügel. Sie sind meist breiter als lang. Wo die Dorsalklappe vorne zum Flachwerden tendiert, wird die Uniplication höher, die Flügel auffälliger.

2. Ein schwach entwickelter Wulst zeigt bei reifen Brachiopoden fast immer ein hinten konvexes, vorne flaches Profil der Dorsalklappe, wobei die Verflachung nach einer kurzen konvexen Phase schon im hinteren Drittel einsetzen kann oder aber eine relativ starke anfängliche Konvexität erst nach der Klappenhälfte ausflacht. Der vorwiegend breit-uniplicate Stirnrand ist mehr oder weniger erhaben, öfter steigt er in einem Bogen auf und bildet so den arcuaten oder bei breitem, abgesetzten Wulst den trapezförmigen Typ. Die Flügel zeigen sich deutlich bis recht auffällig entwickelt, die Gehäuse mehrheitlich breiter als lang, nicht selten aber auch in die Länge gezogen. Die Rippenzahl zeigt keinerlei Konstanz.

3. Bei kräftigem Wulst ist die mediane Partie der Dorsalklappe vorne fast stets flach oder sie weist sogar eine Umkehrung des Krümmungsverlaufs bis zu leichter oder deutlicher Konkavität auf. Meist erfolgt dieser Wechsel in raschem Übergang, ungefähr in der Hälfte der Klappe, manchmal schaltet sich jedoch eine flache Partie dazwischen und die Klappe wölbt sich erst nahe der Front konkav auf. Der Stirnrand ist vorwiegend hoch-uniplicat, entsprechend der Wulstbreite variiert die Uniplication von schmal V-förmig bis breit U-förmig mit vielen Übergängen. Die Flügel sind markant, das Gehäuse ist meistens breiter als lang. Auffallend viel kleine Exemplare zeigen bereits die hier beschriebenen Formcharakteristika, die normalerweise für Adultmerkmale gehalten werden.

4. Eine Besonderheit stellen die Individuen mit konvex/flachem oder konvex/konkavem Profil dar, die nahe dem Vorderrand eine unvermittelt auftretende ventralwärts gerichtete, knieförmige Umbiegung aufweisen (übergekippter Stirnwulst). Diese scheint als eine Art von «Gegenbewegung» vor allem aus dem konkaven Zustand heraus besonders abrupt zu erfolgen. Diese Eigenart ist immer mit einem sehr kräftigen Wulst verbunden. Stirnrand und Flügel sind markant, oft individuell entwickelt und prägen dann entscheidend den Gesamthabitus des Brachiopoden. Entsprechend zeigen auch die Gehäusedimensionen fast alle möglichen Relationen zwischen B, L und D. Nur bei dieser Brachiopodengruppe findet man eine deutliche Konzentration grosswüchsiger Exemplare (Volumina unter 1 cm<sup>3</sup> stellen Ausnahmen dar) und Rippenzahlen, die mit einer gewissen Konstanz auftreten (meist über 20).

## 5. Beschreibung

Die an einem Material von über 250 Exemplaren vorgenommenen Untersuchungen zur Variabilität machen Abgrenzungen zwischen Gruppen schwierig. Eine Beschreibung von taxonomisch fassbaren Einheiten (Unterarten, neue Arten usw.) erscheint nicht gerechtfertigt. Obwohl die diskutierten Merkmale untereinander z.T. deutliche Abhängigkeiten zeigen, ist ihre Veränderlichkeit doch derart fließend, dass deutliche Abstufungen nur schwer erkennbar sind. *R. alemanica* muss daher aufgrund ihrer häufigen und typischen Formen beschrieben werden. Auf diese Weise kann der Variationsreichtum dieser Spezies anhand repräsentativer Individuen einzufangen versucht werden. Solchen ausgewählten Formen muss ihrerseits ein gewisses Mass von Variabilität zugestanden werden. Auswahl und Anzahl von Morphotypen, die erforderlich sind, um die Gesamtvariabilität hinreichend zu beschreiben, dürften von dem zur Verfügung stehenden, naturgemäss immer begrenzten Untersuchungsmaterial abhängig sein und überdies im Ermessen des Bearbeiters liegen. Da die Aufstellung von Morphotypen somit keinen abschliessenden Charakter haben kann, wurden diese neutral als Formae A bis F bezeichnet. Im vorliegenden Material konnten auf diese Weise rund 90% der Individuen zugeordnet werden.

### 5.1 Aussenmorphologie

**Forma A** (Tf. 1, Fig. 1a–1e): Gehäuse mehr oder weniger kugelig (Länge der grössten Exemplare um 17 mm, Volumen bis 1,8 cm<sup>3</sup>), breiter als lang oder Breite und Länge etwa gleich; Umriss stumpf-trigonal (Fig. 2a) bis annähernd kreisförmig (Fig. 1a); Dorsalklappe gleichmässig konvex gewölbt (Fig. 1c) oder im vorderen Teil verflacht (Fig. 2c), seitliche Kommissur gerade; dorsaler Wulst nicht entwickelt, ventraler Sinus im Frontbereich höchstens schwach angedeutet (Fig. 2d); Stirnrand breitniedrig-uniplicat, bisweilen etwas erhöht (Fig. 2d, 3d); Flügel, wenn erkennbar, unauffällig; Rippen in der Regel fein und dicht-stehend, stumpfkantig (die Rippenprofile verbreitern sich ab ihrem Ursprung mehr oder weniger stetig, wobei besonders die Mittelrippen gegen den Stirnrand hin scharfkantig werden), 20–26, von den Wirbeln als feine flache Streifen ausgehend, die mit den hinteren, konzentrischen Anwachsstreifen ein Netzwerk bilden (nur bei guter Schalenerhaltung sichtbar). – Schlosspartie: Wirbel der Ventralklappe suberect (Fig. 2c) bis erect (Fig. 1c); Arealkanten gerundet,

gerade; Apikalwinkel 90–110°; Foramen relativ gross, länglich, hypothyrid, Deltidialplatten getrennt oder knapp verschmolzen.

**Forma B** (Tf. 1, Fig. 4a–4e, 5a–5e): Gehäuse gebläht (Länge der grössten Exemplare um 15 mm, Volumen meist zwischen 0,8 und 1,3, seltener um 0,4 und bis 1,6 cm<sup>3</sup>), meist breiter als lang, bisweilen aber etwas länger als breit (Fig. 6a); Umriss gerundet-trigonal; Dorsalklappe zunächst konvex, dann meist bereits im hinteren Klappendrittel verflachend und an der Front häufig leicht konkav aufgewölbt, seltener durchgehend konvex oder weiter vorne verflachend (Fig. 6c); seitliche Kommissur gerade, vorn leicht ventralwärts gebogen; dorsaler Wulst i.a. mässig entwickelt; ventraler Sinus markant; Stirnrand hoch-uniplicat, bei unterschiedlicher Breite der Uniplication (vgl. Fig. 7d, 8d); Flügel stark entwickelt; Berippung i.a. wie bei Forma A, Rippenzahl 15–25. – Schlosspartie: Arealkanten geschärft, meist gerade; Apikalwinkel 90–110°; übrige Merkmale wie bei Forma A.

**Forma C** (Tf. 1, Fig. 9a–9e, 10a–10e): Gehäuse flach (Länge bis 14 mm, Volumen meist kleiner als 0,5 cm<sup>3</sup>), breiter als lang; Umriss stumpf-trigonal (Fig. 10a) bis breit-oval (Fig. 9a); Dorsalklappe nur ganz hinten konvex, dann rasch flach werdend, vorne manchmal leicht aufgeworfen (Fig. 10c); laterale Kommissur leicht ventralwärts geschweift; dorsaler Wulst nur schwach entwickelt; ventraler Sinus nur auf vorderem Klappenteil sichtbar; Stirnrand breit-uniplicat, mit schwach entwickelten Flügeln (Fig. 9d), bei Verschmälerung der Uniplication deutlicher werdend (Fig. 10d, 12d); Berippung wie bei Forma A, Rippenzahl um 20. – Schlosspartie: Wirbel der Ventralklappe oft auffällig verlängert und fast gerade (Fig. 9c, 10c); Arealkanten scharf, gerade oder leicht konkav eingebuchtet; Apikalwinkel 90–120°; übrige Merkmale wie bei Forma A.

**Forma D** (Tf. 2, Fig. 1a–1e): Gehäuse stark gebläht, dick (Länge bis 19 mm, Volumen über 1,2, nicht selten 2 cm<sup>3</sup> und mehr), breiter als lang; Umriss breit-trigonal (Fig. 2a) bis subpentagonal (Fig. 1a); Dorsalklappe im hinteren Teil konvex gewölbt, im vorderen Teil verflachend (Fig. 3c) oder ganz flach bis andeutungsweise konkav (Fig. 1c); seitliche Kommissur gerade; dorsaler Wulst kräftig entwickelt, breit; ventraler Sinus wenig eingetieft; Stirnrand breit-uniplicat, Uniplication oft trapezförmig bis rechteckig, mit nahezu parallelen Randleisten (Fig. 1d) oder arcuat (Fig. 4d) ausgebildet; Flügel vorhanden, aber im massiven Gehäuse eher unauffällig; Rippen an den Klappenrändern häufig gezähnt; Rippenzahl über 20, an den Seiten breiter Wulste kann die Einschmelzung (Fig. 1c) von Rippen beobachtet werden. – Schlosspartie: Arealkanten scharf, gerade; Apikalwinkel 110–130°; übrige Merkmale wie bei Forma A.

**Forma E** (Tf. 2, Fig. 5a–5e): Gehäuse eher klein, stark verfaltet (Länge 10–14 mm, Volumen häufig um 0,3, im Maximum um 0,5 cm<sup>3</sup>), breiter als lang oder gleich lang wie breit; Umriss dreilappig (Fig. 5a) oder trigonal (Fig. 6a); Dorsalklappe nach kurzem konvexen Stadium gerade, gegen die Front hin vorgestreckt (Fig. 6c) oder leicht nach aussen gekrümmt (Fig. 5c); laterale Kommissur ventralwärts zurückgebogen; dorsaler Wulst im Verhältnis zur geringen Gehäusegrösse sehr dominant entwickelt; ventraler Sinus sehr tief; Stirnrand hoch-schmal-uniplicat, im Grenzfall umgekehrt V-förmig (Fig. 7d); Flügel sehr kräftig; Rippen an der Kommissur gezähnt, am umgebogenen Stirnrand z.T. stachelspitzig; Rippenzahl höchstens 20. – Schlosspartie: Apikalwinkel auffallend konstant (90°), selten weiter (110°) oder enger (80°); übrige Merkmale wie bei Forma A. Grössere Stücke dieser Form mit mehr oder weniger kräf-

tigem Wulst zeigen mannigfaltige Übergänge zu Forma B, solche mit vorgeschobenem und an der Front geknicktem Wulst zu Forma F.

