Zeitschrift: Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles = Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg

Herausgeber: Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles

Band: 68 (1979)

Heft: 1-2

Artikel: Interpretation von Serienschliffen, Wertigkeit taxonomischer Merkmale und Ökologie von Terebratuliden aus dem Mittleren Dogger des Basler Jura

Autor: Singeisen-Schneider, Verena

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308569

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: 11.12.2025

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

Interpretation von Serienschliffen, Wertigkeit taxonomischer Merkmale und Ökologie von Terebratuliden aus dem Mittleren Dogger des Basler Jura

von VERENA SINGEISEN-SCHNEIDER,
Institut für Geologie und Paläontologie der Universität
Freiburg (Schweiz)

Inhaltsverzeichnis **Seite**

1. Einleitung 3
2. Untersuchungsmethoden 4
3. Übliche Merkmale und ihr Wert als Gattungs- und Artmerkmale 7
   3.1. Innenmorphologie der Ventralklappe 7
   3.2. Innenmorphologie der Dorsalklappe 9
   3.3. Abkürzungen 11
4. Serienschliffmethode 12
   4.1. Bisherige Arbeitsmethoden 12
   4.2. Orientierung der Brachiopoden für den Serienschliff 13
      4.2.1. Brachiopoden mit geschwungener Lateralkommissur 13
      4.2.2. Brachiopoden mit gerader Lateralkommissur 16
5. Ontogenie der Innenstrukturen 20
6. Beziehungen zwischen außen- und innenmorphologischen Merkmalen 24
   6.1. Ausbildung des Brachidiums und Form der Außenschale 24
      6.1.1. Form der Dorsalklappe und Verlauf des Brachidiums 24
      6.1.2. Schalendicke und Lage des Jugums 26
      6.1.3. Stirnrand und Jugum 27
   6.2. Funktionsmorphologische Bedeutung dieser Beziehungen 30
7. Bisherige Untersuchungsmethoden und Brachiopodensystematik 38
   7.1. Unterteilung der Terebratuliden in Unterfamilien 39
   7.2. Regional und stratigraphisch begrenzte Untersuchungen an Terebratuliden 39

Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. *68 (1/2)*, 1–94 (1979)

7.3. Entstehung einzelner neuer Arten 40
7.4. Homöomorphie 41
7.5. Paläogeographische Untersuchungen 41

8. Einfluß der Palökologie auf die Artbildung 42
8.1. Artabgrenzung bei mesozoischen Terebratuliden 42
8.2. Allochrone Arten 43
8.2.1. Nachweis von zwei unterschiedlichen Biotopen 45
8.2.1.1. Begleitfauna 45
8.2.1.2. Sedimente 55
8.2.1.3. Paläogeographische Entwicklung 59
8.2.2. Autochthonie der Brachiopoden aus den Schichten 52 und 44/45 61
8.2.3. Milieuabhängige morphologische Merkmale von *T. perovalis* und *H. mayeri* 65
8.3. Isochrone Arten 72

9. Systematischer Wert der verschiedenen Merkmale 76
9.1. Umweltunabhängige Merkmale 78
9.2. Umweltabhängige Merkmale 79
9.3. Ausblick 80

10. Zusammenfassung – Résumé – Summary 90

11. Literaturverzeichnis 92

1. Einleitung

Die Zahl der beschriebenen Gattungen und Arten fossiler Brachiopoden hat seit dem letzten Jahrhundert außerordentlich zugenommen. Unterschied man anfänglich nur wenige Gattungen (z.B. SCHUCHERT, 1913, in ZITTEL: Lehrbuch der Paläontologie, 431 Gattungen), so beträgt heute die Zahl der beschriebenen Gattungen über 1700. Im American Treatise on Invertebrate Paleontology (WILLIAMS et al., 1965) werden schon 1743 Gattungen aufgeführt. Als Unterscheidungsmerkmale dienen feine Details des Schalenäußeren und vor allem die Strukturen des Schaleninneren. Die früheren weitgefaßten Gattungen werden dabei auf mehrere enger begrenzte Gattungen aufgeteilt. Durch die modernen Untersuchungsmethoden werden zusätzliche Merkmale erkannt, von denen manche für die Aufdeckung verwandtschaftlicher Zusammenhänge herangezogen werden. Als Folge davon wird der Trend zur Zersplitterung der herkömmlichen Gattungen gefördert.

Da das Verfolgen phylogenetischer Linien bei den Brachiopoden durch umweltbedingte Homöomorphien und konvergente Evolution erschwert wird, treten bei der Deutung der Strukturen des Schaleninneren häufig Fehlinterpretationen auf. Zusätzlich können ungenügende Untersuchungsmethoden zu Fehlschlüssen führen.

Das erste Ziel der Untersuchungen bestand darin, anhand von Terebratuliden die heute üblichen Untersuchungsmethoden der Strukturen des Schaleninneren von Brachiopoden, nämlich das Anfertigen von Serienschliffen, kritisch auf ihre Zuverlässigkeit zu überprüfen. Dabei zeigte sich, daß viele heutige Arten und Gattungen auf Unterschieden basieren, die durch verschiedene Schliffrichtungen derselben Struktur erzeugt werden können. Gleichzeitig wurde untersucht, in wieweit die Innenstrukturen von der Außenmorphologie abhängig sind, und wie gegebenenfalls eine starke Abhängigkeit physiologisch gedeutet werden könnte.

Ferner sollte untersucht werden, ob Änderungen der Innenmorphologie umwelt- oder genetisch bedingt sind. Dazu mußten morphologisch ähnliche Terebratuliden ausgewählt werden, die jedoch aus faziell bzw. stratigraphisch verschiedenen Schichten stammen.

Zum Schluß werden Kriterien diskutiert, die bei einer Gesamtrevision der Terebratulidensystematik berücksichtigt werden sollten.

Die in dieser Arbeit erwähnten Terebratuliden stammen, wenn nicht anders vermerkt, aus den Humphriesi-Schichten (Bajocien, Dogger). Einen Teil sammelte ich selbst bei Zunzgen (Kanton Basel-Land, Schweiz), andere stellte mir freundlicherweise das Naturhistorische Museum Basel zur Verfügung. Es handelt sich um dieselben Formen, die GREPPIN (1900) beschrieben hat. Ich übernehme deshalb vorläufig seine Namensgebung.

Verdankungen

Herr Prof. Dr. H. Rieber (Zürich), unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit stand, verfolgte meine Untersuchungen stets mit großem Interesse. Manche anregende Diskussion war mir immer wieder Ansporn. Dafür, aber auch für die sorgfältige und kritische Durchsicht des Manuskripts, möchte ich ihm herzlich danken.

Herrn und Frau Prof. Dres. Ch. und M. Caron danke ich für ihre freundschaftliche Aufnahme am Geologischen Institut der Universität Freiburg. Ihre stete Hilfsbereitschaft und Gastfreundschaft ermöglichten mir, die am Paläontologischen Institut der Universität Zürich begonnene Arbeit nach meiner Verheiratung und Übersiedlung nach Freiburg fortzuführen und zum Abschluß zu bringen. Herr G. Papaux (Freiburg) half mir manch zeichnerisches Problem zu lösen. Alle räumlichen Darstellungen der Brachiopoden hat er mit großer Präzision und Hingabe gezeichnet. Ganz besonders möchte ich meinem Mann Christoph für seine Hilfe danken. Ohne die vielen Tage, während derer er für das Wohl unserer kleinen Tochter besorgt war, hätte die Arbeit nicht abgeschlossen werden können.

Allen die meine Arbeit außerdem unterstützten, sei für ihre Mitarbeit gedankt: Meinem Vater, Dr. F. Schneider, für die Durchsicht des Manuskripts; Herrn H. Lanz (Zürich) für Grabungsarbeiten; Herrn D. Cuennet (Freiburg) für die Herstellung der Dünnschliffe; Herrn U. Oberli (Zürich) für die Herstellung der Modelle (Abb.6); Frau F. Chammartin für die Reinschrift des Manuskripts.

2. Untersuchungsmethoden

Um den Innenbau von Brachiopoden räumlich zu erfassen, sind seit langem Serienschliffe im Gebrauch. Bei meinen Untersuchungen bediente ich mich auch dieser Arbeitsmethode. Da die Brachiopoden beim Schleifen zerstört werden, wird von jedem Exemplar zuerst ein Gipsabguß hergestellt, und die Ätzbilder der einzelnen Anschliffe werden auf Acetatfolien festgehalten. Die von mir ausgearbeitete Serienschliffmethode hat folgenden Ablauf:

Zuerst werden ein oder mehrere Brachiopoden in Kristall-Kitt-Quader (Kristall-Kitt: Granidur 205) eingeschlossen und auf einem Messingzylinder fixiert. Dieser Zylinder läßt sich auf einen Griff schrauben.

Der Griff mit dem Zylinder, auf dem der zu schleifende Brachiopode aufgekittet ist, wird auf die senkrechte Halterung der Schleifmaschine durch Festschrauben angebracht. Diese Halterung und damit der Brachiopode kann durch zwei senkrecht aufeinanderstehende Schlitten, die mit Mikrometerschrauben versehen sind, bewegt werden. Dadurch ist es möglich, den Brachiopoden einerseits an der Schleifscheibe gleichmäßig vorbeizuziehen und andererseits jede gewünschte Abschliffdicke einzustellen. Mit der Mikrometerschraube wird der zu schleifende Brachiopode soweit an die Schleifscheibe herangeführt, bis er sie gerade berührt (Null-Punkt). Die Seiten des Einschlußquaders stehen nun genau senkrecht auf der Schleifscheibe. Darauf wird der abzuschleifende Betrag an der Mikrometerschraube eingestellt (meist 0,2 mm) und der Brachiopode zum Schleifen an der Schleifscheibe vorbeibewegt. Durch eine leichte Drehung löst man den Schraubverschluß zwischen Griff und Messingzylinder, so daß das Objekt nach jedem Schleifprozeß in kürzester Zeit aus der

Maschine genommen und das Schliffbild kontrolliert, angeätzt und auf einer Folie fixiert werden kann.

Für den Folienabzug wird die Schliffläche in 5 % HCl während ca. 2 sec. angeätzt, dann mit Leitungswasser gut abgespült und sehr vorsichtig abgetrocknet. Das so entstandene Relief wird in Aceton getaucht und rasch auf eine acetonlösliche Folie (Kodak), die auf einer weichen Unterlage (großer Radiergummi) bereitliegt, gepreßt. Unter einer Lampe wird die Folie rasch getrocknet, von der Schliffläche abgezogen und sofort zwischen zwei Glasscheiben gepreßt, um ein Verziehen der Folie zu verhindern. Die fertigen Folien werden der Reihe nach numeriert, und die Distanz von der vorgehenden Folie wird notiert. Im Rechteck, das durch den Einschlußblock auf die Folie gepreßt wurde, werden die Diagonalen eingezeichnet. Das Kreuz der Diagonalen dient später bei der Rekonstruktion als Bezugssystem.

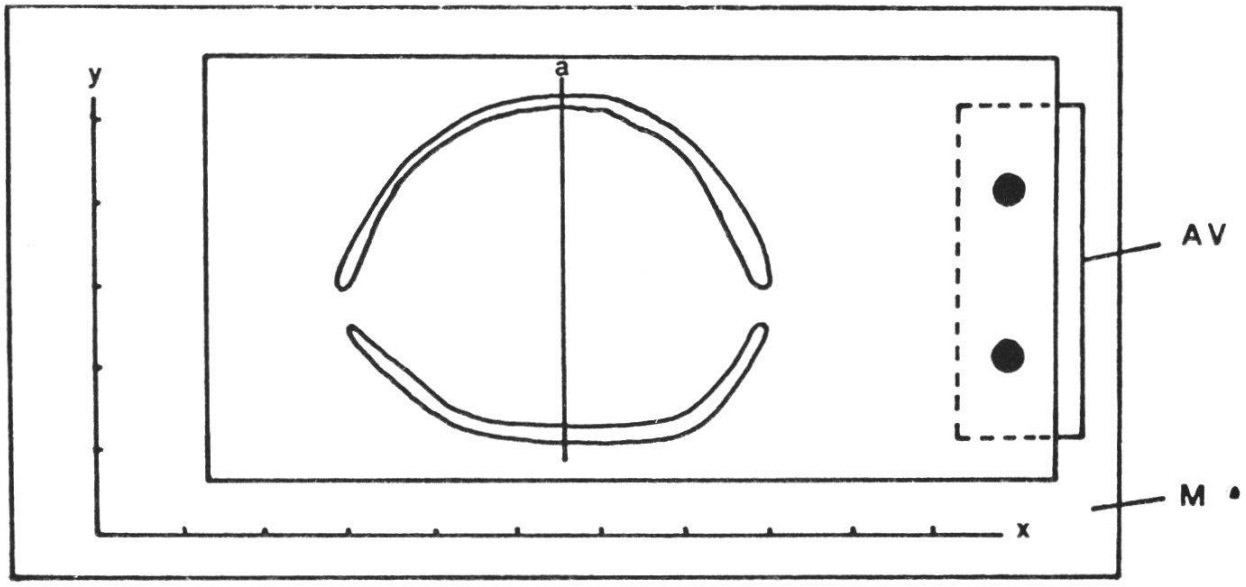


Abb. 1 : Die Zeichnungen werden auf Millimeterpapier (M) aufgespannt, um die verschiedenen Meßpunkte auszumessen. AV = Aufsteckvorrichtung aus einem flachen Metallband mit zwei Stahlzapfen. a = Symmetrieachse des Schliffbildes.

Die Schliffe werden mit Hilfe des Stereomikroskops (Wild M 5) und dem Zeichenspiegel 12,8 mal vergrößert gezeichnet. Dabei ist wichtig, daß in jeder Zeichnung das Bezugssystem (Kreuz der Diagonalen) festgehalten wird. Dazu fixiert man mittels einer Aufsteckvorrichtung (siehe AV in Abb. 1) seitlich gelochtes Papier, auf dem das jeweilige Diagonalenkreuz aufgezeichnet ist, so auf dem Zeichentisch, daß dieses Kreuz in die Mitte des Mikroskop-Gesichtsfeldes zu liegen kommt. Nun wird jeder Folienabzug vor dem Zeichnen genau gleich orientiert, indem man durch Verschieben des Drehtisches das Diagonalenkreuz auf dem Folienabzug mit dem Kreuz auf dem Zeichentisch zur Deckung bringt. Die ganze Schliffserie wird nun auf seitlich gelochte und mit der Aufsteckvorrichtung auf dem Zeichentisch in richtiger Lage fixierte Transparentpapiere gezeichnet. Bei jeder Zeichnung stellen nun für weitere Untersuchungen die seitlichen Löcher das Bezugssystem dar.

Aus den gezeichneten Schliffbildern werden darauf die Seiten- und Aufsichtsprojektionen der Brachiopoden rekonstruiert. Die Zeichnungen werden mit der Aufsteckvorrichtung AV (Abb. 1) so auf ein Millimeterpapier M mit dem Ordinatenkreuz x/y fixiert, daß die

Symmetrieachse a des Schliffs parallel zur y-Achse zu liegen kommt. Darauf wird auf dem Millimeterpapier von jedem Schliffbild die Distanz zwischen den Meßpunkten 1–6 und der x-Achse (siehe Abb. 2a) ausgemessen. 1 = höchster Punkt der Ventralklappe, 2 = Berührungspunkt der beiden Klappen, 3 = tiefster Punkt der Dorsalklappe, 4 = tiefster Punkt des Brachidiums, 5 = Schnittpunkte der Linie, die vom inneren Zahngrubenrand (inner socket ridge) nach vorn gegen die Linie 4 ausläuft und dann im Innern der Brachidiumäste zum Transversalband aufsteigt, die höchsten Punkte des Transversalbandes, sowie die Schnittpunkte der Linie, die vom Vorderrand des Transversalbandes zur vordersten Brachidiumspitze verläuft, 6 = Schnittpunkte der Linie, die vom höchsten Punkt der Brachidiumbasis bis zum Cruralfortsatz und von dort bis zur vordersten Brachidiumspitze verläuft.

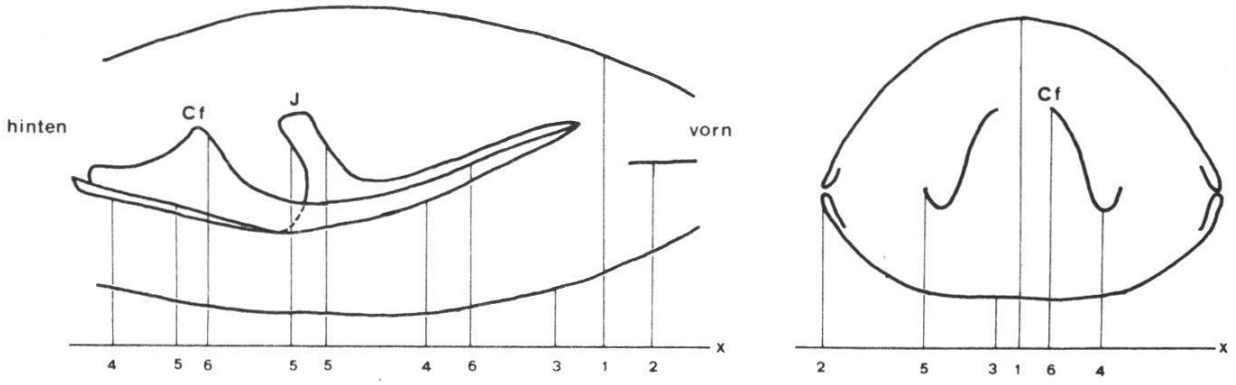


Abb. 2a : Rekonstruktion der Seitenprojektion. An den Schliffbildern auszumessende Distanzen zwischen den Meßpunkten 1–6 und der x-Achse. Beschreibung der Meßpunkte siehe Text. Rechts: Beispiel der Ausmessung eines Schliffbildes durch den Cruralfortsatz (Cf).

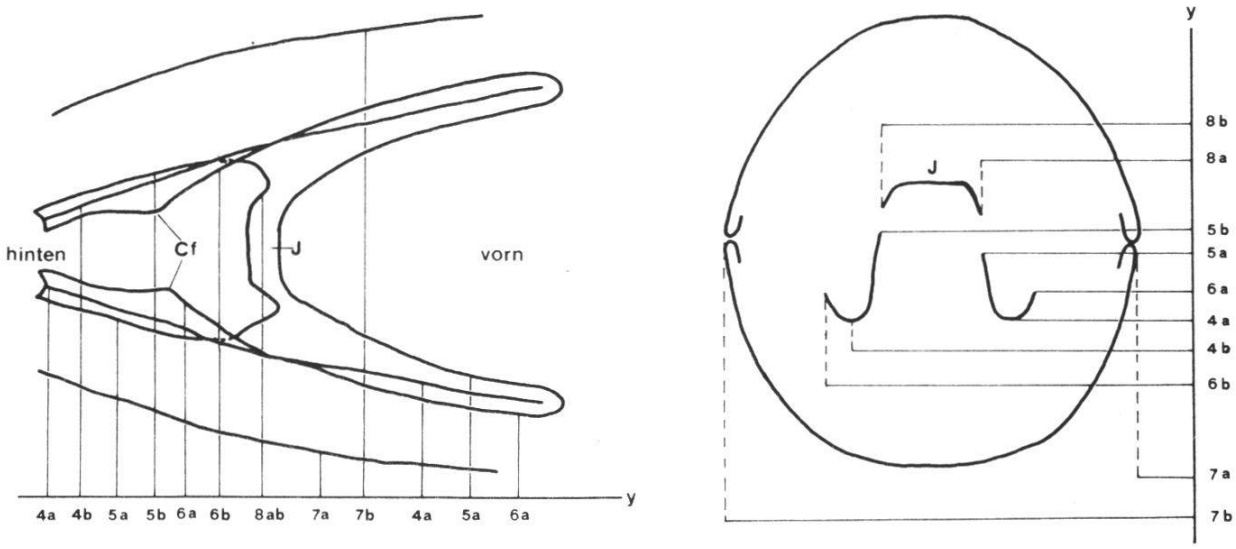


Abb. 2b : Rekonstruktion der Aufsicht. An den Schliffbildern auszumessende Distanzen zwischen den Meßpunkten 4–8 und der y-Achse. a = rechte, b = linke Brachiopodenhälfte. Beschreibung der Meßpunkte siehe Text. Rechts: Beispiel der Ausmessung eines Schliffbildes durch das Jugum (J).

Mit Hilfe dieser Maße ist es möglich, eine exakte Rekonstruktion der Seitenprojektion des Brachiopoden zu zeichnen. Im weitern werden auf jedem Schliffbild die Distanzen zwischen den Meßpunkten 4–8 und der y-Achse ausgemessen (siehe Abb. 2b). 7 = äußerster Punkt der Schale, 8 = Punkte zur Bestimmung der Lage und Breite des Transversalbogens, a und b entsprechen jeweils den linken bzw. rechten symmetrischen Meßpunkten. Mit diesen Maßen kann eine senkrecht zur Schliffrichtung orientierte Aufsicht des Brachiopoden rekonstruiert werden.

3. Übliche Merkmale und ihr Wert als Gattungs- und Artmerkmale

Versucht man, eine Brachiopodenform ins System einzuordnen, so trifft man unwillkürlich auf Schwierigkeiten. Häufig stimmen, vor allem bei verschiedensprachigen Autoren, die Termini nicht überein, so daß verschiedene Autoren unter einem bestimmten Ausdruck nicht das gleiche verstehen. Auch wird einem Merkmal nicht immer die selbe taxonomische Bedeutung beigemessen. Jeder Bearbeiter wertet die Merkmale mehr oder weniger subjektiv, wodurch verschiedene Unterteilungen resultieren.

Es kann hier nicht auf alle Bearbeiter eingegangen werden, die mesozoische Terebratuliden beschrieben haben. Ich will mich hier lediglich mit der Wertung und der Hierarchie verschiedener Merkmale bei F.A. MIDDLEMISS (1959), H.M. MUIR-WOOD (1965), G.A. COOPER (1969) und Y. ALMERAS (1970) auseinandersetzen, wobei vor allem MIDDLEMISS, COOPER und ALMERAS eine Hierarchie der Merkmale geben.

3.1. Innere Merkmale der Ventralklappe (Abb. 3)

– *Stielkragen, pedicle collar, collier pédonculaire* (PC)
Es handelt sich um eine Verdickung des inneren Randes des Foramens, die häufig bei Brachiopoden mit vorspringendem Wirbel zu finden ist. COOPER bezweifelt, daß das Vorhandensein oder Fehlen ein Gattungsmerkmal darstellt. ALMERAS findet das "Collier pédonculaire" bei allen Terebratuliden, die er aus dem Dogger untersucht hat. Er betrachtet höchstens dessen Länge als Artmerkmal.

– *Deltidialplatten, deltidial plates, plaques deltidiales*
Es sind zwei Platten, die sich vom Rand des Delthyriums her entwickeln. Die Platten können getrennt sein (disjunct plates), sich berühren (conjunct plates) oder zu einer Platte verschmolzen sein, so daß die Nahtstelle nicht mehr sichtbar ist. Die Platten sind häufig in der Mitte vollständig verschmolzen (Symphytium, Sy), und gegen vorn und hinten kann die Naht sichtbar sein. Länge und Dicke der Deltidialplatten spielen nach COOPER keine wichtige Rolle, da sie innerhalb der gleichen Art je nach Schalendicke und Größe stark variieren. ALMERAS mißt den Deltidialplatten spezifischen oder infraspezifischen Wert zu.

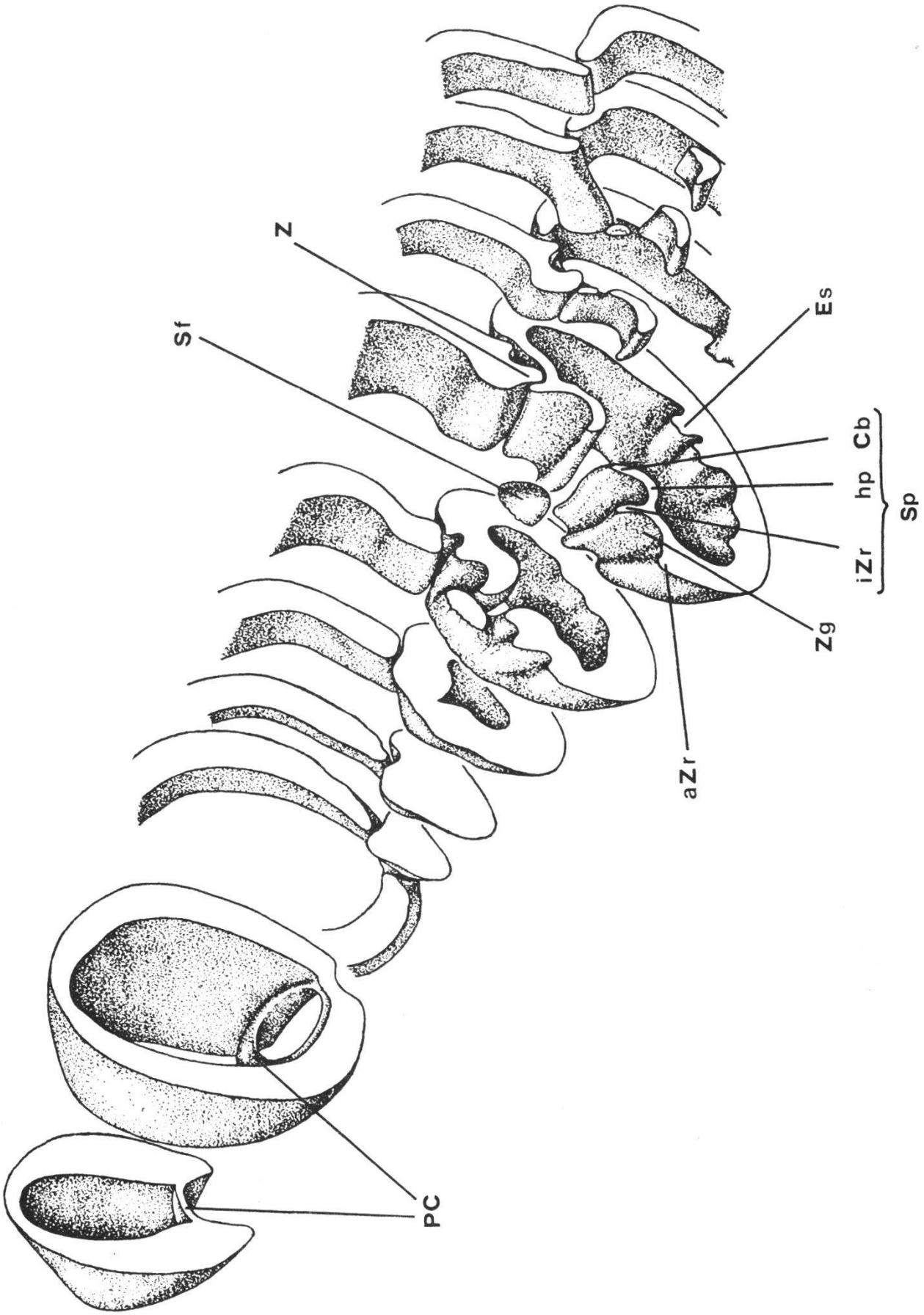


Abb. 3 : Innenmorphologische Merkmale eines Terebratuliden *(Heimia mayeri* CHOFFAT), hauptsächlich Schloßpartie. Bedeutung der Abkürzungen siehe Kapitel 3.3. und Text der Kapitel 3.1. und 3.2.

– *Zähne, teeth, dents cardinales* (Z)
Die Form der Zähne betrachtet COOPER als schlechtes Gattungsmerkmal. ALMERAS gibt hingegen an, daß die Zahnlänge sowie die Form des Schliffbildes der Zähne für die Aufstellung von Gattungen verwendet werden können, wenn sie mit andern Unterscheidungsmerkmalen kombiniert werden.

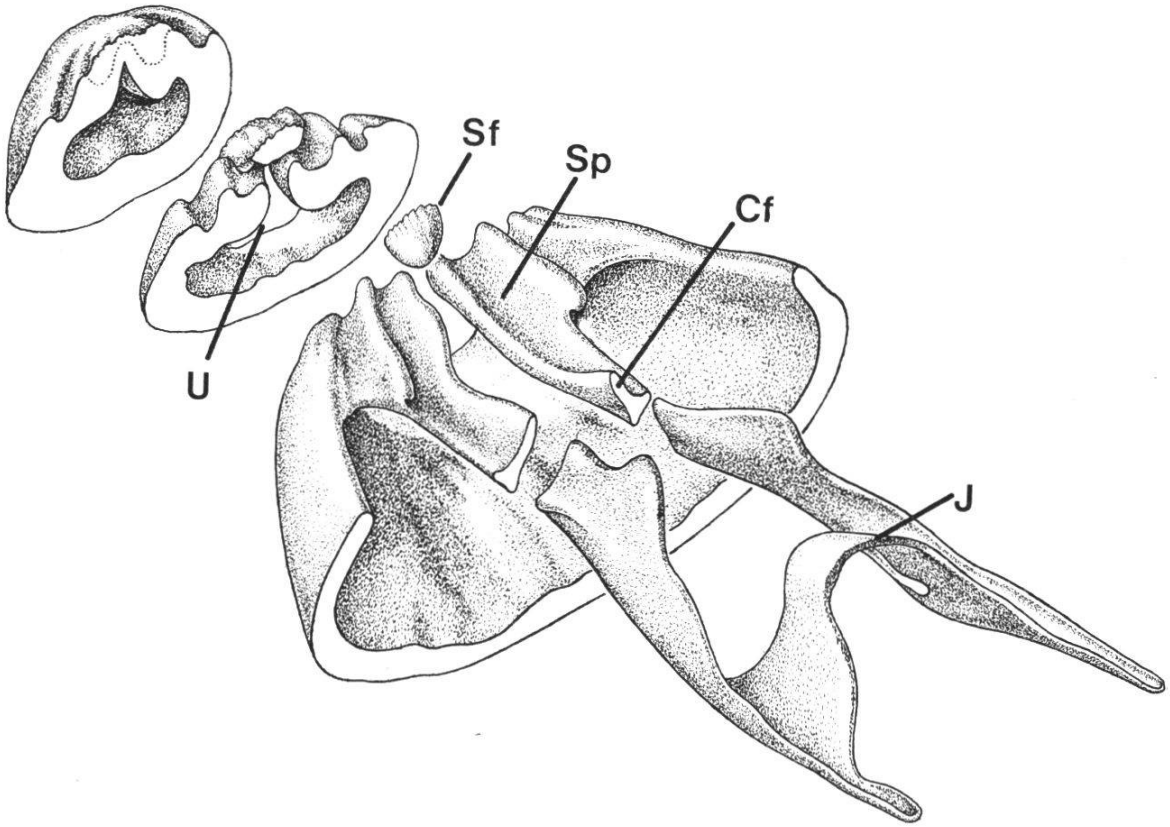


Abb. 4 : Innenmorphologische Merkmale der Dorsalklappe eines Terebratuliden. Bedeutung der Abkürzungen siehe Kapitel 3.3. und Text der Kapitel 3.1. und 3.2.

3.2. *Innere Merkmale der Dorsalklappe* (Abb. 3 und 4)

– *Schloßfortsatz, cardinal process, processus cardinal* (Sf)
Der Schloßfortsatz ist eine vorspringende Stelle von unterschiedlicher Gestalt am hintersten Rand der Schloßplatte, die der Insertion des Diduktors dient. Nach COOPER ist das Vorkommen eines Schloßfortsatzes bei mesozoischen bis rezenten Terebratuliden unregelmäßig. Er ist im allgemeinen bei Formen mit kurzem Armgerüst nicht gut entwickelt. ALMERAS stellt bei den von ihm behandelten Formen fest, daß die Länge des Schloßfortsatzes nur wenig im Laufe des Größenwachstums zunimmt; er betrachtet ihn deshalb als ein ausgezeichnetes Unterscheidungsmerkmal für verschiedene Arten und Gattungen. Individuelle Variationen der Form und Länge des Schloßfortsatzes findet er recht selten.

- *Umbonalhöhle, notothyrial cavity, cavité umbonale* (U)
  In den ersten Schliffen nach dem Erscheinen der Dorsalklappe kann zwischen der Außenschale und dem Schloßfortsatz ein Hohlraum auftreten, den ALMERAS Umbonalhöhle nennt. Das Auftreten oder Fehlen einer Umbonalhöhle hängt von der Wölbung des dorsalen Wirbels ab. Umfaßt eine Gattung Arten mit flacher und gewölbter Schale, so kann nach ALMERAS das Auftreten oder Fehlen der Umbonalhöhle eine Gattung charakterisieren.

- *Schloßplatten, hinge plates, plaques cardinales* (Sp)
  Nach MUIR-WOOD (1965) handelt es sich bei der Schloßplatte um die durchgehende Verbindung zwischen rechtem und linkem innerem Zahngrubenrand. Sie setzt sich aus den äußeren und inneren Verbindungsplatten zusammen, die durch die Cruralbasis getrennt werden. Bei den hier untersuchten Formen fehlt die innere Verbindungsplatte (Abb. 3), so daß keine Schloßplatte im Sinne von MUIR-WOOD ausgebildet ist. COOPER faßt unter dem Begriff "hinge plates" die inneren und äußeren Verbindungsplatten, den inneren Zahngrubenrand und die Cruralbasis zusammen, wobei bei Terebratuliden alle diese Einzelplatten ganz verschieden entwickelt sein können und wenn sie keine individuelle Variationen aufweisen als Gattungsmerkmal gelten. Bei Terebratulaceae sind die inneren Verbindungsplatten zurückgebildet (Abb. 3) oder wenn vorhanden verwachsen. Ihre Ausbildung dient als gutes Gattungsmerkmal. ALMERAS bezeichnet den inneren Zahngrubenrand (iZr), die äußere Verbindungsplatte (hp) und die Cruralbasis (Cb) als Schloßplatte (Sp) (Abb. 3). Sie erscheint im Transversalschnitt sehr variabel und gilt deshalb als sehr wichtiges Gattungsmerkmal.

- *Cruralbasis, crural base, base crurale* (Cb)
  Nach MUIR-WOOD (1965) ist die Cruralbasis als der Teil der Crura definiert, der mit der Schloßplatte verwachsen ist und die inneren und äußeren Verbindungsplatten (sofern vorhanden) voneinander trennt. Nach COOPER ist die Cruralbasis bei Terebratuliden direkt mit dem inneren Zahngrubenrand oder mit der äußeren Verbindungsplatte verbunden. Zusätzlich können getrennte oder zusammengewachsene innere Verbindungsplatten vorhanden sein. Wenn diese Merkmale konstant sind, gelten sie als gute Gattungsmerkmale.

- *Cruralfortsätze, crural processes, processus cruraux* (Cf)
  ALMERAS sowie ROLLET (1970) beschreiben die Cruralfortsätze als zwei gegen die ventrale Klappe zugespitzte Plättchen, die zur Symmetrieebene der Schale entweder parallel oder mehr oder weniger geneigt sein können. Variationen des Neigungswinkels können durch individuelle Schwankungen entstehen; sie werden in diesen Fällen zur Aufstellung von Morphotypen verwendet. Oft werden sie auch als Artmerkmal herangezogen. Der Index I aus der Höhe des Cruralfortsatzes ausgemessen am Schliffbild und der Dicke der Schale an dieser Stelle gilt als gutes Artmerkmal.

- *Jugum, transverse band, bandelette transversale* (J)
  MIDDLEMISS (1976) definiert das Jugum der Terebratulidina als Verbindungsband zwischen den vorderen Enden der absteigenden Brachidiumäste. Die Form des Jugums

weist im Transversalschnitt einige Variationen auf, die ALMERAS für die Unterscheidung in Arten und Gattungen heranzieht. Der Index II zwischen der Höhe des Jugums und der Dicke der Schale an dieser Stelle gilt für ihn als gutes Gattungsmerkmal. ROLLET (1970) und ALMERAS (1970) geben als wichtigste Parameter die mit der Schalendicke korrelierten Höhen des Cruralfortsatzes und des Jugums an. Dabei ergeben sich drei Möglichkeiten: entweder ist das Jugum oder der Cruralfortsatz höher, oder beide sind gleich hoch. ROLLET schreibt: "Ce n'est pas la valeur dimensionnelle de l'épaisseur qui intervient, ni la gibbosité de la coquille, mais sa position systématique".

– *Brachidiumlänge, length of loop, longueur des pointes terminales du brachidium* (1, Abb. 6).
Durch Addition der Abstände zwischen den einzelnen Serienschliffen wird die Länge des gesamten Brachidiums ermittelt. Die Brachidiumlänge ist bei ALMERAS von großer Bedeutung, da alle Indices der Innenstrukturen diese Länge enthalten. Auch die Längen der verschiedenen Innenstrukturen wie Schloß- und Cruralfortsatz, Zahn- und Artikulationslänge usw. werden anhand der Abstände zwischen den Serienschliffen gemessen. Es ist üblich, diese Maße in Prozenten der Dorsalklappenlänge anzugeben (DELANCE, 1974).

– *Septa*
Man muß in der dorsalen Klappe zwei Typen von medianen Septen unterscheiden. Das Euseptum ist eine auffällige Primärstruktur, die oft der Muskelinsertion dient. Das Euseptoidum (bei ALMERAS Euseptoidium) dagegen ist eine mehr oder weniger breite sekundäre Erhebung zwischen zwei Muskeleindrücken; sie wird oft Myophragmum genannt (siehe Es in Abb. 3). Solche Euseptoiden findet man häufig bei den Dogger-Terebratuliden. Nach COOPER haben sie praktisch keine Bedeutung für die Aufstellung von Gattungen. Es handelt sich nach ihm eher um ein Alterskriterium. Nach ALMERAS handelt es sich um ein Gattungsmerkmal (z.B. bei *Holocothyris* BUCKM.), in anderen Fällen handelt es sich nur um ein Artmerkmal (z.B. bei *Sphaeroidothyris* BUCKM.).