**Forma F** (Tf. 2, Fig. 9a–9e): Gehäuse deformiert durch übermässiges Dickenwachstum, z.T. völlig irregulär gestaltet (vgl. z.B. Fig. 10a, 10c, 10d), Volumen 0,9–2,6 cm<sup>3</sup>; Länge, Dicke und Umriss oft nicht definiert wegen ungewisser Lagefixierung; Profil i.a. ausgesprochen hunds-kopfförmig, mit extrem verlängerter Dorsalklappe, nur im Anfangsstadium konvex (oft kaum erkennbar), dann langgestreckt flach (Fig. 9c) oder konkav aufgerichtet, im letzteren Fall ein S beschreibend (Fig. 11c); dorsaler Wulst meist breit und flachgedrückt, an der Front scharf geknickt und gegen den ventralen Sinus zurückgebogen; Stirnrand mit meist hoch aufgerichteter Zunge des verlängerten Sinus, extrem uniplicat, breit oder schmal; Flügel markant, ventralwärts verlängert und z.T. gegen die Schlosspartie aufwärts gerichtet; Berippung wie bei Forma E; Rippenzahl wechselnd, doch meist zwischen 20 und 24. – Schlosspartie; Arealkanten leicht gerundet; Apikalwinkel 100–130°; übrige Merkmale wie bei Forma A.

### 5.2 Innenmorphologie

Die Ventralklappe weist gerade, meist parallele, schlanke Dentallamellen auf, die, wie die Serie von Transversalschliffen zeigt, teilweise bis über die Artikulationsebene hinaus mit der Aussenwand verbunden bleiben. Auf den wirbelnahen Schliffen (bis zu einer Tiefe von 2–3 mm) bedingen die Arealkanten einen breit-dachartigen Querschnitt der Ventralklappe; enge dreieckige Lateralöffnungen flankieren den annähernd

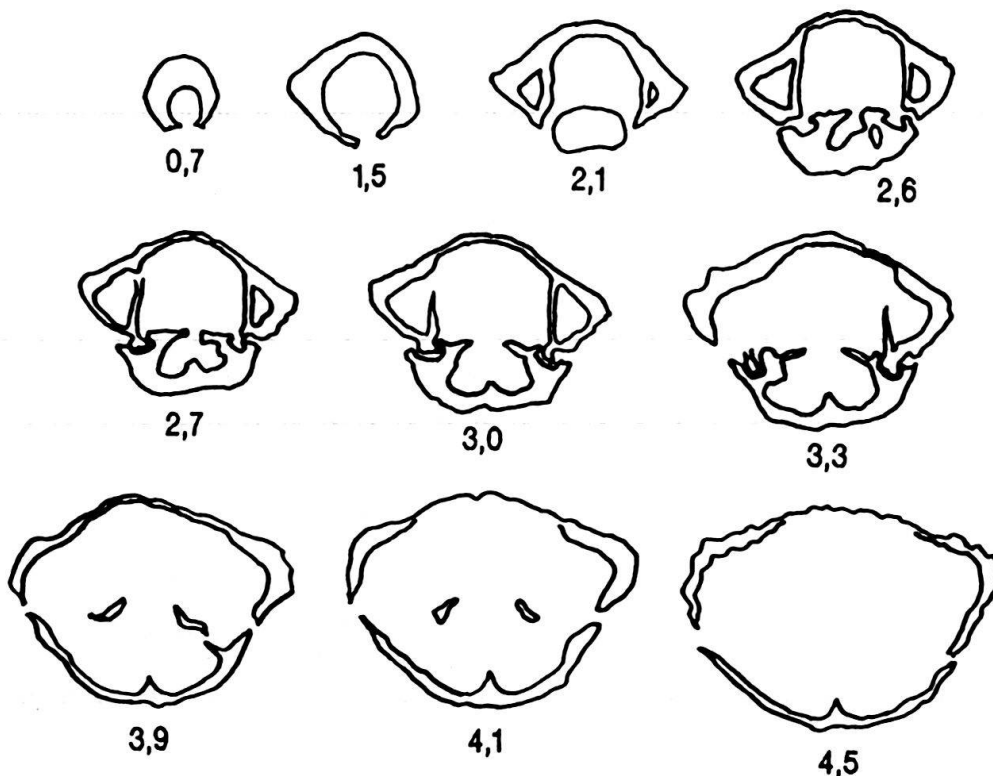


Fig. 4. *Rhynchonelloidella alemanica* (ROLLIER), Forma B von Ferrette. Transversalschliffe. – Orientierung: ventral = oben, dorsal = unten. Abstände der Schliffebenen vom Apex in mm. – 3 × natürliche Grösse.

rechteckigen Delthyrialraum. Bei Formae A und E sind die Querschnitte beider Klappen von Anfang an mehr oder weniger kreisrund. Die gegen den basalen Teil des Stiellochs sich zuspitzenden Klappenränder können als Deltidialplatten gedeutet werden (Fig. 7; Schliff 1,3 gegenüber 0,7). Die Schlosszähne sind unregelmässig geformt, sitzen jedoch satt in Zahngruben von ebenfalls unregelmässiger, doch auffallend gut angepasster Form. An der Auflagefläche sind die Zähne leicht gerieft. An ihrer Aussenseite befinden sich markante Denticula.

Die Anhänge der Dorsalklappe sind durch Kallusbildungen vergrößert. Ein klar ausgebildetes Septalium ist daher nicht vorhanden, in der Calcit-Feinstruktur früher Entwicklungsphasen jedoch oft andeutungsweise sichtbar. Die horizontalen Schlossplatten können nach ihrem Erscheinen auf über 1 mm Schliffdistanz beobachtet werden. Ihre dorsalwärts gerichteten Crurenbasen und die daraus sich entwickelnden Cruren sind nur teilweise erhalten. Nach einem zuerst T-förmigen Querschnitt erscheinen sie distal als parallel zur Symmetrieebene der Schale liegende Lamellen (Fig. 6). Über den angeblich calcariformen Crurentyp (nach MUIR-WOOD 1934) vergleiche LAURIN 1984. In den meisten Fällen verkümmern die Schlossplatten zu bizarren Gebilden ohne erhaltene Cruren (Fig. 7), z.T. entwickeln sich daraus crurenartige, anscheinend orientierungslose Fortsätze (Fig. 4: Schliffe 3,9 und 4,1). Die bereits erwähnten Zahngruben sind innen und aussen deutlich gerandet. Der zumeist breite Aussenrand (Abstand zum Schalenrand bis knapp 1 mm; vgl. Fig. 7: Schliff 3,1)

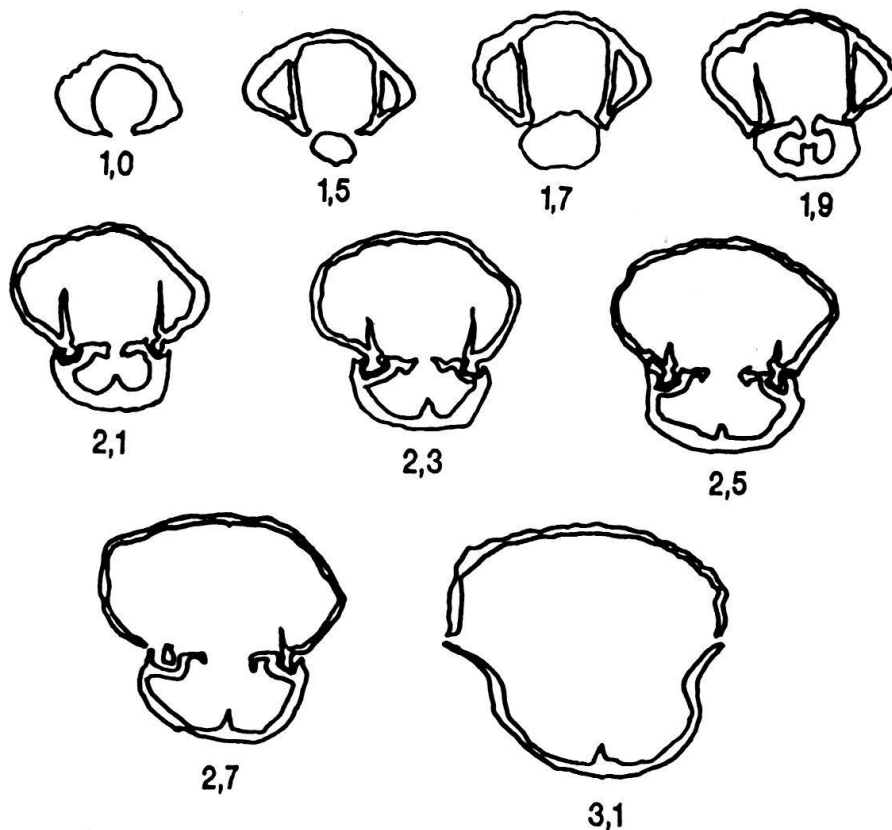


Fig. 5. *Rhynchonelloidella alemanica* (ROLLIER), Forma D von Siblingen. Transversalschliffe. Schliffdaten wie in Figur 4.

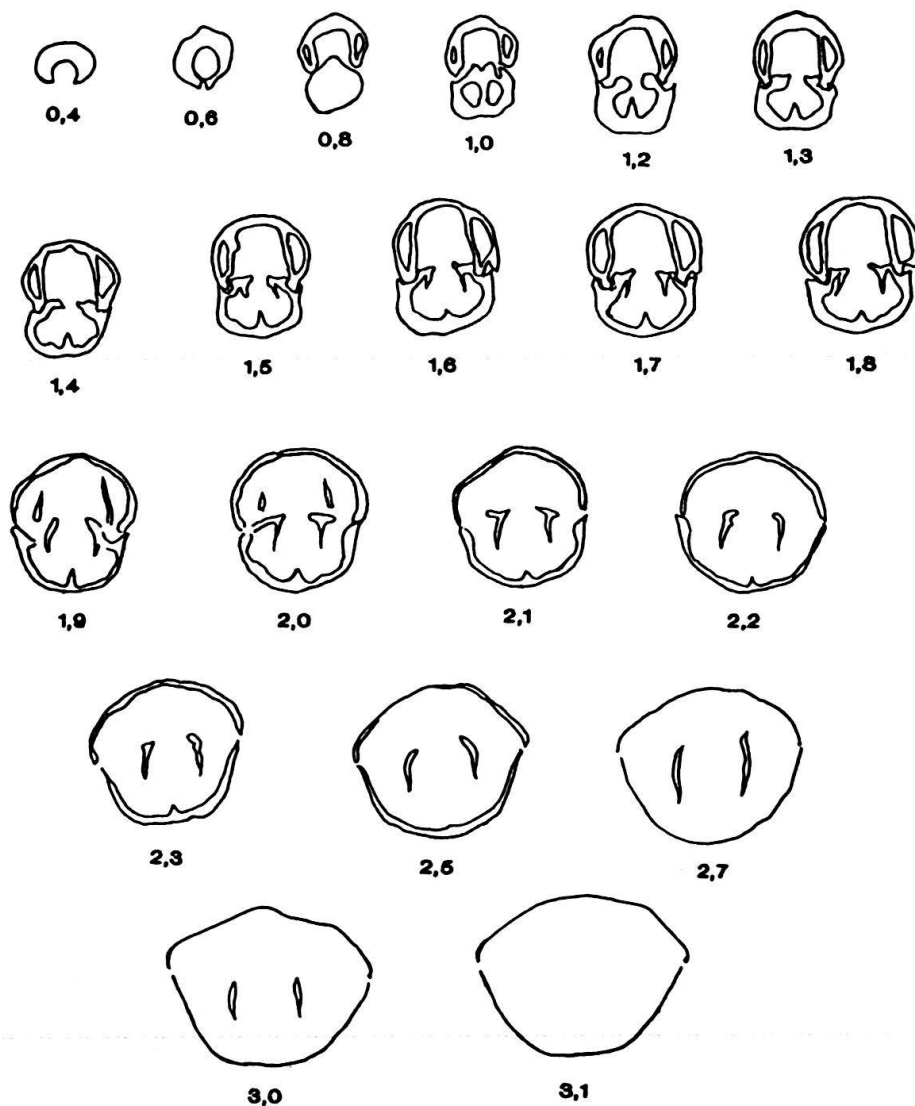


Fig. 6. *Rhynchonelloidella alemanica* (ROLLIER), Forma E von Blumberg. Transversalschliffe. Schliffdaten wie in Figur 4.

artikuliert unvollkommen mit dem ventralen Denticulum und lässt einen Hohlraum offen (Fig. 4; Schliff 3,3; Fig. 6; Schliff 1,8; Fig. 7: Schliff 2,9). Das schlanke, höchstens 1 mm hohe, infolge sekundärer Verdickungen etwas abgestumpfte und an der Basis verbreiterte Septum persistiert bis zu ca.  $\frac{1}{3}$  der Schalenlänge.