– *Muskeleindrücke, muscle marks, empreintes musculaires*
BUCKMANN (1917) verwendet kleinste Variationen der Muskelpositionen und Umrisse, um Gattungen bei jurassischen Rhynchonelliden und Terebratuliden aufzustellen. MIDDLEMISS braucht ebenfalls diese Kriterien, um Terebratuliden des Aptien in Gattungen einzuteilen. ALMERAS verwendet die Form der Muskeleindrücke als Artmerkmal. COOPER empfieht, der Form von Muskeleindrücken bei der Beurteilung von Gattungen nicht zu viel Bedeutung zu schenken.

3.3. Abkürzungen

PC Stielkragen
Sy Symphytium
Sf Schloßfortsatz
U Umbonalhöhle
Z Zahn

Zg Zahngrube
aZr äußerer Zahngrubenrand (outer socket ridge)
iZr innerer Zahngrubenrand (inner socket ridge)
hp äußere Verbindungsplatte (outer hinge plate)
Cb Cruralbasis
Sp Schloßplatte (im Sinne von ALMERAS)
Es Euseptoidum
Cf Cruralfortsatz
J Jugum
AL Arm des Lophophors
f Filamente

4. Serienschliffmethode

Nur in Ausnahmefällen können die Klappen von Brachiopoden isoliert werden. Normalerweise muß man die Morphologie des Schaleninneren mit Serienschliffen erarbeiten.

4.1. Bisherige Arbeitsmethoden

a) Man achtet darauf, daß die Brachiopoden vor dem Schneiden immer nach den gleichen außenmorphologischen Kriterien orientiert werden. BARCZYK (1969) zeigt die Bedeutung einer konstanten Orientierung, indem er terebratulide Brachidien in verschiedenen Richtungen schneidet, sie wieder rekonstruiert und je nach Schnittwinkel verschiedene Formen erhält. AGER (1956) schlägt vor, die Brachiopoden so zu orientieren, daß der hinterste Teil der Lateralkommissur senkrecht zur Schliffebene liegt.

b) Werden verschiedene ontogenetische Stadien der gleichen Art geschnitten, so entstehen ganz unterschiedliche Schnittbilder. Diese Tatsache führte zu der Annahme, daß das Brachidium (Armgerüst) im Laufe seiner Ontogenie durch das Zusammenspiel von Sekretion und Resorption ständig seine Form verändere. Aus diesem Grunde werden nur Brachidien von Adultformen untersucht und für Vergleiche zwischen verschiedenen Arten herbeigezogen.

c) Im Weitern wird eine Rekonstruktion der Innenstrukturen aus den Schliffserien als überflüssig erachtet. AGER (1965) schreibt dazu: "In my opinion this is rarely necessary or even desirable, since the objective record of the sections is far preferable to the subjectivity of the reconstruction".

Mit Hilfe von präzisen Rekonstruktionen und Modellen soll nun hier gezeigt werden, daß diese drei Arbeitsregeln verworfen werden müssen, da sie zu Fehlschlüssen führen, und daß die Beurteilung eines Schliffbildes viel subjektiver sein kann als jene einer guten Rekonstruktion.

4.2. *Orientierung der Brachiopoden für den Serienschliff*

Darf man Schliffbilder von verschiedenen Brachiopoden, die zum Schleifen einheitlich nach der Lateralkommissur orientiert wurden, miteinander vergleichen?

Zur Abklärung dieser Frage standen Terebratuliden aus dem Dogger (Humphriesi-Schichten) zur Verfügung. Das Untersuchungsmaterial entspricht jenem von ALMERAS (1970). Es ist deshalb naheliegend, einige Merkmale, die speziell ALMERAS für systematisch wichtig hält, in Bezug auf Schnittrichtung und ontogenetische Stadien kritisch zu prüfen. Die Untersuchungen beschränken sich auf fünf parallele, wichtige Schliffebenen, die in Abb. 5b schematisch dargestellt sind. Die systematische Wertung der berücksichtigten Merkmale wurde in Kapitel 3 zusammengestellt. Schliff 1 zeigt den Schloßfortsatz (Sf) und die darunterliegende Umbonalhöhle (U). Schliff 2 geht durch den Zahn und die Zahngrube sowie durch die Cruralbasis. Schliff 3 zeigt die Ausbildung des Cruralfortsatzes. Schliff 4 geht durch den höchsten Punkt des Jugums. Schliff 5 gibt das Ende des Brachidiums an.

Die zehn in diesem Kapitel untersuchten Brachiopoden werden mit A-K bezeichnet. (Die beiden Zahlen in den Klammern geben Sammlungs- und Fundschichtnummer an.) Bei den Formen A (263/52), B (75/52), C (1/52), D (62/52), E (261/52) handelt es sich um *Terebratula perovalis* SOWERBY (GREPPIN, 1900, pl. XVIII, fig. 2, 3, 6, 7, 10), bei der Form G (16/45) um *Heimia mayeri* CHOFFAT (GREPPIN, 1900, pl. XVIII, fig. 9) und bei den Formen H (L202/4), I (L1888/8) und K (L202/1) um *Terebratula omalogastyr* ZIETEN (GREPPIN, 1900, pl. XVIII, fig. 8, 14, 15).

4.2.1. Brachiopoden mit geschwungener Lateralkommissur

Der Verlauf der Lateralkommissur kann zwischen verschiedenen Arten, aber auch innerhalb der gleichen Art sehr stark variieren. Will man solche Brachiopoden schleifen, so stellt die Lateralkommissur ein sehr schlechtes Bezugssystem dar. Jeder Autor wählt subjektiv eine etwas andere Schliffrichtung und gibt dazu keine näheren Angaben. Im folgenden soll ausgeführt werden, wie sich verschiedene Schliffrichtungen durch ein und dasselbe Brachidium auf das Schliffbild auswirken.

- Mit einer Gipsform wurden identische Modelle eines terebratuliden Armgerüsts aus PVC-Platten (1 mm dick) geformt und in Kunstharzblöcke eingeschlossen. Die drei identischen Modelle wurden darauf in verschiedenen Neigungswinkeln aber senkrecht zur Sagitalebene geschnitten (siehe Abb. 6). Die Schnittbilder weichen stark voneinander ab. Außer den Neigungswinkeln von Cruralfortsatz und Jugum verändern sich auch ihre relativen Höhen (Indices I und II bei ALMERAS), so dass Ib $<$ IIb und Id $>$ IId ist. Mißt man die Längen (1) der drei Brachidien mit Hilfe des Schleifabstandes (= Projektion), so erhält man bei *c* und *d* kleinere Werte als bei *b*.
- Im Weitern wurden zwei Individuen der gleichen Art, die nach der Außenmorphologie nicht zu unterscheiden sind (A und B), in verschiedenen Richtungen geschnitten (Abb. 7). Die beiden rekonstruierten Seitenprojektionen (Abb. 7a) decken sich in Form und Länge. Bei den Aufsichtprojektionen (Abb. 7b) werden die Brachidien je nach Projek-

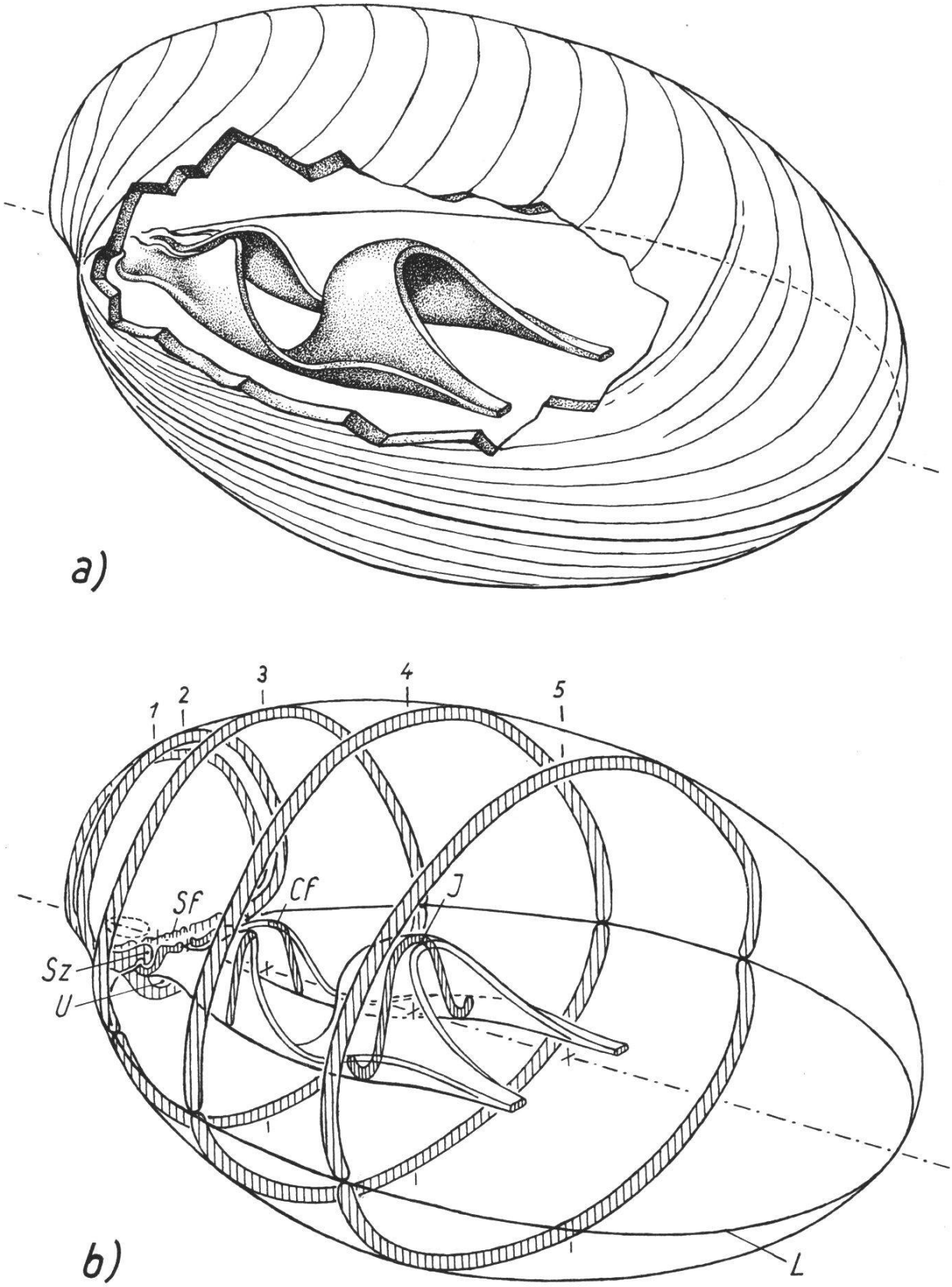


Abb. 5 : Schema eines Terebratuliden.
a) Form und Lage des Brachidiums. b) wichtigste Schnittebenen (schraffiert) durch: 1. Schloßfortsatz (Sf) und Umbonalhöhle (U), 2. Schloßzähne (Z), 3. Cruralfortsatz (Cf), 4. Cruralverbindung = Jugum (J), 5. Brachidiumende. 1–5 = Projektionslänge. L = Lateralkommissur.

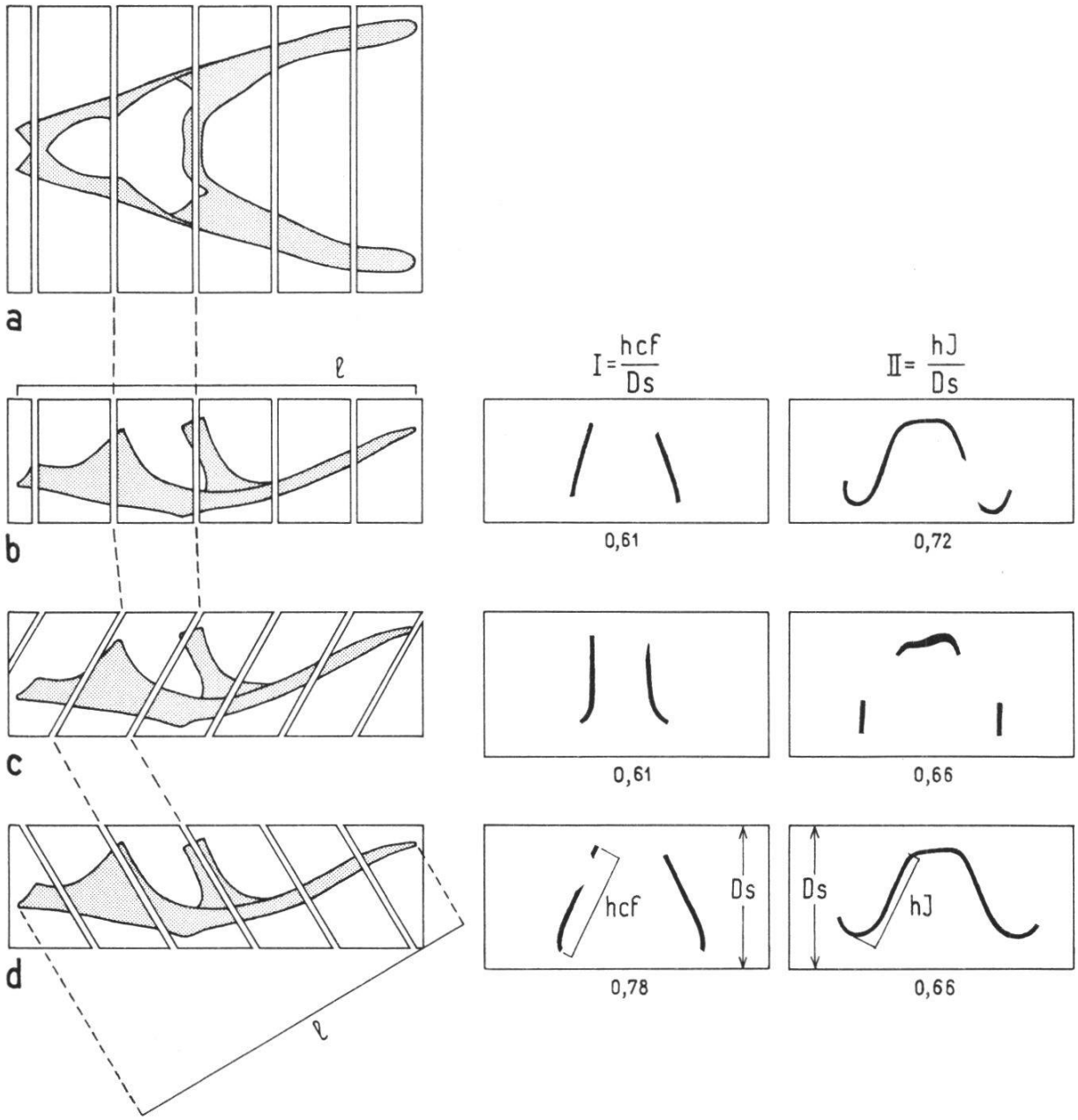


Abb. 6 : Identische, in Kunstharz eingeschlossene Brachidienmodelle in drei verschiedenen Richtungen geschnitten. a) Aufsicht, b–d) Seitenansichten mit den drei verschiedenen Schnittrichtungen und den entsprechenden Schnittbildern, h_{Cf} = Höhe des Cruralfortsatzes, h_J = Höhe des Jugums, D_S = Schalendicke an der Stelle, an der die Höhe des Jugums oder des Cruralfortsatzes gemessen wird. 1 = Projektion der Brachidiumlänge, wobei die Projektionsrichtung der Schnittrichtung entspricht. Weitere Erläuterungen siehe Text.

tionswinkel verkürzt; entsprechend werden die Winkel zwischen den Brachidiumarmen stumpfer. Vergleicht man die Schnittbilder (Abb. 7c), so erkennt man, daß bei A scheinbar eine große Umbonalhöhle vorhanden ist, bei B dagegen scheint sie zu fehlen. Der Schloßfortsatz erscheint bei Form A plankonkav, gefranst und bis über die Cruralbasis

erhoben, bei Form B gestielt und gefranst. Auch die Schloßzähne erscheinen in den beiden Schnittrichtungen ganz unterschiedlich geformt. Abgesehen davon, daß die Neigungswinkel von Cruralfortsatz und Jugum bei den beiden Formen stark voneinander abweichen, sind auch die Höhen nicht konstant (AI : 0,22 = AII : 0,22; BI : 0,16 $<$ BII : 0,24).

Eine variable Orientierung wie sie bei geschwungenen Lateralkommissuren unvermeidlich ist, hat also sehr großen Einfluß auf die Merkmale, die bisher erstrangig zur Taxonomie herangezogen worden sind. Die durch verschiedene Orientierung desselben Armgerüsts erhaltenen Schnittbilder sind so verschieden, daß sie nach ALMERAS zwei verschiedenen Gattungen oder Arten zugeordnet werden müßten. Die Schnittbilder von Form A müßte man nach ALMERAS in die Nähe der Spezies *Stiphrothyris fabianiarcelini* (ROCHE), pl. 53, oder *Sphaeroidothyris doultigensis* (RICHARDSON & WALKER), pl. 47, einordnen. Die Form B dagegen dürfte etwa den Arten *Dorsoplicathyris teveleyensis* nov. sp., Morphotyp A, pl. 150, *Aromasithyris subcanaliculata* (OPPEL), pl. 205, oder *Morrisithyris amoena* (SEIFERT), pl. 25 A–C, entsprechen.

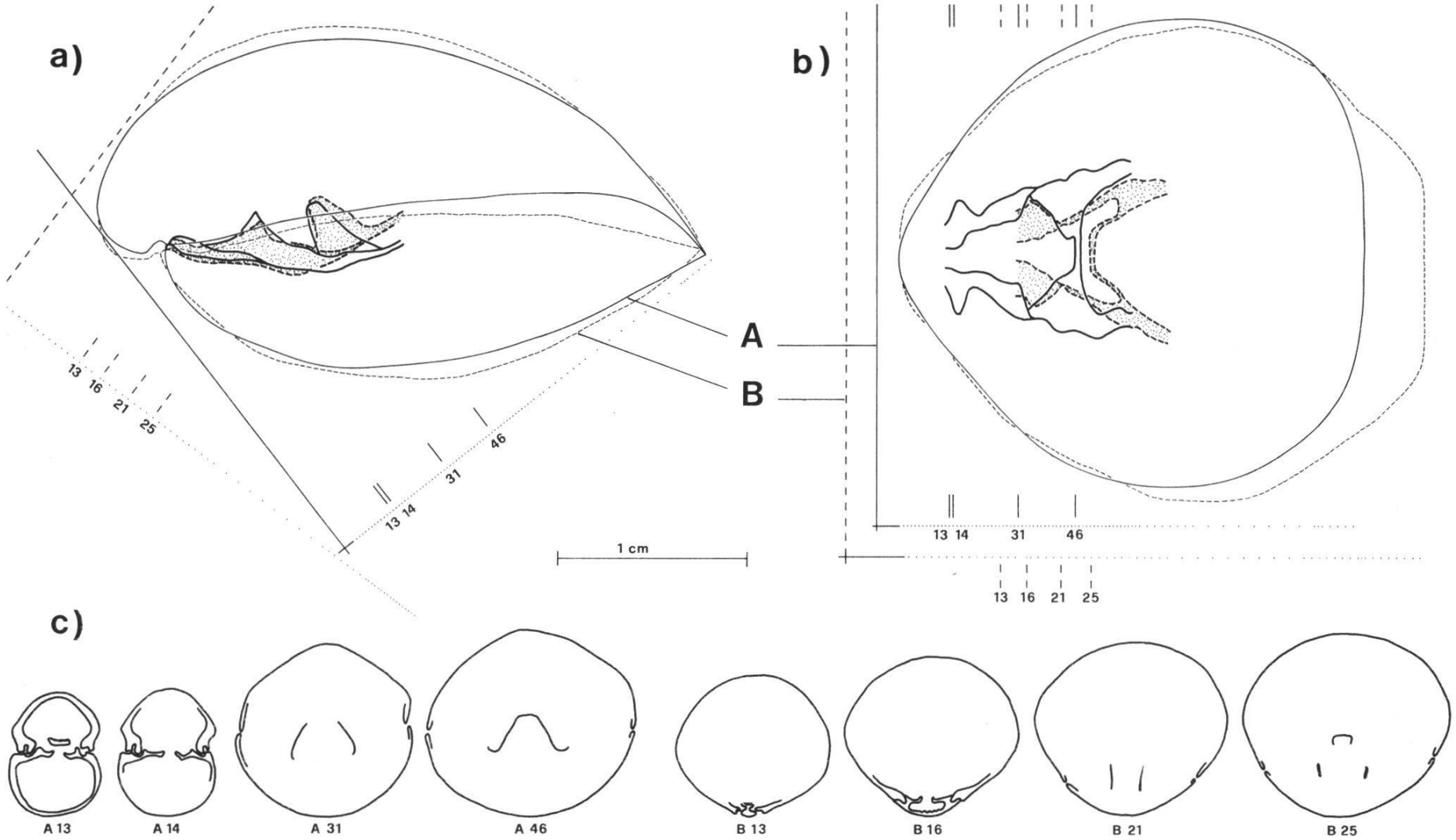
4.2.2. Brachiopoden mit gerader Lateralkommissur

Im folgenden soll untersucht werden, ob bei Brachiopoden mit gerader Lateralkommissur der Verlauf derselben ein brauchbares Bezugssystem für die Orientierung des Serienschliffs darstellt, und ob man Schliffbilder verschiedener Brachiopoden, die man zum Schleifen konstant nach der Lateralkommissur orientiert hat, ohne Einschränkung miteinander vergleichen darf.

Abb. 7 : Rekonstruktion von zwei gleich großen, in unterschiedlichen Richtungen geschnittenen Individuen (A und B) von *Terebratula perovalis* SOWERBY. A = ausgezogene Linien, weiße Flächen; B = unterbrochene Linien, punktierte Flächen.

a) Beide Seitenprojektionen übereinander gezeichnet;
b) Aufsichtsprojektionen übereinander gezeichnet, wobei sich die Wirbel der beiden Individuen decken;
c) Vergleich der wichtigsten Schnittbilder von A und B.

Die Punkte auf den Längsachsen des Bezugssystems der Rekonstruktionen markieren die für die Rekonstruktionen ausgewerteten Schliffbilder. Die Schnittrichtung verläuft senkrecht zu dieser Punktreihe. Die Schnittebenen der abgebildeten Schliffbilder sind in den Rekonstruktionen mit einem Strich und der dazugehörigen Schliffnummer markiert. Die dargestellten Schliffbilder sind im Vergleich zu den Rekonstruktionen um die Hälfte verkleinert.


a)
b)
c)
A
B
13 16 21 25
13 14
31
46
1 cm
A 13
A 14
A 31
A 46
B 13
B 16
B 21
B 25

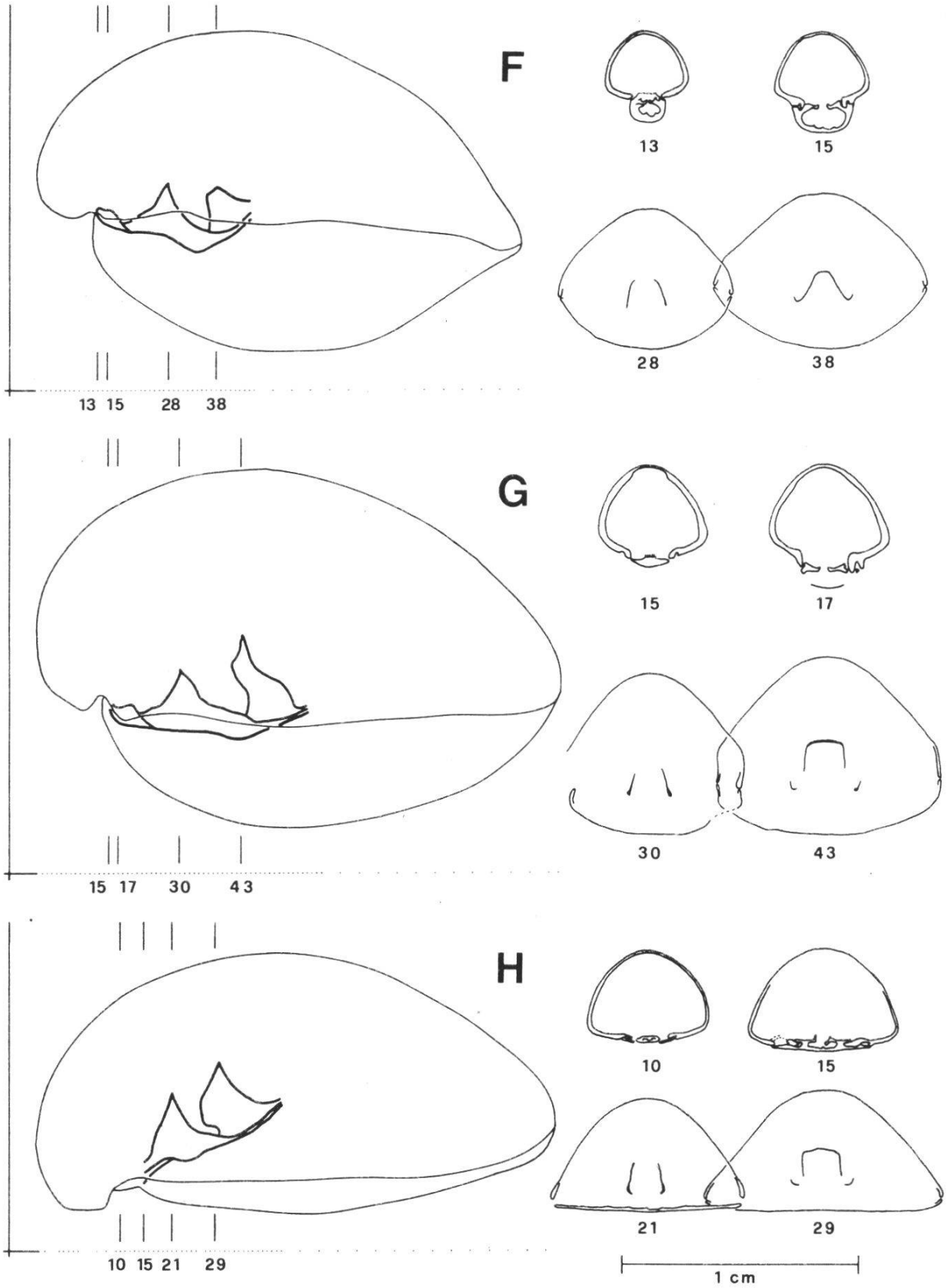


Abb. 8 : Vergleich der Seitenprojektionen und Schnittbilder der drei gleich langen und gleich breiten Formen *Terebratula perovalis* SOW. (F), *Heimia mayeri* CHOFFAT (G) und *Terebratula omalogastyr* ZIETEN (H), welche deutliche außenmorphologische Unterschiede aufweisen. Weitere Erläuterungen siehe Abb. 7.

– Dazu wurden drei gleich lange und gleich breite Brachiopoden, die aber deutliche außenmorphologische Unterschiede aufweisen (F, G, H), geschnitten und die Seitenprojektionen daraus rekonstruiert (siehe Abb. 8). Die Formen weichen außenmorphologisch so stark voneinander ab (z.B. Wölbung der Dorsalklappe), daß sie verschiedenen Arten oder sogar Gattungen zugeordnet worden sind (siehe GREPPIN, 1900). Bei einem Vergleich der Seitenprojektionen bemerkt man zuerst einmal den verschiedenen Verlauf der Brachidiumbasis. Bei F sinkt die Basis deutlich unter die Linie der Lateralkommissur, nach einem Knick steigt sie wieder darüber. Bei C verläuft die Basis zuerst parallel zur Lateralkommissur und steigt dann leicht an. Bei H steigt sie sofort in gerader Linie über die Lateralkommissur. Die drei Formen wurden alle senkrecht zur Lateralkommissur orientiert, was bedeutet, daß die drei Brachidien beim Schleifen in ganz verschiedenen Winkeln getroffen wurden. Ein Vergleich der Schnittbilder der drei Formen zeigt denn auch, daß sie in gleichem Maße voneinander abweichen wie die verschieden geneigten Schnitte durch A und B (Abb. 7). Keinesfalls können effektive morphologische Abweichungen und durch die Schliffrichtung bedingte Differenzen auseinander gehalten werden. Es ist auch deutlich zu sehen, daß die Längen der verschieden verlaufenden Brachidien nicht allein aus den Abständen der Schliffe berechnet werden können.

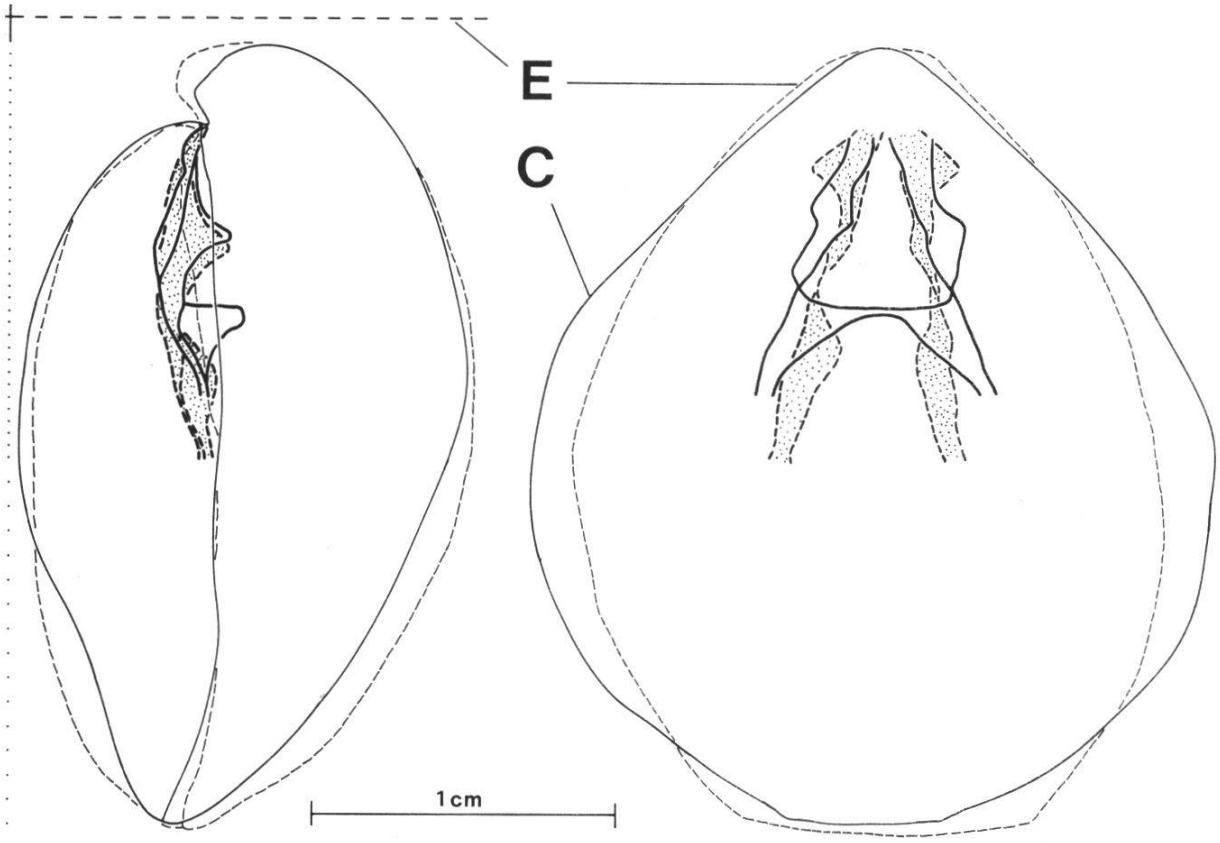


Abb. 9 : Vergleich von Seiten- und Aufsichtsprojektionen zweier gleich langer, aber verschieden breiter Individuen (C und E) von *Terebratula perovalis* SOW. C = ausgezogene Linien, weiße Flächen; E = unterbrochene Linien, punktierte Flächen. Weitere Erläuterungen siehe Abb. 7.

– Es soll weiter abgeklärt werden, ob man die Schliffbilder von Formen, die sich außenmorphologisch sehr ähnlich sind – so ähnlich, daß sie der gleichen Art angehören und nur in kleinen individuellen Variationen voneinander abweichen – und die man durch konstante Orientierung erhalten hat, miteinander vergleichen darf und ob in diesem Fall die üblichen Artmerkmale ohne Rekonstruktion zu erkennen sind.

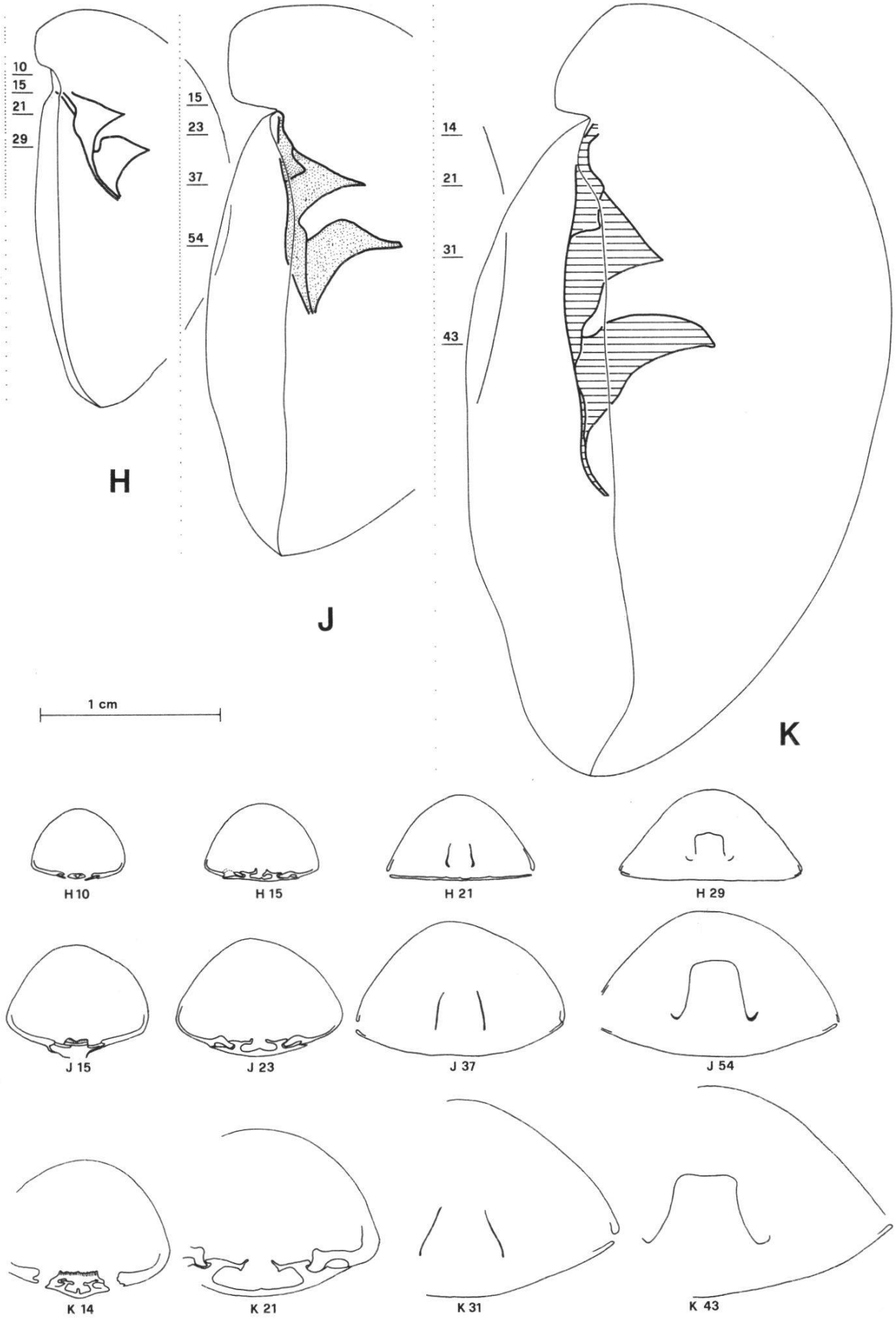
Dazu wurden zwei gleich lange aber etwas verschieden breite Formen C und E der gleichen Art in gleicher Orientierung geschnitten (Abb. 9). Die Schnittbilder (hier nicht abgebildet) sind in allen Merkmalen gleich. Die Seitenprojektionen stimmen, abgesehen von den verschiedenen Längen der beiden Brachidien, in allen Merkmalen gut überein (bei Form E ist das Jugum nicht erhalten). Aus der Aufsichtsprojektion ist ersichtlich, daß bei der breiten Form C der Winkel zwischen den Brachidiumästen größer ist als bei der schmalen Form E. Bei der Form C ist zudem der Verlauf der Brachidiumbasis leicht gebogen. Berücksichtigt man diese beiden Punkte, so ergeben die Brachidiumlängen der beiden Formen praktisch identische Werte. Nach den üblichen Untersuchungsmethoden (Addition der Schliffabstände) erhält man eine Brachidiumlänge, die noch kleiner als die aus der Seitenprojektion ablesbare ist. Bezieht man nun alle Maße der Innenstrukturen (die ebenfalls diesen Fehler enthalten) auf diese falsche Brachidiumlänge, so erhält man beachtliche Abweichungen von den reellen Gegebenheiten. Um die exakte Länge des Brachidiums bestimmen zu können, ist es deshalb notwendig, sowohl die Seiten-, als auch die Aufsichtsprojektion zu rekonstruieren.

5. Ontogenie der Innenstrukturen

Eine grundsätzliche Frage ist, ob zum Studium von Innenstrukturen nur Adulttiere herbeigezogen werden dürfen. Um diese Frage zu klären, wurden drei verschiedene ontogenetische Stadien der gleichen Art (H, J, K) miteinander verglichen (Abb. 10). Der Winkel zwischen den Brachidiumästen ist bei den drei Formen identisch. Die Seitenprojektionen zeigen dagegen, daß sich die Brachidien in ihrem Verlauf in Bezug zur Lateralkommissur deutlich unterscheiden. Dies hat wieder unterschiedliche Schliffbilder zur Folge: Der Schloßfortsatz ist verschieden geformt; bei K ist die Umbonalhöhle sichtbar, bei H und J fehlt sie; die Form der Schloßzähne ist verschieden; je größer das Individuum, desto größer wird der Winkel zwischen der Symmetrieebene der Schale und dem Cruralfortsatz einerseits und dem aufsteigenden Ast des Jugums anderseits; vergleicht man die Indices I und II, so ist bei H : I (0,28) > II (0,26), bei J : II (0,39) > I (0,28) und bei K : II (0,32) > II (0,27).

In Abb. 11 werden die Schalen der beiden jüngeren Individuen so weit aufge-

Abb. 10 : Vergleich der Seitenprojektionen und Schnittbilder verschiedener ontogenetischer Stadien (H, J, K) von *Terebratula omalogastyr* ZIETEN. H = Brachidium weiß, J = punktiert, K = schraffiert. Weitere Erläuterungen siehe Abb. 7.


10
15
21
29
H
15
23
37
54
J
14
21
31
43
K
1 cm
H 10
H 15
H 21
H 29
J 15
J 23
J 37
J 54
K 14
K 21
K 31
K 43

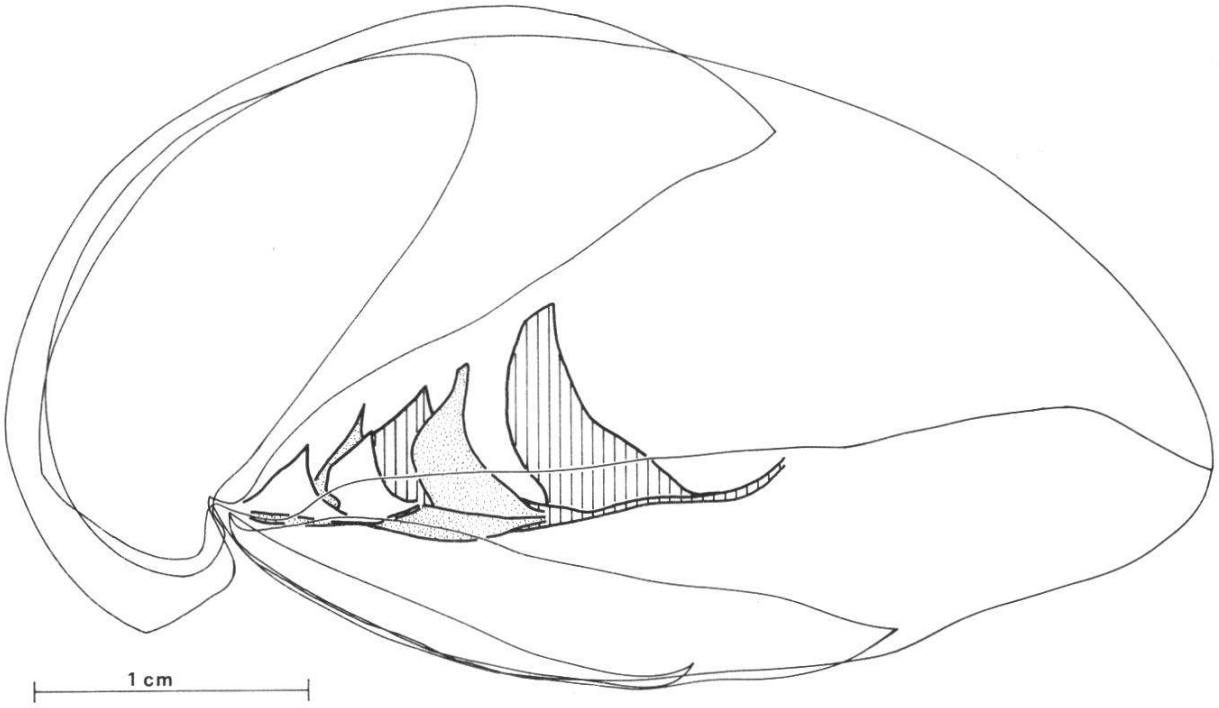


Abb. 11 : Die drei ontogenetischen Stadien (H, J, K) von *Terebratula omalogastyr* ZIETEN übereinander gezeichnet. Die Schalen der beiden jüngeren Stadien sind so weit aufgeklappt, daß die Linien ihrer Lateralkommissur auf die entsprechenden Anwachslinien der älteren Form zu liegen kommen. Die Brachidien der drei Individuen liegen alle auf einer Linie (vgl. Abb. 10).

klappt, bis die Linie ihrer Lateralkommissur auf die entsprechenden Anwachslinien der älteren Form zu liegen kommt. Die rekonstruierten Brachidien der drei verschieden großen Individuen liegen dadurch auf einer Linie. Im Verlauf der Ontogenie verändert sich die Form der Brachidien nicht wesentlich. Am vorderen Rand des Cruralfortsatzes und des Jugums wird gleichmäßig Material angelagert. Die Anwachslinien (W) sind bei präparierten Brachidien deutlich zu sehen (Abb. 12). Kalzitfilamente (F) stoßen in Wachstumsschüben nach vorn. Die Form der hinteren Cruralfortsatz- und Jugumkante zeigt größere individuelle Variabilität, da hier das Material mehr oder weniger rasch resorbiert wird. Die Lage der Brachidiumbasis bleibt bestehen, das Brachidium nimmt nur an Länge zu. Dadurch verändert es aber seine Stellung in bezug auf die jeweilige Lateralkommissur, die durch das Wachstum der Schale immer weiter nach oben wandert (RUDWICK, 1968). Die Form der Brachidien verändert sich also im Laufe der Ontogenie nur unbedeutend (abgesehen von ganz jungen Stadien). Man darf also für systematische Untersuchungen verschiedene ontogenetische Stadien herbeiziehen und muß sich nicht auf Adulttiere beschränken. Diese Festsstellung wird weitere Brachiopodenuntersuchungen wesentlich vereinfachen, da man kein sicheres Kriterium kennt, mit dem man das Adultstadium definieren könnte. Die gebräuchlichen Kriterien wie gedrängte Anwachslinien oder starke Sinus-

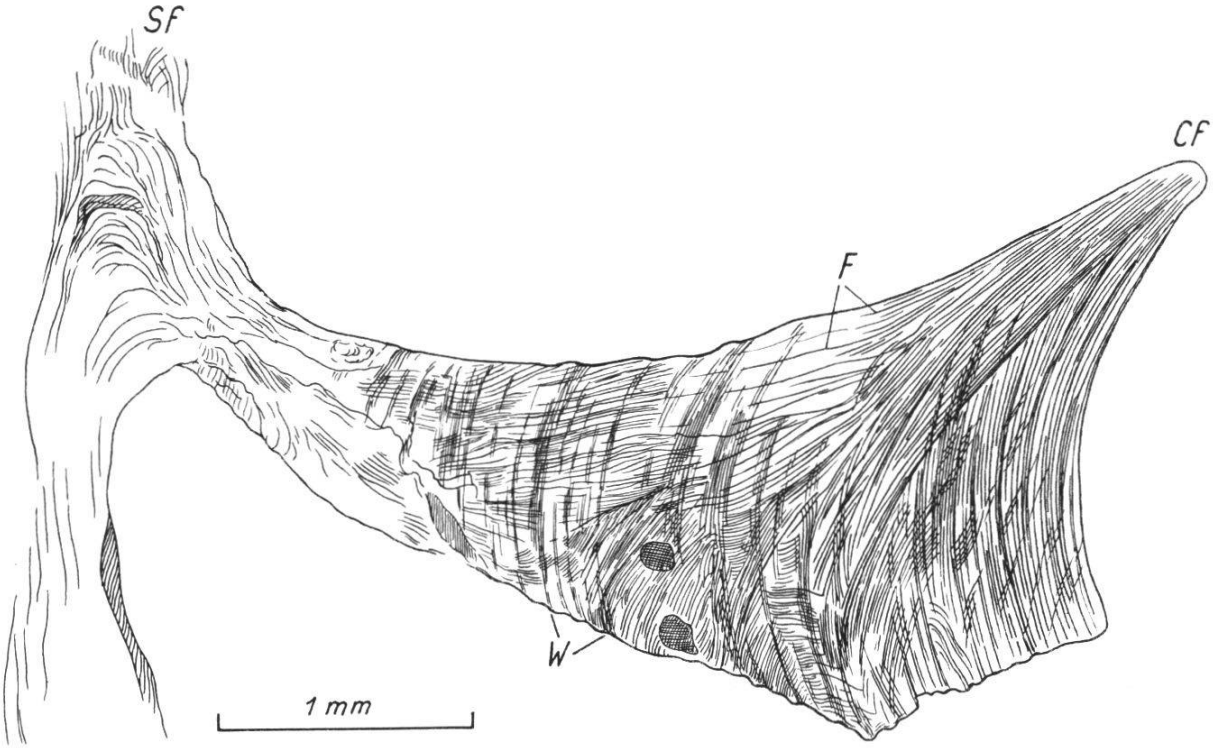


Abb. 12: Ausschnitt aus einem präparierten Brachidium von *Terebratula perovalis* SOW. Sf = Schloßfortsatz, Cf = Cruralfortsatz, F = Kalzitfilamente, W = Anwachslinien.

bildung können ebensogut auf Milieueinflüssen beruhen. CHUAN (1959) fand bei Untersuchungen an *Lingula unguis* L., daß Individuen noch während des Adultstadiums (Abgabe von Geschlechtsprodukten) ihre Größe verdoppeln können (zwischen 22,6 und 50 mm Schalenlänge). Auch zeigten Untersuchungen von MATOX (1955) an *Laquaeus californicus,* daß die gleiche Art, je nach Wassertiefe, verschiedene Größenmaxima aufweisen kann.

Die Untersuchungsresultate zeigen, daß die Anwendung der üblichen Untersuchungsmethoden sehr problematisch ist, und zwar weil:

1. bei Formen mit geschwungener Lateralkommissur eine Ausrichtung senkrecht zu dieser Linie rein willkürlich erfolgen muß;
2. Schliffe senkrecht zur Lateralkommissur das Armgerüst bei verschiedenen Arten und Entwicklungsstadien in verschiedenen Winkeln treffen und damit ein objektiver Vergleich der Schnittbilder unmöglich ist;
3. sich die Untersuchung nur auf "adulte" Tiere beschränken soll, ohne daß sich adulte von jungen Tieren klar unterscheiden lassen.

Bei dieser mangelhaften Korrelation zwischen äußeren Merkmalen (welche die Orientierung der Schliffebene bestimmen) und innerem Bau (welcher die taxonomisch entscheidenden Indizien liefert) sind Fehlinterpretationen der Schliffbilder unvermeidlich. Eine genaue Rekonstruktion des Armgerüsts ist deshalb unumgänglich. Auf die Bedeutung, die diese Erkenntnisse auf die bis heute üblichen Gattungs- und Artmerkmale und somit auf die ganze Terebratuliden-Systematik haben, wird im Kapitel 7 eingegangen.

6. Beziehungen zwischen außen- und innenmorphologischen Merkmalen

Es haben schon verschiedene Autoren Zusammenhänge zwischen der Form der Schale und den Innenstrukturen erkannt. So sah z.B. ROLLET (1970), daß die Schalenwölbung Einfluß auf innenmorphologische Merkmale haben kann. Stark gewölbte Formen besitzen eine Umbonalhöhle und einen sehr kräftig ausgebildeten Schloßfortsatz, um die Ansatzstelle für die Muskulatur zu vergrößern. Bei flachen Formen fehlt die Umbonalhöhle immer, und der Schloßfortsatz erhebt sich nur ganz leicht. Auch hängt die Länge der Schloßplatte innerhalb der gleichen Art von der Schalenlänge ab. Der Winkel zwischen dem Schloßzahn und der Lateralkommissur ist bei dickeren und seitlich zusammengepreßten Formen größer als bei dünneren und breiteren Formen der gleichen Art (MIDDLEMISS, 1959). Weiter konnten ALMERAS (1970) und DELANCE (1974) zeigen, daß die Form des Brachidiums von den Schalenproportionen abhängt: Der Winkel zwischen den Brachidienarmen ist bei langen, schmalen Formen klein, bei breiten Formen groß.

6.1. Ausbildung des Brachidiums und Form der Außenschale

Bei den von ALMERAS beschriebenen Terebratuliden befindet sich die maximale relative Höhe des Cruralfortsatzes meistens etwas vor der Hälfte des Brachidiums oder gegen die Mitte. Er benützt den Index zwischen der Cruralfortsatzhöhe und der Schalendicke an dieser Stelle im Schliffbild ausgemessen als ein gutes artspezifisches Merkmal. So hat er z.B. von der Gattung *Dorsoplicathyris* auf Grund der relativen Cruralfortsatzhöhe zwei verschiedene Arten abgetrennt, wobei die dickere Form eine relativ größere Cruralfortsatzhöhe als die dünnere Form zeigt. ALMERAS hat den Winkel zwischen dem Brachidium und der Dorsalklappe, den Anwachswinkel, nicht berücksichtigt. Es soll nun untersucht werden, ob dieser Winkel konstant ist, oder ob er sich in Abhängigkeit von der Klappendicke ändert. Bei variierendem Winkel muß geprüft werden, inwieweit die relativen Höhen der Cruralfortsätze auf Änderungen des Winkels reagieren, und ob sich daraus ein Merkmal für die Trennung von Arten ergibt. Auf jeden Fall ist die Wahrscheinlichkeit, daß der Anwachswinkel der Crura von der Senkrechten zur Schliffebene abweicht, bei der voluminöseren Form größer als bei der dünneren Form, was einen scheinbar kürzeren Cruralfortsatz zur Folge haben könnte.

6.1.1. Form der Dorsalklappe und Verlauf des Brachidiums

Für die Untersuchung einer eventuellen Beziehung zwischen dem Dorsalklappen- und dem Brachidiumverlauf standen alle im Kapitel 4.2. erwähnten Terebratuliden (A–K) zur Verfügung. Es sind also Vertreter von verschiedenen Gat-

tungen und Arten, die außenmorphologisch nicht übereinstimmen, sowie unterschiedliche ontogenetische Stadien der gleichen Art. Von allen Formen wurde das Verhältnis zwischen der Länge der Dorsalklappe und der Länge der Seitenprojektion der Brachidiumbasis ausgemessen. Erstaunlicherweise stimmte das Verhältnis bei all diesen so verschiedenen Formen überein (2,6 ± 0,15). Daraus darf man schließen, daß das Längenwachstum der Dorsalklappe und des Brachidiums eines Individuums isometrisch verläuft und bei den untersuchten Formen übereinstimmt. Teilt man die Länge des Brachidiums und der Dorsalklappe in je gleichviele Abschnitte, so kann man, wenn man die entsprechenden Abschnitte miteinander verbindet, jedes ontogenetische Stadium eines Individuums rekonstruieren und den Abstand zwischen dem jeweiligen Brachidiumende und vorderstem Schalenrand ausmessen. In Abb. 13 sind die Zunahmen dieser Abstände im Laufe der Ontogenie der Formen A–K für immer gleiche Einheiten der Brachidiumbasis (B1) graphisch dargestellt. Die Distanzen d zwischen der Seitenprojektion der Mittellinie der Dorsalklappe und der Brachidiumbasis nehmen bei allen Formen geradlinig und mit gleichem Steigungswinkel zu, d.h.,

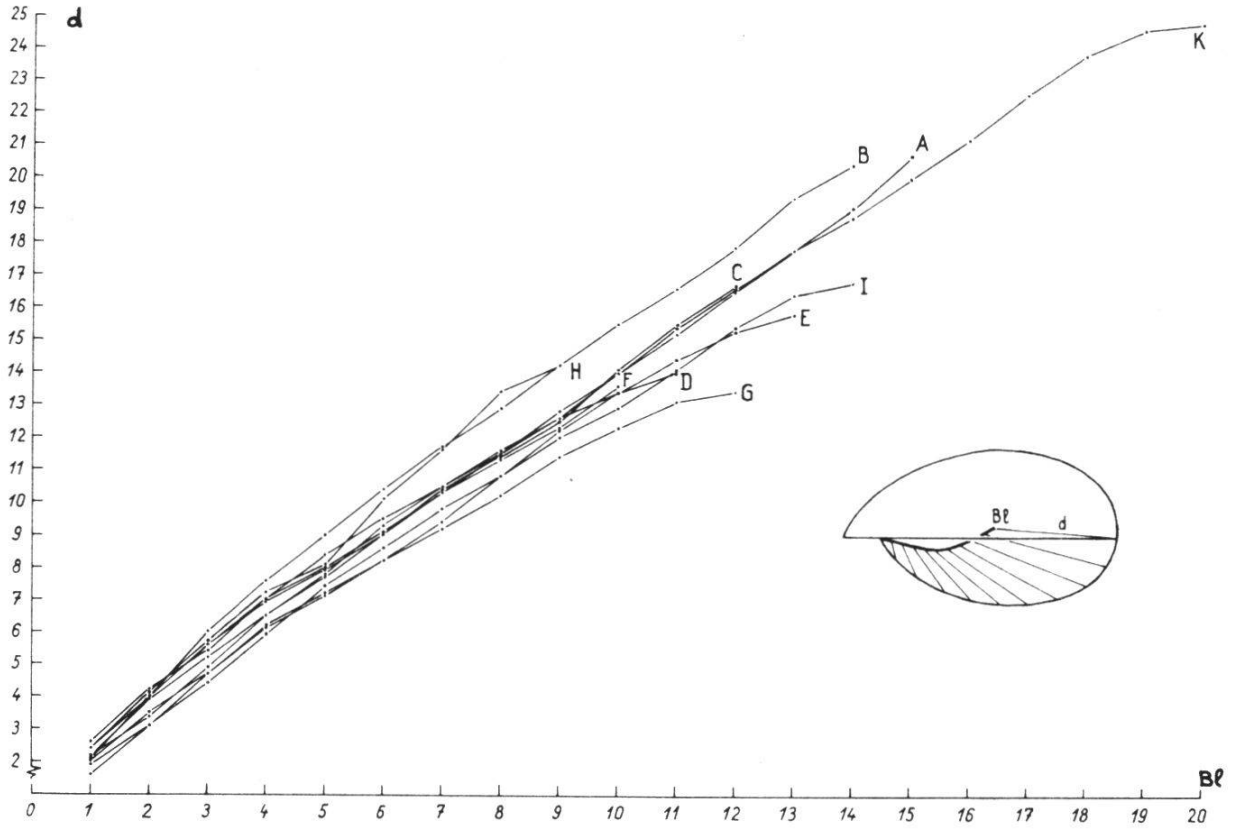


Abb. 13 : Beziehung zwischen dem Brachidium und der Dorsalklappe der Individuen A–K. B1 = Länge der Brachidiumbasis, d = Distanz zwischen den Vorderenden von Brachidium und Dorsalklappe (12,5 Einheiten entsprechen 1 cm).

daß bei allen Formen die Distanzen zwischen Dorsalklappe und Brachidium bei entsprechenden ontogenetischen Stadien identisch sind. Häufig ändern die dargestellten Geraden in der letzten Phase etwas ihre Richtung (siehe Kapitel 6.2.).

Vielleicht muß hier noch kurz etwas zur Methode der Ausmessung des Abstandes zwischen Brachidiumbasis und Dorsalklappe ergänzt werden. Man vernachlässigt die Dorsalklappendicke, die im Laufe der Ontogenie sekundär durch die Manteloberfläche ausgeschieden wird (Sekundärschicht). Die äußere Schalenoberfläche entspricht am ehesten dem feinen Schalenrand des jeweiligen ontogenetischen Stadiums (siehe Abb. 14).

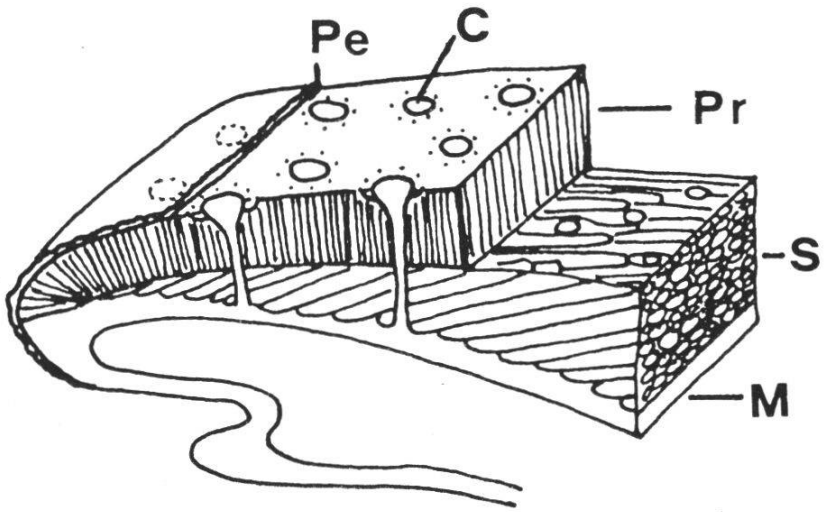


Abb. 14 : Vereinfachter Schnitt durch den Klappenrand einer lebenden *Terebratula*.
M = Mantel, S = Sekundärschicht, Pr = Primärschicht, Pe = Periostracum, C = Caecum.

6.1.2. Schalendicke und Lage des Jugums

An den Formen A–K und an weiteren Individuen der Art *Heimia mayeri* CHOFFAT kann im folgenden gezeigt werden, daß das Jugum innerhalb der Brachiopodenschale seinen festen Platz hat. Dazu wird bei den einzelnen Formen vom Jugum aus der kürzeste Abstand zur Ventralklappe (v) in geschlossenem Zustand eingezeichnet. Diese Linie wird nach unten verlängert, bis sie die Dorsalklappe schneidet. In Abb. 15a wird nun dieser Abstand des Jugums von der Ventralklappe gegen den Abstand zwischen Ventral- und Dorsalklappe, der Dicke (D), aufgetragen. Die Punkte von *Heimia mayeri* CHOFFAT und von *Terebratula perovalis* bilden eine ziemlich geradlinige Punkteschar. Die vier Formen von *Terebratula omalogastyr* liegen auch auf einer Geraden. Ihr relativer Abstand zwischen Jugum und Ventralklappe ist etwas kleiner als bei den beiden andern Arten. In der Abb. 15b wird die Beziehung zwischen dem Abstand des Jugums von der Dorsalklappe (Differenz zwischen Dicke und v = d) und dem

Abstand v graphisch dargestellt. Wieder erscheinen die Arten *Heimia mayeri* und *Terebratula perovalis* als ± geradlinige Punkteschar, wobei bei den Adultstadien von jeder Art eine leichte Streuung auftritt. Die Formen von *Terebratula omalogastyr* finden sich wieder in einer Geraden, die gegenüber der anderen leicht verschoben ist.

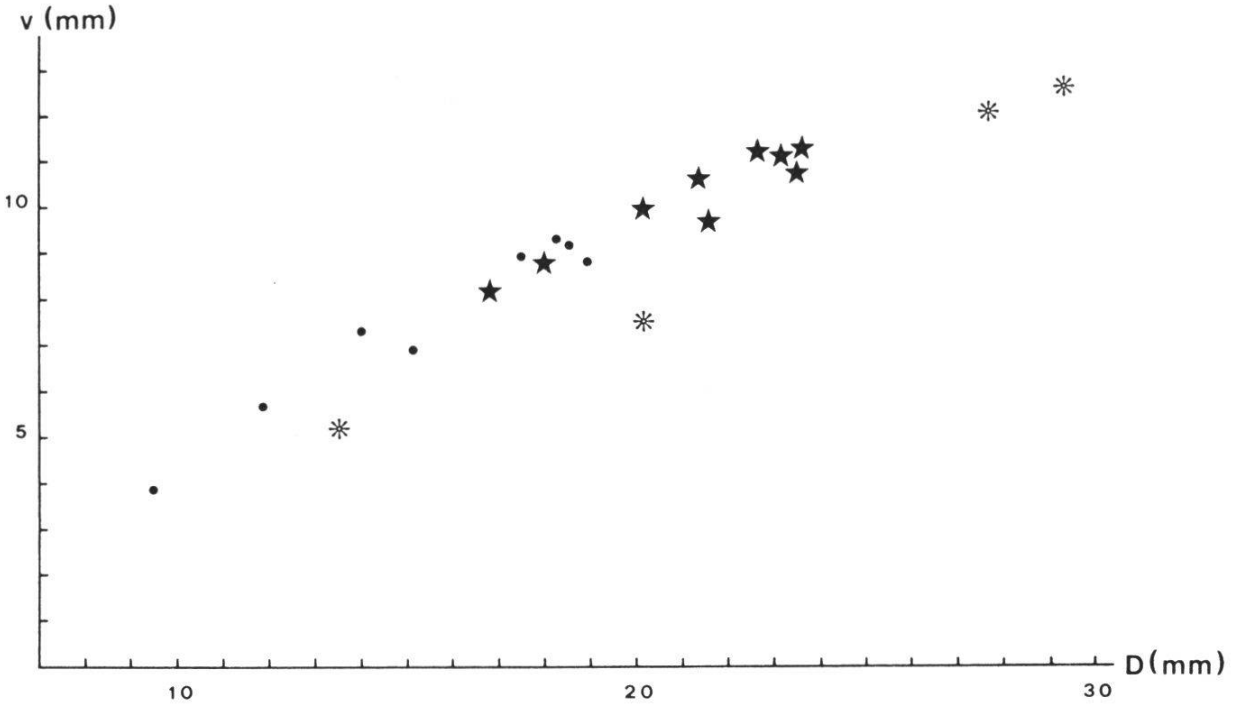


Abb. 15a : Beziehung zwischen dem Abstand (v) des Jugums von der Ventralklappe und dem Abstand (D) zwischen Ventral- und Dorsalklappe (Legende siehe Abb. 15b).

6.1.3. Stirnrand und Jugum

Verschiedene Autoren haben einen Zusammenhang zwischen dem Öffnungswinkel der Brachidiumäste und der Schalenbreite feststellen können. DELANCE (1974) findet bei seinen Zeilleriaceae einen direkten Zusammenhang zwischen Öffnungswinkel der Arme und der Breite der Frontalkommissur. Er weist deshalb auf die Bedeutung der Form der Frontalkommissur hin. Um nun abzuklären, ob diese Beobachtung auch mit den hier untersuchten Terebratuliden übereinstimmt, werden zwei gleich dimensionierte Individuen (C und D), die nur im Stirnrand Unterschiede aufweisen, in gleicher Orientierung (senkrecht zur Lateralkommissur) geschnitten (Abb. 16). C besitzt einen geraden Stirnrand, bei D ist ein starker Sinus ausgebildet (Abb. 16a). Die Rekonstruktionen der Seiten- und Aufsichtsprojektion (Abb. 16b) decken sich, was bereits aus den übereinstimmenden Schliffbildern (Abb. 16c) hervorgeht. Es scheint damit

keinen Zusammenhang zwischen der unterschiedlichen Form der Frontalkommissur und dem Brachidium zu geben.

In Abb. 9 haben wir schon zwei verschieden breite Formen C und E miteinander verglichen. Bei der breiten Form C ist der Winkel zwischen den Brachidiumästen größer als bei der schmalen Form E, wobei die Länge der Frontalkommissur bei der schmalen Form größer ist als bei der breiteren Form. Der Öffnungswinkel scheint also ausschließlich mit der Schalenbreite, nicht aber mit dem Verlauf oder der Breite der Frontalkommissur korreliert zu sein.

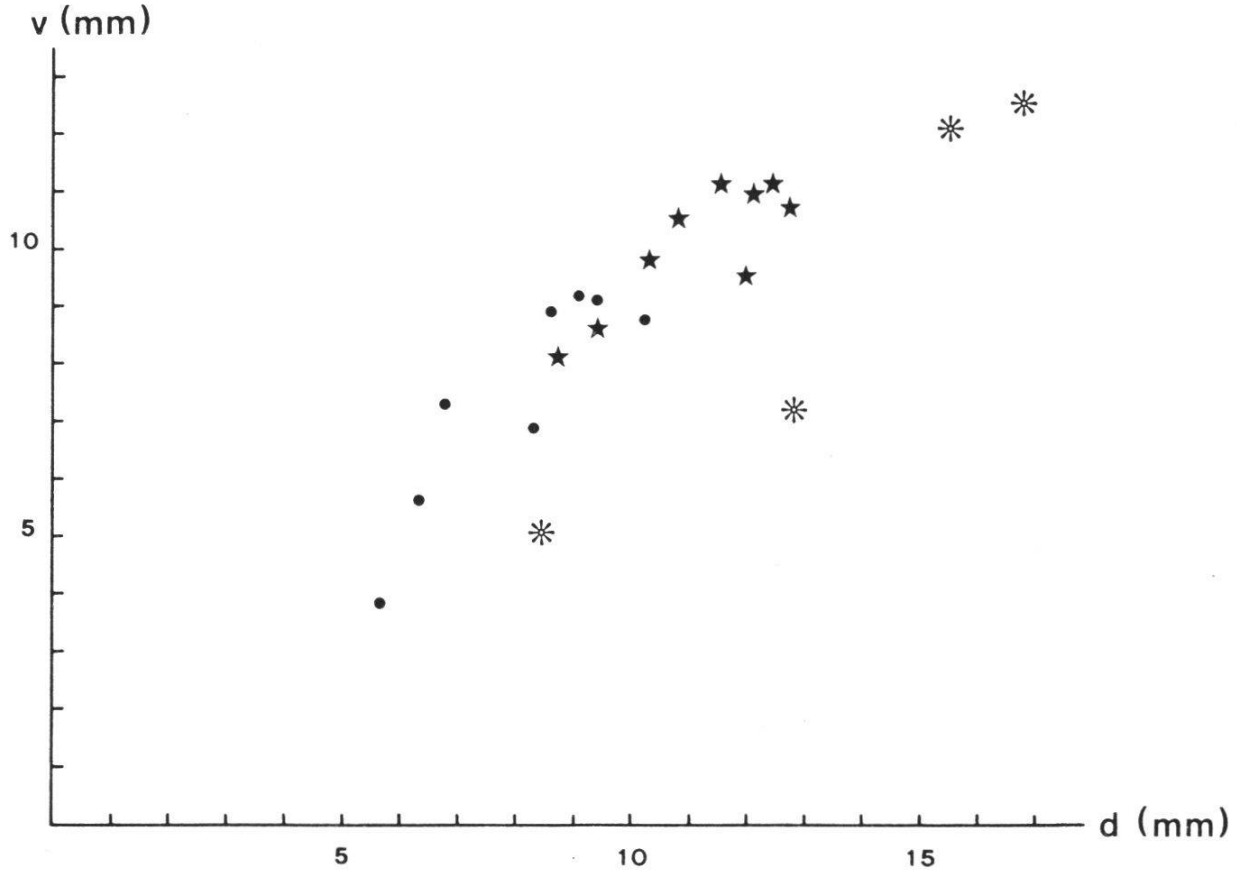
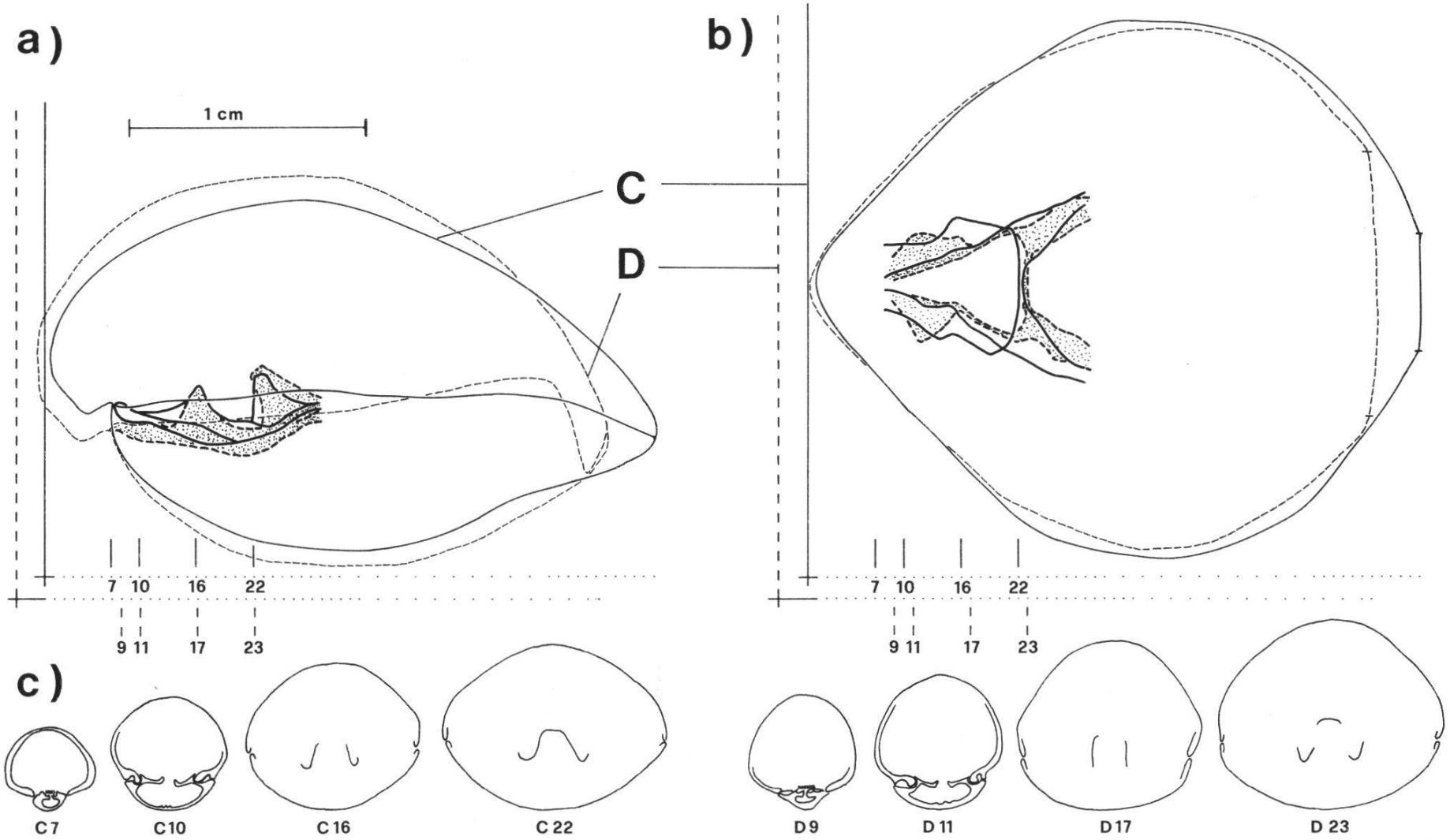


Abb. 15b : Beziehung zwischen dem Abstand (d) des Jugums von der Dorsalklappe und dem Abstand (v) des Jugums von der Ventralklappe.

• *Heimia mayeri,* ★ *Terebratula perovalis,* ✳ *Terebratula omalogastyr.*

Abb. 16 : Rekonstruktionen der Seitenprojektionen (a) und Aufsichtsprojektionen (b) und Vergleich der wichtigsten Schliffbilder (C) von den sich im Stirnrand unterscheidenden Formen C und D von *Terebratula perovalis* SOWERBY. C = ausgezogene Linien, weiße Fläche; D = unterbrochene Linien, punktierte Flächen. Weitere Erläuterungen siehe Abb. 7.


a)
1 cm
C
D
7 10 16 22
9 11 17 23
b)
7 10 16 22
9 11 17 23
c)
C7
C10
C16
C22
D9
D11
D17
D23

6.2. Funktionsmorphologische Bedeutung dieser Beziehungen

Wir haben in Abb. 13 gesehen, daß der Verlauf der Brachidiumbasis der Form der Dorsalklappe entspricht (konstante Zunahme des Abstandes). Auch Individuen, die sich außenmorphologisch so stark unterscheiden, daß sie verschiedenen Gattungen zuzuordnen sind (G und H), stimmen in diesem Abstand überein. Abgesehen von diesem von der Form der Dorsalklappe abhängigen Verlauf der Brachidiumbasis sind die Armgerüste der außenmorphologisch verschiedenen Gattungen recht ähnlich. Es ist wahrscheinlich, daß diese feste Beziehung eine biologische Bedeutung hat. Um diese zu erkennen, müssen wir uns die Aufgabe des Brachidiums beim lebenden Brachiopoden vergegenwärtigen.