Mit Ausnahme der Cruren kommen die Merkmale der internen Struktur ziemlich unveränderlich bei allen Morphotypen vor. Dem Kleinwuchs von Forma E entspricht ein feingliedriges Innenskelett, u.a. an den weniger massiven Artikulationselementen erkennbar. Auffallend ist jedoch die auch bei dieser Form für die Spezies offensichtlich charakteristische Kallusbildung. Fehlende Cruren beobachtet man vor allem bei den zu starker Aufblähung oder Deformation neigenden Formae D und F.

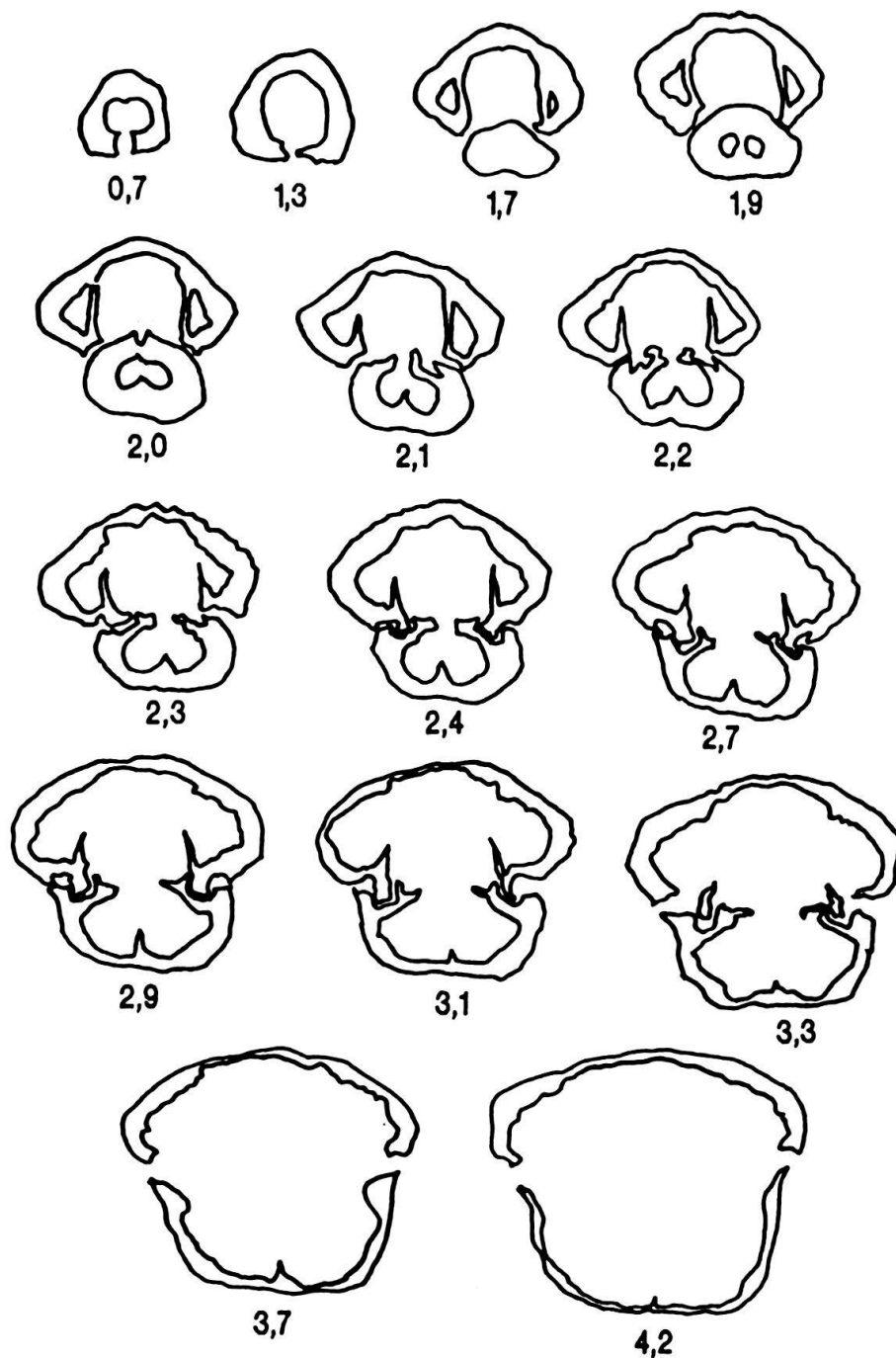


Fig. 7. *Rhynchonelloidella alemanica* (ROLLIER), Forma F von Mandach. Transversalschliffe. Schliffdaten wie in Figur 4.

### 5.3 Das Variationsspektrum an den einzelnen Fundorten

GARDET schrieb 1945, dass man an jedem Fundort und im gleichen stratigraphischen Niveau sowohl den Typus als auch die meisten der von BUCKMAN, MUIR-WOOD, ROLLIER u.a. aufgestellten Arten und Varietäten von *R. alemanica* finden kann. Seine für Lothringen gemachte Feststellung gilt gleichermassen auch für den in dieser Arbeit



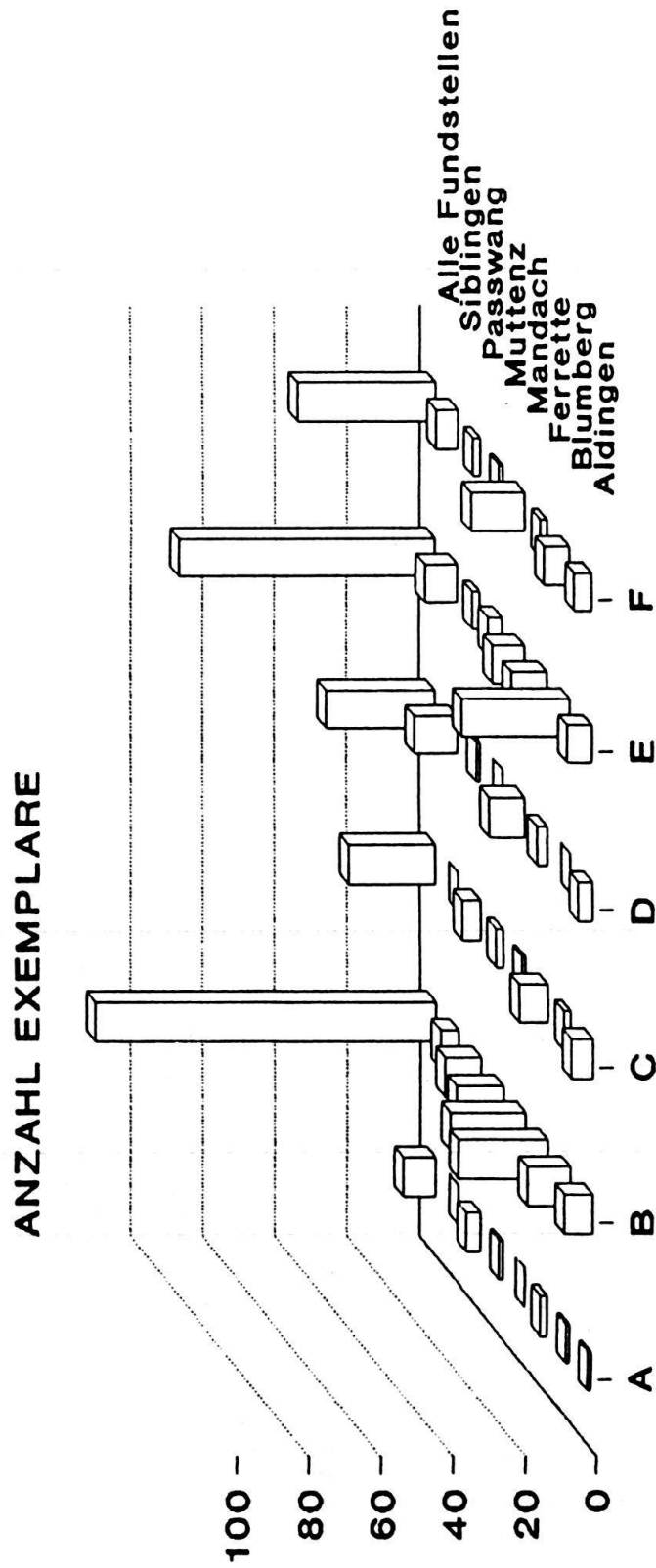


Fig. 8. Häufigkeitsverteilung der Morphotypen A-F von *Rhynchonelloidella aleanica* an den einzelnen Fundorten.

abgesteckten geographischen Rahmen<sup>3)</sup>. Dennoch besitzt jede der untersuchten Populationen ihre Eigenart (Fig. 8). Das Problem, dass die verschiedenen Fundorte verschieden alt sein könnten und eine zeitlich bedingte, graduelle Entwicklung zwar stattgefunden hat, aber nicht als solche erkennbar ist, kann wegen der ungesicherten Feinstratigraphie (fehlende Leitfossilien!) in diesem Zusammenhang nicht weiter verfolgt werden.

Reife Exemplare von *R. alemanica*, die keinen dorsalen Wulst besitzen (Forma A), sind insgesamt selten und stammen hauptsächlich von den im Westen des Untersuchungsgebietes gelegenen Lokalitäten. Am zahlreichsten sind an diesen Orten Stücke mit mässig entwickeltem Wulst und den ihm bevorzugt zugeordneten Merkmalen von Forma B, wogegen solche mit starkem Wulst eher zurücktreten (Formae D, E). Forma B scheint in der Typusregion von Ferrette besonders häufig (etwa die Hälfte aller Individuen) und in bemerkenswerter Formkonstanz aufzutreten.