Das kalkige Brachidium trägt beim lebenden Individuum den kompliziert gebauten zweiarmigen Lophophor, dessen distale Teile mit Mesenterien aufgehängt sind. Jeder Arm besteht aus einer knorpeligen Achse, von der zwei Reihen langer, flexibler Filamente ausgehen. Die Filamente bewahren infolge ihrer eigenen Festigkeit eine konstante Lage und unterteilen in Verbindung mit den Armmembranen den Mantelraum in verschiedene der Ein- und Ausatmung dienende Räume. Die Filamente der beiden Arme stehen dabei in dauerndem Kontakt mit dem Mantelrand. Um diesen Kontakt zu gewährleisten, ist es wichtig, daß der ganze Lophophor sowohl seitlich als auch vorn einen konstanten Abstand zum Mantel hat. Da der Lophophor vom Brachidium getragen wird, bestimmt der Verlauf des Brachidiums, der der Dorsalklappenform entspricht, die Lage des Lophophors. Man kann auch an rezenten Formen feststellen, daß die Stellung der Filamente sowie ihre Länge (bei gleichen ontogenetischen Stadien) innerhalb der gleichen Art konstant sind. Einige Terebratuliden sekretieren Kalzitnadeln im Lophophor; obwohl diese Nadeln nie zu einem zusammenhängenden Gerüst verschmelzen, bilden sie doch eine genügend kompakte Masse, um ausnahmsweise fossilisiert zu werden. So konnte beispielsweise für eine bestimmte Terebratulidengruppe gezeigt werden, daß sich die Form des Lophophors sowie dessen Abstand vom Mantel und damit die Länge der Filamente auch in langen Zeiträumen nicht verändert haben (STEINICH, 1965).

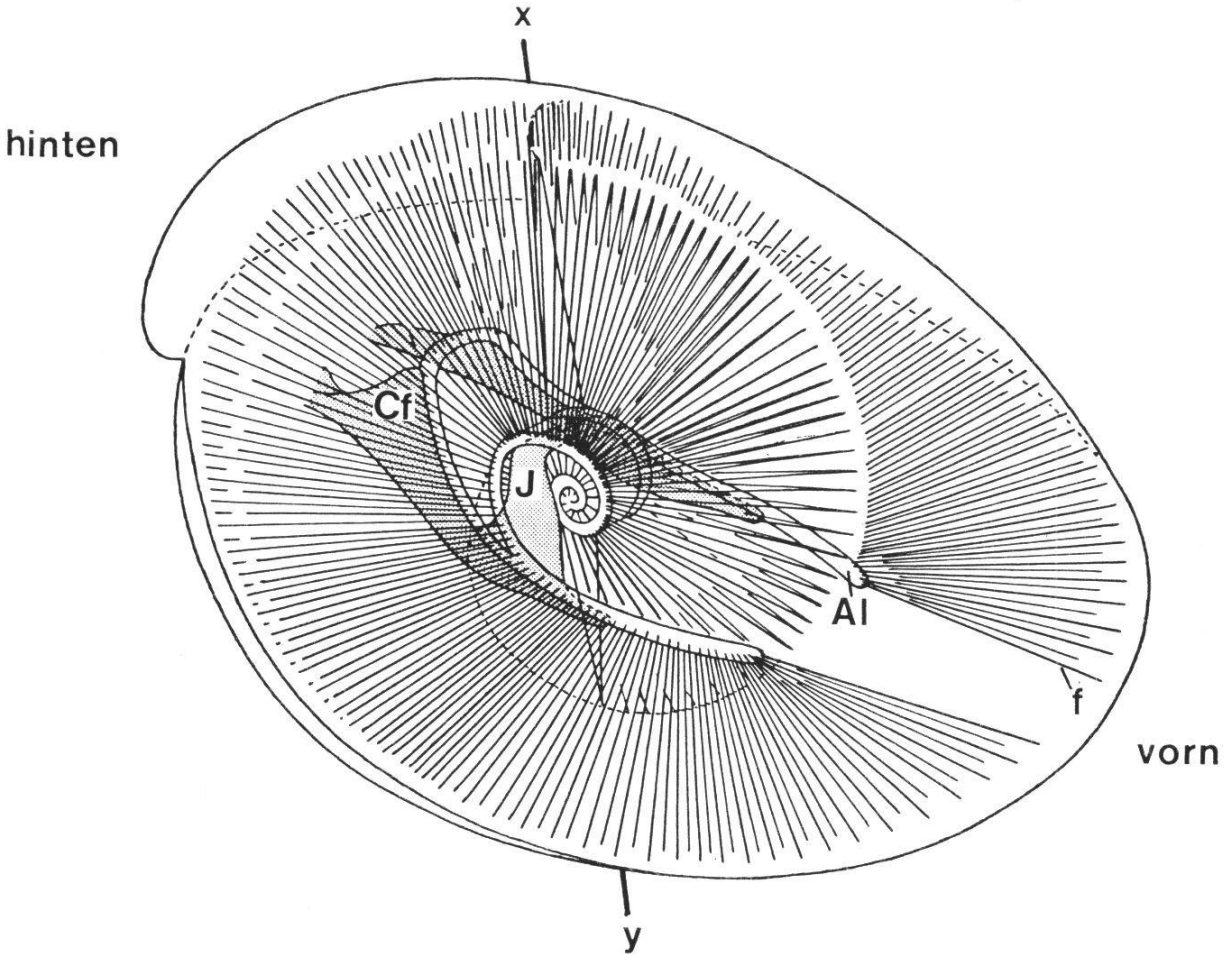
Es ist deshalb verständlich, daß der Abstand zwischen dem Vorderende des Brachidiums und der Frontalkommissur innerhalb der gleichen Art und in gleichen Altersgruppen identisch ist und im Laufe der Ontogenie gleichförmig zunimmt (siehe auch Abb. 11).

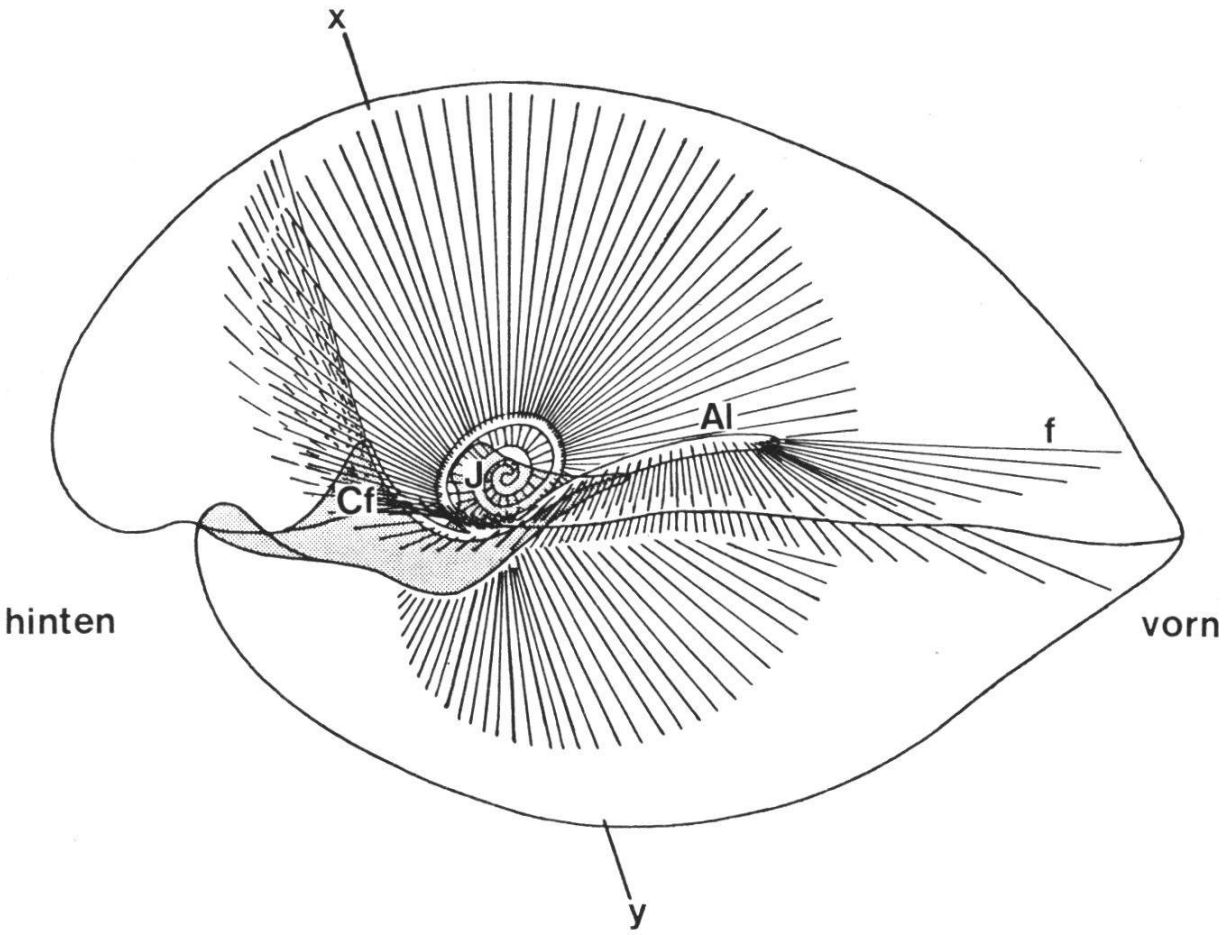
Erstaunlich bleibt, daß die geradlinige Zunahme dieses Abstandes bei den drei verschiedenen Arten *(T. perovalis, H. mayeri, T. omalogastyr)* genau identisch ist. Da diese drei Arten alle aus den Humphriesi-Schichten stammen, bleibt noch abzuklären, ob in jüngeren oder älteren Schichten dieser Abstand variiert und ob es vielleicht möglich ist, Terebratuliden-Gruppen und deren phylogene-

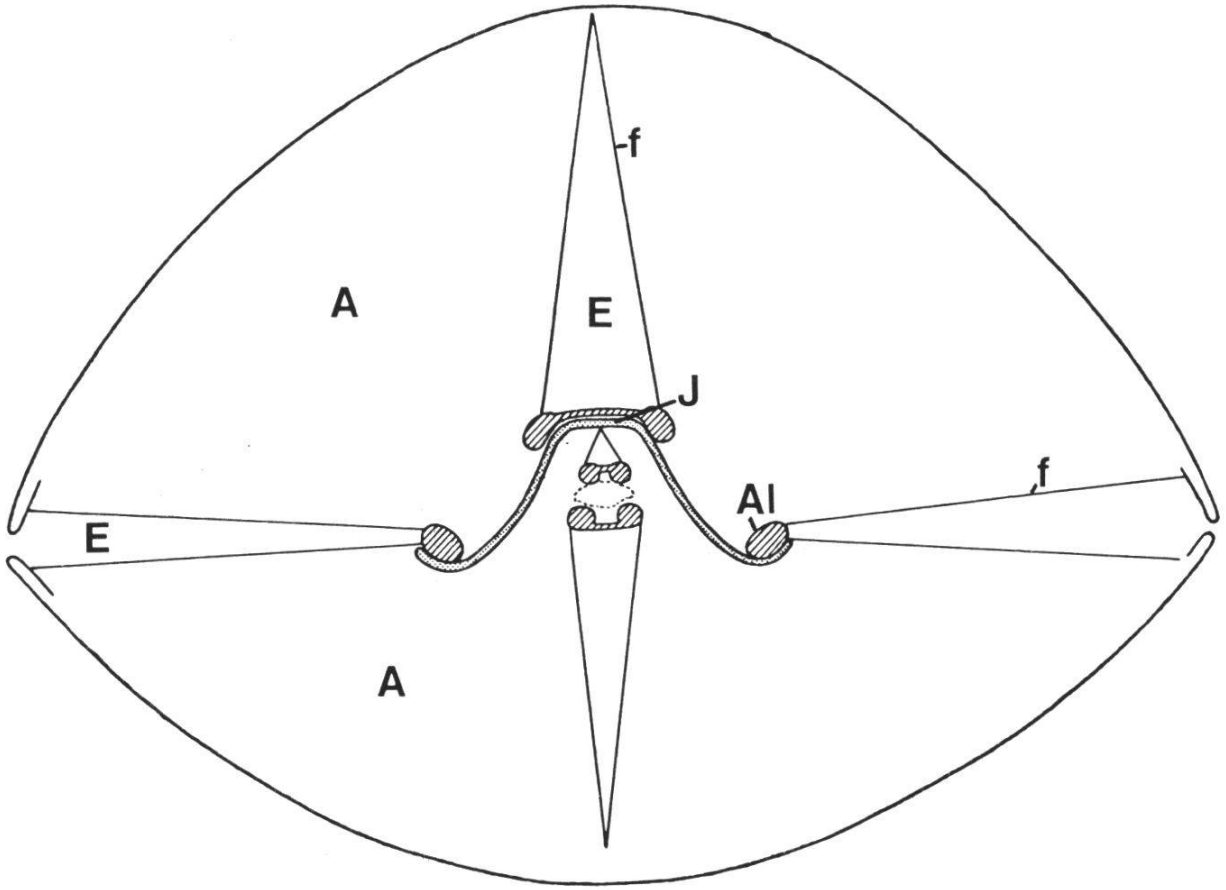
tische Zusammenhänge auf Grund unterschiedlicher Brachidien-/Dorsalklappen-Abstände zu charakterisieren.

Etwas komplizierter ist es, die biologische Bedeutung der festen Beziehung zwischen der Gehäusedicke und der Lage des Jugums zu finden. Anhand von rezenten Brachiopoden, die mir freundlicherweise Prof. Dr. D. Schumann aus Darmstadt zur Untersuchung überließ, studierte ich die Beziehung zwischen Jugum und Lophophor (siehe Abb. 17). Die beiden Arme des Lophophors führen beidseitig des Mantelraums nach hinten. Ihre steifen Achsen, die die zwei Reihen Filamente tragen, werden von den Brachidiumarmen gestützt. Kurz vor dem Cruralfortsatz spaltet sich jeder Arm des Lophophors in zwei Bänder mit je einer Filamentreihe auf. Ein Band steigt zum Cruralfortsatz auf, wo es hinter der Mundöffnung in das Band der Gegenseite übergeht. Das andere Band steigt an der Hinterkante des Jugums nach oben, wo es kurz vor dem Bogen durch eine dünne Membran (M, Abb. 17d) von gleicher Breite wie das Jugum mit dem gegenseitigen Band verbunden wird. Das breite Band, das nun beidseitig eine Filamentreihe trägt, bildet eine nach vorn fallende enge Spirale, die nur an der

Abb. 17 : Vereinfachte Rekonstruktion der Lage des Lophophors (AL) und der Filamente (f) einer Form von *Heimia mayeri.*
a) Dreidimensionale Ansicht, siehe Erläuterungen im Text.




x
Al
f
J
Cf
hinten
vorn
y


f
A
E
J
f
Al
E
A

hintersten Stelle durch das Jugum gestützt wird. Die beiden Filamentreihen sind gegeneinander gerichtet und berühren sich in ihren Spitzen (Abb. 17c). Dadurch wird auf der ganzen Spiralenoberfläche ein Einatmungsraum (E) gebildet, der durch die Filamente von einem Ausatmungsraum (A) (zwischen Filamentaußenseite und Mantel) getrennt wird (Abb. 17d) (RUDWICK, 1970).

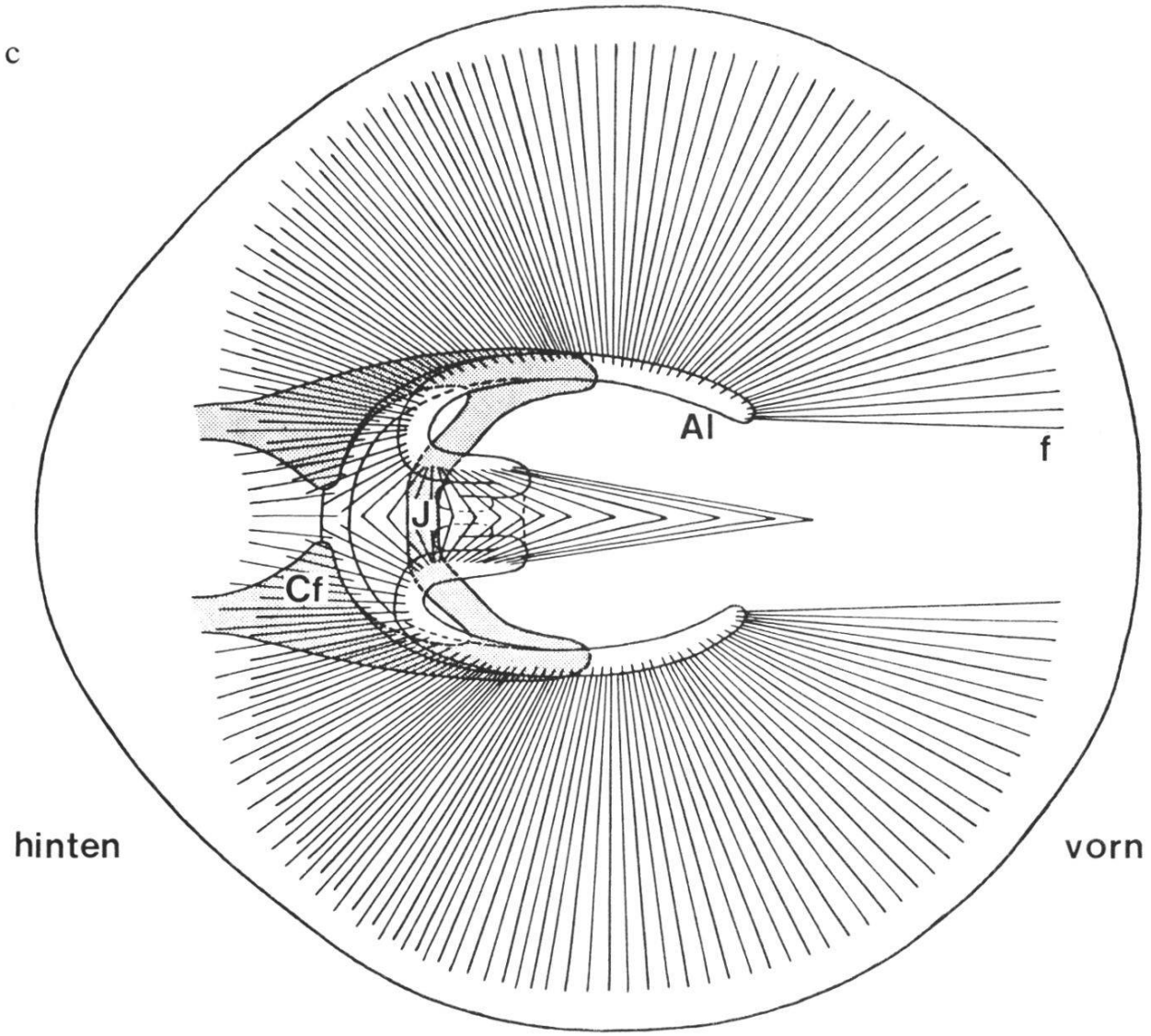


Abb. 17: b) Seitenansicht, x–y ist die Verlängerung des kürzesten Abstandes zwischen Jugumvorderrand und Ventralklappe und entspricht der in Abbildung 15a angegebenen Dicke (D).

c) Aufsicht

d) Querschnitt; schraffiert = Schnitt durch zentrale Lophophor-Spirale. Die Längen der seitlichen Filamente (f) entsprechen den auf dem Jugum liegenden und sich in den Spitzen berührenden Filamenten. Der Schaleninnenraum wird durch die Filamente in Einatmungsräume (E) und Ausatmungsräume (A) unterteilt.

Als nächstes wurde die Länge der Filamente bestimmt. Die Filamentlänge der Seitenarme entspricht dem Abstand zwischen Cruralbasis und dem Seitenrand der Dorsalklappe. Die Filamente des zum Jugum aufsteigenden Bandes hatten bei den untersuchten rezenten Formen auf der Höhe des Jugums noch die gleiche Länge wie kurz vor dem Aufsteigen. Sie wurden dann im Laufe der Spirale stark verkürzt.

Nimmt man nun an, daß die Längenverhältnisse der Filamente von fossilen Formen gleich waren, so kann man aus dem Abstand zwischen dem Punkt der Cruralbasis, der unterhalb des Jugums liegt, und der Lateralkommissur die Länge der Filamente der obersten Jugumkante sowie den dazwischen liegenden Einatmungsraum rekonstruieren.

Bestimmung der Länge der Filamente bei *Terebratula perovalis:*

1. Bei zwei Formen von *T. perovalis* (D und F), die praktisch gleich lang, gleich breit aber verschieden dick sind, ist das Verhältnis zwischen dem Abstand des Jugums zur Ventralklappe und der Dicke der Schale gleich groß (D : 0,49; F : 0,48). Da die Lage der Brachidiumbasis durch den Verlauf der Dorsalklappe bestimmt wird, muß die dickere Form (D) ein höheres Jugum ausbilden als die dünnere Form (F), damit das konstante Verhältnis erreicht ist. In Abb. 18a sind die beiden Seitenprojektionen so übereinander gezeichnet, daß sich die entsprechenden Dicken (die durch den Vorderrand des Jugums gehen und den kürzesten Abstand zwischen Jugum und Ventralklappe bilden, x-y) decken. Man sieht deutlich den sich entsprechenden Verlauf von Dorsalklappe und Brachidiumbasis sowie die unterschiedliche Dicke und Jugumhöhe. Die beiden Seitenprojektionen entstanden durch die Rekonstruktion von Schliffserien, deren Schliffwinkel nicht mit der Lage der hier definierten Dicken (x-y) übereinstimmen. Es ist deshalb nötig, diesen neuen Schnitt zu rekonstruieren. Abb. 18b zeigt den rekonstruierten Schnitt durch D, wobei der Abstand zwischen der Lateralkommissur und der Brachidiumbasis (f) dem Schliffbild 25 (siehe Abb. 16), die Jugumbreite dem Schliffbild 23 und die Höhen von Ventral- und Dorsalklappe und Jugum der Seitenprojektion entnommen werden. Über dem Jugum wird der Einatmungsraum aus dem Abstand f rekonstruiert. Für die Rekonstruktion des Schliffes x-y durch die Form F wurde gleich vorgegangen (Abb. 18c). Die Schalen- und Brachidiumbreite entspricht dem Schliffbild 41 (Abb. 8), die Jugumbreite dem Schliffbild 38.
   Die so rekonstruierten Einatmungsräume füllen den Mantelraum über dem Jugum bei geschlossener Schale fast optimal aus.

2. Als nächstes werden von zwei ontogenetisch verschiedenen Stadien von *H. mayeri* (2 und 9, Abb. 19 a und b) die Einatmungsräume über dem Jugum rekonstruiert. Wieder berühren sich die beiden Filamentreihen praktisch im

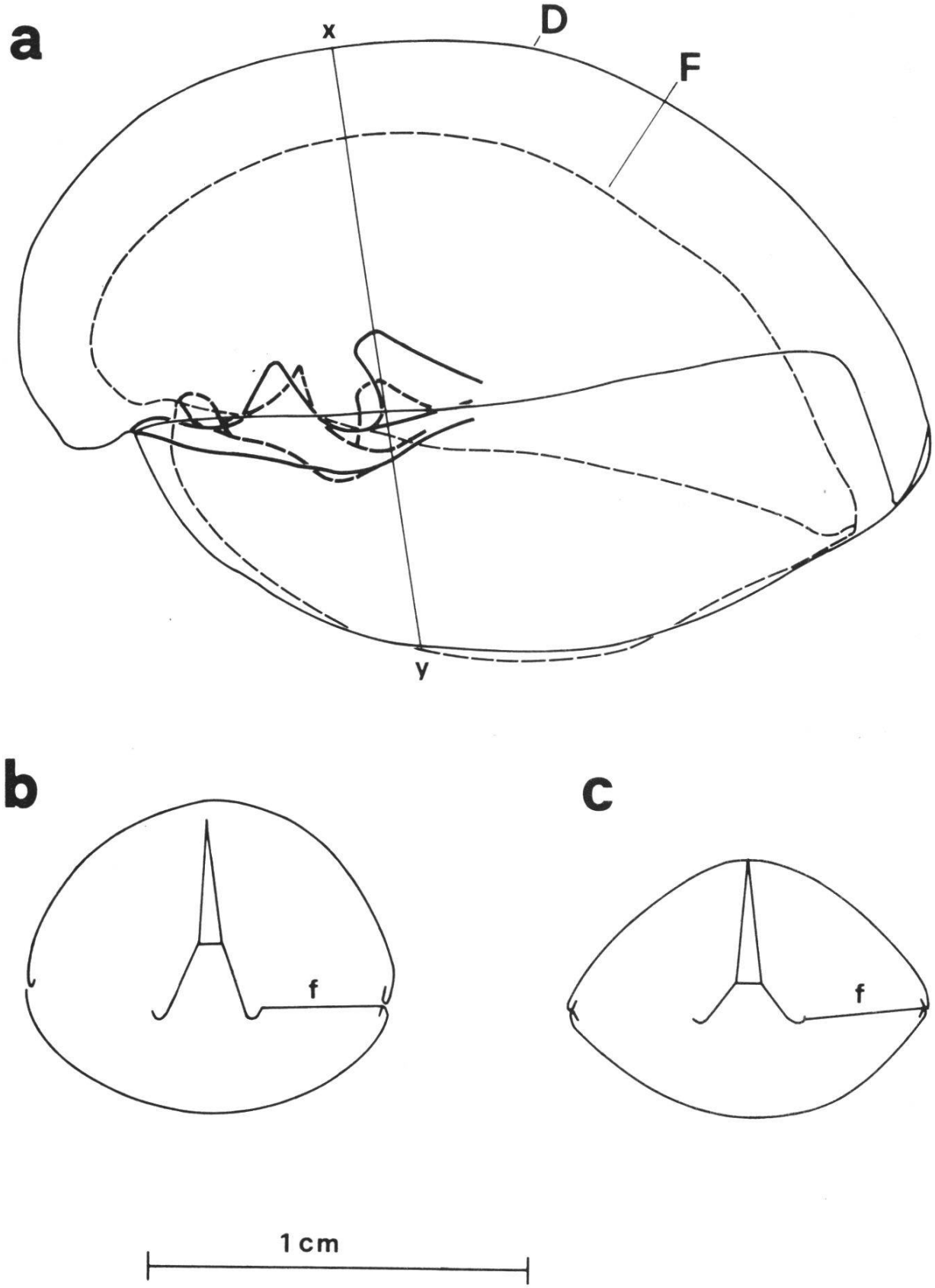


Abb. 18 : a) Seitenprojektionen der Formen F und D (beides *T. perovalis)* übereinander gezeichnet, so daß sich die Achsen x–y (siehe Abb. 17b) decken.

b) Querschnitt durch x–y der Form D und Rekonstruktion des Einatmungsraumes über dem Jugum.

c) Querschnitt durch x–y der Form F und Rekonstruktion des Einatmungsraumes über dem Jugum mit Hilfe des Abstandes f.

höchsten Punkt der Ventralschale, so daß der Einatmungsraum die zur Verfügung stehende Mantelhöhle bei geschlossener Schale auch hier maximal ausnützt.

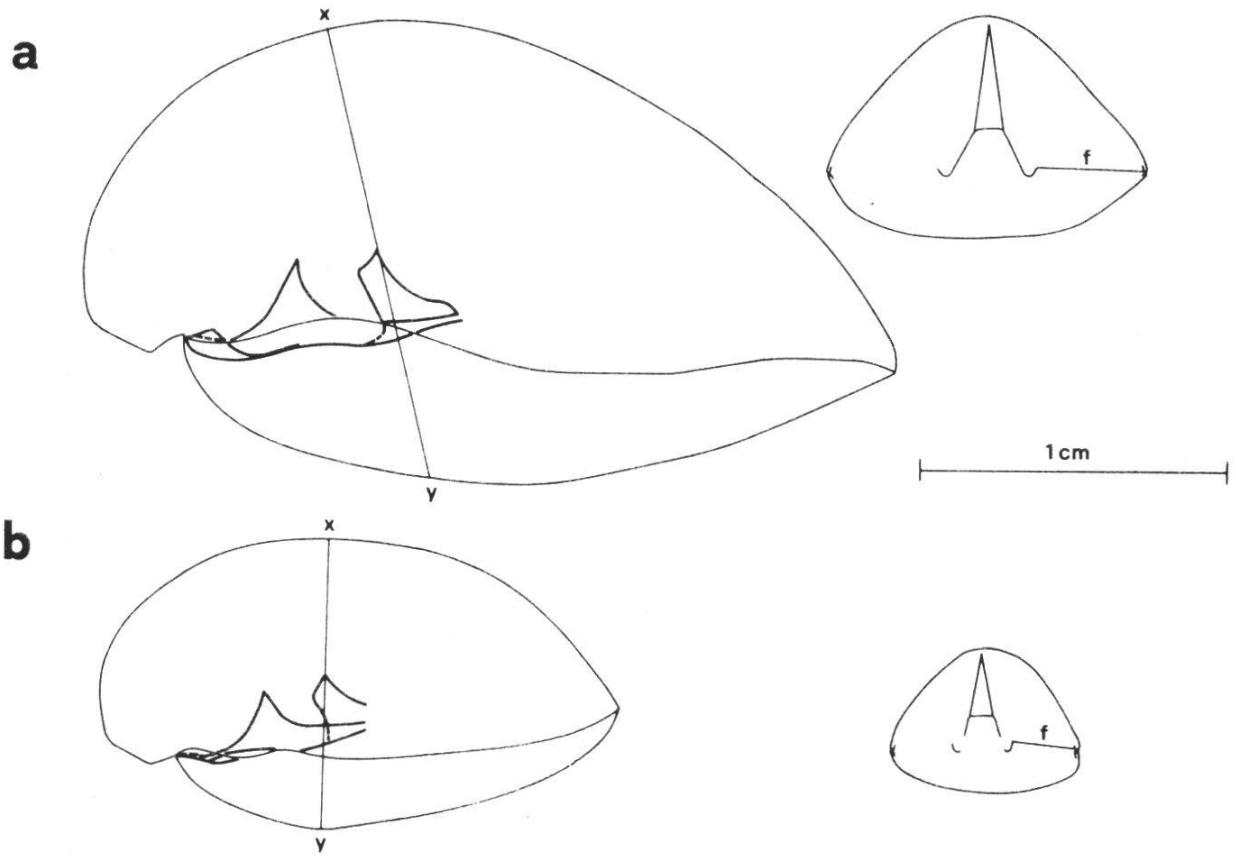


Abb. 19 : a) Seitenprojektion und Querschnitt durch x–y mit rekonstruiertem Einatmungsraum über dem Jugum einer Adultform von *H. mayeri.*
b) Seitenprojektion und Querschnitt durch x–y mit rekonstruiertem Einatmungsraum über dem Jugum einer kleinen Form von *H. mayeri.*

3. Bei den beiden bis jetzt untersuchten Arten handelt es sich um Formen, die in sehr ähnlichem, nicht optimalem Milieu gelebt haben (Näheres darüber in Kapitel 8). Es soll nun noch der Einatmungsraum einer Art rekonstruiert werden, die Eigenschaften zeigt, die auf beste Lebensbedingungen hinweisen. Dies trifft für *T. omalogastyr* zu, deren Vertreter durch ihre extreme Größe, ihren runden Gehäuseumriß, ihre gerade Frontalkommissur und ihr kräftiges Stielloch auffallen (siehe Abb. 32).

Zur Untersuchung werden die juvenile Form H und die adulte Form K (Abb. 20) herbeigezogen. In den Seitenprojektionen werden die Schliffrichtungen x-y eingezeichnet und daneben die Schliffe mit den Einatmungsräumen über dem Jugum rekonstruiert. Die Filamente ragen über die Ventral-

klappe hinaus, d.h. bei geschlossener Schale sind die Filamente gestaucht. Der Einatmungsraum kann somit nicht einwandfrei vom umliegenden Ausatmungsraum getrennt sein, er ist also in geschlossenem Zustand funktionsunfähig.

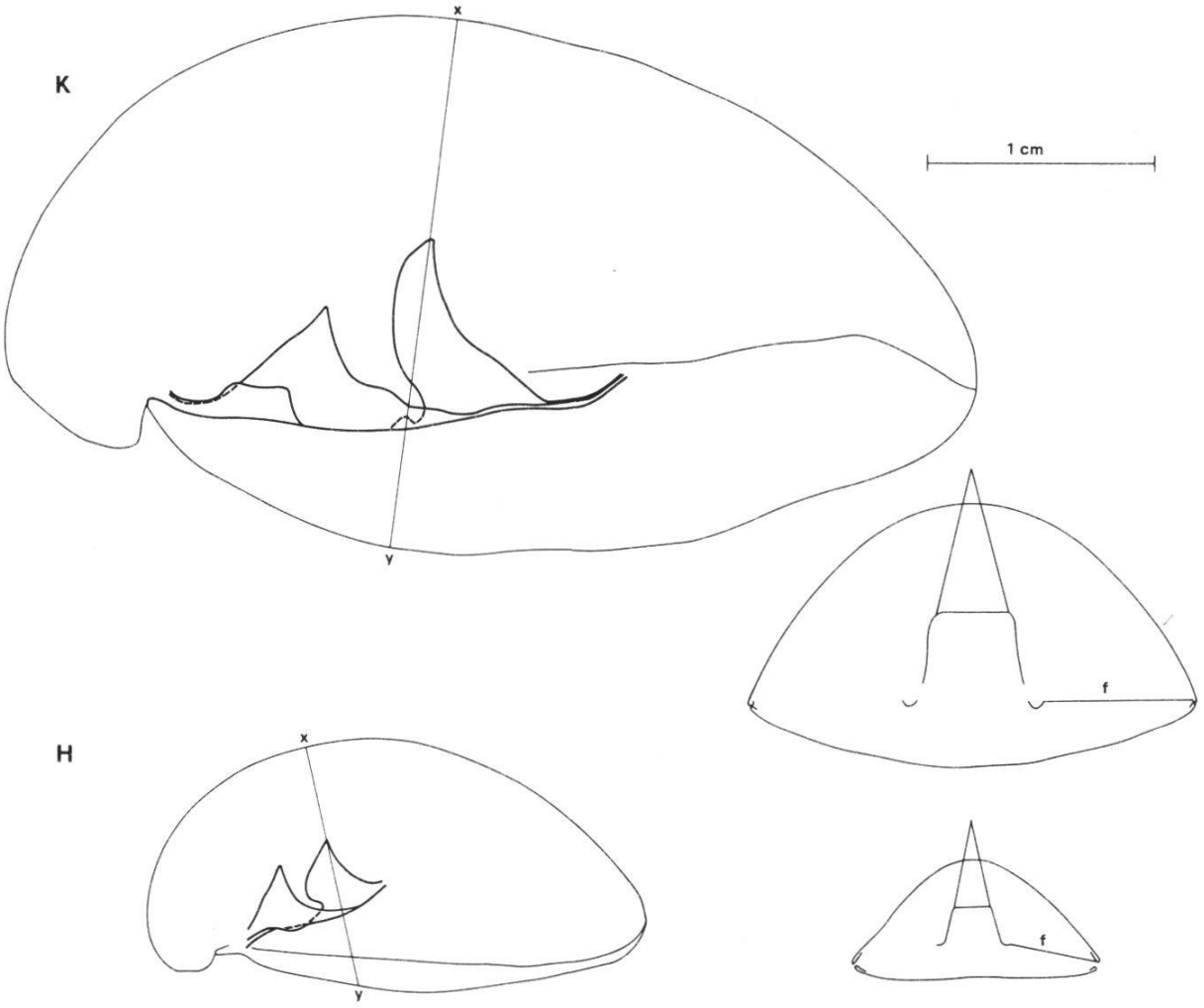


Abb. 20 : Seitenprojektion und Querschnitt durch x–y der Adultform (K) und Jungform (H) mit rekonstruiertem Einatmungsraum über dem Jugum von *T. omalogastyr.*

Daraus kann gefolgert werden, daß verschiedene Arten, die nicht in optimalen Bedingungen leben, und zwar sowohl verschiedene ontogenetische Stadien sowie gleich lange Formen mit unterschiedlicher Außenmorphologie, in geschlossenem Zustand ihren Mantelraum über dem Jugum optimal in Ein- und Ausatmungsraum unterteilen. Bei einer andern Art dagegen, der optimale Lebensbedingungen zur Verfügung standen, sind die Filamente über dem Jugum so lang, daß sie nur in geöffnetem Zustand einen funktionstüchtigen Einatmungsraum bilden können.

Aus diesen Beobachtungen lassen sich funktionsmorphologische Schlüsse ziehen, die recht plausibel scheinen. Die Formen, die unter schlechteren

Bedingungen leben (d.h. unter zeitweise starker Sedimentation oder anderen Wassertrübungen sowie zu starken Wasserströmungen), müssen ihre Schalen häufig weitgehend oder vollständig geschlossen halten. Sie können, da ihre Filamente auch in geschlossenem Zustand funktionstüchtige Ein- und Ausatmungsräume abgrenzen, entweder von Reserven (Sauerstoff und Nahrung) zehren oder durch eine ganz kleine Öffnungsspalte die nötigen Stoffe herbeistrudeln, große Partikel aber fernhalten. Formen dagegen, die in optimalen Bedingungen leben, können ihre Schale jederzeit ungehindert offen halten. Sie schließen sich nur bei einer von Außenfaktoren unabhängigen Ruhephase. Ihre langen Filamente bilden nur in offenem Zustand Ein- und Ausatmungsräume, die aber dadurch viel voluminöser sind. Dies hat eine Effizienzsteigerung des Nahrungs- und Sauerstofferwerbs zur Folge, die bei großen Formen erforderlich ist.

7. Bisherige Untersuchungsmethoden und Brachiopodensystematik

ALMERAS (1970, Seite 95) schreibt: "Croire que la variabilité des caractères internes est en général plus faible que celle des caractères externes, comme cela s'écrit encore de nos jours, est une idée fausse, malheureusement trop répandue, dû au fait que le nombre de spécimens sectionnés par espèce est le plus souvent très limité".