In Siblingen und Mandach ist dagegen die wulstlose Form selten. Die an vielen Fundorten vorherrschende konvex/flache Dorsalklappe wird hier durch das gehäufte Auftreten der konvex/konkaven Wölbung zurückgedrängt (Formae D, E). Parallel dazu findet man in Mandach und Siblingen, aber auch an anderen Lokalitäten, häufig den frontal übergekippten Wulst (Forma F), immer in Verbindung mit starker Wulstentwicklung. Am extremsten entwickelt sind diese Eigenschaften in grosswüchsigen Individuen (Volumina über 1 cm<sup>3</sup>) von Mandach, mit stark variierenden Gehäusedimensionen und allgemein wechselndem Gesamthabitus.

In den Populationen Aldingen, Blumberg und Passwang findet man  $B > L$  in 70–80% aller Individuen. In Muttenz und Ferrette werden die Gehäuse relativ zur Breite länger, in Siblingen und Mandach wird dagegen diese Gehäuseform zunehmend seltener. Bei der Population Mandach nimmt sodann auch die Dominanz von  $L > D$  zugunsten aberranter Gehäuse ab (vgl. Tab. 1 u. 2). Die Flügel sind bei dieser Formgruppe fast stets stark zurückgebogen, etwas weniger auffällig bei manchen Stücken von Siblingen, bedingt durch den hier oft nur seichten ventralen Sinus. Die Schalen solcher Individuen erhalten dadurch einen kugeligen Aspekt und nehmen eine Mittelstellung zwischen Mandach und Passwang ein (Forma D).

Die Populationen von Mandach und Siblingen zeichnen sich ausserdem durch ihre Grosswüchsigkeit aus, sowohl hinsichtlich des arithmetischen Mittelwertes (oder des Medians) als auch der Extremwerte der Volumina (vgl. Tab. 1). Untersucht man deren Häufigkeitsverteilung an beiden Lokalitäten, so ergeben sich deutlich zweigipflige Histogramme, während das Material der anderen Lokalitäten und der Gesamtheit der untersuchten Brachiopoden eingipflig verteilt ist (Fig. 9). Keine der untersuchten Stichproben ist normal-verteilt und alle mehr oder weniger asymmetrisch. Der paarweise Vergleich zwischen den Populationen (mit Hilfe des verteilungsunabhängigen Wilcoxon-Rangsummentests durchgeführt; Vertrauensgrenze 5%) ergibt nur zwischen den eingipfligen und zweigipfligen Verteilungsmustern signifikante Unterschiede. Die Stichproben von Mandach und Siblingen einerseits und jene der übrigen Fundorte andererseits könnten somit je aus identischen Grundgesamtheiten stammen. Asymme-

---

<sup>3)</sup> Die nur oberflächliche Prüfung von Aufsammlungen weiterer Fundorte – Obersulz im Aargauer, Allerheiligenberg im Solothurner Jura, Kandern im Breisgau (BRD) – ergab keine neuen Elemente der Gehäuseformen.

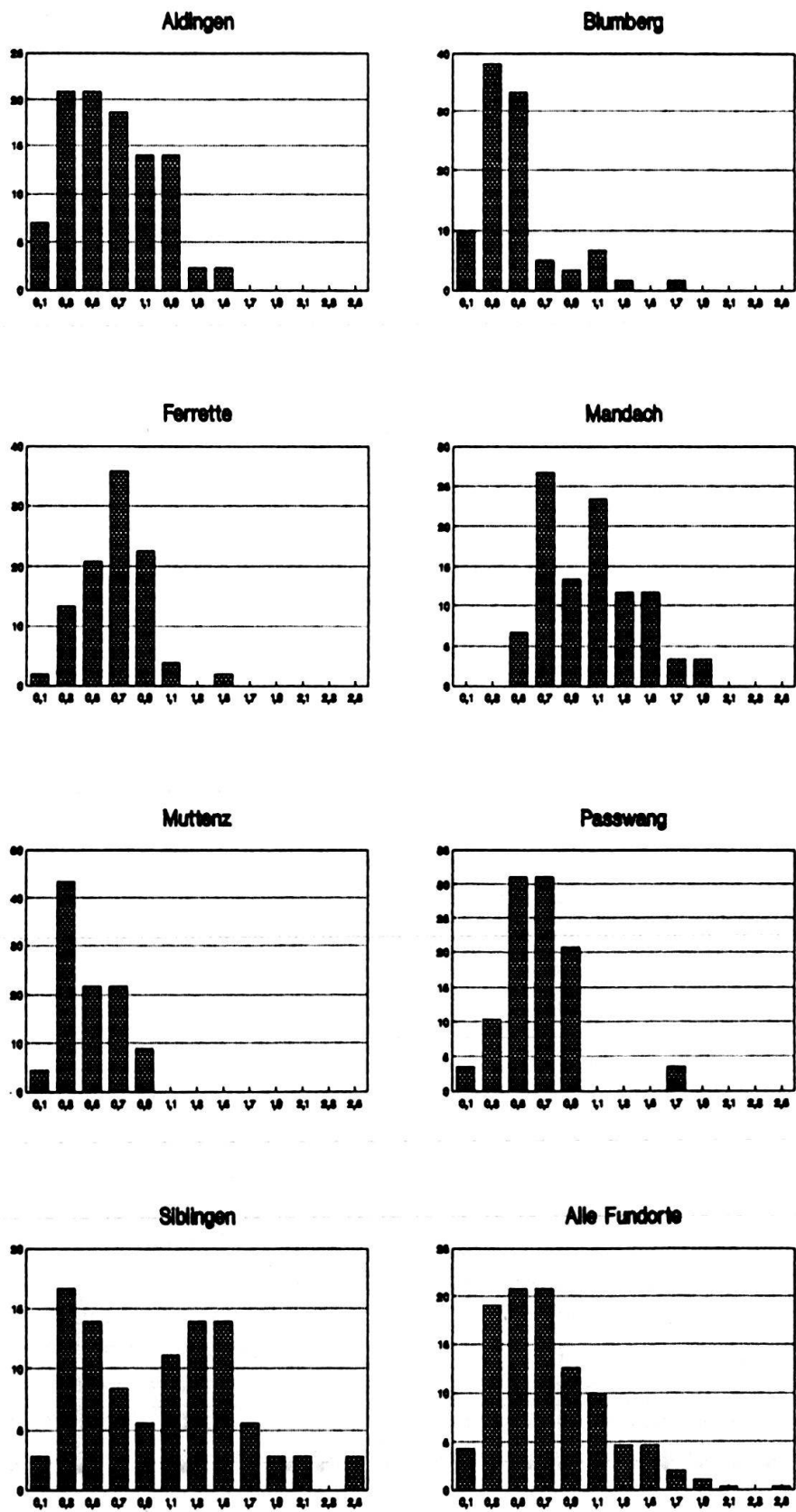


Fig. 9. Häufigkeitsverteilung der Brachiopoden-Volumina an den einzelnen Fundorten. x-Achse: Klassenmitten von 0,1 bis 2,5 bei einer Intervallsbreite von 0,2 cm<sup>3</sup>. y-Achse: Relative Häufigkeiten in %.

trie und Bimodalität der Häufigkeitsverteilung haben jedoch verschiedene Ursachen (z.B. das Fehlen juveniler Brachiopoden, bedingt durch das Lebensmilieu, die nachträgliche Zerstörung oder den Wegtransport leichter Schalen in starker Strömung usw.) und sind deshalb vorsichtig zu interpretieren. Berücksichtigt man nur Brachiopodenschalen mit Volumina über  $0,8 \text{ cm}^3$ , so darf nach dem erwähnten Test angenommen werden, dass die Stichproben aller untersuchten Populationen aus der gleichen Grundgesamtheit stammen. Die relativ grosse Zahl von grosswüchsigen Brachiopoden, die in Siblingen und Mandach den Mittelwert ansteigen und ein zweigipfliges Verteilungsmuster entstehen lässt, könnte dann wie eine «Aufpfropfung» auf relativ gleichförmige Populationen aufgefasst werden.

Ein interessantes Ergebnis liefert der Vergleich der Gehäusevolumina, wenn diese in Relation zum Kubus der maximalen Breiten gesetzt werden. Bestimmt man diese Grössen an einer Reihe von Brachiopodenschalen, so müsste, falls es sich um geometrisch ähnliche Körper handelt, eine hohe Korrelation (im Idealfall ein linearer Zusammenhang) zwischen den zwei Werten resultieren. Die für die einzelnen Populationen berechneten Korrelationskoeffizienten (nach PEARSON) sind in Tabelle 3 aufgeführt. Für Mandach ist die Korrelation zwar am geringsten, doch nicht sehr verschieden von den weit homogener erscheinenden Populationen von Passwang und Ferrette. Überraschend ist hierbei, dass trotz der in Mandach häufigen Individuen mit allometrischem Wachstum (sichtbar an den aberranten B/L/D-Verhältnissen) die Korrelation immer noch vergleichbar hoch ist. Das heisst, dass die visuell so auffallenden Gehäusedeformationen von Mandach kaum eine grössere Streuung des Schalenvolumens (inbezug auf die Breite) zeigen als die übrigen Populationen. Es scheint demnach, dass diese Deformationen weniger die Folge eines unregelmässigen Grössenwachstums des Brachiopodenkörpers als vielmehr seiner Verlagerung zur Erlangung einer grösseren Oberfläche sind.

Die Populationen von Blumberg und Aldingen ähneln sich darin, dass ihre Individuen durchschnittlich klein sind (Formae C, E). In Aldingen finden sich relativ häufig Stücke mit zusammengedrückter Schale, deren Klappen hinten oft kräftig aufgewölbt sind, jedoch rasch ausflachen (Forma C). Bei den Brachiopoden von Blumberg ist das gewölbte Stadium oft sehr kurz, die Wölbung selbst schwach und die Verflachung setzt

Population	Korrelationskoeffizient
Aldingen	0,92
Blumberg	0,96
Siblingen	0,97
Mandach	0,85
Passwang	0,86
MuttENZ	0,90
Ferrette	0,87

Tab. 3: Korrelationskoeffizienten zwischen gemessenen Schalenvolumina und den Kuben der Schalenbreite für die Populationen der einzelnen Fundstellen.

früh ein. Charakteristisch ist für Blumberg ein plötzliches Konkavwerden des Klappenprofils kurz vor der Front. Flügel und Wulst sind meist kräftig ausgebildet; in der Kombination mit anderen Merkmalen findet man häufig schon bei kleinen Exemplaren voll ausgebildete Formen von adultem Habitus (Forma E).

#### 5.4 Beziehungen und Vergleiche

QUENSTEDT bildete in seinem grossen Brachiopodenwerk (1871, Tf. 38) an die 40 Formen aus dem schwäbischen und schweizerischen Jura sowie aus dem Breisgau ab, für die er teils den Artnamen «*varians*» verwendete, teils aber seine bevorzugte trinominale Namengebung heranzog, um eine weitere Differenzierung zum Ausdruck zu bringen: «*varians arcuata*», «*varians angulata*», «*varians planata*», «*varians concinna*», «*varians plicatella*», «*varians quadra*». Bei fortschreitender Veränderung der Form liess er den Erstnamen manchmal auch weg und nannte sie einfach «*concinna*», «*quadra*» usw. ROLLIER (1917) zog für seine Brachiopoden-Synopsis diese Abbildungen in Betracht und stellte für das Gros der «*varians*»-Formen den heute gültigen Namen «*alemanica*» auf. Er erhob einige der QUENSTEDT'schen «Subspezies» zu Arten, z.B. «*arcuata*», «*planata*». Darüber hinaus führte er noch eigene neue Artnamen ein: «*blumbergensis*», «*basileensis*», «*zieteni*», «*brisgoviensis*» (vgl. Synonymie). Für die in dieser Arbeit aufgestellten Morphotypen lassen sich aus dieser Auswahl mühelos entsprechende Namen zuordnen:

Forma A	<i>Rhynchonella basileensis</i>
Forma B	<i>Rhynchonella alemanica</i>
Forma C	<i>Rhynchonella planata</i>
Forma D	<i>Rhynchonella arcuata</i> bzw. <i>Rhynchonella blumbergensis</i> (für den gebogenen bzw. rechteckigen Stirnrand)
Forma E	<i>Rhynchonella zieteni</i>
Forma F	<i>Rhynchonella quadra</i>

Für einige der von QUENSTEDT abgebildeten Formen wurden im bearbeiteten Material keine genauen Entsprechungen gefunden, sie dürften aber ohne Zweifel auch in die Variationsbreite von *Rhynchonelloidella alemanica* einzureihen sein. Andere von QUENSTEDT mit dem Hauptnamen «*varians*» bezeichnete Formen aus dem Oberdogger der Normandie und des Boulonnais von Frankreich gehören anderen Spezies (und Gattungen) an oder – z.B. «*varians pommerana*» – sind im Formenkreis osteuropäischer Rhynchonelliden (wahrscheinlich innerhalb der Gattung *Rhynchonelloidella*) unterzubringen, deren Beziehungen zu «*alemanica*» noch nicht geklärt sind.

Das von ROLLIER aufgestellte bei HAAS & PETRI (1882) abgebildete Typusexemplar für *Rhynchonelloidella alemanica* kann angesichts der geschilderten Sachlage nur noch historische Bedeutung beanspruchen. Ihm entspricht in Grösse und Form der Morphotyp Forma B (z.B. Tf. 1, Fig. 5a–5e). Das von den gleichen Autoren wohl wegen der verlängerten Wirbelpartie als abnorm bezeichnete Exemplar (Tf. 6, Fig. 11) findet sich im vorliegenden Material in kleineren und flacheren Individuen, doch von ähnlichem Habitus, als Forma C (vgl. z.B. Tf. 1, Fig. 9a–9e). Dagegen sollte die als «*varians var. oolithica*» bezeichnete Form nicht zu *R. alemanica* gestellt werden. Sie

stammt aus einem tieferen Horizont über dem Hauptrogenstein und ist vielleicht mit *Rhynchonelloidella proxima* ROCHÉ aus den Parkinsonien-Schichten des Mâconnais identisch. LIEB (1945) fiel unter den Abbildungen bei QUENSTEDT (loc. cit.) die Figur 95 in Tafel 38 auf, die er *Rhynchonelloidella quenstedti* nannte. Sie deckt sich im wesentlichen mit Forma E.

In der in jüngster Zeit erfolgten Bearbeitung dieser Brachiopodengruppe an Material aus Lothringen trennte LAURIN (1984), gestützt auf populationsstatistische Analysen, *Rhynchonelloidella alemanica* in zwei Subspezies auf: *alemanica* und *gardeti*. Erstere umfasst Formen aus der Gegend von Toul und weist anscheinend eine beträchtliche Variabilität des Gehäuses auf, wogegen subsp. *gardeti* aus einem nördlicher gelegenen Vorkommen (beide aus dem mittleren bis oberen Bathonian) etwas homogener erscheint. Für letztere gibt LAURIN einen etwas engeren uniplicaten Stirnrand an. In beiden Populationen aus geographisch getrennten Räumen lassen sich zum Teil übereinstimmende Formen erkennen. Sie bestätigen die eigene Beobachtung, dass fast alle morphologischen Varianten, allerdings in unterschiedlicher Häufigkeit, ziemlich ubiquitär vorkommen. Ein Vergleich der von LAURIN abgebildeten Exemplare mit den hier aufgestellten Morphotypen ist gut durchführbar und lässt kaum Fragen offen. Die Gehäusedimensionen dieser lothringischen Populationen (Länge 11–16 mm, Breite 10–15 mm, Dicke 9–13 mm nach LAURIN) zeigen keine auffallenden Differenzen zu den Individuen aus den schweizerischen und schwäbischen Fundorten.

QUENSTEDT (loc. cit.) bildete viele Exemplare von Blumberg ab, wo, wie früher schon erwähnt, die eher kleinwüchsigen Morphotypen (Formae C und E) überwiegen, die jedoch nur einen Teil des Erscheinungsspektrums von *Rhynchonelloidella alemanica* repräsentieren. *?Rhynchonelloidella fürstenbergensis* und *?Rhynchonelloidella steinbeisi* (beide QUENSTEDT 1858) sind feinrippige, abgeplattete Miniaturformen (Brachiopodenbrut?, lebensfeindliches Milieu?) aus dem mittleren Callovian (eisenoolithische Macrocephalus-Schichten) bei Donaueschingen, Süddeutschland. Obwohl *R. alemanica* ähnliche Kleinindividuen aufweist, ist ihre Artzugehörigkeit zu jener ziemlich unwahrscheinlich.

Des weiteren sind an dieser Stelle Arten der Gattung *Rhynchonelloidella* ausserhalb des «klassischen» Verbreitungsgebietes von *R. alemanica* zu betrachten. *R. thurmannelloida* bzw. *R. nivernensis* (beide LAURIN 1984) stammen aus tonigen Ablagerungen des unteren bzw. oberen Bathonians und bilden anscheinend lokale Akkumulationen von begrenzter räumlicher Ausdehnung innerhalb des Pariser Beckens. Sie sind aus Lothringen nicht bekannt. Aufgrund ihrer Gehäusemorphologie (Berippungsart, Form des Umrisses, generelles Fehlen des dorsalen Wulstes) liegen sie ausserhalb der Variationsbreite von *R. alemanica*. *R. spathica* (LAMARCK), ein gerundeter, merkmalsarmer und daher häufig falsch identifizierter Gattungsvertreter des Untercallovians von Nordfrankreich nimmt manchmal den Habitus wulstloser Formen von *R. alemanica* an, übertrifft aber deren Grösse deutlich und weist auch Unterschiede bei den internen Strukturen auf.

*R. globosa* MUIR-WOOD 1936, ein südenglischer Gattungsvertreter des Lower Fuller's Earth und Fuller's Earth Rock (= oberstes Unterbathonian und Mittelbathonian nach TORRENS 1980), wurde von LAURIN (loc. cit.) in gleichaltrigen Schichten im südlichen Pariser Becken nachgewiesen. Nach WISNIEWSKA-ZELICHOWSKA (1978) soll die Art auch im oberen Bajocian verschiedener Provinzen Polens vorkommen. LIEB

(1945) griff verschiedene der von MUIR-WOOD (loc. cit.) aufgestellten Taxa, darunter auch *R. globosa*, für die Charakterisierung von Formen hauptsächlich aus den «Marnes du Furcil» im Neuenburger Jura auf, die im oberen Teil zeitlich den Varians-Schichten entsprechen. Einige der Abbildungen von *R. globosa* bei MUIR-WOOD sind von *R. alemanica* Forma A nicht zu unterscheiden. Während die Frage einer möglichen Identität für die englischen Formen offenbleiben muss, dürfte das Zitat von LIEB in der Synonymie von *R. alemanica* Aufnahme finden. Das Gleiche gilt für die übrigen MUIR-WOOD'schen *Rhynchonelloidella*-Arten (*alhamensis*, *mesoloba*, *trigonalis*, *tutcheri*), einschliesslich der Typusart *smithi*, die einander sehr ähnlich sind und über deren Beziehungen zu Formen ausserhalb der englischen Lokalitäten sich die Autorin ausschweigt (vgl. in diesem Zusammenhang auch «*Terebratula socialis*» PHILLIPS 1835, S. 163, Tf. 6, Fig. 8). Die auf BUCKMAN (1918) zurückgehende, jedoch schlecht begründete, auf eine Abbildung bei QUENSTEDT (1871, Tf. 38, Fig. 70) gestützte *Rhynchonelloidella curvivarans* besitzt einen trigonalen Umriss und gleicht *R. «arcuata»*. Eigenartig ist, dass in der Monographie über *Rhynchonelloidella* (MUIR-WOOD, loc. cit.) diese Form nicht berücksichtigt wurde (die Autorin bemerkte lediglich, dass ein mit diesem Namen bezeichnetes Exemplar in BUCKMAN's Sammlung zu *R. trigonalis* gehören könnte!). Es scheint, dass derartige Formen in England selten und an spezielle fazielle Verhältnisse oder an enge stratigraphische Bereiche gebunden sind und daher mit einem eigenen Namen bedacht wurden.

Nach Literaturangaben sollen *Rhynchonelloidella alemanica*, deren Unterarten *popilanica* PUSCH 1837 und *pommerana* QUENSTEDT 1871, nebst *R. oxoniensis* (ROLLIER 1917), *R. losnicensis* WISNIEWSKA-ZELICHOWSKA 1978 und *R. arcuata* (QUENSTEDT 1871) auch in Osteuropa (Norddeutschland, Baltikum, Polen und Südwestrussland (Krim, Kaukasus) verbreitet sein. Als Gattungsname steht häufig *Ivanoviella* für *Rhynchonelloidella*. *R. arcuata* wird wegen ihres auffällig gebogenen Stirnrandes besonders oft zitiert und scheint eine häufig anzutreffende Form zu sein (vgl. u.a. PUSCH 1837; SEEBACH 1864; ROEMER 1870; SZAJNOCHA 1879; MOISSEIEV 1934; STOLL 1934; MAKRIDIN 1964, KAMYSCHAN & BABANOVA 1973; WISNIEWSKA-ZELICHOWSKA 1978). Die stratigraphischen Angaben reichen vom oberen Bajocian bis ins mittlere Callovian. Verwandtschaftliche Beziehungen dieser Formen zu *R. alemanica* sind offensichtlich.

*Ivanoviella alemanica* sensu MAKRIDIN kann nicht unbesehen mit *R. alemanica* ROLLIER gleichgesetzt werden. Nach der äusseren Form beurteilt, ist diese Art des mittleren Callovian allgemein stumpfer als *R. alemanica*, besitzt einen mehr gerundetem Umriss und erinnert im Berippungsmuster (hinten glatt) an *Thurmannella obtrita* (DEFRANCE).