Diese Aussage beruht, wie wir gesehen haben, auf ungeeigneten Untersuchungsmethoden, die zu Fehlschlüssen führen mußten. Eine große Variabilität wird auch vorgetäuscht durch die Abhängigkeit der Innen- von den Außenstrukturen, die nicht aus den einzelnen Schliffbildern zu lesen ist. Erst wenn man die Formen aus den Schliffserien exakt rekonstruiert und miteinander vergleicht, erkennt man, daß die Brachidien der untersuchten Terebratuliden, abgesehen von dem von der Form der Dorsalklappe abhängigen Verlauf der Brachidiumbasis und der durch die Ventralschalenwölbung oder durch Milieueinflüsse bedingten unterschiedlichen Jugumhöhe, sehr ähnlich sind. Dies gilt auch für Individuen, die sich außenmorphologisch so stark unterscheiden, daß sie verschiedenen Gattungen zugeordnet wurden (G und H).

Wir haben im Kapitel 3 gesehen, daß die Form, die Höhe, der Verlauf (z.B. Steigung in Bezug zur medianen Symmetrieebene) und die Länge aller innenmorphologischer Merkmale je nach Schliffrichtung stark variieren. Im Kapitel 4 wurde gezeigt, daß eine für alle Formen einheitliche Schliffrichtung unmöglich ist. Die auf den bisherigen Untersuchungsmethoden basierende Brachiopodensystematik sollte einer kritischen Nachprüfung unterzogen werden. Man muß sich fragen, wie weit es möglich bleibt, die heute aufgestellten Taxa weiter zu

verwenden. Dazu sollen einige willkürlich ausgewählte Beispiele aus der Literatur etwas näher beleuchtet werden:

7.1. Unterteilung der Terebratuliden in Unterfamilien

MUIR-WOOD (1965) verwendet im Treatise (p. H773–H800) die Schalengröße, die Wölbung der Dorsalklappe, die Skulptur der Schale, die Morphologie des Stirnrandes, die Ausbildung des Wirbels und des Foramens, die Form des Schloßfortsatzes, die Schloßplatten, die Form und Größe der Schloßzähne, die Tiefe der Zahngrube sowie die Form und Länge des Brachidiums, um die Familie der Terebratulidae (GRAY, 1840) in sechs Unterfamilien zu unterteilen. Die Außenmerkmale sind sicher nützliche Kriterien, es bleibt aber genau abzuklären, wie weit die äußere Form vom Milieu abhängig ist (siehe nächstes Kapitel). Die Bewertung der Innenstrukturen ist sehr problematisch, da diese auf unterschiedlicher Schliffrichtung beruhen können.

7.2. Regional und stratigraphisch begrenzte Untersuchungen an Terebratuliden

Viele Paläontologen beschränken sich auf ein stratigraphisch und regional eng begrenztes Untersuchungsgebiet, wobei manche Bearbeiter daran interessiert zu sein scheinen, möglichst neue Formen zu finden und zu beschreiben. Jeder stellt dabei eine eigene Hierarchie von Gattungs- und Artmerkmalen auf, die meist gar nicht näher erläutert wird und deshalb oft recht subjektiv erscheint.

So beschreiben DIENI, MIDDLEMISS und OWEN (1973) in der Unterkreide vom östlichen Zentralsardinien dreizehn Arten, wobei fünf als endemische Formen angegeben werden. Dabei wird anscheinend bei der Klassifikation mehr Gewicht auf außenmorphologische Kriterien gelegt als auf Innenstrukturen. Eventuelle Milieueinflüsse werden aber überhaupt nicht diskutiert. Von jeder Art ist eine Schliffserie abgebildet und beschrieben. Da aber die genaue Schliffrichtung nicht gegeben ist sowie Angaben über immer auftretende individuelle Variationen fehlen, ist es nicht möglich, wirkliche morphologische Unterschiede und Fehlinterpretationen auseinander zu halten.

ALMERAS (1970) dagegen macht genaue Angaben über die hierarchische Ordnung seiner Gattungs- und Artmerkmale. Seine Gattungsmerkmale sind: die Morphogenie der Schale, die morphogenetische und ontogenetische Entwicklung der Frontalkommissur, Eigenschaften des Wirbels, des Foramens und des Symphytiums, die Form des Schloßfortsatzes und seine Formenentwicklung in den Schliffserien, die Form der Schloßplatten und ihre Entwicklung in den Schliffserien, manchmal die Länge der Schloßplatten, die Form der Schloßzähne im Schliffbild, die Artikulationslänge, das Vorkommen oder Fehlen eines Euseptoidiums, der Vergleich zwischen der relativen Höhe des Cruralfortsatzes und des Jugums, die Länge der Ausläufer des Brachidiums, die Länge des Brachidiums.

Um verschiedene Gattungen aufzustellen, verwendet er alle aufgeführten außenmorphologischen Kriterien und zusätzlich noch drei oder vier innenmorphologische Merkmale. Von seinen innenmorphologischen Kriterien werden alle außer dem Vorhandensein oder Fehlen eines Euseptoidiums von den Schliffrichtungen beeinflußt. Das Euseptoidium, das unabhängig von der Schliffrichtung erkennbar ist, ist im allgemeinen ein sehr schlechtes Kriterium, da es innerhalb der gleichen Art mehr oder weniger deutlich auftreten kann und eher Auskunft über Alter oder Milieu gibt.

Seine Artmerkmale sind: die Größe der Schale, der Umriß der Schale, verschiedene Beziehungen zwischen außenmorphologischen Merkmalen, die Ausbildung der Lateralkommissur, die Form der Muskeleindrücke, die Länge des "Collier pédonculaire", die Länge und die Dicke der Deltidialplatten, das Vorkommen oder das Fehlen einer Umbonalhöhle, die Länge der Schloßplatten, die Länge der Schloßzähne, die relative Höhe des Cruralfortsatzes, die relative Höhe des Jugums, die Länge der Brachidiumfortsätze, die Länge und die Form des Brachidiums.

Die Zuordnung einer Form zu einer bestimmten Art beruht auf mindestens zwei Gattungs- und auf mindestens sechs Artmerkmalen. Streicht man aber alle innenmorphologischen Merkmale, die durch die jetzigen Resultate ihren Wert verloren haben, so bleiben nicht mehr genügend Merkmale, um im Sinne von ALMERAS Arten aufzustellen. Es bleibt abzuwarten, wieviele von seinen 25 Gattungen (davon 13 neu) und 107 Arten (davon 42 neu) einer Überprüfung standhalten werden.

7.3. Entstehung einzelner neuer Arten

Jährlich erscheinen unzählige kleinere Publikationen, in denen eine einzelne Form aus den Terebratuliden herausgegriffen, neu beschrieben und zu einer neuen Art erklärt wird. Dabei handelt es sich bei den Artkriterien meist um Innenstrukturen, die nur nach Serienschliffbildern beurteilt werden. Ich will aus all diesen Artikeln willkürlich einen auswählen. GASPARD (1974) beschreibt eine neue Terebratulidenart *(Praelongithyris rogeri)* aus dem Albien der Ardennen. Diese Form wird der Gattung *Praelongithyris* MIDD. zugeteilt: "L'appartenance de cette espèce au genre *Praelongithyris* MIDD. semble justifiée d'après l'examen des caractères internes (forme de la charnière et du brachidium)". Schaut man aber bei MIDDLEMISS (1959) nach, wie er seine Gattung *Praelongithyris* definiert, so findet man: "For the time being these species are thought to be sufficiently distinct in external characters, especially of the general shell shape and of the beak and foramen, to justify inclusion in a separate genus".

Es werden also zur Beschreibung der gleichen Gattung einmal außenmorphologische und dann wieder innenmorphologische Kriterien herbeigezogen, wobei

die letzteren zusätzlich noch vollständig unbrauchbar sind, da wieder nur eine spärliche Schliffserie ohne Schliffrichtung gegeben wird und auch bei den Abbildungen der Außenmorphologie eine Seitenansicht (Verlauf der Lateralkommissur) fehlt.

7.4. Homöomorphie

Von Homöomorphie spricht man z.B., wenn sich zwei Formen außenmorphologisch so ähnlich sehen, daß sie der gleichen Art zuzuordnen wären. Ein detaillierteres Studium der Innenstrukturen aber zeigt, daß es sich um zwei Arten handelt. Äußere Homöomorphie kann durch gleiche ökologische Faktoren bedingt oder zufällig entstanden sein.

In letzter Zeit wurden viele homöomorphe Formen beschrieben, die nur auf Grund der Schliffbilder von Innenstrukturen zu verschiedenen Gattungen oder Arten gestellt worden sind. Es bleibt abzuklären, in wie vielen Fällen es sich nur um verschiedene Wachstumsformen der gleichen Gattung oder Art handelt, die wegen der Orientierung nach der Kommissur unterschiedliche Schliffbilder ergeben haben. Ein Beispiel möge das zeigen: ALMERAS schreibt, daß seine *Stiphrothyriis champfromierensis* nov. sp. außenmorphologisch mit der Art *Watonithyris nunneyensis* (BUCKM.) übereinstimmen könnte. Er stellte aber sehr große Unterschiede beim Vergleich der Innenstrukturen fest (ALMERAS, 1970, pl. 55, für *St. champfromierensis,* und MUIR-WOOD, 1936, fig. 27, für *W. nunneyensis*). Berücksichtigt man aber die verschiedenen Fehlerquellen, die bei der Interpretation von Schnittbildern auftreten können, so ergeben sich keine zwingenden Gründe, die beiden beschriebenen Formen verschiedenen Gattungen zuzuordnen.

7.5. Paläogeographische Untersuchungen

In vielen neueren Publikationen wird versucht, mit Hilfe von Brachiopodenarealen plattentektonisch bedingte Verschiebungen von Kontinenten (z.B. Zeitpunkte der Öffnung und Dimensionen von Ozeanen) zu bestätigen. Dabei wird die bestehende Brachiopodensystematik als sichere Basis für diese Untersuchungen genommen.

Ein Beispiel soll die Problematik dieser z.T. sehr spekulativen Publikationen zeigen. AGER & WALLEY (1977) versuchen mit Hilfe von Brachiopoden den Zeitpunkt der Nordatlantik-Öffnung zu bestimmen. So wird z.B. das Auftreten von Gattungen costater Terebratuliden in Marokko und Portugal *(Hesperithyris)* und in England *(Plectothyris fimbria* (SOW.) und *Plectoidothyris plicata* (BUCKM.) mit zu bestimmten Zeiten bestehenden Wasserwegen korreliert. Anhand von Serienschliffen wird auf eine enge Beziehung zwischen den betreffenden costaten Formen geschlossen. Vergleicht man aber die Schliffserien (Abb. 2,

3, 4) miteinander, so kann man keine besonderen Beziehungen erkennen. Abgesehen davon, daß die Vergleichsschliffe sich nicht entsprechen und zum Teil nicht senkrecht zur Symmetrieebene geschliffen wurden (was die Umrisse der Schliffbilder stark verändert), sind keine besonderen Kennzeichen zwischen den verschiedenen Gattungen und Arten zu erkennen, die sie von andern terebratuliden Formen unterscheiden würden. Dies gilt vor allem, wenn man berücksichtigt, wie gering die Variationsbreite der Innenstrukturen bei einer Terebratuliden-Gattung sein kann. Es gibt deshalb viele gemeinsame innenmorphologische Merkmale, die in ganz unabhängigen Gattungen auftreten. Das mag der Grund sein, daß von AGER & WALLEY nur Abbildungen gegeben werden und auf nähere Erläuterung verzichtet wird. Eine solche Beweisführung läßt sich für jede gewünschte Brachiopodenmigration durchführen. Auch daß es sich bei all diesen Arten um costate Formen handelt ist ohne Aussagekraft, da gleichzeitig außenmorphologisch homöomorphe terebratulide Formen gefunden werden. Die Wahrscheinlichkeit ist deshalb groß, daß sich auch innerhalb der Terebratuliden dieser Formtyp mehrmals parallel entwickeln konnte.

8. Einfluß der Palökologie auf die Artbildung

8.1. Artabgrenzung bei mesozoischen Terebratuliden

Die Ansicht von ALMERAS (1970, S. 627): "Il ne faut jamais oublier que les recherches de paléoécologie ou de paléogéographie, fort intéressantes en elles-mêmes, ne peuvent être entreprises sans l'existence préalable d'une systématique valable", kann in unserem Fall nicht vertreten werden, denn bei einer guten Terebratuliden-Systematik müssen unbedingt ökologische Einflüsse berücksichtigt werden. In der Paläontologie wird eine Art phaenetisch definiert (Morphospeziesbegriff), und zwar als die Gesamtheit all der Individuen, die in allen wesentlichen Merkmalen untereinander und mit ihren Nachkommen übereinstimmen. Die Übereinstimmungen in diesen Merkmalen können durch übereinstimmende Selektionsbedingungen aller Angehörigen der Art bedingt sein. In der Paläontologie kann daher eine Art eine ökologische Einheit darstellen.

Es soll nun am Beispiel von drei verschiedenen Arten aus den Humphriesi-Schichten *(Terebratula perovalis, Heimia mayeri* und *Terebratula omalogastyr)* versucht werden zu beurteilen, ob und in welchem Maße die artspezifischen Eigenheiten durch ökologische Einflüsse bedingt sein könnten. Dafür müssen folgende Punkte vorausgesetzt werden:

1. Die Formen müssen gemeinsame Merkmale aufweisen, die eine nahe Verwandtschaft wahrscheinlich machen.

2. Die Untersuchungsmethoden müssen so gewählt sein, daß die Formen objektiv miteinander verglichen werden können.

3. Die Formen müssen in verschiedenen Biotopen gelebt haben (Kapitel 8.2.1).

4. Bei den zu untersuchenden Populationen muß es sich um autochthone Thaphozönosen handeln, d.h. ein Transport vor der Einbettung muß ausgeschlossen werden können (Kapitel 8.2.2).

Daß es sich bei den drei untersuchten Arten um nahe verwandte Formen handelt, haben wir schon in den vorausgehenden Kapiteln eingehend besprochen (Beziehung zwischen Dorsalklappe und Brachidium sowie zwischen Jugum und Ventralklappe, Übereinstimmungen in der Form des Brachidiums). Auch die Untersuchungsmethode scheint zuverlässig zu sein, so daß die Formen objektiv miteinander verglichen werden können (anhand von Rekonstruktionen und in jeder Richtung rekonstruierbaren Schliffrichtungen). Bei *T. perovalis* und *H. mayeri* handelt es sich um allochrone Arten. Sie stammen aus unterschiedlichen Biotopen und haben verschiedenes stratigraphisches Alter. Bei *T. perovalis* und *T. omalogastyr* handelt es sich um synchrone Arten, die aus gleichalten Schichten stammen.

8.2. Allochrone Arten

Häufig reichen die Ammoniten für einen zuverlässigen Profilvergleich und für die Bestimmung der Zone und Subzone nicht aus. Die Ammoniten können fehlen, oder wenn vorhanden, läßt der momentane Bearbeitungsstand oftmals keine einwandfreie Bestimmung zu. Um zusätzliche stratigraphische Daten zu erhalten, sollten möglichst viele Fossilgruppen, so auch die Brachiopoden, auf ihren Leitwert untersucht werden.

Eine solche Untersuchung soll hier an einem Beispiel gezeigt werden. Da am Geologischen Institut der Universität Basel eine sedimentologische Arbeit (Dissertation Ch. LUSSER) über das Bajocien des Schweizer Jura im Gange ist, verzichte ich auf detaillierte sedimentologische Untersuchungen und beschränke mich auf ein Übersichtprofil, das ich in einer Steingrube östlich von Zunzgen (Sissach, BL) aufgenommen habe (Abb. 21), wobei die genauen biostratigraphischen Grenzen der Humphriesianumzone nicht festgelegt werden konnten. Bei der Grenzziehung halte ich mich an die Arbeit von SCHMASSMANN (1945), wonach die Humphriesi-Schichten mit dem Einsetzen von eisenoolithischen Kalken beginnen und mit dem Ausklingen der reichen Fauna (in der *"Stephanoceras humphriesianum"* und *"Teloceras blagdeni"* nebeneinander vorkommen) enden.

In diesem Profil soll hauptsächlich auf die beiden Niveaux 52 und 44/45 näher eingegangen werden. Beide Niveaux weisen sich durch eine außerordent-

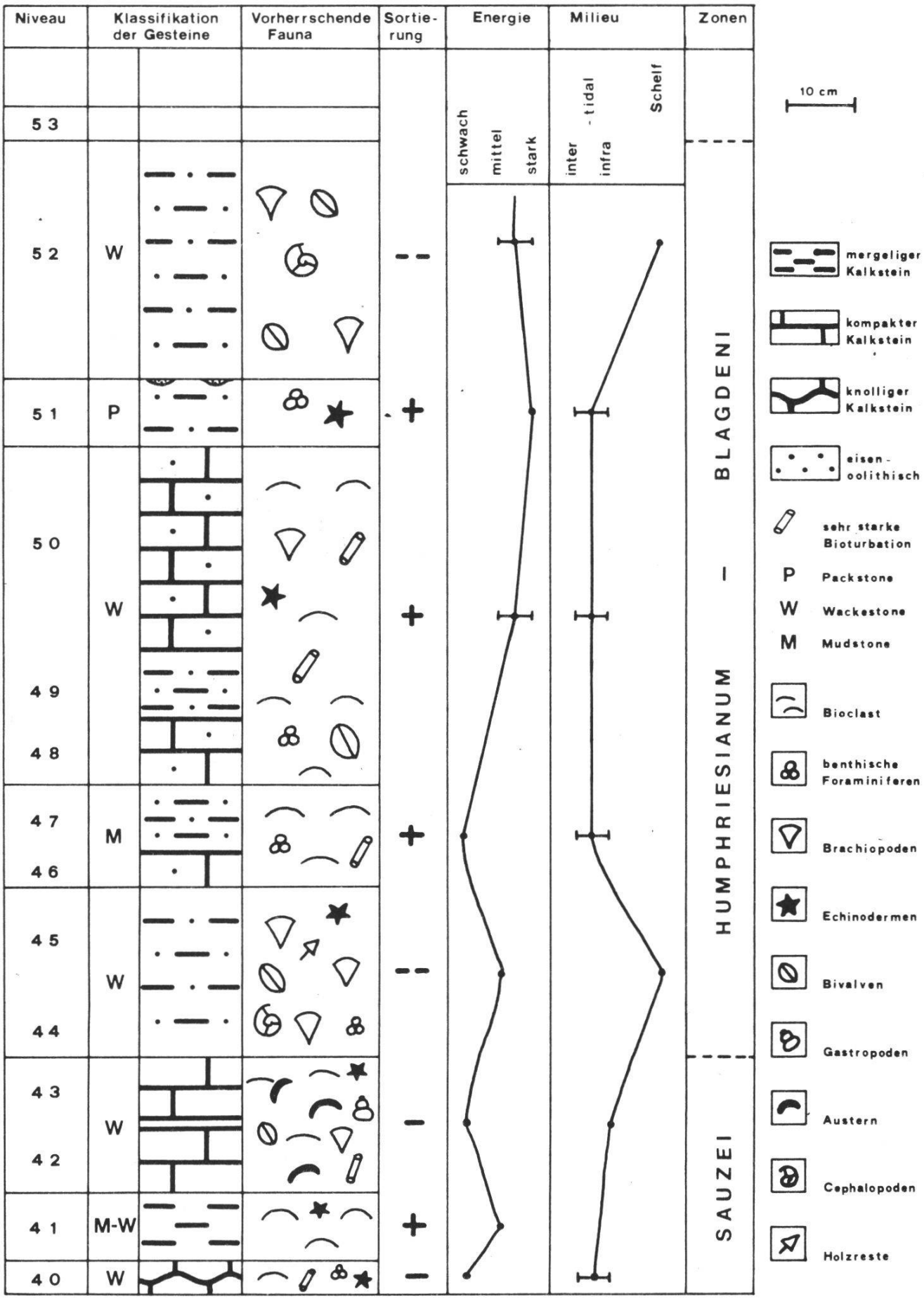


Abb. 21 : Übersichtsprofil der Humphriesianum-Blagdeni-Schichten in der Steingrube östlich von Zunzgen, BL.

lich reiche Brachiopodenfauna aus. Bei den Brachiopoden aus Schicht 44/45 handelt es sich vorwiegend um *Heimia mayeri* CHOFFAT und bei den Brachiopoden aus 52 um Vertreter von *Terebratula perovalis* SOW. Aus dem Profil ist zu sehen, daß es sich auf den ersten Blick bei den beiden Niveaux um ganz ähnliche Sedimente und Begleitfaunen handelt. Durch ein detaillierteres Studium verschiedener Faktoren soll nun untersucht werden, ob dennoch geringe fazielle Unterschiede innerhalb dieser kleinen Sedimentationzyklen festgestellt werden können und ob eventuell vorhandene Fazies-Unterschiede aus der Morphologie der beiden Brachiopodenarten abzulesen sind.

8.2.1. Nachweis von zwei unterschiedlichen Biotopen

Es wird versucht, mit Beobachtungen der Begleitfauna, von Bohrspuren, Sedimentbeschaffenheit und der paläogeographischen Entwicklung der beiden Niveaux Milieuunterschiede herauszuarbeiten. Die einzelnen Schlüsse, die aus den Beobachtungen gezogen werden, sind z.T. recht hypothetisch. Sie werden jedoch durch zahlreiche Indizien wahrscheinlich gemacht (Zusammenstellung siehe Tab. 3). Eventuelle Unterschiede können jedoch nur klein sein. Beide Biotope lagen unter der Wellenbasis, da sonst die gute Erhaltung der Fauna nicht zu erklären wäre.

8.2.1.1. Begleitfauna

A. Brachiopoden

SOUTOUL (1971) kommt bei der Untersuchung der Lebensweise verschiedener Brachiopoden zum Schluß, daß Vertreter der Zeilleridae in relativ tiefem und sauerstoffarmem Milieu auftreten. Terebratuliden leben weiter oben in sauerstoffreicherem Milieu und in der Umgebung von Riffen; sie können mit einigen Zeilleriden vergesellschaftet sein, aber das Verhältnis ist zugunsten der Terebratuliden verschoben. Im sublitoralen Milieu findet man Terebratuliden ebenfalls um kleine verstreute Riffe, aber sie passen sich schlecht dem stark bewegten und z.T. brackischen Milieu an. Man findet gar keine Zeilleriden, dafür zahlreiche Rhynchonelliden. Diese scheinen im seichtesten oder flachsten Teil der kontinentalen Plattform zu leben. In Schicht 52 sind mit *T. perovalis* hauptsächlich einige Rhynchonellen vergesellschaftet; Vertreter der Zeilleriden sind sehr selten, während in Schicht 44/45 überhaupt keine Rhynchonellen vorkommen, dafür einige Zeilleriden. Das könnte so gedeutet werden, daß Schicht 44/45 in einem etwas tieferen Wasser abgelagert wurde als Schicht 52, daß aber beide Schichten unterhalb des Infratidalbereichs lagen.

B. Muscheln

– Zahlenverhältnis Brachiopoden: Muscheln
In vielen feinkörnigen paläozoischen Sedimenten treten viele Brachiopoden und wenige Bivalven auf. Nach STEELE – PETROVIC (1975) scheint hier ein Zusammenhang zwischen großer Toleranz von Brachiopoden und relativer Intoleranz von Bivalven gegenüber stark turbulentem Wasser zu bestehen. Der Lophophor der Brachiopoden hat eine offene Filamentstruktur, und viel suspendiertes Material des Futterstroms, das nicht aufgenommen werden kann, passiert ungehindert die Filamente. Dagegen haben die Kiemenblätter von Bivalven eine geschlossene netzartige Struktur und halten alle Partikel des Futterstroms von einer bestimmten Größe an zurück. Diese Kiemenblätter sind deshalb gegenüber Verstopfungen durch turbulentes Wasser empfindlicher als der Lophophor der Brachiopoden.
Das Zahlenverhältnis zwischen Brachiopoden und Muscheln in der Schicht 44/45 beträgt 5 : 4, dasjenige der Schicht 52 9 : 2. In Schicht 52 treten also bedeutend mehr Brachiopoden als Muscheln auf, was für eine stärkere Wasserströmung als in Schicht 44/45 sprechen würde.

– Vielfalt der Gattungen (Morphologische Typen)
Da die Außenmorphologie der Bivalven stark von äußeren Einflüssen geprägt wird, kann mit Hilfe funktionsmorphologischer Studien an der Schale und den Weichteilen, sofern sich diese auf der Schale abzeichnen, auf den Biotop geschlossen werden.

In Tab. 1 und 2 sind die in Schicht 44/45 und 52 vorkommenden Muschelgattungen zusammengestellt. Auffällig ist die viel größere Gattungsanzahl in Schicht 44/45 (Tab. 1). Dies kann mit einer für Muscheln ungünstigen Wasserturbulenz in Schicht 52 (siehe letzter Abschnitt) zusammenhängen. Es wäre aber auch möglich, daß hierbei die Bodenbeschaffenheit eine bedeutende Rolle spielt oder die Wassertiefe: STEVENS (1971) konnte an Beispielen aus dem Pennsylvanian und der Jetztzeit zeigen, daß zwischen 5–20 m Wassertiefe an verschiedenen Orten mit zunehmender Tiefe die Formenvielfalt zunahm.

Hier soll weniger auf die Gattungsanzahl als auf die Vielfalt der Schalenmorphologie (Symmetrie, Schalendicke, Ornamentik der Gattungen) eingegangen werden, um zusätzliche Hinweise auf Wasserbewegung und Wassertiefe zu erhalten. Es werden deshalb auch vorwiegend die Epibionten miteinander verglichen, die diesen äußeren Faktoren direkt ausgesetzt waren.

Man weiß durch Untersuchungen an rezenten Objekten, daß Formen mit ausgeprägter Stromlinienform (starke Asymmetrie zwischen Vorder- und Hinterhälfte) sowie mit dicker und glatter Schale meist das höchste und

Gattung	Endobenthos	Epibenthos	Form		Schalendicke		Ornament
			gleich-seitig	ungleich-seitig	dünn	dick	
Oxytoma	-	+	+	-	+	-	radiale Rippen
Limea	-	+	+	-	±		radiale Rippen
Pleuromya	+	-	-	+	-	+	konzentrische Berippung
Goniomya	+	-	-	+	+	-	divarikate Berippung
Pholadomya	+	-	-	+	-	+	± glatt
Pinna	+	-	+	-	+	-	glatt
Chlamys	-	+	+	-	+	-	radiale Rippen
Camptonectes	-	+	±		+	-	radiale Rippen
Trigonia	+	-	-	+	-	+	konzentrische Rippen
Thracia	+	-			+	-	

Tab. 1 : Muscheln aus der Schicht 44/45.

Gattung	Endobenthos	Epibenthos	Form		Schalendicke		Ornament
			gleich seitig	ungleich-seitig	dünn	dick	
Pleuromya	+	-	-	+	-	+	konzentrische Berippung
Modiolus	-	+	-	+	-	+	---
Ostrea	-	+	-	+	-	+	---
Trigonia	+	-	-	+	-	+	konzentrische Berippung

Tab. 2 : Muscheln aus der Schicht 52.

Indizien \ Eigenschaften des Biotops	Wassertiefe		Wasserströmung		Bodenhärte		Sedimentation		Algenbewuchs	
	44/45	52	44/45	52	44/45	52	44/45	52	44/45	52
ORGANISMEN										
1. Brachiopoden										
H.mayeri/T.perovalis :										
- Aussenmorphologie					<	<	>	>		
- Grösse	>	>	<	<			>	>		
- Verteilung im Raum					<	<			<	<
- Umlagerung vor der Einbettung			<	<			>	>		
Zeilleriden/Rhynchonelliden	>	>								
2. Muscheln										
- Verhältnis Brach. : Muscheln			<	<	<	<				
- Vielfalt der Gattungen	>	>	<	<	<	<				
- Endobionten/Epibionten					<	<				
3. Cephalopoden										
- Dorsetensien/ Stephanoceraten	>	>								
4. Echinodermen										
- Ophiuren				•	<	<				
- Echiniden					<	<				
SEDIMENT										
1. Ooide										
- Grösse	>	>					>	>		
- Erhaltungszustand			<	<						
2. Bioturbation					<	<				
3. Mikro-hardground-Folge in 44/45							>	>		
PALAEOGEOGRAPHISCHE ENTWICKLUNG	>	>								

Tab. 3 : Nachweis von zwei unterschiedlichen Biotopen.

exponierteste Habitat bewohnen. Formen, die höher als lang und relativ symmetrisch sind sowie dünne Schalen, die ausgeprägt skulpturiert sind, leben dagegen eher in Spalten oder in ruhigerem und tieferem Wasser.

Aus der Tab. 1 ist zu sehen, daß die epibenthischen Formen der Schicht 44/45 ausgeprägt gleichseitig sind *(Oxytoma, Limea, Chlamys)*. Dagegen sind sämtliche Formen aus Schicht 52 ungleichseitig (Tab. 2). Auch sind die Schalen aus Schicht 44/45 vorwiegend leicht zerbrechlich, und zwar auch Formen, die nicht eingegraben leben, wie z.B. die Gattungen *Oxytoma, Chlamys* und *Camptonectes*. Diese Formen sind auch alle stark berippt.

Oxytoma ist ungleichklappig (Anpassung an die epibenthische Lebensweise) und sehr dünnschalig mit ausgeprägter radialer Berippung. Die Palliallinie ist nicht durchgehend, da der Mantel durch zahlreiche längere Muskelfibrillen an der Schale befestigt war. Diese unterbrochene Mantelanheftung findet man häufig bei feinschaligen epibenthischen Bivalven; es wird dadurch über eine längere Distanz eine raschere Mantelkontraktion gewährleistet. Die feine Schale und die Berippung (großer Wasserwiderstand) der epibenthischen Formen spricht also für ein ruhiges Milieu, das meist im tieferen Wasser anzutreffen ist. Die nicht durchgehende Palliallinie, die eine raschere Mantelkontraktion ermöglicht, könnte eventuell bei momentanen Sedimentationsschüben oder bei der Annäherung von Feinden von Bedeutung sein.

Auch bei der Gattung *Limea* handelt es sich um Epibionten mit für bewegtes Wasser ungeeigneter radialer Berippung. Ihre Klappenvorder- und -hinterhälften sind mehr oder weniger symmetrisch, die Formen sind höher als lang, was wiederum für energiearmes Milieu spricht. Im Treatise werden sie als Formen beschrieben, die häufig in Spalten ohne Licht leben, dies könnte wiederum auf größere Wassertiefe hindeuten.

Bei den Epibionten aus Schicht 52 handelt es sich um die kräftigen Schalen von *Ostrea* und um die stromlinienförmige byssustragende Muschel *Modiolus*. Beide Formen sind durch ihre glatten Schalen und ihre Verankerung am Substrat für ein energiereiches Milieu geeignet. Dazu handelt es sich bei beiden um nicht streng stenohaline Formen, was ein Hinweis für Küstennähe oder höhere Wasserregionen sein könnte.

– Verhältnis Endobionten: Epibionten

Lebensgemeinschaften, in denen epibenthische und bohrende Bivalven dominieren, findet man normalerweise in relativ niedrigem Wasser, in dem hartes Substrat häufig anzutreffen ist. Dagegen findet man bohrende endobenthische Bivalven in allen Tiefen. Andere endobenthische Formen, die sich

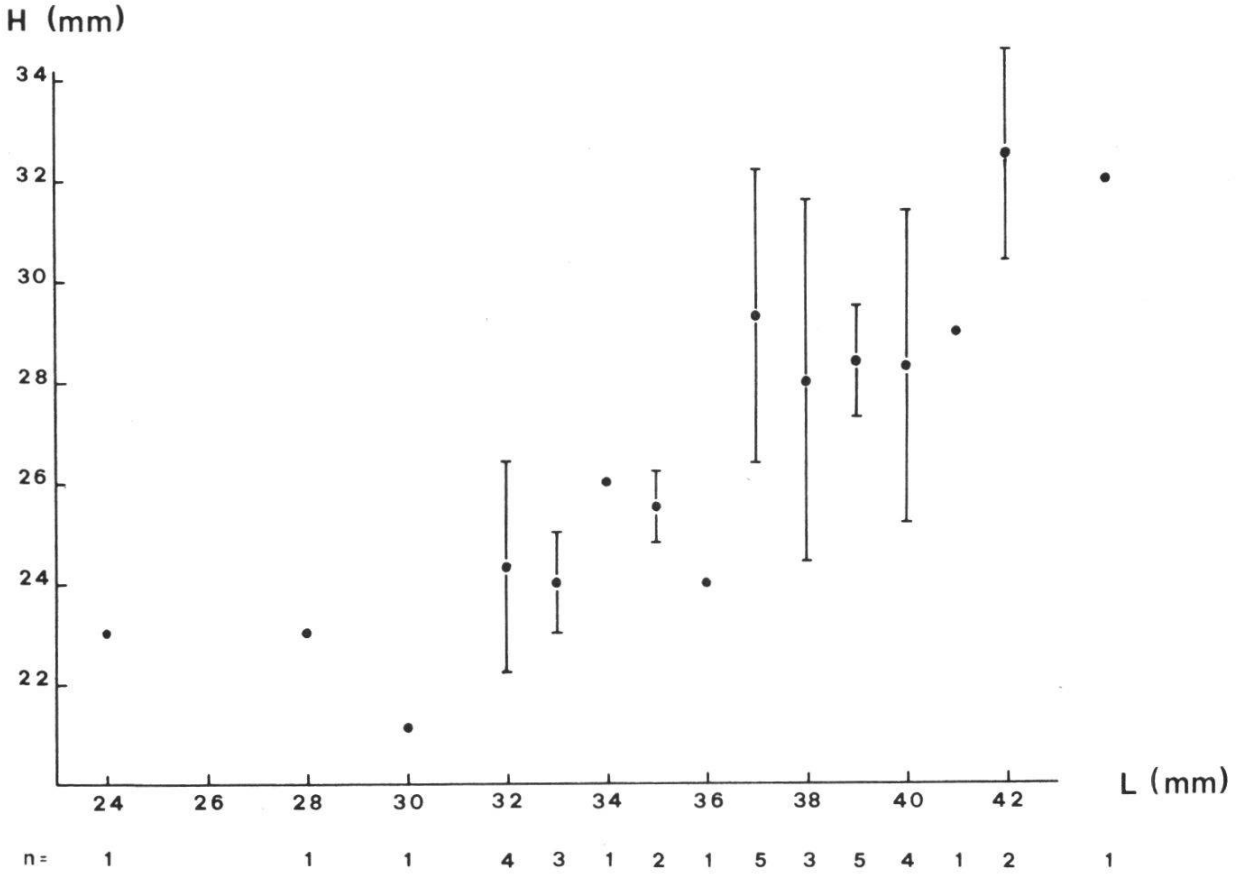


Abb. 22a : Abhängigkeit der Höhen (H) von den Längen (L) der Muschel *Pleuromya* aus Schicht 44/45.

meist durch eine reiche Artenvielfalt auszeichnen, findet man in weichem Substrat, das an geschützten Stellen oder größeren Wassertiefen anzutreffen ist.

Diese Beobachtungen sollen nun dazu dienen, aus dem Verhältnis von Endobionten: Epibionten der Schichten 44/45 und 52 Aussagen über relative Wassertiefe und vor allem Substratbeschaffenheit zu machen. Die charakteristischen Merkmale von grabenden Bivalven sind: glatte Form; Oberfläche schwach skulpturiert oder glatt (Verringerung des Reibungswiderstandes); eine besondere Anpassung an die Grabtätigkeit ist die divarikate Berippung (s.u.); dünne Schale; stark sinupalliate Formen; eventuell vorn und hinten klaffende Gehäuse (Fuß, Siphonen).

In Schicht 44/45 beträgt das Verhältnis Endobionten: Epibionten 6 : 4, wobei wir schon gesehen haben, daß die dünnschaligen Epibionten gut in ein tieferes Milieu mit weichem Substrat passen.

Bei den Endobionten handelt es sich erstens um klaffende Vertreter der Gattung *Pleuromya*. Diese oft bohrenden Formen sind nicht unbedingt an ein weiches Substrat gebunden, man findet sie deshalb auch im etwas härteren Substrat von Schicht 52. Allerdings sind dort ihre absoluten Höhen etwas

kleiner, wie aus Abb. 22 zu sehen ist (Durchmesser des Bohrlochs im härteren Substrat kleiner). Daneben findet man Vertreter der Gattung *Goniomya* mit einer divarikaten Berippung, einem Hilfsmittel beim Eingraben (STANLEY, 1970; SEILACHER, 1972). Dieses Skulpturmuster besteht aus schief zu den Anwachslinien verlaufenden Rippen (asymmetrisches Profil). Sie können der Verankerung im relativ weichen Sediment während der Rüttelbewegung der sich eingrabenden Muschel dienen.