Auch *R. varians* var. *popilanica* PUSCH (mittleres Callovian von Papile, Litauen) konnte anhand einer Anzahl von Exemplaren *R. alemanica* gegenübergestellt werden. Der Habitus der ausgewachsenen Stücke lässt sich aufgrund der vorwiegend arcuaten Front am ehesten mit *R. alemanica* Forma D vergleichen. Die Gesamtrippenzahl ist aber generell höher (25 und mehr Rippen, relativ häufig interkalierend), die Berippung entsprechend dichter und das Rippenprofil i.a. schärfer. Die publizierten Serienschliffe (vgl. MAKRIDIN 1964; DAGYS 1968, WISNIEWSKA-ZELICHOWSKA 1978) unterscheiden sich von jenen von *R. alemanica* kaum. Diese Varietät sollte wohl besser als eigene Spezies – *Rhynchonelloidella popilanica* (PUSCH) – aufgefasst werden. Dank ihrer aus-

gezeichneten Erhaltung konnten auf der inneren Schalenoberfläche die Ansatzstellen der Calcitfaser-Bündel als Schuppenmuster (sog. Schalenmosaik) sichtbar gemacht werden. Bei *R. alemanica* gelang dies LEIDHOLD (1920) an Exemplaren aus der Typusregion. Die dachziegelförmig angeordneten Ellipsen sind bei beiden *Rhynchonelloidella*-Arten ähnlich (Fig. 10).

Soweit von diesen Rhynchonelliden Serienschliffe publiziert sind und mit vorliegendem Material verglichen werden konnten, scheint bei all diesen Formen die Gattungszugehörigkeit zu *Rhynchonelloidella* gesichert.

«*Rhynchonella varians*» ist gelegentlich auch auf Fossilisten des alpinen Doggers aufgeführt (z.B. OOSTER 1863, STUTZ 1879). Solchen Fundangaben liegen weder Abbildungsmaterial noch Beschreibungen zugrunde. Eine Identität dieser Brachiopoden mit *R. alemanica* erscheint wenig wahrscheinlich.

## 6. Mögliche Einflussfaktoren der Polymorphie

Es steht wohl ausser Zweifel, dass das intraspezifische Variationsspektrum von *R. alemanica* etwas mit dem Lebensraum dieses Brachiopoden zu tun hat. Wenn man jedoch versucht, morphologische Elemente als funktionelle Anpassungen zu deuten

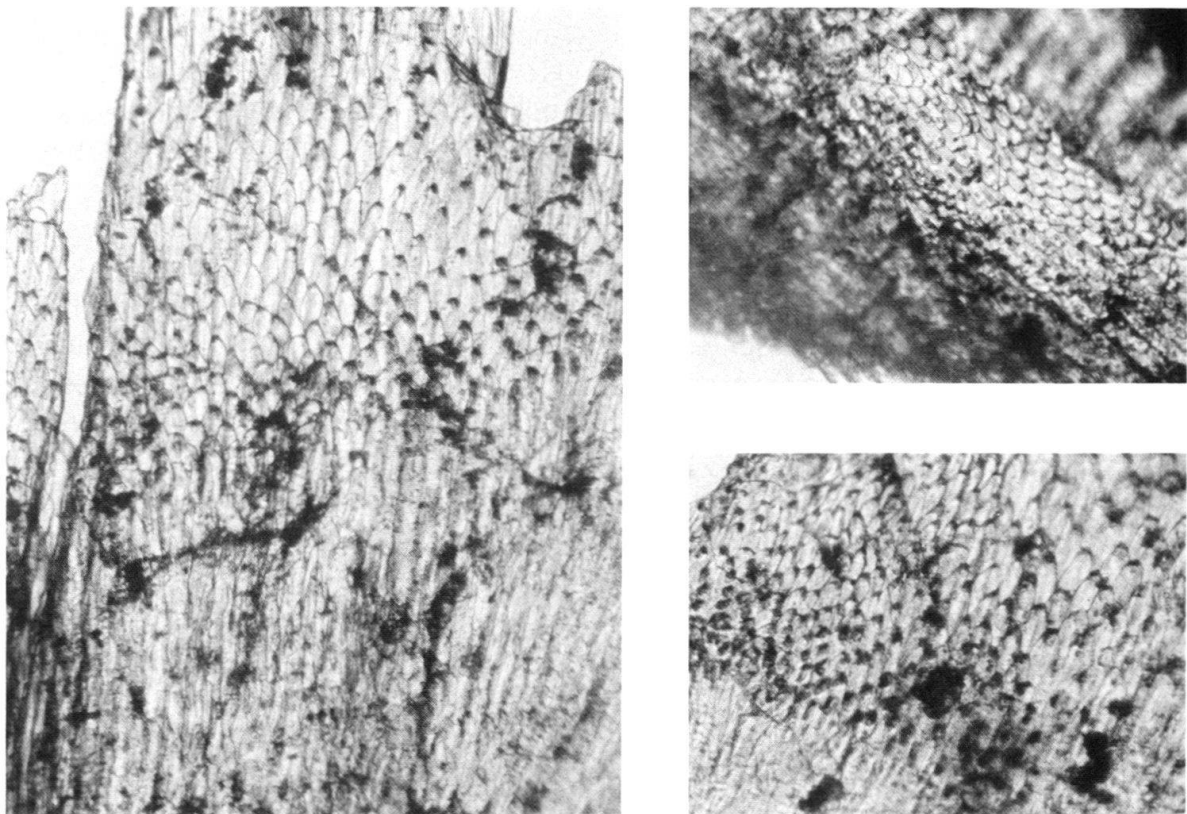


Fig. 10. Schalenmosaik von *Rhynchonelloidella popilanica* (PUSCH). Vergr. 100 ×. – Die an isolierten Schalenteilchen im Durchlicht sichtbar gemachten Querschnitte der Calcitfasern variieren in der Grösse je nach ihrer Lage auf dem Gehäuse. Die kleineren Ellipsen sind vergleichbar mit den von LEIDHOLD (1920, Tf. 4, Fig. 1) für *Rhynchonelloidella alemanica* publizierten, jedoch etwas weniger gerundeten Schuppenmustern.



und dafür verantwortliche Milieufaktoren zu erkennen, gerät man schnell auf den unsicheren Boden der Spekulation.

Obwohl, wie schon OPPEL (1857) erkannte, *R. alemanica* einen gewissen Leitwert besitzt, indem sie die Grenze des Oberbathonian nicht überschreitet, stellt dieser Brachiopode doch in erster Linie ein ausgesprochenes Faziesfossil dar. In Lothringen findet er sich in mehreren Bänken einer Kalk-Mergel-Wechsellagerung des mittleren bis oberen Bathonian, wobei er bevorzugt die karbonatreicheren Sedimente besiedelt (LAURIN 1984). Gegen Osten, im Schweizer Jura und in Schwaben, ist seine horizontale Verbreitung innerhalb einer analogen, aber viel weniger mächtigen Fazies enger. Wo er auftritt, entwickelt er sich meist zu einem beherrschenden Faunenelement, manchmal fast in Monokultur. Die meist gute Erhaltung lässt auf nur geringen post-mortalen Transport oder auf eine Fossilisierung an Ort und Stelle schliessen. Nicht selten kommen mit Serpeln bewachsene Schalen vor, wobei ein Überwachsen der Kommissur nicht beobachtet wurde. Der Bewuchs dürfte zu Lebzeiten erfolgt sein, womit ein Indiz für die bei Brachiopoden übliche benthische Lebensweise gegeben ist.

Zwei morphologische Eigenarten fallen bei *R. alemanica* besonders auf:

1. Häufig kommen kleine, bereits vollständig ausgebildete Exemplare mit kräftigem Wulst, der am Stirnrand umbiegt und an der Vorderkommissur markante Zähnelung zeigt, und mit stark entwickelten Flügeln vor, bei denen man sich die Frage stellt, wie weiteres Wachstum möglich ist. An einzelnen Fundorten scheint das übliche bikonvexe Stadium bei kleinen Individuen ganz zu fehlen. Von anderen Fundorten, wo *R. alemanica* mehrheitlich nur einen schwachen Wulst bildet, ist dieses Stadium indessen bekannt. Die gängige Ansicht, charakteristische Gehäuseformen als Merkmal des adulten Zustandes zu betrachten, trifft zumindest für *R. alemanica* kaum zu. Vielmehr scheint es so, dass gewisse Umwelteinflüsse diesen scheinbar «adulten Habitus» herbeigeführt haben, unabhängig von der Schalengrösse.

Mit dem schwer zu erklärenden Befund, dass grosse Brachiopodenschalen mit hoher Stirn, also ausgeprägtem Dickenwachstum, und gleichartig gestaltete, kleine Individuen nebeneinander vorkommen, hat sich sehr eingehend SCHMIDT (1937) befasst. Gegenüber der Auffassung, dass solche kleinschalige Tiere ebenfalls als ausgewachsen zu betrachten seien (sie wurden oft unter anderen Artnamen beschrieben), nahm die Autorin eine mehrzyklische Entwicklung durch intermediären Abbau (oder Absprengung) von Gehäuseteilen nach einer Phase von überwiegendem Dicken- und anschliessendem Längen-Breiten-Wachstum an. Obwohl eine Resorption von Schalensubstanz als Begleiterscheinung des Wachstums bei Mollusken vorkommt, wurden solche Rückbildungen bei lebenden Brachiopoden bisher nicht festgestellt. Auch das Ausmass der abzubauenen Schalenteile, das hierbei angenommen werden müsste, machen eine solche Annahme, die nicht direkt beobachtbar ist, sehr unwahrscheinlich (vgl. SCHUMANN 1965 und dort zitierte Literatur). Ich neige zur Ansicht, dass bestimmte Umweltfaktoren diejenigen Tiere, die sich in einem aktiven Wachstumsschub befanden, zu jener typischen Form umgestalteten, die vermutlich ein Endstadium des Wachstums bedeutete. Ob die davon betroffenen Jungtiere «innerlich» trotzdem noch zu erwachsenen Zwergen ausreiften oder, in ihrer Weiterentwicklung gehemmt, abstarben, muss offen bleiben.

Der von LAURIN (1984) beschriebene Idealfall einer Morphogenese, die, von einer wenig bombierten Schale mit geradem oder leicht ventralwärts eingebuchtetem Stirn-

rand ausgehend, über beginnende Wulstentwicklung und fortschreitendes Dickenwachstum zur typischen Endform führt, mag für die aus Lothringen beschriebenen Populationen i.a. zutreffen. Der Autor bemerkt dazu, dass Unregelmässigkeiten des Wachstums extrem selten seien. In den östlicher gelegenen Fundgebieten ist bei dieser Art vermehrt irreguläres Wachstum anzutreffen, bedingt wohl durch ökologische Einflüsse, wie sie beispielsweise in einem Ablagerungsraum mit häufigen Sedimentationsunterbrüchen auftreten können. Wachstumsstillstand bzw. Wachstumsschübe werden in dem hier untersuchten Material durch Exemplare dokumentiert, in denen der Beginn des Dickenwachstums durch eine deutliche Anwachsline markiert ist. Nicht selten finden sich auch Stücke, deren Klappen hinten «Deckel» aufweisen, als wäre darunter ein neuer Brachiopode hervorgewachsen (Tf. 2, Fig. 8a). Die Diskontinuität der Berippung zeigt, dass in diesen Fällen das Wachstum nicht stetig, sondern nach einem veränderten Grundmuster erfolgte (vgl. auch QUENSTEDT 1871, Tf. 38, Fig. 90; HAAS & PETRI 1882, Tf. 7, Fig. 23).