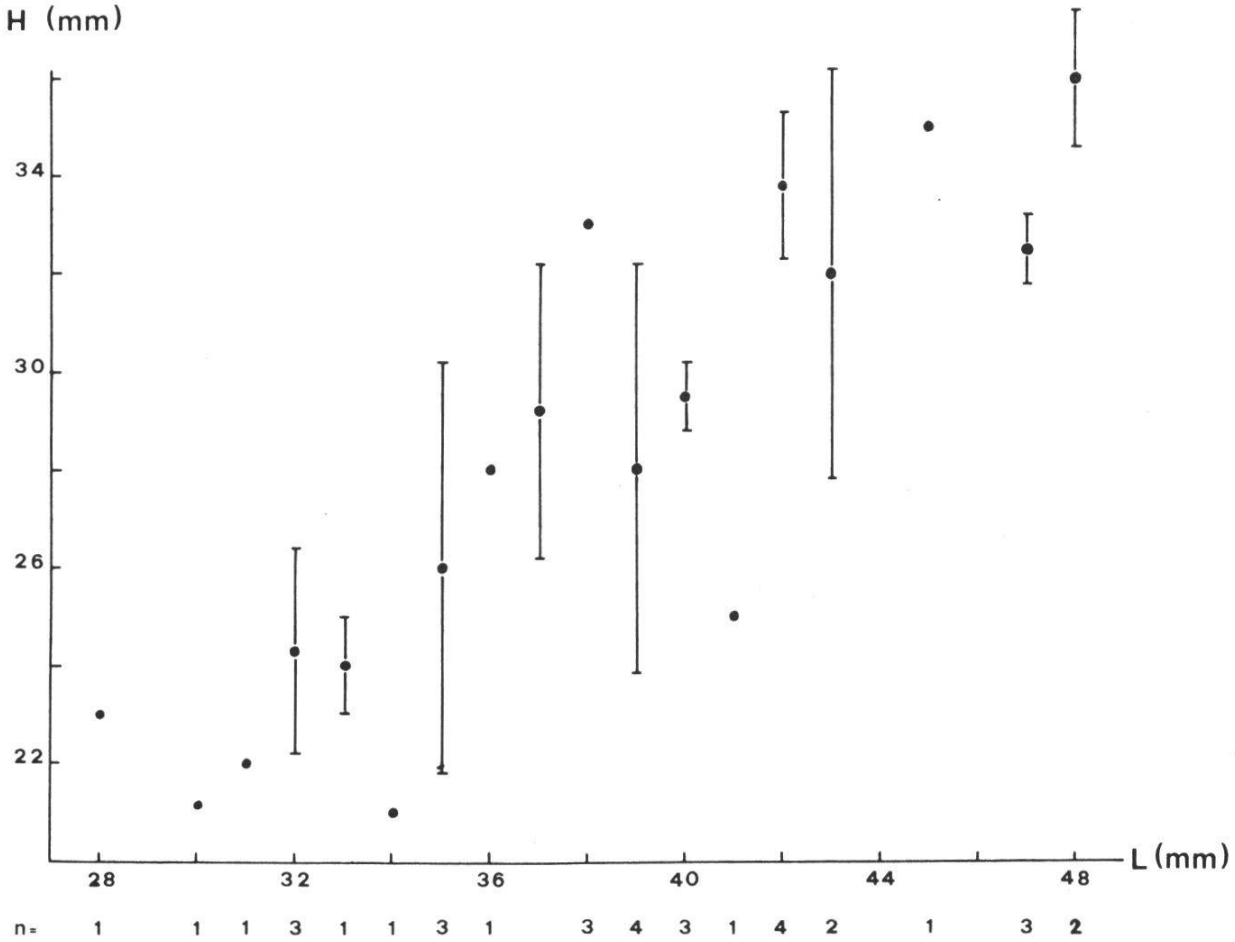


Abb. 22 b: Abhängigkeit der Höhen (H) von den Längen (L) der Muschel *Pleuromya* aus der Schicht 52.

Auch *Pholadomya* ist eine stark klaffende Form, die tief im Sediment lebte.

Pinna ist eine feinschalige Form, die mit ihrem zugespitzten Vorderende im weichen Sediment eingegraben war. Das breite Hinterende ist dem relativ ruhigen Wasser ausgesetzt.

Trigonia ist wiederum eine Form, die auch in Schicht 52 auftritt. Da sie integripalliat und byssuslos ist, handelt es sich nicht um einen typischen Endobionten. Man stellt sich vor, daß *Trigonia* halb eingegraben auf dem Substrat lag.

In Dünnschliffen aus Schicht 44/45 (Abb. 23) findet man häufig Muschelbruchstücke mit langen Stacheln. Das Leben dieser zierlichen Formen ist nur im weichen Sediment denkbar.

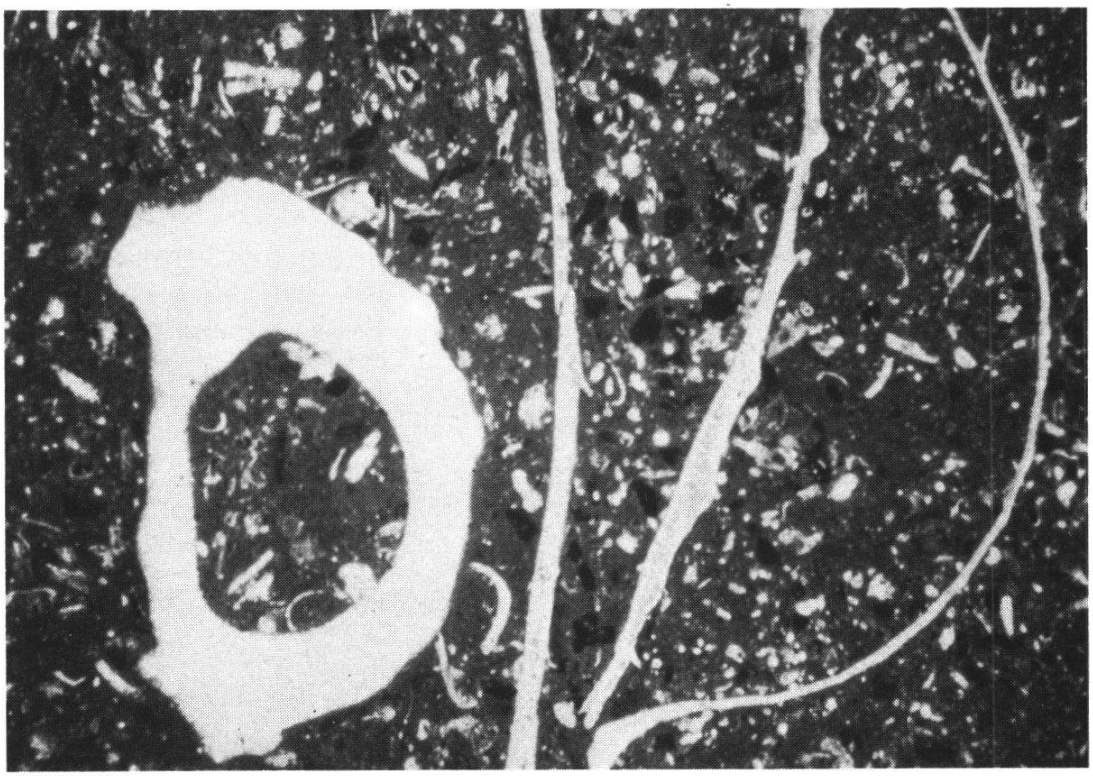


Abb. 23 : Dünnschliff aus Schicht 44 mit Ausschnitt von dünnschaliger Muschel mit Stacheln.

In Schicht 52 ist das Verhältnis Endobionten: Epibionten = 2 : 2, wobei bei der hier als epibenthisch eingestuften Form *Modiola* (Fam. Mytilidae) eine endobenthische Lebensweise nicht sicher ausgeschlossen werden kann. Alle Mytiliden sind durch eine Reduktion des vorderen Schließmuskels, verbunden mit der Reduktion des vorderen Gehäuseteils, ausgezeichnet. Nach YONGE (1953) ist dies eine Anpassung an dicht gedrängte Ansiedlung in Kolonien. Bei unserer Form von *Modiola* ist aber das Vorderende nicht vollständig zugespitzt. STANLEY (1970) interpretiert eine solche Form folgendermaßen: Durch die Reduktion des Vorderendes wird das Byssus-Retraktor-System direkt über den Byssus verlagert, so daß der Ventralrand des Gehäuses bei epibenthischen Arten mit direkter Kraft schnell und kräftig gegen das harte Substrat gepreßt werden kann. Bei endobenthischen Arten dieser Familie ist das Vorderende weniger reduziert; da sie im Sediment Schutz finden, brauchen sie keine so wirkungsvolle Verankerung am Substrat. Für die Annahme, daß es sich bei unseren Formen aber dennoch um Epibionten handeln könnte, spricht die starke Verlagerung der breitesten Stelle nach unten (größere Stabilität durch Verlagerung des Schwerpunktes) und das

gedrängte Vorkommen, das für ein koloniales Leben sprechen könnte (Transport kann wegen des vorzüglichen Erhaltungszustandes ausgeschlossen werden). Das kräftige Anpressen der Formen ans Substrat ist bei Formen, die unterhalb des sublitoralen Bereichs (weniger energiereich) leben, weniger notwendig. Wenn es sich trotzdem bei dieser *Modiola*-Art um eine endobenthische Form handeln würde, so war sie sicher nicht tief eingegraben; sie wäre in ihrer Lebensweise mit *Trigonia* vergleichbar.

Beim einzigen typischen Endobionten handelt es sich um die bohrende Gattung *Pleuromya,* die, wie früher erwähnt, ein relativ hartes Milieu in flachem Wasser charakterisieren kann (vergleiche auch Abb. 22).

Zusammenfassend können wir also sagen, daß die endo-epibenthische Bivalven-Zusammensetzung (Faunenvielfalt, Verhältnis) sowie ein vergleichendes Studium der einzelnen Formen von Schicht 44/45 und 52 einen Unterschied in der Sedimenthärte sehr wahrscheinlich macht. Daraus Schlüsse auf die Wassertiefe zu ziehen, scheint dagegen zu gewagt.

C. Cephalopoden

– *Ammoniten*

In Schicht 52 findet man große Ansammlungen von Vertretern der Stephanocerataceae. Man nimmt heute an, daß es sich bei diesen runden dickschaligen Formen mit kräftiger Skulptur um Epibionten aus eher untiefem Wasser handelte, die etwa den Lebensraum der heutigen Meeresschnecken einnahmen und sich eventuell von Algen und tierischen Resten ernährten. Bei den schmalen und glatten Schalen von Dorsetensien aus Schicht 44/45 dürfte es sich dagegen um eigentliche Nektonten handeln, die in tieferem Wasser lebten.

– *Belemniten*

In Schicht 52 ist *Belemnites giganteus* häufig. In Schicht 44/45 werden kleine schlanke Belemniten gefunden. Ob dieser Form- und Größenunterschied durch Milieufaktoren bedingt ist, ist ungewiß.

D. Echinodermen

– *Ophiuren*

In den Schichten 52 und 44/45 findet man Ophiuren, die praktisch vollständig in ihre Einzelteile zerfallen sind. Vor allem in Schicht 44/45 findet

man diese Skeletteile massenhaft. Die heutigen Ophiuren findet man häufig in großen Mengen auf bzw. in Schlammböden. Vermutlich handelt es sich auch bei Schicht 44/45 um einen solchen relativ weichen Schlammboden.

– *Echiniden*

Große Stacheln von *Rhabdocidaris* sp. wurden nur in Schicht 44/45 gefunden. Diese Formen mit langen schlanken Stacheln leben häufig auf Weichböden.

8.2.1.2. Sedimente

Wie aus dem Profil (Abb. 21) zu sehen ist, handelt es sich bei beiden Sedimenten um oolithischen bioklastischen Wackestone (Biomikrit) mit starker Bioturbation.

– *Ooide*

Die Ooide sind nicht in beiden Schichten gleich ausgebildet. In Schicht 52 ist der schalige Teil breit. Der Kern besteht meist aus detritischem Quarz oder zerbrochenen Ooiden. In äußeren Rindenlagen wurde Geothit und Chamosit während der Diagenese durch Calcit verdrängt (Abb. 24a).

Die Ooide der Schicht 44/45 (Abb. 24b) sind im allgemeinen kleiner, der schalige Teil ist meist sehr dünn. Als Kern dienten vorwiegend Ophiurenreste.

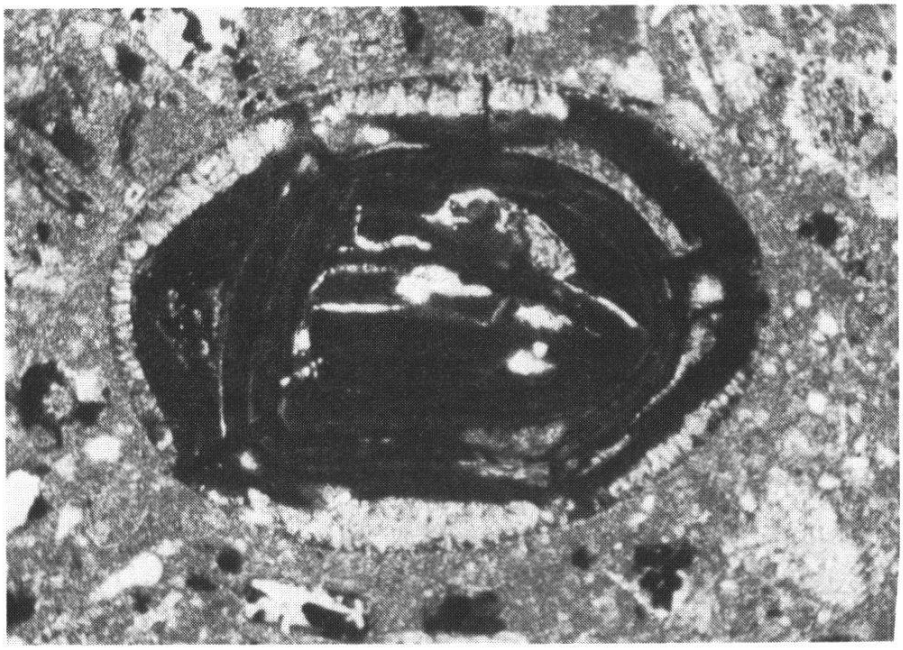


Abb. 24a : Ooid mit Calcitrand aus Schicht 52.

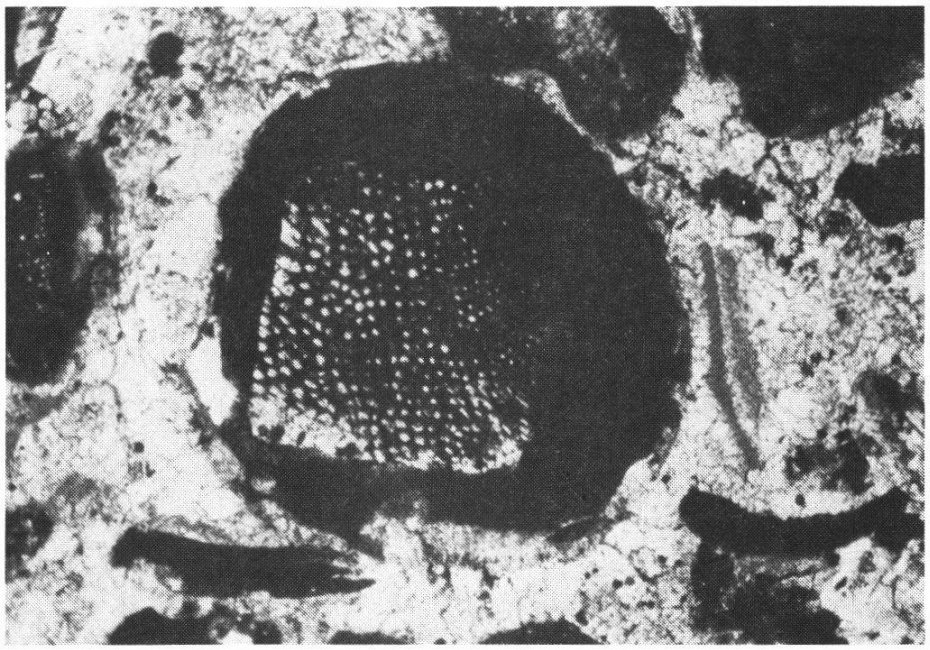


Abb. 24b : Ooid aus Schicht 44/45.

In Schicht 44/45 findet man alle Übergänge von Ophiurenresten ohne Chamositüberzug bis zu schön ausgebildeten Ooiden, also alle Stufen von eckigen zu runden Formen. Die scharfkantigen Ophiurenreste sprechen gegen einen Transport. Es scheint deshalb wahrscheinlich, daß sich die Ooide mit Ophiurenkernen an Ort und Stelle gebildet haben. Daß praktisch keine zerbrochenen Ooide vorliegen, spricht für ein nicht allzu bewegtes Wasser. Die Wasserströmung war gerade stark genug, um die Ooidbildung zu ermöglichen.

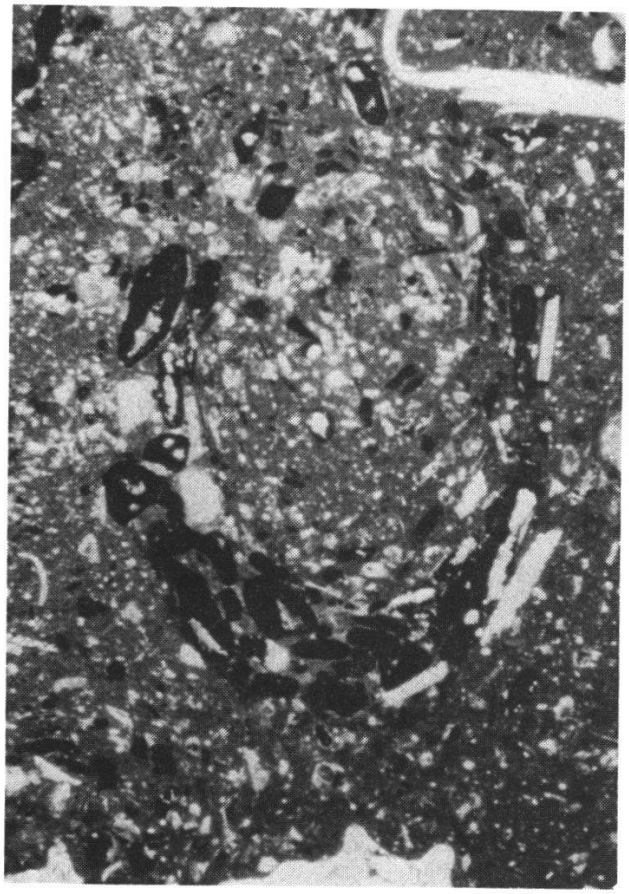
Die Ooide aus Schicht 52, deren Kerne häufig Ooidenbruchstücke sind, sprechen für stärker bewegtes Wasser. Aber auch hier kann ein größerer Transport ausgeschlossen werden, da alle Ooidenbruchstücke mit einer neuen konzentrischen Schale überzogen sind. Die Größe der Ooide spricht für optimale Bildungsbedingungen, also wiederum für stark bewegtes Wasser, wie man es vor allem in Küstennähe findet, und schwache Sedimentation. Für stärker bewegtes Wasser in Schicht 52 sprechen auch Ooidfallen (Abb. 24c).

– *Bohrspuren*

RHOADS (1970) zeigt, wie man aus konservierten Einzelheiten von Bohrspuren in fossilen Sedimenten auf den Wassergehalt der ursprünglichen Sedimentoberfläche schließen kann. Er konnte eine Beziehung zwischen der Bohraktivität von Organismen und der Stabilität von feinkörnigen Sedimenten

Abb. 24 c : Muschel als Ooidfalle.

Abb. 24 d : Mikro-Hardground-Folge in Schicht 44/



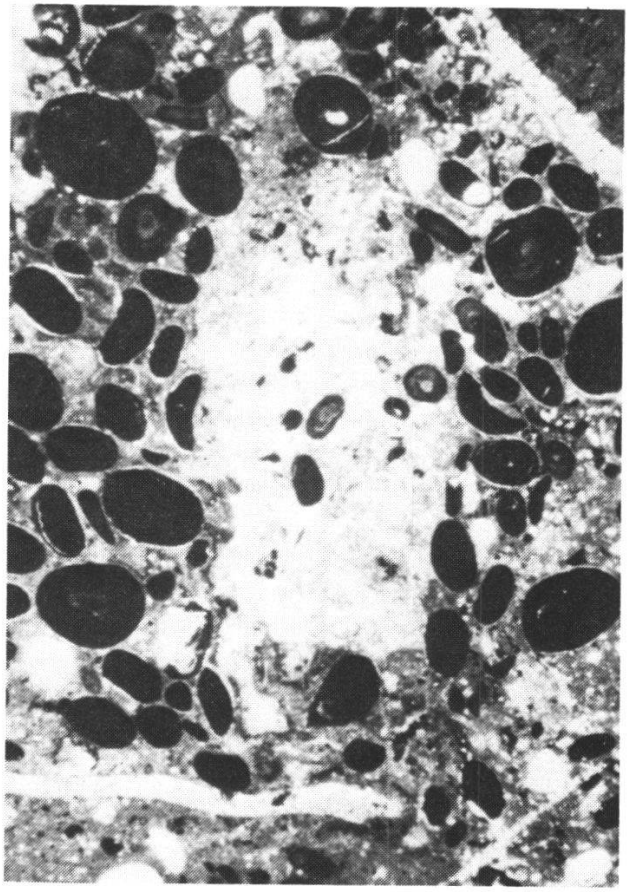


Abb. 25 a + b: Vertikale Schnitte durch Bohrspuren.

a) Bohrspurtyp, wie er häufig in Schicht 44/45 anzutreffen ist. Die Ooide wurden während der Bohraktivität im stark wasserhaltigen Sediment nach außen gedrängt und flossen durch die Wirkung der Schwerkraft nach unten.

b) Für die Schicht 52 typische Bohrspur. Es kann kein "Fließen" der Sediment-Körner festgestellt werden.

feststellen. Diese Beziehung beruht auf der Tendenz eines schlammigen Sediments mit hohem Wassergehalt zu fließen (= Rhetropismus). Bohrt sich nun ein Organismus durch ein solches Sediment, so wird durch den Druck des Tieres der Wassergehalt des umliegenden Sediments erhöht; dadurch wird das Sediment unstabiler, so daß die Körner fließen.

Die Bohrspuren der beiden Horizonte zeigten mehrheitlich deutliche Unterschiede: In Abb. 25a ist eine Bohrspur aus Schicht 44/45 vertikal angeschliffen. Die um die Bohrspur liegenden Ooide flossen wegen der Schwerkraftwirkung nach unten.

Abb. 25b zeigt einen vertikalen Schnitt durch eine Bohrspur aus Schicht 52. Die Bohrspur ist von einer Deformationszone umgeben. Die Ooide wurden gleichmäßig nach außen gedrängt. Eine solche plastische Deformation spricht für ein härteres Sediment mit geringerem Wassergehalt.

– *Mikro-Hardground-Folge in Schicht 44/45*

An wenigen Stellen der Schicht 44/45 findet man eine feine Bänderung des Sediments, die nicht durch Bioturbation zerstört ist (Abb. 24d). Es handelt sich um eine dichte Folge von Hardgrounds in Abständen von 1–2 mm. Dies spricht wiederum für eine Sedimentation in Schüben, wie sie in Schicht 52 nicht anzutreffen ist.

– *Sedimentfüllungen in Brachiopoden*

Das mikritische Füllmaterial von Brachiopoden aus Schicht 52 und 44/45 entspricht dem umliegenden Sediment. Die Brachiopoden aus beiden Schichten scheinen demnach nicht transportiert worden zu sein.

Die Brachiopoden aus Schicht 44/45 wurden gleichförmig mit Sediment ganz oder teilweise gefüllt. Bei den nicht vollständig mit Sediment gefüllten Brachiopoden gibt die Sedimentoberfläche die ursprüngliche Horizontale an ("fossile Wasserwaage"). Die Brachiopoden sind danach gleich wie das umgebende Sediment orientiert (Abb. 25c). Die Formen finden sich also in der ursprünglichen Einbettungslage, was wiederum für ein nicht allzu energiereiches Milieu und eine Sedimentation in Schüben (rasche Einbettung) spricht.

Die Füllung der Brachiopoden aus Schicht 52 dagegen ging in mehreren Stufen mit dazwischen stattgefundener Umlagerung vor sich. In Abb. 25d kann man z.B. drei verschieden orientierte Sedimenteinschlüsse erkennen. Da die letzte Füllung der Orientierung der Gesteinsbank 52 entspricht, müssen

die Brachiopoden zwischen dem Absterben und der endgültigen Einbettung mehrere Male gekippt worden sein, was wiederum für ein energiereicheres Milieu, aber auch für geringe Sedimentation spricht.

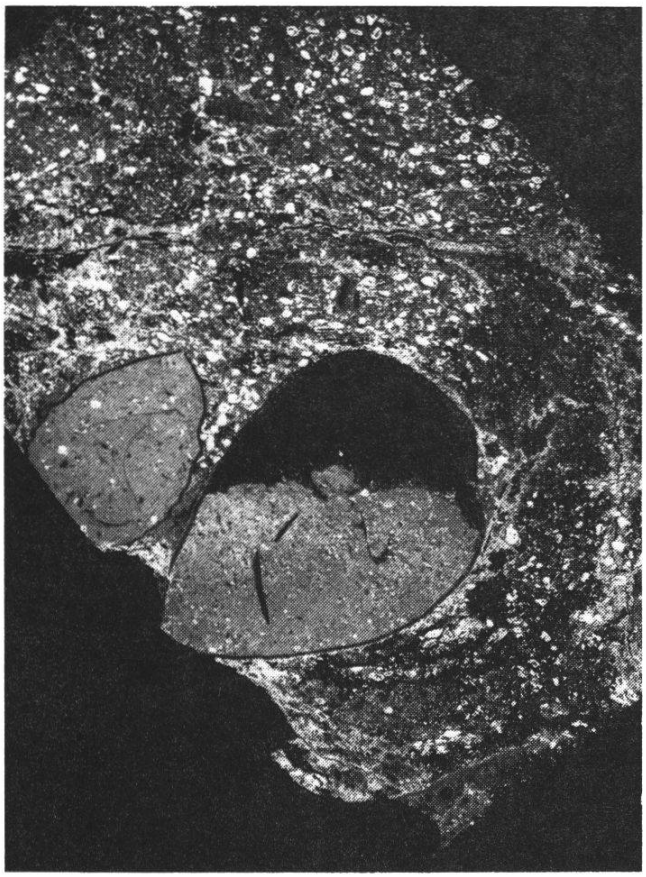


Abb. 25c: Sedimentfüllung eines Brachiopoden aus der Schicht 44/45.

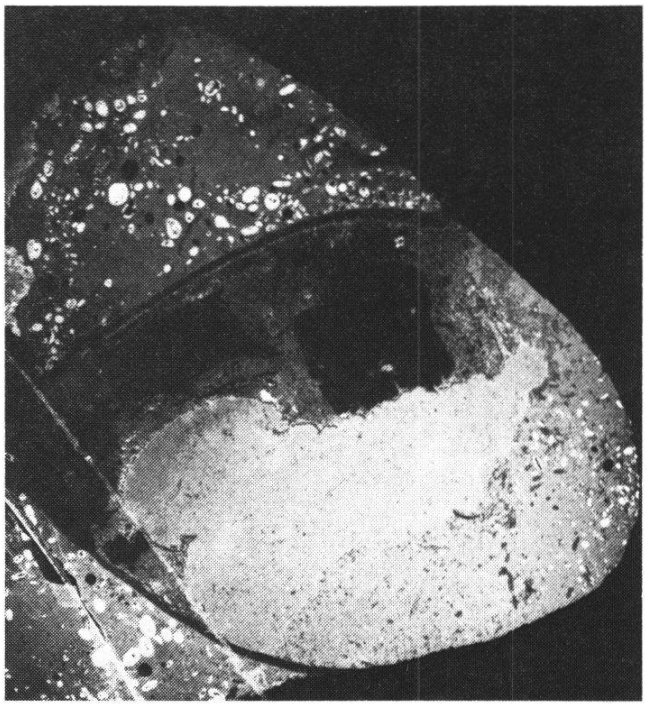


Abb. 25d : Sedimentfüllung eines Brachiopoden aus der Schicht 52.

8.2.1.3. Paläogeographische Entwicklung

Aus dem Profil (Abb. 21) ist zu entnehmen, daß die Grenze zwischen den Sauzei- und Humphriesizonen wahrscheinlich direkt unterhalb der Bank 44/45 liegt, während Bank 52 in den oberen Teil der Humphriesi-Schichten gehört. Aus Abb. 26 ist die paläogeographische Entwicklung dieser beiden Zonen nach CONTINI (1970) wiedergegeben.

Bei den Schichten der Sauzei-Zone handelt es sich in der Gegend von Basel vorwiegend um sandige oolithische Sedimente, die eine größere Wassertiefe anzeigen. Richtung Westen trifft man gleichalte Kalkbänke mit Echinodermenresten. Korallen fehlen noch vollständig, was vielleicht mit zu großer Wassertiefe oder zu geringer Wasserströmung zusammenhängen kann.

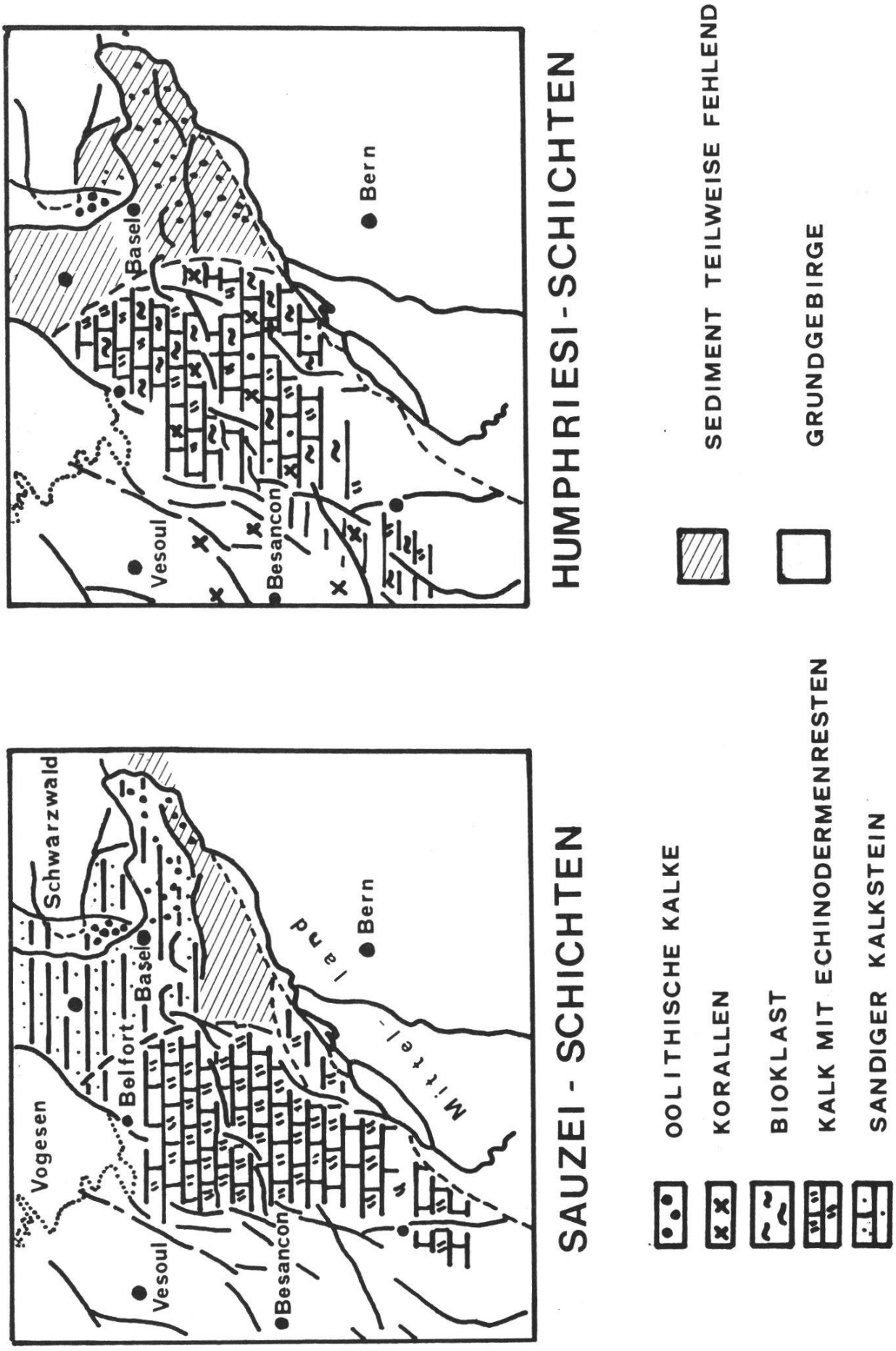


Abb. 26 : Paläogeographische Unterschiede zwischen den Sauzei- und Humphriesi-Zonen (nach CONTINI, 1970).

In den Humphriesi-Schichten findet man im Gebiet Basel z.T. oolithische Sedimente, die eine geringere Wassertiefe anzeigen. Gegen Westen gibt es zahlreiche kleinere Patchriffs, die sich vermutlich durch eine allmähliche Senkung des Meeresspiegels oder Hebung des Meeresgrundes bilden konnten. Ebenso sprechen die zahlreichen Korallen für besser durchlüftetes Wasser (stärkere Wasserströmung) in den oberen Teilen der Humphriesi-Zone (Schicht 52).

8.2.2. Autochthonie der Brachiopoden aus den Schichten 52 und 44/45

In Kapitel 8.2.1 wurden mit Hilfe verschiedener Beobachtungen Fakten zusammengestellt, die es wahrscheinlich machen, daß sich die beiden Schichten 52 und 44/45 unter verschiedenen Milieueinflüssen gebildet haben (siehe zusammenfassende Darstellung Tab. 3). Vor einer Analyse der milieuabhängigen Merkmale der darin vorkommenden Brachiopoden soll abgeklärt werden, ob es sich bei diesen Brachiopoden auch wirklich um autochthone Formen handelt.

Artikulate gestielte Brachiopoden können im Gegensatz zu am Substrat zementierten Organismen nie in der genauen Lebensorientierung erhalten sein, weil der Stiel nach dem Tod verwest. Aber wenn starke Strömungen fehlen, kann eine Kolonie von gestielten Organismen als Schalenmasse am Ort der lebenden Kolonie erhalten bleiben. Mehr oder weniger starke Strömungen, die ein gelegentliches Umkippen der Schalen zur Folge haben, kann man an Sedimentfüllung erkennen (Kapital 8.2.1.2).

Bei den Brachiopoden aus den Schichten 52 und 44/45 sprechen verschiedene Kriterien gegen einen Transport:

- Die Schalenoberflächen der Brachiopoden zeigen keine Schleifspuren. Leicht zerbrechliche Strukturen wie Wirbel, Brachidien und Zähne sind nicht zerstört. Es ist allerdings möglich, daß diesem Kriterium im allgemeinen zu viel Bedeutung beigemessen wird. MENARD und BOUCOT (1951) sowie ELLIOT (1956) beschreiben transportierte Totengemeinschaften, die keine Spuren von Abnützung und Bruch zeigen.

- Alle Formen sind artikulat. Einzel-Klappen, die für einen Transport sprechen würden, findet man praktisch nie.

- Man findet in beiden Schichten sehr große Formen neben sehr kleinen. In Schicht 52 findet man die Brachiopoden hauptsächlich nesterweise, wobei auch innerhalb eines Nestes große Formen neben kleinen liegen. Die längeren Individuen sind relativ weniger breit als die kleineren runden Formen (siehe Streudiagramm Abb. 27), sie sind also auch abgesehen vom Größen-

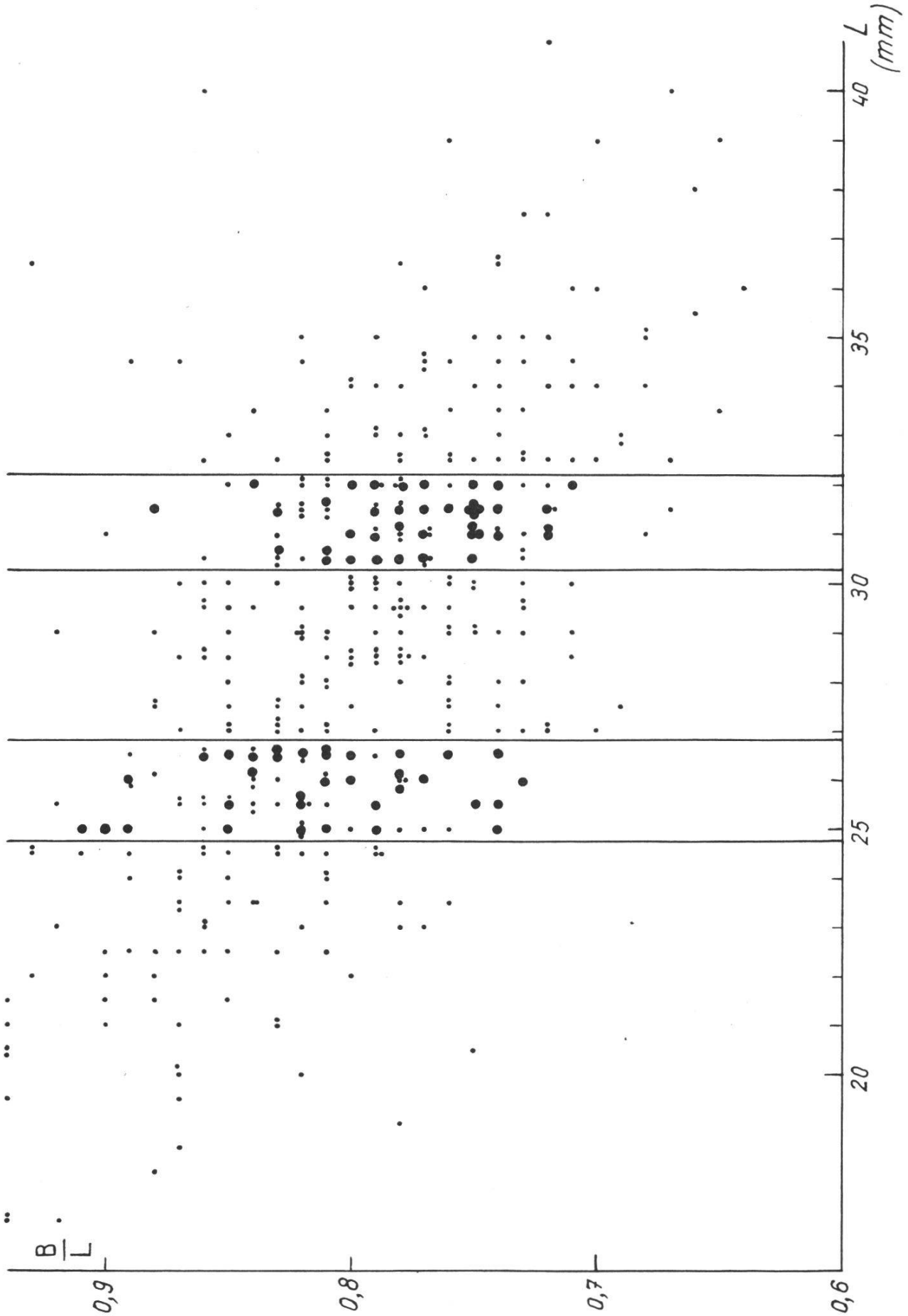


Abb. 27: Streudiagramm. Die Längen (L) von *Terebratual perovalis* aus Schicht 52 wurden gegen die entsprechenden relativen Breiten ($\frac{B}{L}$) aufgetragen.
Die großen Punkte sind Individuen, bei denen die letzten Zuwachslinien stark gedrängt sind und die den Formen in Abbildung 35 entsprechen.

unterschied hydrodynamisch sehr verschieden, was gegen einen Transport spricht.

– Es ist üblich, Darstellungen von Größenfrequenz-Verteilungen zur Abklärung eines eventuellen Transports zu benutzen. Eine Lebensgemeinschaft von Brachiopoden kann eine ausgeprägte right-skewed-Kurve aufweisen, die durch eine große Geburtenrate und eine große Sterblichkeit von jungen Formen, wie sie allgemein für Invertebraten charakteristisch ist, zustande kommt (bei rezenten Formen beobachtet von PAINE, 1969).

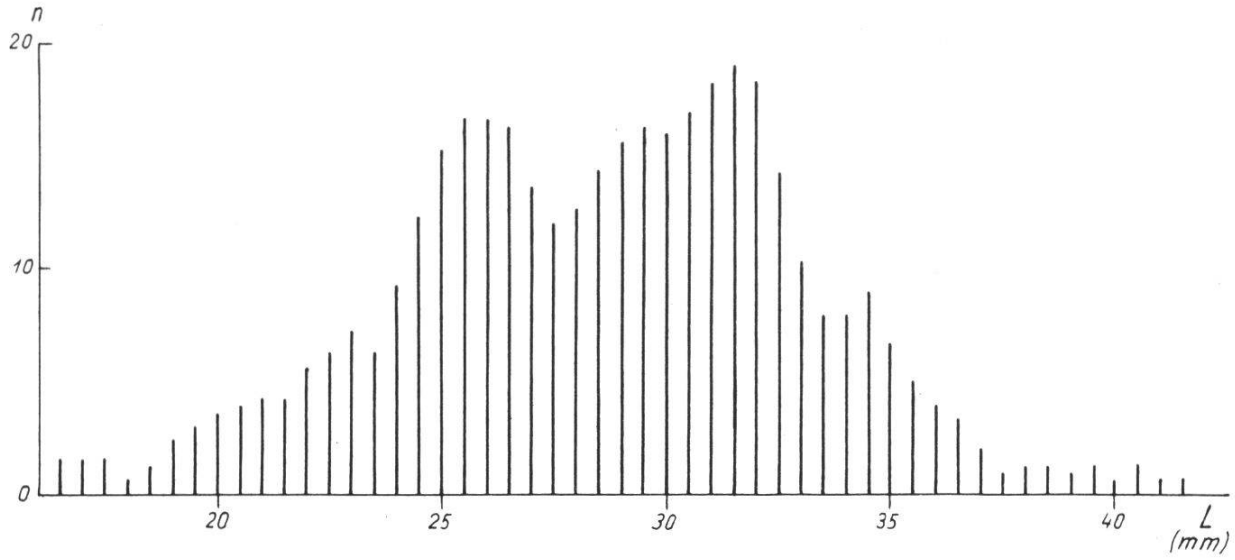


Abb. 28a : Längenverteilungskurve von *Terebratula perovalis* aus Schicht 52.

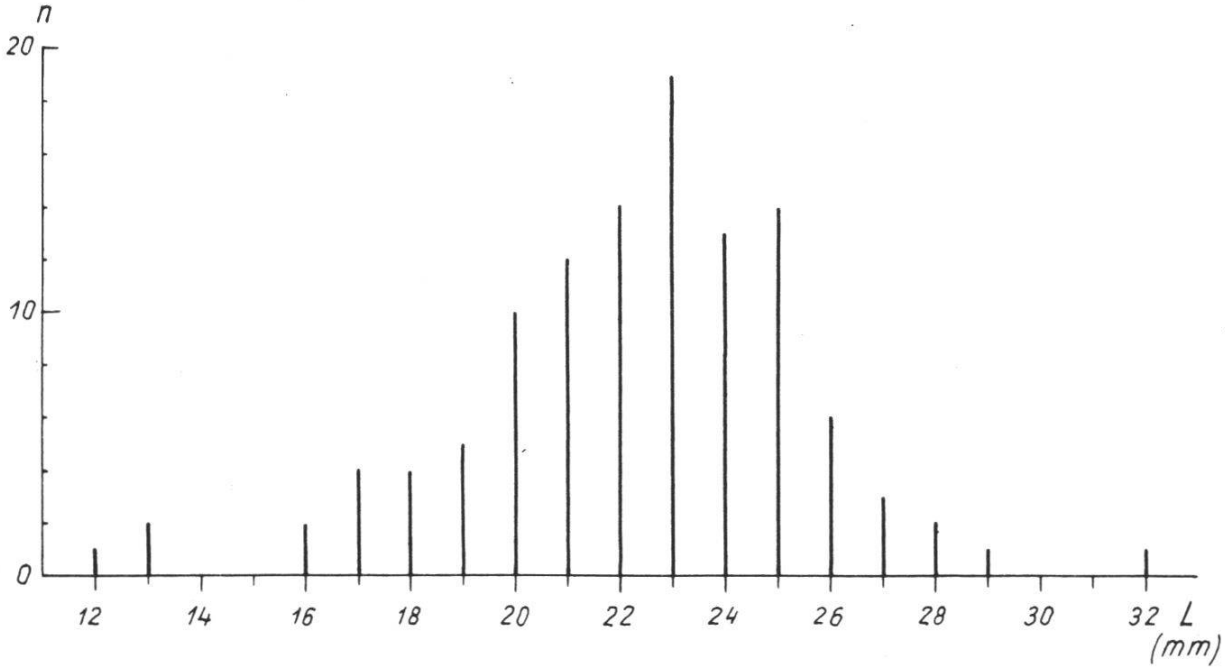


Abb. 28b : Längenverteilungskurve von *Heimia mayeri* aus Schicht 44/45.

Fossile Formen, so auch *T. perovalis* aus Schicht 52 (Abb. 28a) und *H. mayeri* aus Schicht 44/45 (Abb. 28b), weisen aber häufig eine Normal- oder eine bi- oder multimodale Größenfrequenzkurve auf. Das Fehlen von kleinen Schalen läßt vorerst eine selektive Wirkung von Gezeitenströmungen vermuten. Daß dies nicht der Fall ist, zeigt das gleichzeitige Vorkommen von vielen kleinen Schalen von andern Organismen, wie z.B. Foraminiferen (Milioliden u.a.).

Große Sterblichkeit der jüngsten Stadien wegen hoher Reproduktionsrate muß sich nicht fossil niederschlagen, da die Sterblichkeit während des Embryonal- und Larvenstadiums (=nicht fossil erhaltbare Stadien) eine große Rolle spielen kann.

Möglich wäre auch, daß Jugendstadien einer Art durch selektive nekrotische Vorgänge zugrunde gehen, während Adulte gegenüber den schädigenden Einflüssen resistenter sind und überleben, was eine Sortierung durch Transport vortäuschen würde.

Auch während der Diagenese können kleine Formen verloren gehen. Kleine dünnschalige Formen werden leichter zerdrückt als große dickschalige; und bei diagenetisch auftretenden chemischen Auflösungen werden kleine Schalen eher betroffen als große.

Zudem werden beim Aufsammeln kleine Formen eher übersehen als große.

T. perovalis zeigt eine bimodale Größenfrequenzkurve, die auch einen Transport vortäuschen könnte. Es konnten aber auch bei rezenten Formen signifikante Unterschiede der Größenverteilungskurve zwischen verschiedenen Populationen der gleichen Art gefunden werden (RUDWICK, 1962, S. 332–334). Unterschiedlicher Sammlungsort, jahreszeitliche Unterschiede von Geburts- und Todesraten können zu solchen multimodalen Größenfrequenzkurven führen.

Das gemeinsame Vorkommen von ganzen Schalen jedes Wachstumsstadiums scheint ein besserer Beweis für eine Lebensgemeinschaft zu sein als das Übereinstimmen der Größenfrequenzkurve mit der theoretisch zu erwartenden Form.

– Aus dem Erhaltungszustand der Begleitfauna läßt sich ebenfalls ein Transport ausschließen, da sie sehr gut erhalten ist. Muscheln liegen zweiklappig mit erhaltener Skulptur vor, und Ammoniten werden häufig mit unverletztem Mundrand gefunden. Auch lange dünne Seeigelstacheln, die in Schicht 44/45 häufig vorkommen, sprechen gegen einen Transport.

– Ferner kann aus der Zusammensetzung der gesamten Fauna auf ein ursprüngliches Biotop ohne Frachtsonderung geschlossen werden. Die verschiedenen

Organismen schließen sich ökologisch gegenseitig nicht aus, sondern sie sind an verschiedene Nischen angepaßt, ohne sich z.B. im Futterangebot zu konkurrenzieren. So handelt es sich bei Muscheln hauptsächlich um Suspensionsfresser, die ihre Nahrung direkt aus dem Übergangsbereich Wasser/ Sediment (Sediment-water interface) beziehen (low-level suspension feeders), bei den Brachiopoden um Suspensionsfresser, die die Nahrung aus höheren Bereichen entnehmen (high-level suspension feeders), bei den Belemniten um Räuber (predators) und bei den Ammoniten vermutlich um weidende Tiere (browsers) oder Aasfresser (scavengers) (Klassifikation nach WALKER and BAMBACH, 1974).

– Auch aus dem Sediment kann man Schlüsse ziehen, die gegen einen Transport sprechen. Im Gestein findet man keine Ausrichtung von langen Partikeln, auch keine sedimentologischen Strukturen (current ripples, cross-bedding u.a.) oder Größensortierung der Partikel, die für bewegtes Wasser typisch sind. Hier muß allerdings eingewendet werden, daß eine Orientierung von Partikeln sowie Sedimentstrukturen durch die reiche Bioturbation nachträglich wieder zerstört worden sein könnte.

8.2.3. Milieuabhängige morphologische Merkmale von *T. perovalis* und *H. mayeri*

Anhand von bio- und lithofaziellen Beobachtungen konnte im letzten Kapitel gezeigt werden, daß *T. perovalis* und *H. mayeri* unterschiedlichen Umweltfaktoren ausgesetzt waren, und daß es sich bei den Aufsammlungen in Zunzgen um autochthone Formen handelt. Es soll nun noch untersucht werden, ob die Formen morphologische Eigenheiten zeigen, die als Anpassungen ans jeweilige Milieu gelten können.

Welche diesbezüglichen Beobachtungen wurden an rezentem Material gemacht? Bis heute wurde nur von wenigen rezenten Brachiopoden eine vollständige ökologische Untersuchung vorgenommen. Die Mehrzahl der lebenden Brachiopoden wurde taxonomisch beschrieben, ihr Lebenszyklus ist aber bisher noch weitgehend unbekannt.

Nach Untersuchungen an der rezenten Form *Magellania venosa* durch MC CAMMON (1973) sind die wichtigsten limitierenden Faktoren für die Verteilung einer Art das Substrat, die Meeresströmungen und der Sedimentinhalt des Wassers. Wassertiefe, Licht, Temperatur, Sauerstoff- und Nahrungsangebot können sich vor allem auf die Größe einer Art auswirken. Größere Arten treten im allgemeinen in sauerstoff- und nährstoffreicherem Wasser (also in höheren Wasserlagen) auf als kleinere Arten.

Es sollen nun die einzelnen morphologischen Unterschiede zwischen *T. perovalis* und *H. mayeri* einander gegenübergestellt und mit Hilfe von funktionsmorphologischen Überlegungen die Beziehung zwischen Merkmalen und Milieu erläutert werden. Durch eine Summierung von Nachweisen ökomorphologischer Zusammenhänge der beiden Arten kann gezeigt werden, daß der Beziehung zwischen Ökologie und Morphologie fossiler Brachiopoden wirklich eine Bedeutung zukommt.

Größenfrequenz

– Die Mittelwerte der Längen von 4 verschiedenen Proben von *T. perovalis* zeigen folgende Werte:

m_1 = 29,1 mm ± 5,0 mm (n = 86)
m_2 = 29,4 mm ± 5,3 mm (n = 109)
m_3 = 27,4 mm ± 5,6 mm (n = 63)
m_4 = 29,7 mm ± 4,5 mm (n = 187)

Die Mittelwerte der Längen von drei verschiedenen Proben von *H. mayeri* zeigen folgende Werte:

m_1 = 23,3 mm ± 3,2 mm (n = 49)
m_2 = 22,5 mm ± 3,3 mm (n = 37)
m_3 = 21,3 mm ± 3,3 mm (n = 19)

Es handelt sich also bei *T. perovalis* deutlich um größere Formen. Auch sind sie zahlreicher zu finden als *H. mayeri.* Dies kann, wie wir weiter oben gesehen haben, mit günstigeren Lebensbedingungen in der Schicht 52 zusammenhängen. Die großen Formen von *T. perovalis* können in Schicht 52 ein Milieu anzeigen, das sich wenig tiefer als die Wellenbasis befand und besser durchlichtetes Wasser (= nahrungsreicher) und langsamere Sedimentation (dafür spricht auch starke Bioturbation) als Schicht 44/45 aufwies. Im ruhigeren Wasser von Schicht 44/45 sind die Brachiopoden kleiner, die Zuwachslinien sind viel mehr gedrängt, und man findet weniger Formen.

– Als Maß für die Verlagerung einer Verteilung benutzt man nach PEARSON eine Größe, die sich folgendermaßen errechnet: man zieht vom arithmetischen Mittel den Wert mit der größten Frequenz ab und dividiert das erhaltene Ergebnis durch die Standardabweichung. Ist der erhaltene Wert 0, so handelt es sich um eine Normal-Verteilung; ist der Wert positiv, so überwiegen die kleinen Werte; ist der Wert negativ, so überwiegen die großen Werte.

Die so errechnete Schiefe der Längenverteilungskurve von *T. perovalis* beträgt –0,61, die von *H. mayeri* –0,125. *T. perovalis* weist also eine nega-

tivere schiefe Verteilungskurve auf, d.h. man findet prozentual mehr große Tiere als bei *H. mayeri.* Dies kann wieder mit der langsamen Sedimentation und dem bewegteren Wasser in Schicht 52 zusammenhängen, in dem kleine Schalen vor dem Einbetten zerstört oder wegtransportiert worden sind, währenddem in dem ruhigeren Wasser der Schicht 44/45 die kleinen Schalen besser erhalten blieben und durch die regelmäßigen Sedimentschübe rascher eingebettet wurden.

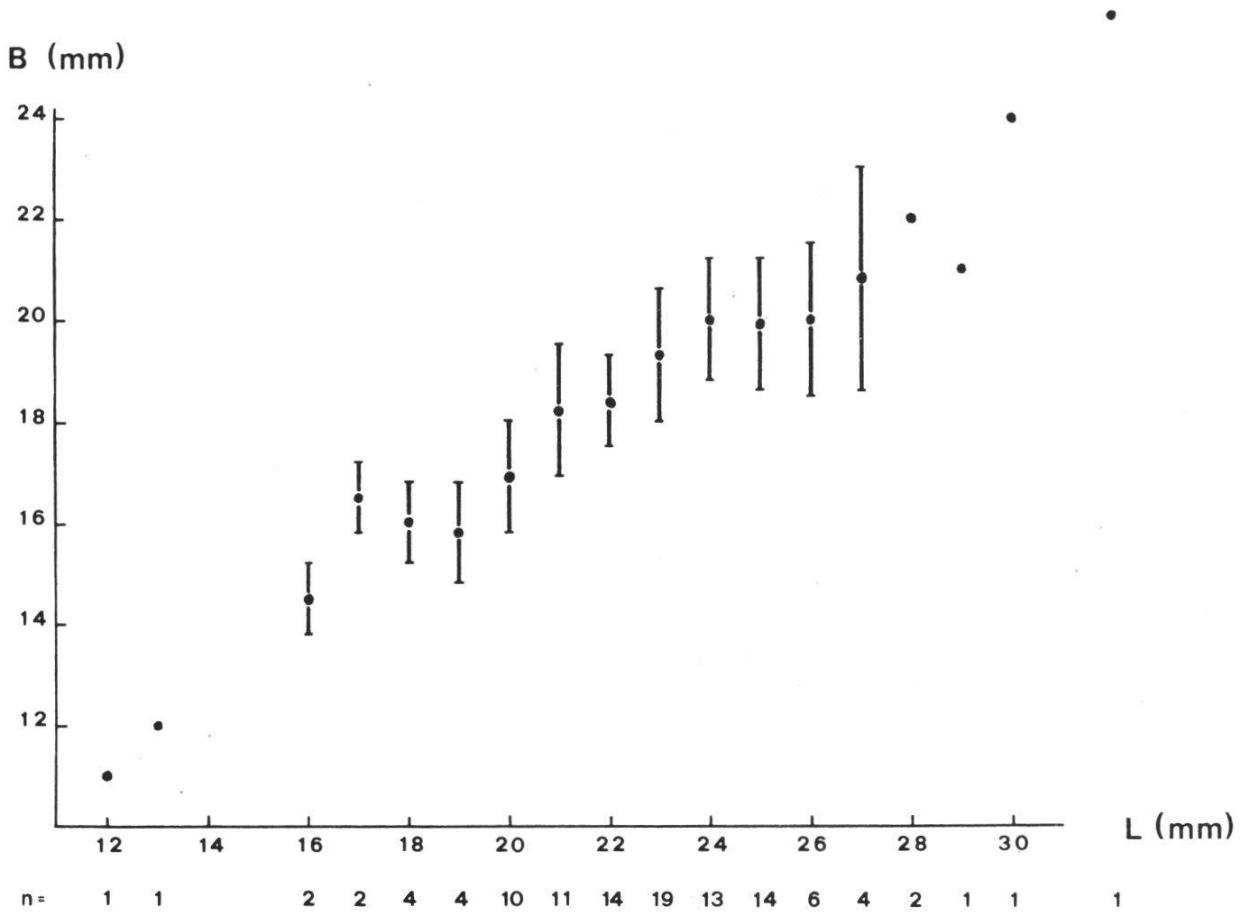


Abb. 29 : Abhängigkeit der Breiten von den Längen von *Heimia mayeri* aus Schicht 44/45.

Allgemeine Form

– Schon in Abb. 27 wurde gezeigt, daß die relative Breite der Formen von *T. perovalis* mit zunehmender Größe abnimmt. In Abb. 29 wird mit der Regressionslinie das Verhältnis zwischen Länge und Breite der Formen von *H. mayeri* dargestellt. Die Breite nimmt mit zunehmender Länge geradlinig zu. Größere Formen sind also relativ breiter als bei *T. perovalis.* Die Formen von *H. mayeri* lagen vermutlich mit ihrer Dorsalklappe auf dem Boden direkt auf. Da das Substrat relativ weich war, sanken diese breiteren Formen weniger ein. Die flache Dorsalklappe von *H. mayeri* stellt eine zusätz-

liche Einrichtung dar, die diese Formen vor dem Einsinken im weichen Sediment bewahrte. Dieser Unterschied in der Form der Dorsalklappen von *H. mayeri* und *T. perovalis* kann man auch aus den Abb. 30 und 31 erkennen (siehe Dorsal- und Frontalansicht).

Die Formen von *T. perovalis* dagegen scheinen nicht direkt auf dem Sediment aufgelegen zu haben. Dafür spricht neben der länglichen Form folgendes: *T. perovalis* wird häufig nesterweise gefunden, wobei in einem Nest Vertreter aller Größen vorkommen. RUDWICK (1961) ist der Meinung, daß es sich bei solchen Nestern um Brachiopodenkolonien handelt, die an ein begrenztes Stück organisches nicht fossilisiertes Material (z.B. Stiel einer einzelnen großen Alge) angeheftet waren. Viele Formen zeigen auch auf ihren Klappen kleine kreisförmige Vertiefungen, die als Anheftungsstellen der Stiele von andern Brachiopoden gedeutet werden können. Stimmen diese Interpretationen, so heftete sich *T. perovalis* bei Fehlen von geeignetem organischem Material mit Vorliebe auf festerem Substrat an, was wiederum für ein härteres Sediment der Schicht 52 spricht.

– Ein weiterer Unterschied zwischen den Formen stellt die Ausbildung der Ventralklappe dar. Bei *H. mayeri* weist diese Klappe bei allen Formen einen medianen Scheitel auf (Zeltdachform) (siehe Abb. 31, Ventralansicht), der von hinten nach vorn stark gewölbt ist (siehe Abb. 31, Lateralansichten). Bei *T. perovalis* wird die Medianlinie der Ventralklappe nicht besonders hervorgehoben, die Klappe ist im Querschnitt gleichförmig gewölbt, wobei alle Übergänge von flacher zu halbkreisförmiger Wölbung zu finden sind (siehe auch Abb. 18b und c). Auch die Wölbung von hinten nach vorn kann im Gegensatz zu *H. mayeri* stark zwischen flachen und aufgeblähten Formen variieren (siehe Lateralansichten in Abb. 30). Im weitern soll versucht werden, diese Unterschiede ökologisch zu deuten.

Die immer ausgeprägte Längswölbung der Ventralklappe von *H. mayeri* ist eine indirekte Folge der flachen Dorsalklappe. Wegen der festen Beziehung zwischen Dorsalklappen- und Brachidiumverlauf (Kapitel 5.1.1) steigt das Brachidium in der Seitenprojektion relativ steil an. In Kapitel 5.1.2 haben wir zusätzlich gesehen, daß auch die Lage des Jugums zwischen den beiden Klappen fest definiert ist. Der Einatmungsraum über dem Jugum muß bei dieser nicht in optimalstem Milieu lebenden Form auch in geschlossenem Zustand funktionstüchtig sein (siehe auch Kapitel 5.2). Dieser große Einatmungsraum über dem wegen der flachen Ventralklappe extrem hoch liegenden Jugum kann nur bei stark gewölbter Ventralklappe gebildet werden.

Durch die Zeltdachform ist die Bildung des großen Einatmungsraumes bei einem Minimum an Schalenbildung gewährleistet (= Sparform).

Zudem kann die Zeltdachform eine Anpassung an ein Milieu mit häufigen Sedimentschüben sein. Die Formen können sich wie ein Schneepflug ohne großen Widerstand aus dem sie bedeckenden Sediment befreien.

Welche Bedeutung haben die z.T. flacheren Ventralklappen von *T. perovalis*? Die Dorsalklappe ist bei dieser Art gewölbter. Das Brachidium steigt deshalb weniger steil an, dadurch ist die Bildung des Einatmungsraums über dem Jugum auch bei einer flacheren Ventralklappe gewährleistet.

Auch kann die variablere Gehäuseform von *T. perovalis* (flache und kugelige Formen, Abb. 30) ein Zeichen für günstigere Verhältnisse sein, denn die Variabilität kann unter optimalen Bedingungen größer sein als unter ungünstigen Verhältnissen.

Die im Querschnitt praktisch halbkreisförmigen Ventralklappen können in nahem Küstengebiet (nicht allzu tiefes Wasser) von Vorteil sein, da sie bei kurzfristigen Salinitätsschwankungen einen optimal großen Speicherraum besitzen.

Zuwachslinien

Die beiden Arten unterscheiden sich auch in der Ausbildung ihrer Zuwachslinien. Bei *H. mayeri* findet man viel häufiger als bei *T. perovalis* Drängungen von Zuwachslinien auf der ganzen Schalenoberfläche. Bei *T. perovalis* findet man diese Anzeichen für Wachstumsverlangsamung vor allem nur am Vorderrand von ausgewachsenen Individuen. Man weiß auch von andern schalentragenden Invertebraten-Gruppen, daß das Schalenwachstum bei adulten Formen verlangsamt wird. Die Wachstumsliniendrängung von *H. mayeri* scheint dagegen Milieueinflüsse widerzuspiegeln (für Anzeichen von jahreszeitlichen Schwankungen zu unregelmäßig). MC CAMMON (1973) untersuchte die Wirkung von Außenfaktoren auf das Schalenwachstum an der rezenten Form *Magellania venosa*. Sie konnte beobachten, daß sich die Brachiopoden schließen, wenn das Wasser zu stark sedimentbeladen ist. Wenn die Brachiopoden geschlossen sind, wird ihr Wachstum eingestellt. Wenn das Wasser wieder klar ist, öffnet sich die Schale wieder, und durch das wieder einsetzende Wachstum wird eine Wachstumslinie erzeugt. Die gedrängten Anwachslinien von *H. mayeri* könnten auf solche durch Wassertrübung verursachte Wachstumsunterbrechungen zurückgeführt werden. Auch andere Indizien wie die Hardground-Folge deuten auf eine schubweise Sedimentation in Schicht 44/45.

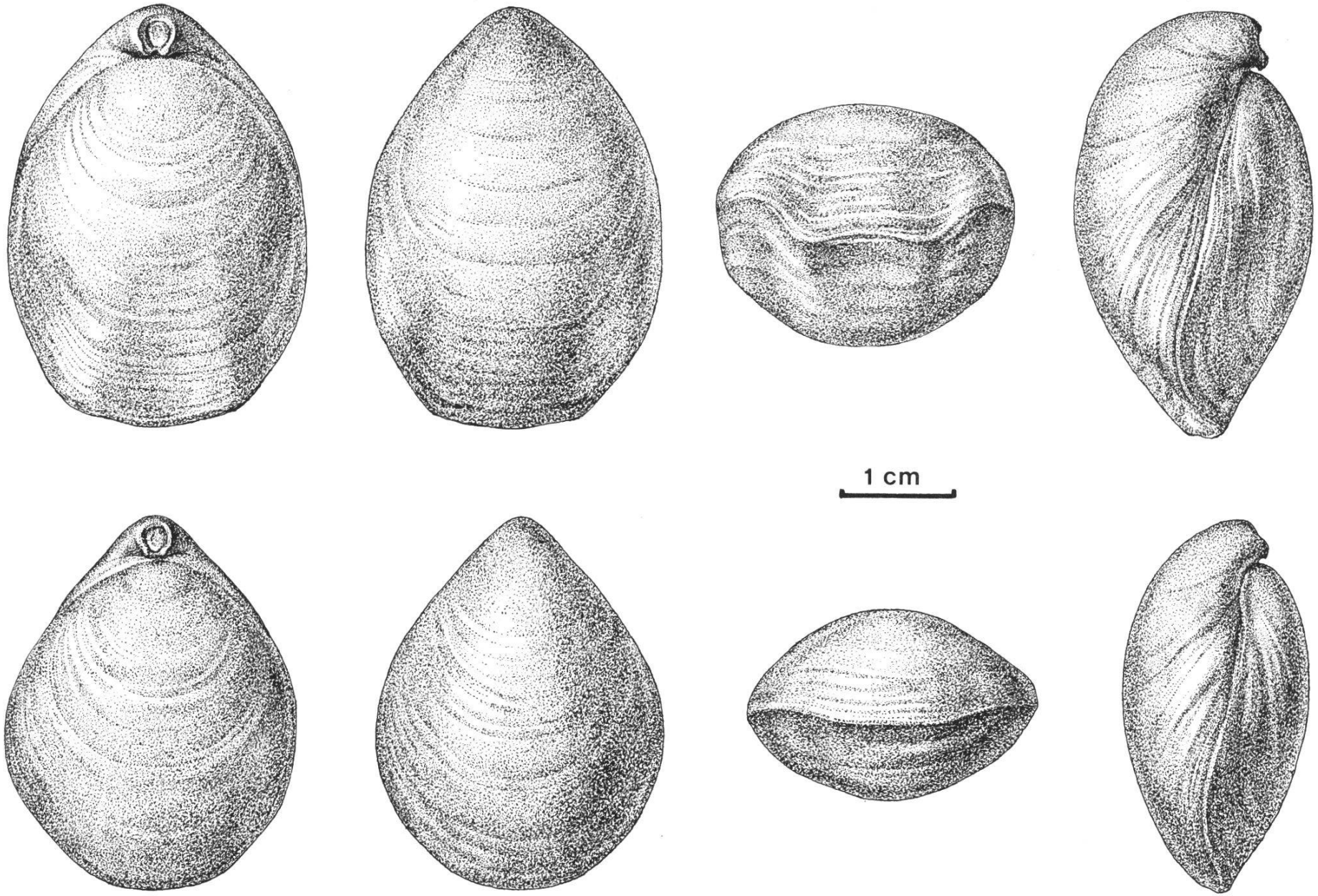


Abb. 30: Dorsal-, Ventral-, Frontal- und Lateralansicht von zwei Formen von *Terebratula perovalis* SOW.

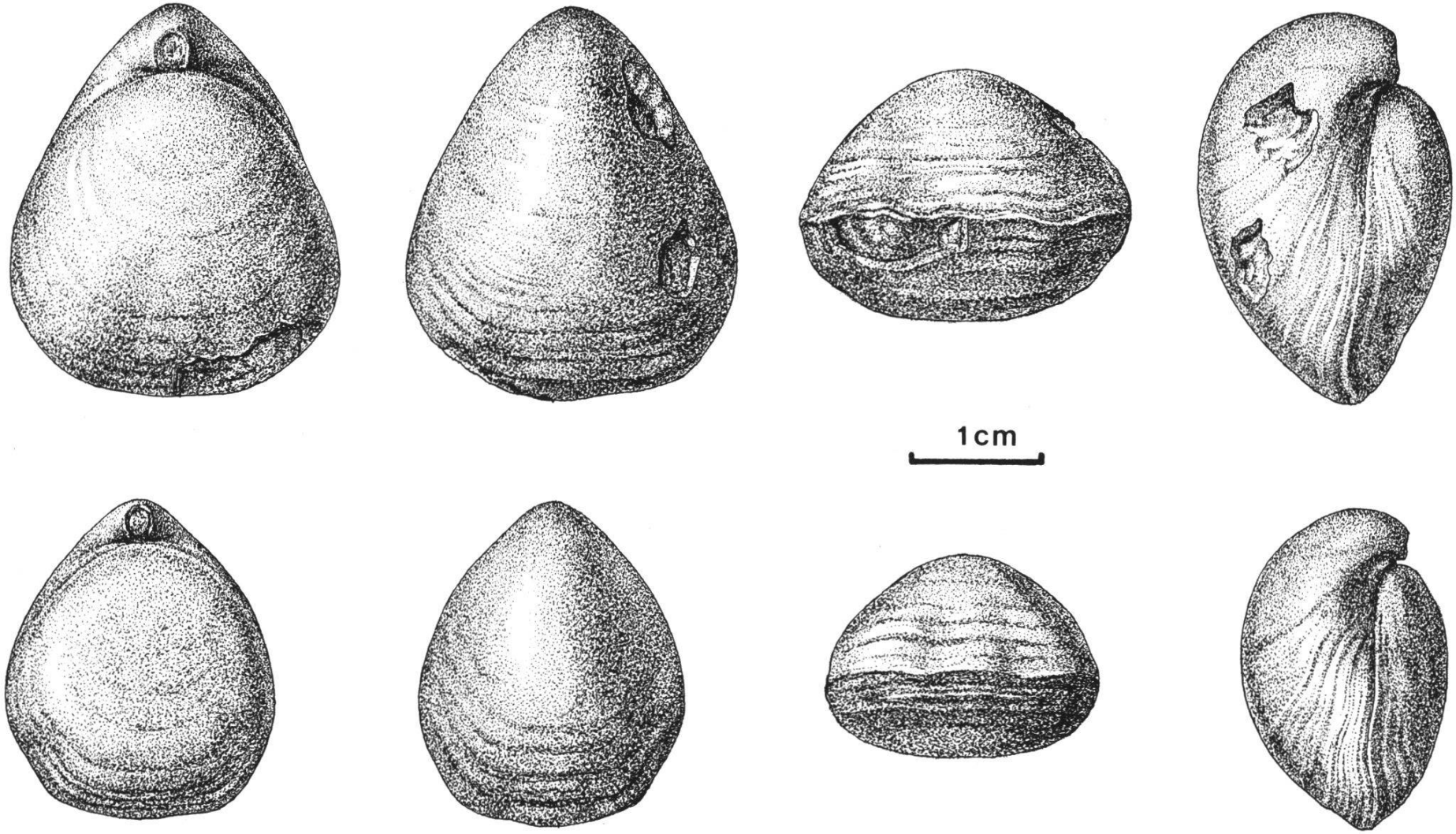


Abb. 31: Dorsal-, Ventral-, Frontal- und Lateralansicht von zwei ontogenetisch verschiedenen Stadien von *Heimia mayeri* CHOFFAT.

8.3. Isochrone Arten

Verschiedene charakteristische ökomorphologische Gruppen können nicht nur zeitlich aufeinanderfolgen, wie sie im Kapitel 8.2 ausführlich besprochen wurden,sie können auch im gleichen stratigraphischen Niveau auftreten und Auskunft über paläogeographische Zusammenhänge geben. Es soll hier kurz auf einen solchen Fall aus den Humphriesi-Schichten eingegangen werden.

Das Geologische Museum in Basel überließ mir das Brachiopodenmaterial aus den Humphriesi-Schichten, das beim Hauenstein-Basistunnelbau aufgesammelt wurde. Auffällig sind unter diesem Material extrem große Formen von *Terebratula omalogastyr* ZIETEN (Abb. 32). In Kapitel 6.1.1 konnte gezeigt werden, daß bei diesen Formen der Abstand zwischen Brachidium und Dorsalklappe mit demjenigen von *T. perovalis* und *H. mayeri* identisch ist und daß auch sonst die Ausbildung der Brachidien miteinander übereinstimmt. Es wird deshalb angenommen, daß diese Formen sehr nahe miteinander verwandt sind. Da aber wenige und nur kleine Individuen von *T. omalogastyr* auch in Zunzgen in Schicht 52 neben *T. perovalis* gefunden werden, handelt es sich nicht nur um einen durch veränderte Umweltfaktoren bedingten Morphotyp, sondern um eine nahe verwandte Art, die im gleichen Niveau wie *T. perovalis* gelebt hat. Es könnte sich hier also um eine isochrone Art handeln. Welche Merkmale sind nun typisch für *T. omalogastyr,* und inwiefern können sie ökomorphologisch interpretiert werden?

Wie schon anfangs erwähnt, fallen die Formen von *T. omalogastyr* durch ihre extreme Größe auf, wie sie für optimale Bedingungen (reichliches Sauerstoff- und Nahrungsangebot) typisch ist. Daß die Formen unter optimalen Bedingungen gelebt haben müssen, sahen wir schon im Kapitel 5.2. Es wurde dort gezeigt, daß sie nur in offenem Zustand funktionstüchtige Ein- und Ausatmungsräume bilden konnten. Da keine ausgeprägten Wachstumsliniendrängungen vorhanden sind, muß angenommen werden, daß die Formen praktisch nie während längerer Zeit geschlossen waren, was für die optimalen Bedingungen spricht (d.h. klares und relativ stark und gleichmäßig bewegtes Wasser). Die extrem flache Dorsalklappe ist nicht eine Anpassung an weiches Sediment wie bei *H. mayeri,* sondern eine Anpassung der voluminösen Form ans bewegte Wasser. Die Verlagerung der breitesten Stelle nach unten (Verlagerung des Schwerpunkts) schafft größere Stabilität. Auch das große Stielloch und der kräftige Wirbel sprechen für hohe Wasserenergie.

Daß es sich bei *T. omalogastyr,* der zu *T. perovalis* isochronen Art, um einen Milieuanzeiger handelt, kann man daraus schließen, daß am gleichen Ort andere Arten gefunden wurden, die ebenfalls durch ihre Größe und kräftige Ausbildung auffallen (Abb. 33 und 34).