2. Das typische Hundskopf-Profil scheint gehäuft an Fundstellen vorzukommen, in denen *R. alemanica* nesterartig eingebettet ist. Innerhalb einer solchen Gruppe befinden sich die Einzelindividuen anscheinend in wirrer Lage. Wenn man davon absieht, dass es sich hierbei um schillartige Ansammlungen handelt (die übrige Fauna gibt hierfür jedenfalls keine Anhaltspunkte), könnte man sich vorstellen, dass sich die Tiere, z.B. mangels geeigneter Haftstellen, mit ihrem Stiel aneinanderhefteten. Ein solcher «Verband» erscheint eher lebensfähig, wenn die Gehäuse dazu tendieren, die Oberfläche, im Verhältnis zum Körper, zu vergrössern. Eine Minimierung der Oberfläche durch Beibehaltung einer mehr gerundeten Form würde nämlich zu einer dichteren «Packung» führen, in der das Heranstrudeln von Nahrung erschwert wäre.

RICHARDSON (1986) hat darauf hingewiesen, dass die Drehbewegungen des Brachiopodenkörpers mit dem Stiel als Achse u.a. den Zweck haben, das Tier von eindeckendem Sediment zu entlasten und dadurch vor dem Verschütten zu bewahren. Dabei ist es unerheblich, welcher Art die Bewegungen erfolgen: ob das Tier fest an einem stabilen Untergrund verankert ist oder mit dem Stiel an einem leichteren Objekt, etwa einem Nachbarbrachiopoden oder einem Schalenbruchstück, festsitzt. Die kombinierten Bewegungen eines solchen Brachiopodenverbandes auf einem feindetrithischen Grund können beim Aufwirbeln eine grössere Dichte grober Bestandteile erzeugen, die im Wasserstrom, auf den der Brachiopode als Partikelfresser angewiesen ist, unerwünscht ist. Ein Vorteil des cynocephalen Gehäuses mit seinem hohen Vorderrand und der stark gezackten, häufig mit feinen Randzähnen ausgestatteten Kommissur könnte nun darin liegen, dass mit diesen morphologischen Besonderheiten eine wirksamere Filterung beim Einlass des Nahrungsstroms erreicht wird (vgl. hierzu SCHMIDT 1937; RUDWICK 1970, S. 110 ff., Fig. 61).

## 7. Anhang: Volumenbestimmung

Das Volumen der Brachiopoden bestimmte ich durch den Auftrieb, den diese beim Eintauchen in Wasser erfahren. Für die Volumenmessung wurden vollständige, von anhaftendem Sediment und allfälligen Bewuchsorganismen gesäuberte Exemplare verwendet. Mit Hilfe eines Stückchens Klebeband wurde ein etwa 5 cm langer, am einen

Ende mit einer Schlinge versehener Seidenfaden angebracht (mit Vorteil an einem abgeflachten Schalenteil). Aus festem Draht wurde ein «Galgen» mit Standfläche gefertigt, das Fossil am Faden aufgehängt und das Ganze auf einer elektronischen Präzisionswaage mit Taragewicht-Speicher (Mettler PC 440; Ablesegenauigkeit 0,001 g, auf zwei Stellen nach dem Komma gerundet) verbracht. Nach der Nullabgleichung liess ich den frei hängenden Brachiopoden in ein mit dest. Wasser (20 °C) gefülltes Becherglas eintauchen. Das auf der Waage angezeigte Mindergewicht in Gramm-Einheiten, dem verdrängten Wasser entsprechend, konnte direkt als Brachiopodenvolumen in cm<sup>3</sup> notiert werden. Resultatsverfälschungen durch das Eigenvolumen des Fadens und die Wasseraufnahme des Fossils sind innerhalb der Zeitdauer des Messvorgangs vernachlässigbar. Der Fehler bei wiederholten Messungen beträgt weniger als 5%.

Eine andere, zum gleichen Ergebnis führende, aber aufwendigere und auf Messfehler empfindlichere Volumenbestimmung beruht darauf, dass mehrere Wägungen vorgenommen werden: wassergefülltes, geschlossenes Gefäss ohne bzw. mit Brachiopode (G1 bzw. G2) und Brachiopode allein (G3). Daraus ergibt sich das Volumen mit  $V = G1 - G2 + G3$ .

## Verdankungen

Von Herrn Dr. A.S. Dagys (Nowosibirsk, UdSSR) erhielt ich aus uns kaum zugänglichen Gebieten wertvolles Vergleichsmaterial, das in dieser Arbeit berücksichtigt werden konnte und für das ich ihm meinen besten Dank ausspreche. Aus den Sammlungen des Naturhistorischen Museums St. Gallen wurden mir einschlägige Brachiopoden durch die Vermittlung von Herrn U. Oberli in verdankenswerter Weise für die Untersuchungen zur Verfügung gestellt. Herrn Prof. Dr. H. Rieber (Zürich) danke ich für die stetige Unterstützung dieser Arbeit und die wertvolle Beratung und technische Hilfe bei der Herstellung der Fototafeln.

## LITERATURVERZEICHNIS

- AGER, D.V., CHILDS, A., & PEARSON, D.A.B. 1972: The evolution of the mesozoic rhynchonellida. *Géobios* 5/2 und 3, 157–233.
- ALMERAS, Y. 1966: Types de la collection SCHLOTHEIM (Brachiopodes): Figuration et remarques. *Trav. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon*, N.S. 13, 277–287.
- BAGUE, M. 1954: Contribution à l'étude des Brachiopodes du Bathonien supérieur et du Callovien de la Côte-d'Or. *Bull. Sci. Bourgogne (Dijon)* 15, 213–240.
- BRONN, H.G. 1837: *Lethaea geognostica oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgs-Formationen bezeichnendsten Versteinerungen*. Schweizerbart, Stuttgart, 1835–1837.
- BUCH, L. VON 1834: Über Terebrateln, mit einem Versuch, sie zu classificiren und zu beschreiben. *Abh. dt. Akad. Wiss. Berlin*, 21–144.
- BUCH, L. DE 1838: Essai d'une Classification et d'une Description des Térébratules. *Mém. Soc. géol. France* (1), 3, 105–238.
- BUCKMAN, S.S. 1918: The Brachiopoda of the Namyau beds, Northern Shan States, Burma. *Palaeont. Indica* (n.s.), *Mem. geol. Surv. India (Calcutta)*, 3, 1917, 1–299.
- CLERC, M., & FAVRE, J. 1917: *Catalogue illustré de la collection Lamarck. Conchifères monomyaires fossiles*. 3<sup>e</sup> section, b: Brachiopodes. *Mus. hist. nat. Genève*.
- DAGYS, A.S. 1968: *Jurassische und unterkretazische Brachiopoden von Nordsibirien* [in russisch]. Izdatel «Nauka» Akad. Nauk SSR, Moskau.
- DAVIDSON, TH. 1852: A Monograph of the British Fossil Brachiopoda. 1 (3), The Oolitic and Liassic Brachiopoda. *Palaeontogr. Soc. (Monogr.)*, London 1–64, 1851; 65–100, 1852.
- 1878: *Ibid.* 4 (2), Supplement to the British Jurassic and Triassic Brachiopoda. *Palaeontogr. Soc. (Monogr.)*, London, 73–144, 1876; 145–242, 1878.

- DELANCE, J.H. 1969: Etude de quelques brachiopodes liasiques du nord-est de l'Espagne. *Ann. Pal. Invert.* 55 (1), 1–44.
- DIETL, G., & RIEBER, H. 1980: Der Braune Jura der Westalb zwischen Balingen und Geisingen (Exkursionen am 10./11. April 1980). *Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver. N.F.* 62, 57–69.
- EUDES-DESLONGCHAMPS, E. 1859: Notes sur le terrain callovien: 2<sup>e</sup> note sur le Callovien des environs d'Argentan et de divers points du Calvados. *Bull. Soc. Linn. Normandie (Caen)* 4, 216–252.
- FROMHERZ, K. 1838: Die Jura-Formationen des Breisgaaues, geognostisch beschrieben. *Verl. Ch. Th. Gross, Karlsruhe*.
- GARDET, G. 1945: Le Bathonien de la Lorraine. *Bull. Serv. Carte géol. France N°.* 217, 45, 327–391.
- GREPPIN, J.B. 1870: Description géologique du Jura bernois et de quelques districts adjacents. *Mat. Carte géol. Suisse*, 8. Lieferung.
- HAAS, H. 1887: Etude monographique et critique des Brachiopodes rhétiens et jurassiques des Alpes vaudoises et des contrées environnantes, 2<sup>e</sup> partie: Brachiopodes liasiques et toarciens, Brachiopodes du Dogger et du Malm. *Mém. Soc. paléont. Suisse* 14, 71–126.
- HAAS, H., & PETRI, C. 1882: Die Brachiopoden der Juraformation von Elsass-Lothringen. *Abh. geol. Spezialkarte von Elsass-Lothringen (Strassburg)*, 2 (2). Text + Atlas.
- KAMYSCHAN, W.P., & BABANOVA, L.I. 1973: Mittel- und oberjurassische Brachiopoden im nordwestlichen Kaukasus und im Krim-Gebirge [in russisch]. *Univ. Charkov*.
- LAMARCK, J.B.P.A. 1836: Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, 2. Aufl., 7. Band: Histoire des mollusques. *J.B. Baillière Librairie, Paris*.
- LANG, C.N. 1708: *Historia lapidum figuratorum Helvetiae ejusque viciniaie. Venedig*.
- LAURIN, B. 1984: Les rhynchonellidés des plates-formes du jurassique moyen en Europe occidentale. Dynamique des populations, évolution, systématique. *Cah. Paléont. (section invertébrés)*, Edit. CNRS.
- LEIDHOLD, C. 1920: Beitrag zur genaueren Kenntnis und Systematik einiger Rhynchonelliden des reichsländischen Jura. *N. Jb. Min. Geol. Paläont.* 44, 343–368.
- LEPSIUS, R. 1875: Beiträge zur Kenntniss der Juraformation im Unter-Elsass. *Verl. W. Engelmann, Leipzig*.
- LEUTHARDT, H. 1922: Fossilien des Oberen Doggers im Hauenstein-Basistunnel. *Ecl. geol. Helv.* 26, 564–568.
- LIEB, F. 1945: Die Brachiopoden des mittleren Doggers des schweizerischen Juras und ihre stratigraphische Bedeutung. *Tätigkeitsber. Naturf. Ges. Baselland* 15, 118–225.
- MAKRIDIN, V.P. 1955: Einige jurassische Rhynchonelliden aus dem europäischen Teil der UdSSR [in russisch]. *Charkov. Gosud. Univ., Izdatel.* 12, 81–91.
- 1964: Die Brachiopoden aus den Juraablagerungen der russischen Tafel und einiger angrenzender Gebiete [in russisch]. *Moskau*.
- MOISSEIEV, A. 1934: The Jurassic Brachiopoda of the Crimea and the Caucasus. *Trans. geol. prosp. Serv. USSR*, 203.
- MUIR-WOOD, H.M. 1934: On the internal structure of some Mesozoic Brachiopoda. *Royal Soc. London, Philos. Trans. ser. B*, 223, 511–567.
- 1936: A monograph on the Brachiopoda of the British Great Oolite series. Part I, The Brachiopoda of the Fuller's Earth. *Palaeont. Soc. (London)* 89, 144 S..
- OOSTER, W.A. 1863: Pétrifications remarquables des Alpes suisses. *Synopsis des Brachiopodes fossiles des Alpes Suisses. Librairie H. Georg, Genève et Bâle*.
- OPPEL, A. 1857: Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands. Zweiter Teil: Der mittlere Jura. *Dogger. Jh. Ver. Vaterl. Naturk. Stuttgart* 13, 7–9.
- ORBIGNY, A. d' 1850: *Prodrôme de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés. Bd. 1*, 1849, Paris, 394 S.
- PHILLIPS, J. 1835: *Illustrations of the Geology of Yorkshire or a Description of the Strata and Organic Remains. London*.
- PUSCH, G.G. 1837: *Polens Paläontologie oder Abbildung und Beschreibung der vorzüglichsten und der noch unbeschriebenen Petrefakten aus den Gebirgsformationen in Polen, Volhynien und den Karpathen. Schweizerbart, Stuttgart*.
- QUENSTEDT, F.A. 1843: *Das Flözgebirge Württembergs. Tübingen*.
- 1852: *Handbuch der Petrefactenkunde. 1. Aufl. Tübingen*.
- 1858: *Der Jura. Tübingen*.
- 1867: *Handbuch der Petrefactenkunde. 2. Aufl. Tübingen*.
- 1871: *Petrefactenkunde Deutschlands. 1. Abt. 2. Band: Die Brachiopoden. Leipzig [1868–1871], Text + Atlas*.
- 1885: *Handbuch der Petrefactenkunde 3. Aufl. Tübingen*.

- RICHARDSON, J.R. 1986: Brachiopoden. Spektrum der Wissenschaft 11, 110–116.
- ROEMER, F. 1870: Geologie von Oberschlesien. Druck R. Nischkowsky, Breslau.
- ROLLIER, L. 1911: Les faciès du dogger ou oolithique dans le jura et les régions voisines. Fondation Schnyder von Wartensee, Zurich.
- 1917: Synopsis des Spirobranches (Brachiopodes) jurassiques celto-souabes, 2<sup>e</sup> partie: Rhynchonellidés. Mém. Soc. paléont. Suisse 42, 73–184.
- ROUSSELLE, L. 1970: Rhynchonelles subcéphales à crura précalcifères du Toarcien du Maroc (Haut-Atlas). Bull. Soc. géol. France (7) 12, 579–583.
- 1975: Présence du genre *Rhynchonelloidella* (Brachiopodes, Rhynchonellacea) dans le Toarcien moyen d'Espagne (Chaîne celtibérique orientale). Description de *Rhynchonelloidella marini* sp. nov. Géobios (Lyon), N° 8, 139–142.
- RUDWICK, M.J.S. 1970: Living and Fossil Brachiopods. Hutchinson Univ. Library, London.
- SCHLIPPE, O. 1888: Die Fauna des Bathonien im oberrheinischen Tieflande. Abh. geol. Spezialkarte Elsass-Lothringen 4 (4), 267 S..
- SCHLOTHEIM, E.F. VON 1820: Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinertes und fossiler Überreste des Thier- und Pflanzenreichs der Vorwelt. Becker, Gotha, Text+Atlas.
- SCHMASSMANN, H. 1945: Stratigraphie des mittleren Doggers der Nordschweiz. Tätigkeitsber. Natf. Ges. Baselland, 14 [1944].
- SCHMIDT, H. 1937: Zur Morphogenie der Rhynchonelliden. Senckenbergiana 19, 22–60.
- SCHUMANN, D. 1965: Rhynchonelloidea aus dem Devon des Kantabrischen Gebirges (Nordspanien). N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 123, 41–104.
- SEEBACH, K. VON 1864: Der Hannoversche Jura. Verl. W. Hertz, Berlin.
- STOLL, E. 1934: Die Brachiopoden und Mollusken der pommerschen Doggergeschiebe. Abh. Geolog. Paläont. Institut, Univ. Greifswald, 13, 1–62.
- STUTZ, U. 1879: Geologische Notizen aus den Alpen. Über das Erstfelder Thal. N. Jb. Min. Geol. Paläont. 1879, 842–849.
- SZAJNOCHA, L. 1879: Die Brachiopoden-Fauna der Oolithe von Balin bei Krakau. Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien, Kl. math.-naturw. 41, Abt. 2, 197–240.
- TORRENS, H.S. 1980: Bathonian Correlation Chart in: COPE, J.C.W., GETTY, T.A., HOWARTH, M.K., MORTON, N., & TORRENS, H.S.: A correlation of Jurassic rocks in the British Isles, Part 2: Middle and Upper Jurassic. Geol. Soc., Special Report (London), 15, 21–45.
- WISNIEWSKA-ZELICHOWSKA, M. 1978: Middle jurassic brachiopods of the order Rhynchonellida in the Czestochowa-Wielun and Zawiercie-Olkusz areas [in russisch; engl. Zusammenfassung]. Biul. Inst. Geol. (Warschau), No. 304, 10, 65–156.
- ZIETEN, C.H. VON 1832: Die Versteinerungen Württembergs, 8. Heft. Schweizerbart, Stuttgart.

Manuskript eingegangen am 23. Juni 1989

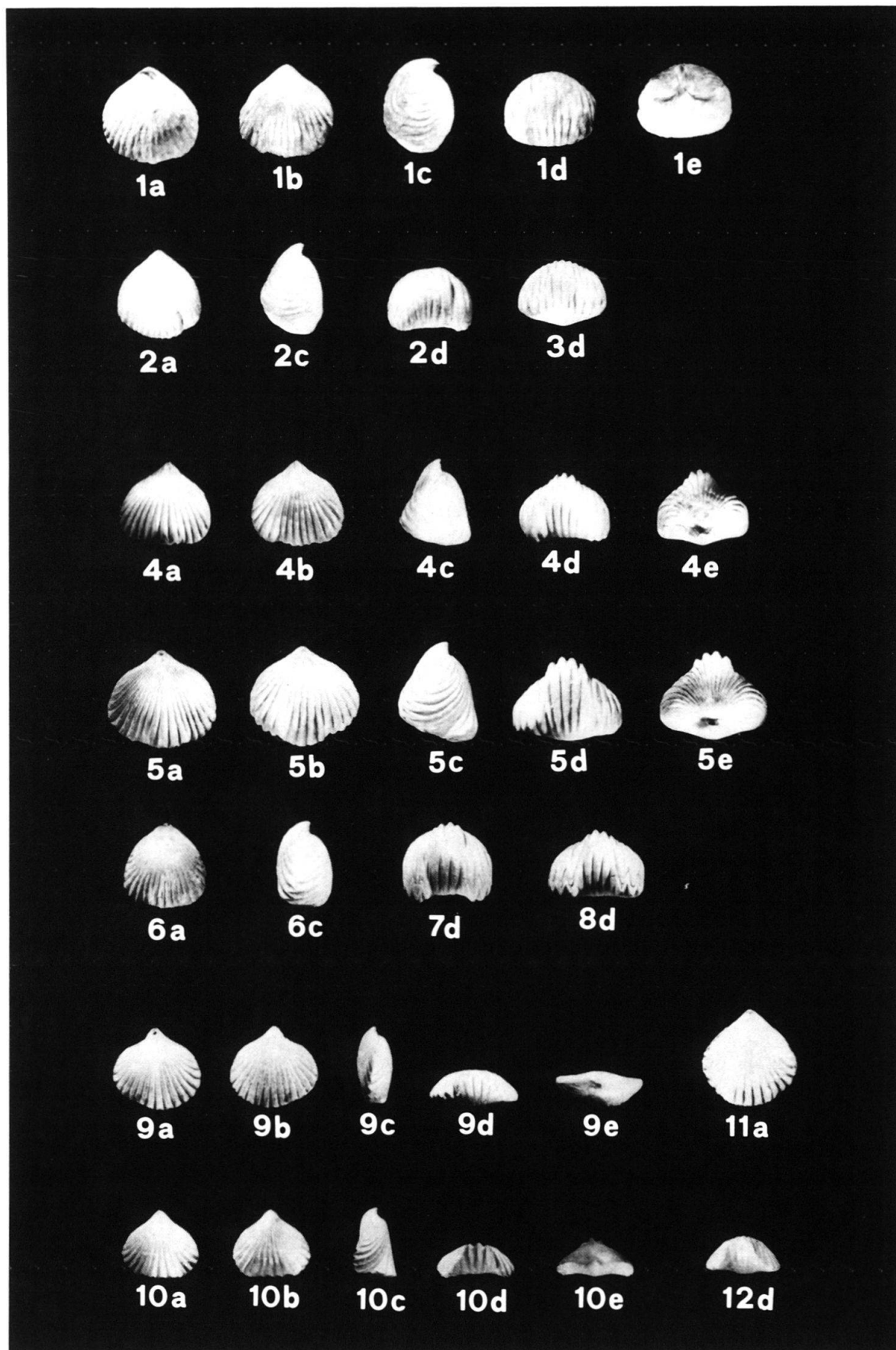
Revision angenommen am 29. Juli 1989



**Tafel 1**

Alle abgebildeten Exemplare in natürlicher Grösse.

- Fig. 1–12: *Rhynchonelloidella alemanica* (ROLLIER), Morphotypen Forma A, B und C. Varians-Schichten verschiedener Lokalitäten.  
a: Dorsalklappe; b: Ventralklappe; c: Profil (Dorsalseite rechts); d: Stirnrand (Dorsalseite oben); e: Schloss von hinten (Dorsalseite oben).
- 1: Forma A, typisches Exemplar; Passwang.  
2, 3: Einzelansichten weiterer Exemplare des gleichen Morphotyps; Mandach (2), Passwang (3).  
4, 5: Forma B, zwei typische Exemplare; Ferrette (4), Aldingen (5).  
6, 7, 8: Einzelansichten weiterer Exemplare des gleichen Morphotyps; Muttenz (6), Ferrette (7), Passwang (8).  
9, 10: Forma C, zwei typische Exemplare; Aldingen (9), Blumberg (10).  
11, 12: Einzelansichten weiterer Exemplare des gleichen Morphotyps; Mandach (11), Blumberg (12).





## Tafel 2

Alle abgebildeten Exemplare in natürlicher Grösse.

- Fig. 1–11: *Rhynchonelloidella alemanica* (ROLLIER), Morphotypen Forma D, E und F. Varians-Schichten verschiedener Lokalitäten.  
a: Dorsalklappe; b: Ventralklappe; c: Profil (Dorsalseite rechts); d: Stirnrand (Dorsalseite oben); e: Schloss von hinten (Dorsalseite oben).
- 1: Forma D, typisches Exemplar; Siblingen.  
2, 3, 4: Einzelansichten weiterer Exemplare des gleichen Morphotyps; Mandach (2), Siblingen (3, 4).  
5: Forma E, typisches Exemplar; Blumberg.  
6, 7, 8: Einzelansichten weiterer Exemplare des gleichen Morphotyps; Blumberg (6), Siblingen (7), Aldingen (8).  
9: Forma F, typisches Exemplar; Mandach. Wegen der ungewöhnlichen Gehäuseform sind die Ansichten a und e fast identisch (vgl. dazu Textfig. 2c).  
10, 11: Einzelansichten weiterer Exemplare des gleichen Morphotyps; Blumberg (10), Mandach (11).