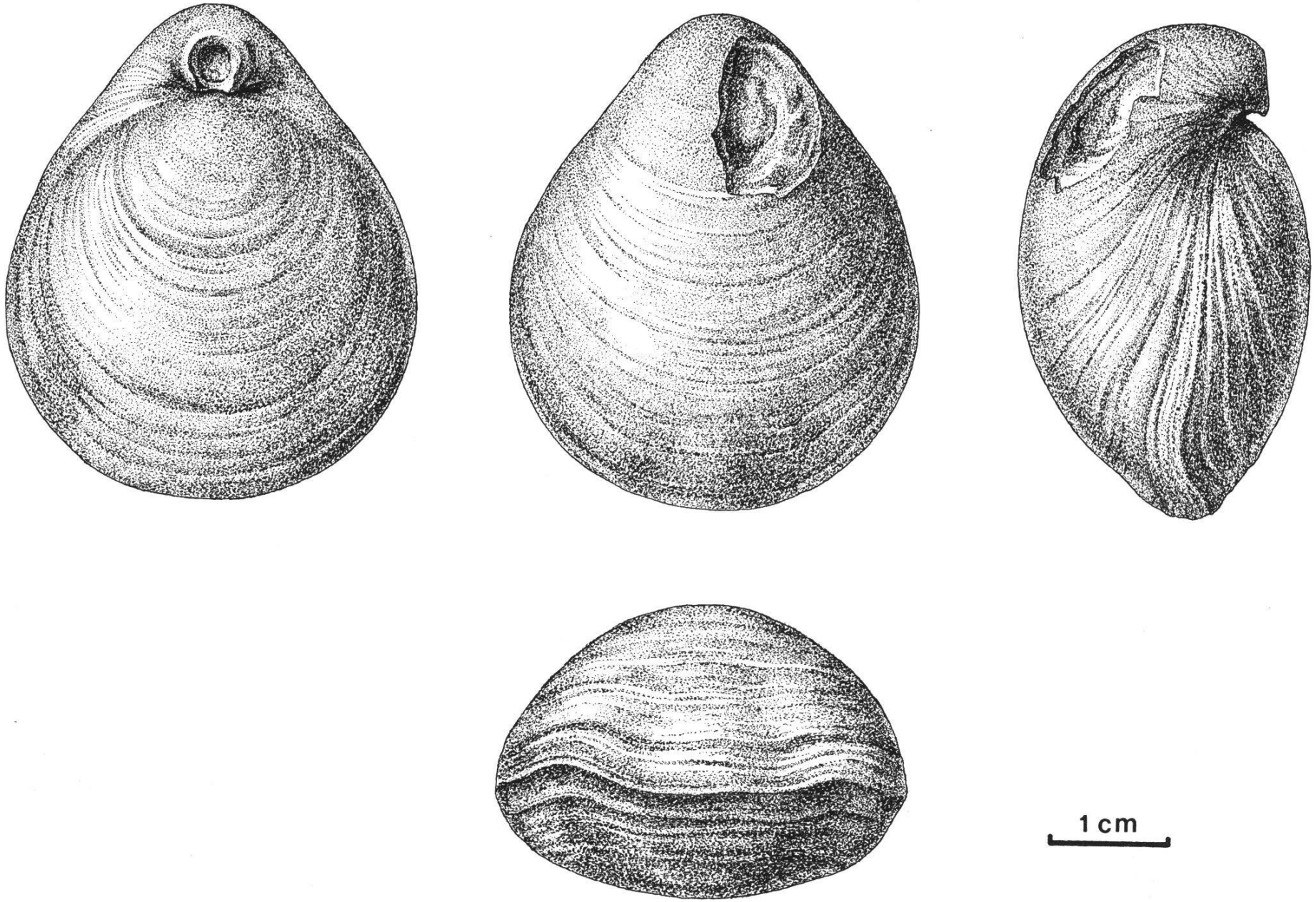


Abb. 32: Dorsal-, Ventral-, Lateral- und Frontalansicht einer Form von *Terebratula omalogastyr* ZIETEN.

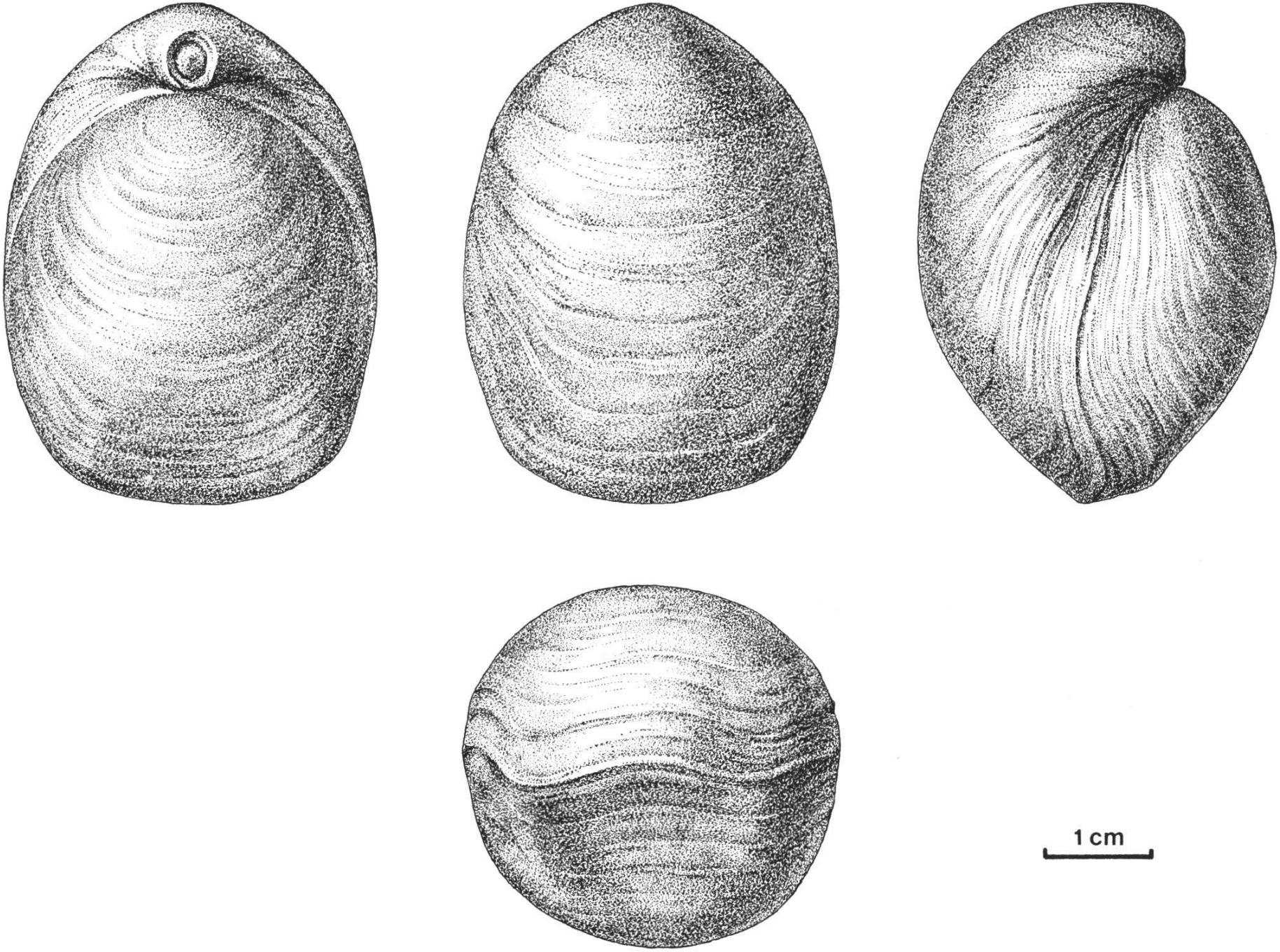


Abb. 33: Dorsal-, Ventral-, Lateral- und Frontalansicht eines Terebratuliden, der in für Brachiopoden günstigem Biotop gelebt hat (aus den Humphriesi-Schichten).

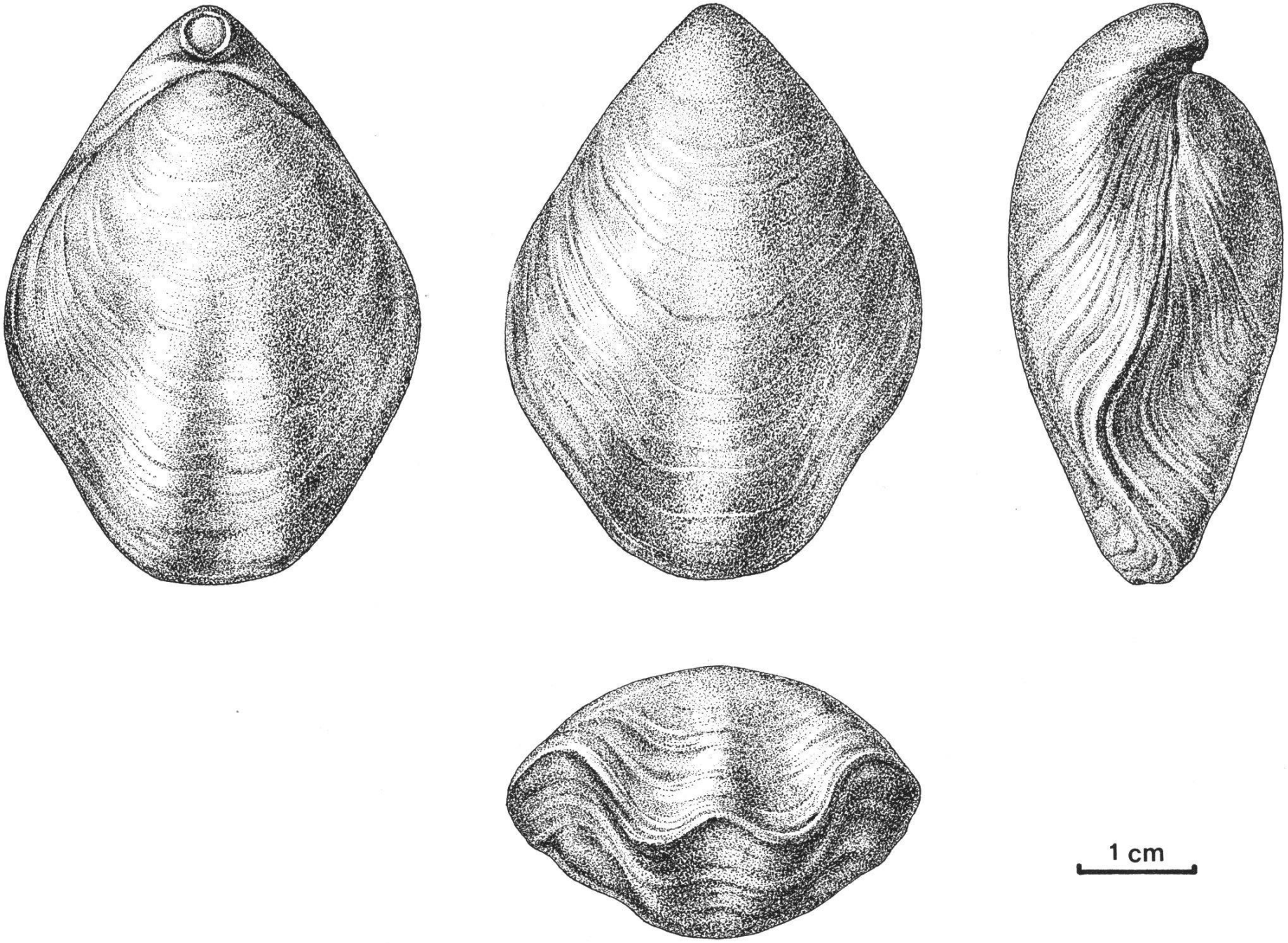


Abb. 34 : Terebratulide Form aus den Humphriesi-Schichten (vermutlich Schicht 52).

9. Systematischer Wert der verschiedenen Merkmale

Brachiopoden sind stark ans Substrat gebunden und können sich an rasche Milieuschwankungen relativ schlecht anpassen. Verschiedene Milieutypen sind aber, wie auch schon AGER (1965) zeigen konnte, im allgemeinen durch bestimmte morphologische Typen charakterisiert. Daher sind Brachiopoden sehr nützlich, um geographische Veränderungen des epikontinentalen Jurameeres anzuzeigen. Da im Laufe der Zeit immer wieder ähnliche Milieutypen mit den entsprechenden Formen von Brachiopoden aufgetreten sind, ist die Phylogenie der Brachiopoden vor allem durch eine Repetition von morphologischen Typen charakterisiert. Es handelt sich also um außenmorphologisch homöomorphe aber heterochrone Arten. Diese Tendenz zur Homöomorphie ist bei den Terebratuliden besonders groß, da es bei diesen relativ einfachen Formen nicht allzu viele physiologisch günstige Variationsmöglichkeiten gibt.

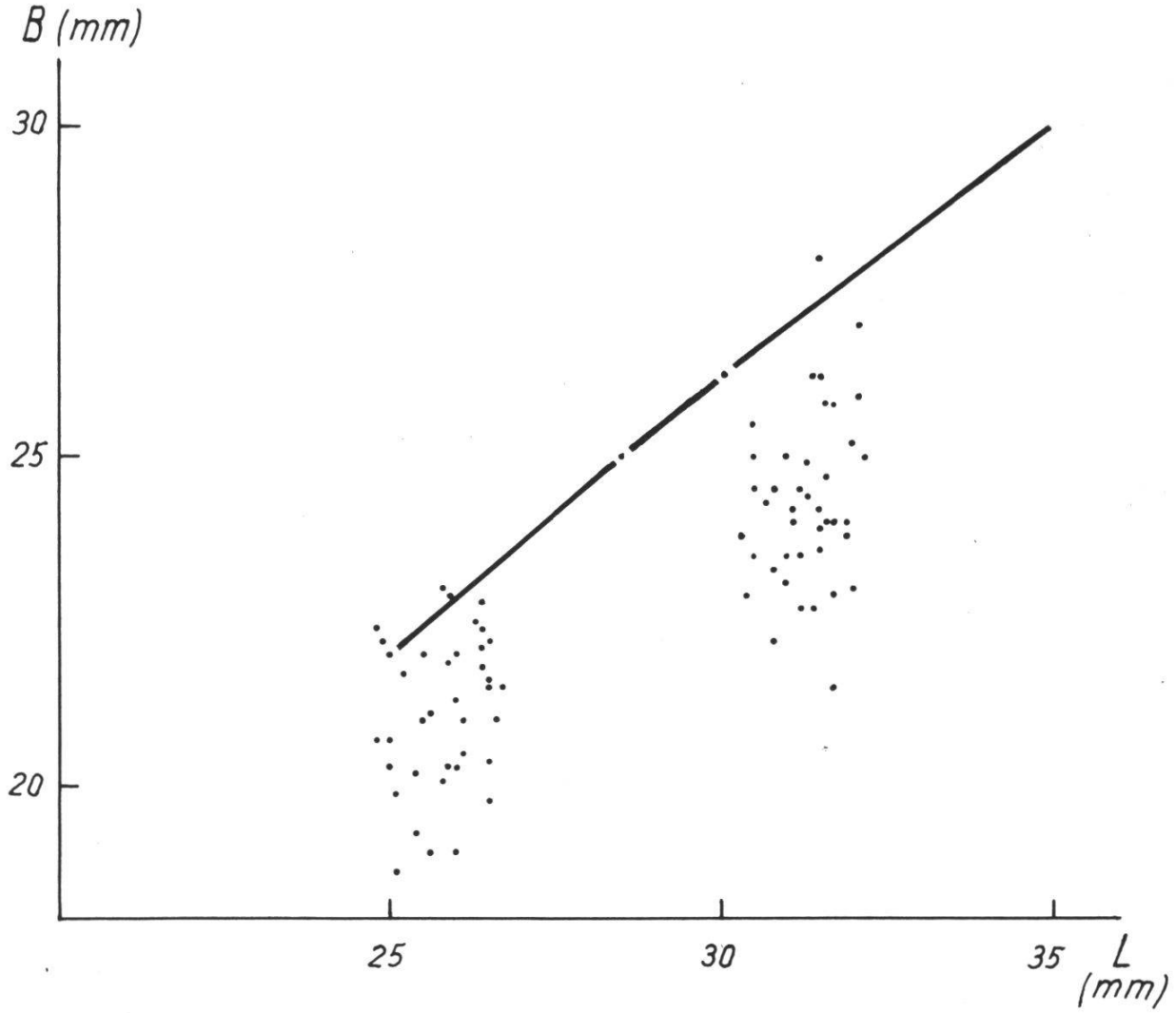


Abb. 35 : Die Längen (L) der Adultformen der beiden Maxima von *T. perovalis* (Abb. 28a) wurden gegen die Breiten (B) aufgetragen. Die Werte liegen unter der von ALMERAS (1970, p. 190) festgelegten Linie. Dies könnte darauf hindeuten, daß es sich bei den von GREPPIN (1900) beschriebenen *T. perovalis* um Vertreter von *Dundrythyris* nov. gen. handelt.

An einem Beispiel soll gezeigt werden, daß Vergleiche der Außenmorphologie für eine systematische Zuordnung nicht ausreichen:

ALMERAS vermutet, daß die von GREPPIN beschriebene Form *Terebratula perovalis* zu seiner Gattung *Dundrythyris* nov. gen. zu rechnen ist. Diese Gattung wird unter anderem dadurch definiert, daß die Verhältniswerte zwischen Länge und Breite unter einer festgelegten Geraden liegen (ALMERAS, 1970, S. 190). Die relativen Breiten einiger Formen von *T. perovalis* aus Zunzgen BL (Formen aus den beiden Maxima in Abb. 28a), die am Vorderrand ausgeprägte Zuwachsliniendrängung aufweisen (eventuell Adultformen) wurden aufgezeichnet. Praktisch alle Werte liegen unter der von ALMERAS festgelegten Linie (Abb. 35). Auch andere außenmorphologische Kriterien sprechen für eine Übereinstimmung. Das Studium der Innenstrukturen zeigt dagegen wesentliche Unterschiede.

Bei fünf aus ganz unterschiedlichen Gebieten und geologischen Zeiten stammenden Terebratuliden (Formen V–Z) wird in den Abb. 36–45 gezeigt, in welchen Merkmalen sie sich unterscheiden. Auf eine detaillierte Beschreibung der Merkmale wird aber verzichtet, auch wird nicht auf alle Unterschiede eingegangen, da dazu mehr als ein Individuum jeder Art geschnitten werden müßte.

Es können zwei Merkmalsgruppen zur Unterscheidung verschiedener Taxa herangezogen werden: Eine erste Merkmalsgruppe, die sich auf Unterschiede bezieht, die nicht milieubedingt sind, und eine zweite Gruppe von Merkmalen, mit denen milieubedingte Unterschiede erfaßt werden können.

Meines Erachtens sollten zur Diagnose von Gattungen oder höheren Taxa die Merkmale der ersten Gruppe herangezogen werden. Es handelt sich vor allem um Innenstrukturen, deren Lage und Form (höchstwahrscheinlich) nicht mit der Außenmorphologie korreliert sind. Um abklären zu können, ob diese unterschiedlichen milieuunabhängigen Merkmale eine physiologische Bedeutung haben, sind noch viele Untersuchungen an fossilen und vor allem rezenten Brachiopoden nötig. Da man dank der hier zur Anwendung gekommenen Untersuchungsmethoden alle Innenstrukturen ausmessen und auch jede beliebige Schliffrichtung rekonstruieren kann, wird es möglich sein, alle Merkmale, die eine direkte Beziehung zur Außenmorphologie haben, aus dieser Merkmalsgruppe auszuschließen.

Die Merkmale der zweiten Gruppe werden herangezogen, um Arten zu definieren. Da viele vom Milieu abhängige Strukturen eine große individuelle Variabilität aufweisen, ist es bei der Beschreibung einer Art besonders wichtig, möglichst viele Merkmale zu berücksichtigen. Es handelt sich in dieser Gruppe vor allem um außenmorphologische Strukturen. Die Innenmorphologie spielt hier nur insofern eine Rolle, als sie von der Außenmorphologie oder direkt vom Milieu abhängig ist.

Bei den fünf untersuchten Formen (V–Z) handelt es sich um:

V = Terebratulide aus dem Grenzbereich Rhät/Lias der Freiburger Voralpen (Abb. 36),
W = *Heimia mayeri,* Bajocien, Zunzgen (BL) (Abb. 31, 37, 3, 4, 19a + b),
X = *Terebratula intermedia,* mittl. Bathonien, Herkunft unbekannt, aus dem Naturhistorischen Museum Basel (Abb. 38, 39),
Y = *Terebratula globata,* Callovien, England, aus dem Paläontol. Institut Zürich (Abb. 40, 41),
Z = *Loboidothyris,* unteres Kimmeridgien, Kt. Schaffhausen, aus dem Paläontol. Institut Zürich (Abb. 42, 43, 44).

9.1. Umweltunabhängige Merkmale

Im Folgenden werden drei innenmorphologische Merkmale ausgewählt, die bei diesen fünf terebratuliden Formen (V–Z) eindeutig verschieden sind und gleichzeitig nach den bisherigen Untersuchungen als milieuunabhängig gelten können.

– Schloßplatte
Die Schloßplatte setzt sich aus dem inneren Zahngrubenrand, der äußeren Verbindungsplatte und der Cruralbasis zusammen (siehe Abb. 3). Diese einzelnen Teile sind bei den Formen V–Z verschieden ausgebildet oder können auch fehlen.

Bei der Form V entwickelt sich von hinten nach vorn aus dem inneren Zahngrubenrand die Cruralbasis (Schliffbilder 17–20 in Abb. 36). Die Verbindungsplatten (hp) verwachsen gegen vorn und bilden einen die Dorsalklappe fast berührenden Vorsprung (Schliffbild 20).

Bei der Form Z ist die äußere Verbindungsplatte nicht mit dem untern Ende der Crura verbunden (siehe Abb. 43 und 45) wie bei den andern Formen. Der Teil der Crura unterhalb dieser Kontaktstelle wird von FELIX (1967) als Cruralplatte und von WESTPHAL (1969) als Cruralanhang beschrieben. Bei den Formen W, X und Y stimmen die Schloßplatten überein und sind wie in Abb. 3 dargestellt ausgebildet.

– Länge des Brachidiums
Die relativen Längen der Brachidien (Länge des Brachidiums: Länge der Dorsalklappe) stimmen bei den Formen W, X und Y überein und sind bei den andern beiden Formen V und Z verschieden.

– Schloßfortsatz
Wie weit es sich beim Schloßfortsatz wirklich um ein von Umwelteinflüssen unabhängiges Merkmal handelt, bleibt noch abzuklären. Vergleicht man die

Schloßfortsätze der Formen V–Z miteinander, so kann man große Unterschiede feststellen. Ähnliche Unterschiede findet man aber auch innerhalb einer Art. Abb. 45 a-d zeigt die große Variabilität in der Form des Schloßfortsatzes bei der Art *Heimia mayeri*. Der Schloßfortsatz scheint daher bei den Terebratuliden keinen großen systematischen Wert zu haben.

Nach den bisherigen Untersuchungen könnte man die Formen W, X und Y aufgrund übereinstimmender Schloßplatte, Brachidienform, -länge und -verlauf in der gleichen Gattung zusammenfassen. Bei den Formen V und Z handelt es sich um Vertreter anderer, von einander gut zu unterscheidender Gattungen.

Für eine definitive Einteilung in Gattungen sollte man aber noch vielen anderen morphologischen Merkmalen wie z.B. auch der Schalenstruktur Beachtung schenken.

9.2. Umweltabhängige Merkmale

Es werden hier einige Beispiele von Merkmalen aufgezählt, die aufgrund von Untersuchungen an rezentem oder fossilem Material als milieuabhängig gelten können. Auf eine detailliertere Beschreibung wird hier verzichtet, da im Kapitel 8.2.3 schon ausführlicher darauf eingegangen wurde.

- Länge der Formen: Sind die Umwelteinflüsse günstig, so kann das Wachstum ungestört fortgesetzt werden, während bei ungünstigen Verhältnissen die Klappen geschlossen und das Wachstum eingestellt werden. Die Größe einer Art ist deshalb, trotz dem genetisch festgelegten maximalen Betrag, je nach Biotop sehr variabel.

- Relative Breite: Formen mit kurzem Stiel, die direkt auf weichem Substrat aufliegen, sind im allgemeinen relativ breiter als Formen, die sich mit ihrem Stiel auf hartem Substrat befestigen und deren Klappen nicht in engem Kontakt mit dem Untergrund sind.

- Dicke: Die Dicke der beiden Klappen ist häufig wegen den Innenstrukturen miteinander korreliert (siehe Kapitel 6.1.2). Formen mit einer flachen Dorsalklappe haben eine stark gewölbte Ventralklappe, dagegen ist bei Formen mit gewölbter Dorsalklappe die Ventralklappe weniger stark gewölbt (Begründung siehe Kapitel 8.2.3, allgemeine Formen). So ist z.B. bei der Form W die Ventralklappe dicker als die Dorsalklappe (Abb. 31, Frontalansicht), bei Form X (Abb. 38, Frontalansicht) die Dorsalklappe dicker als die Ventralklappe, und bei Form Y (Abb. 40, Frontalansicht) sind beide Klappen etwa gleich dick. Da die Brachidien und die Schloßplattenverhältnisse bei diesen drei Formen übereinstimmen, ist es möglich, daß diese außenmorphologischen Unterschiede als Anpassung ans jeweilige Biotop gelten können.

- Lage des Jugums: In Kapitel 6.2 wurde gezeigt, daß die Lage des Jugums von Außenfaktoren abhängen kann. Stimmen die Brachidien und Schloßplatten bei verschiedenen Formen überein, so kann die Lage des Jugums Aussagen über das jeweilige Biotop machen: Ist der Abstand zwischen Jugum und Ventralklappe (in geschlossenem Zustand) gering, so ist es möglich, daß die Brachiopoden in optimaleren Bedingungen gelebt haben, als Formen, bei denen dieser Abstand größer ist.
- Variabilität morphologischer Merkmale: Damit Brachiopoden auch in für sie ungünstigen Biotopen gedeihen können, sind oft Anpassungen ihrer Form an die besonderen Verhältnisse erforderlich, so daß nur ganz bestimmte Formen hier gedeihen können. Dagegen kann die Varianz unter optimalen Bedingungen größer sein. Die Größe der Varianz kann somit Aussagen über das jeweilige Milieu machen.
- Ausbildung des Sinus: In Kapitel 6.1.3 wurde gezeigt, daß bei den untersuchten Formen kein Zusammenhang zwischen Brachidium und Form der Frontalkommissur festgestellt werden konnte. Es ist aber ohne weiteres möglich, daß die Ausbildung des Sinus von Außenfaktoren beeinflußt werden kann. Ein ausgeprägter Sinus hat eine Verlängerung der Schalenkommissur zur Folge; dadurch wird eine bessere Trennung von ein- und ausströmendem Wasser ermöglicht, was einer Effizienzsteigerung des Nahrungs- und Sauerstofferwerbs gleichkommt. Bei diesem Merkmal ist häufig eine große Variabilität zu beobachten.
- Viele andere Kriterien, wie Form des Wirbels, Größe und Form des Stiellochs, Verlauf der Lateralkommissur, können durch Außenfaktoren beeinflußt werden. Wie weit sie individuellen Schwankungen unterworfen sind oder um wie gute Artmerkmale es sich dabei handelt, können nur größere Untersuchungen an viel mehr Formen zeigen.

9.3. Ausblick

Die in diesem Kapiel beschriebenen Vorschläge für eine gesamte Revision der Brachiopodensystematik sind noch sehr lückenhaft. Weitere intensive Untersuchungen müssen zeigen, ob sie sich tatsächlich bewähren. Es sollten nun auch andere Brachiopodengruppen mit der hier beschriebenen Rekonstruktionsmethode untersucht werden, um weitere ökologisch und genetisch bedingte Merkmale zu erarbeiten. Ich bin der Auffassung, daß meine Untersuchungen noch nicht so weit fortgeschritten sind, daß im Alleingang das anzustrebende Ziel, ein neues, für ökologische und stratigraphische Aussagen brauchbares Konzept der Brachiopodensystematik, in absehbarer Zeit erreicht werden kann. Um dieses Ziel zu erreichen, wäre meines Erachtens eine internationale Zusammenarbeit nötig.

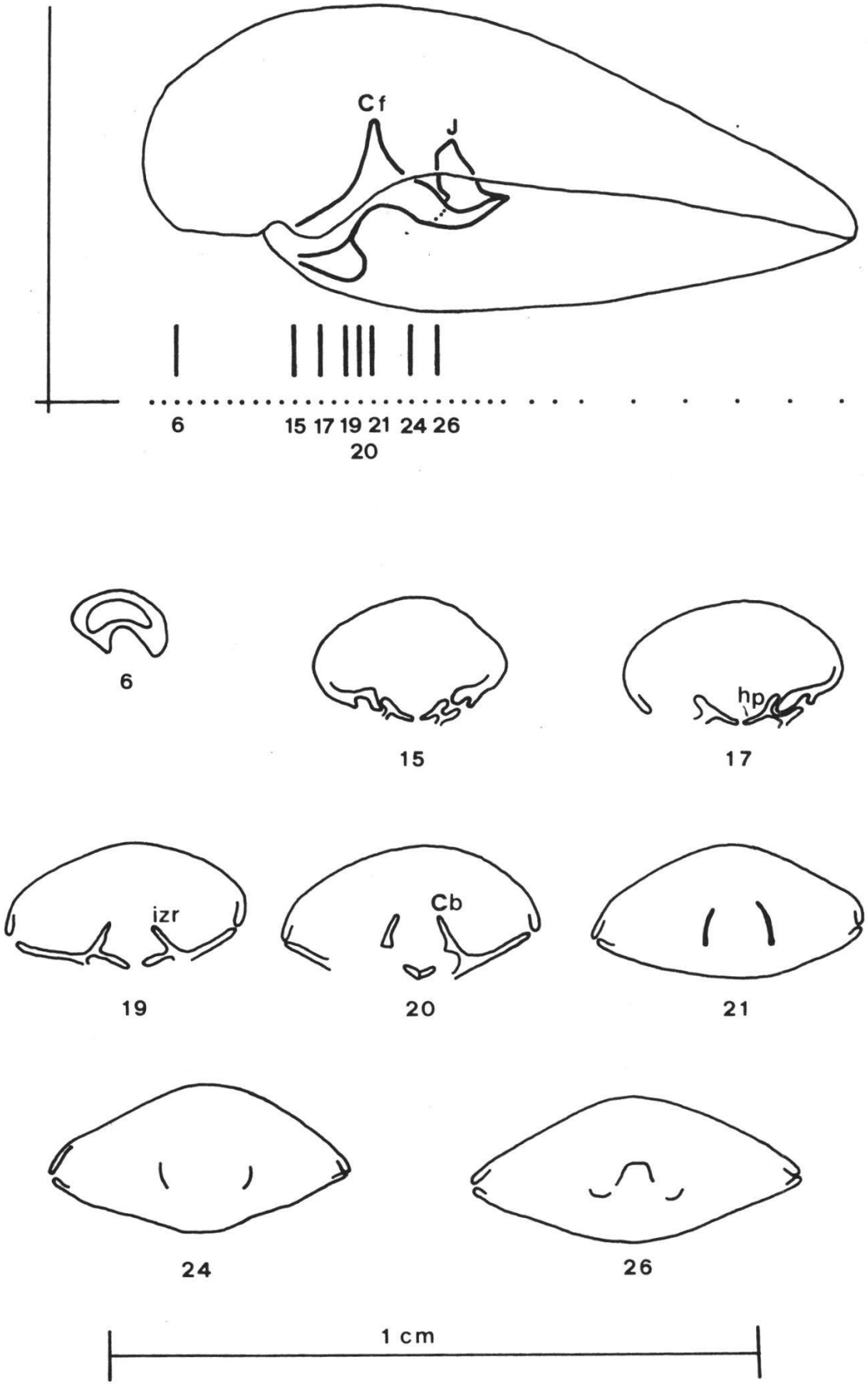


Abb. 36 : Terebratulide Form (V) aus dem Grenzbereich Rhät/Lias der Freiburger Voralpen (Abkürzungen siehe Kapitel 3.3.).

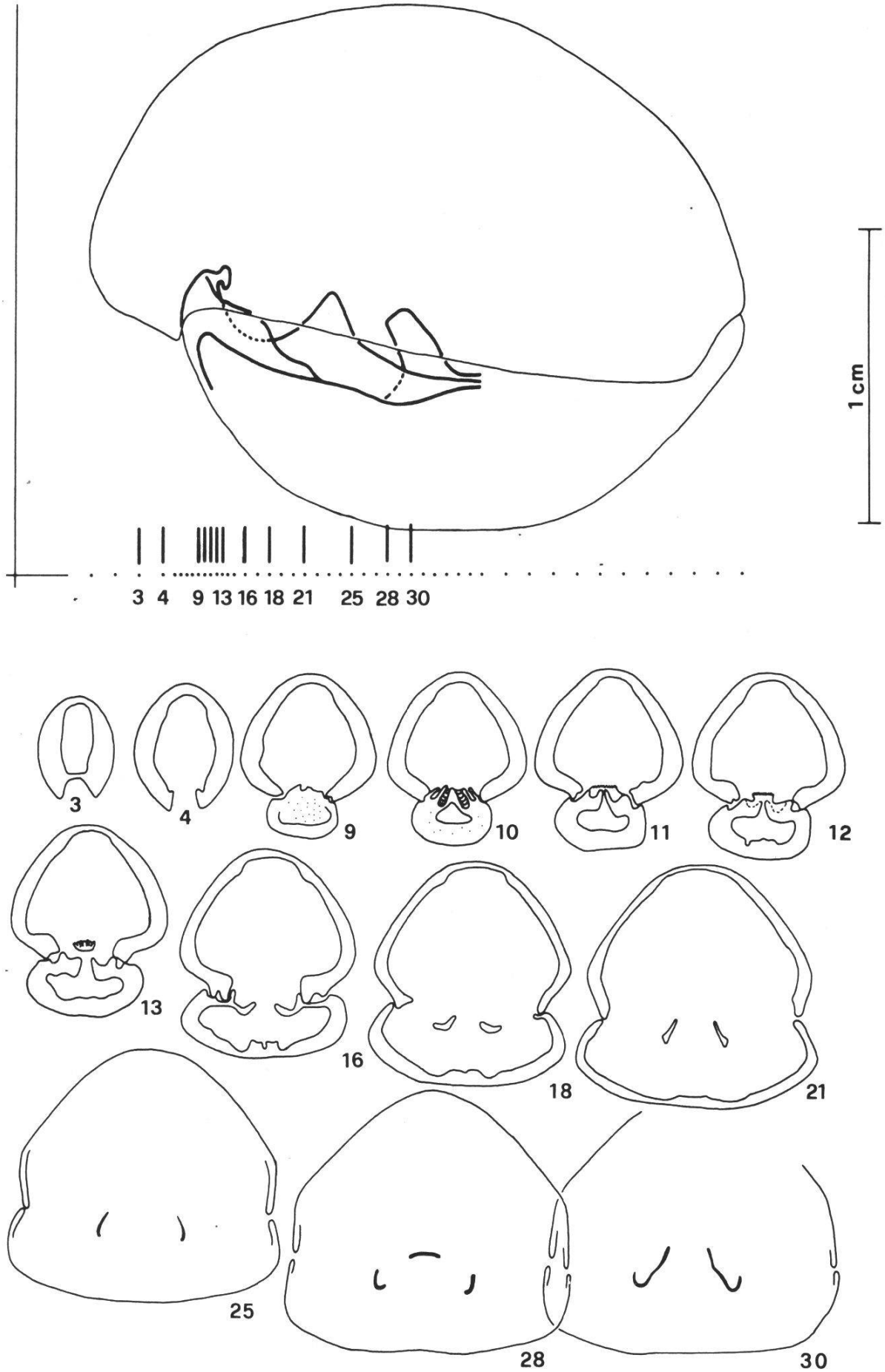


Abb. 37 : Rekonstruktion und einige ausgewählte Schnittbilder von *Heimia mayeri* CHOFFAT (Form W).

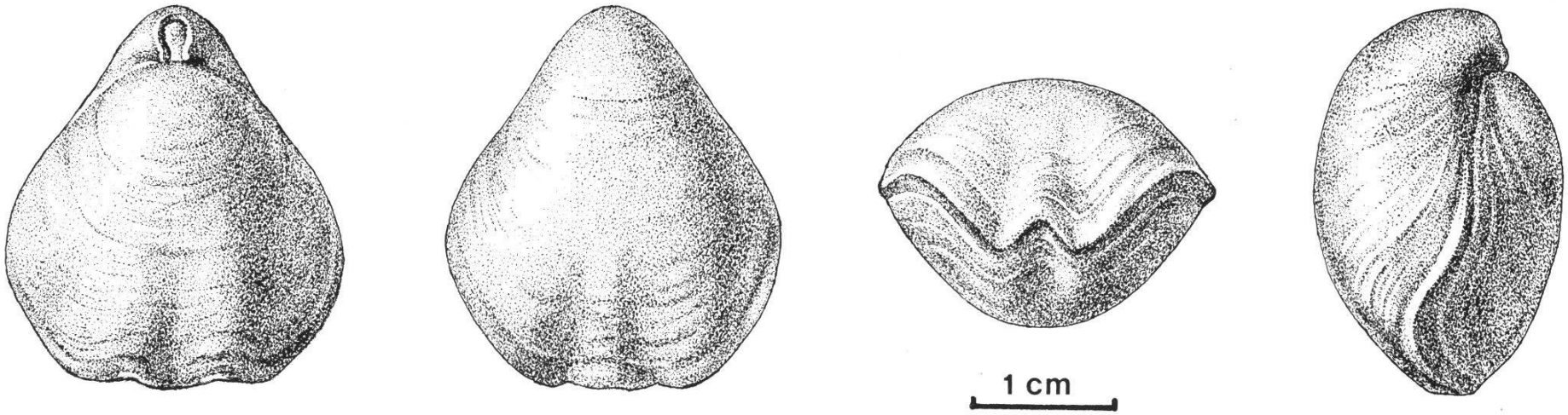


Abb. 38 : Dorsal-, Ventral-, Frontal- und Lateralansicht von *Terebratula intermedia* (Form X).

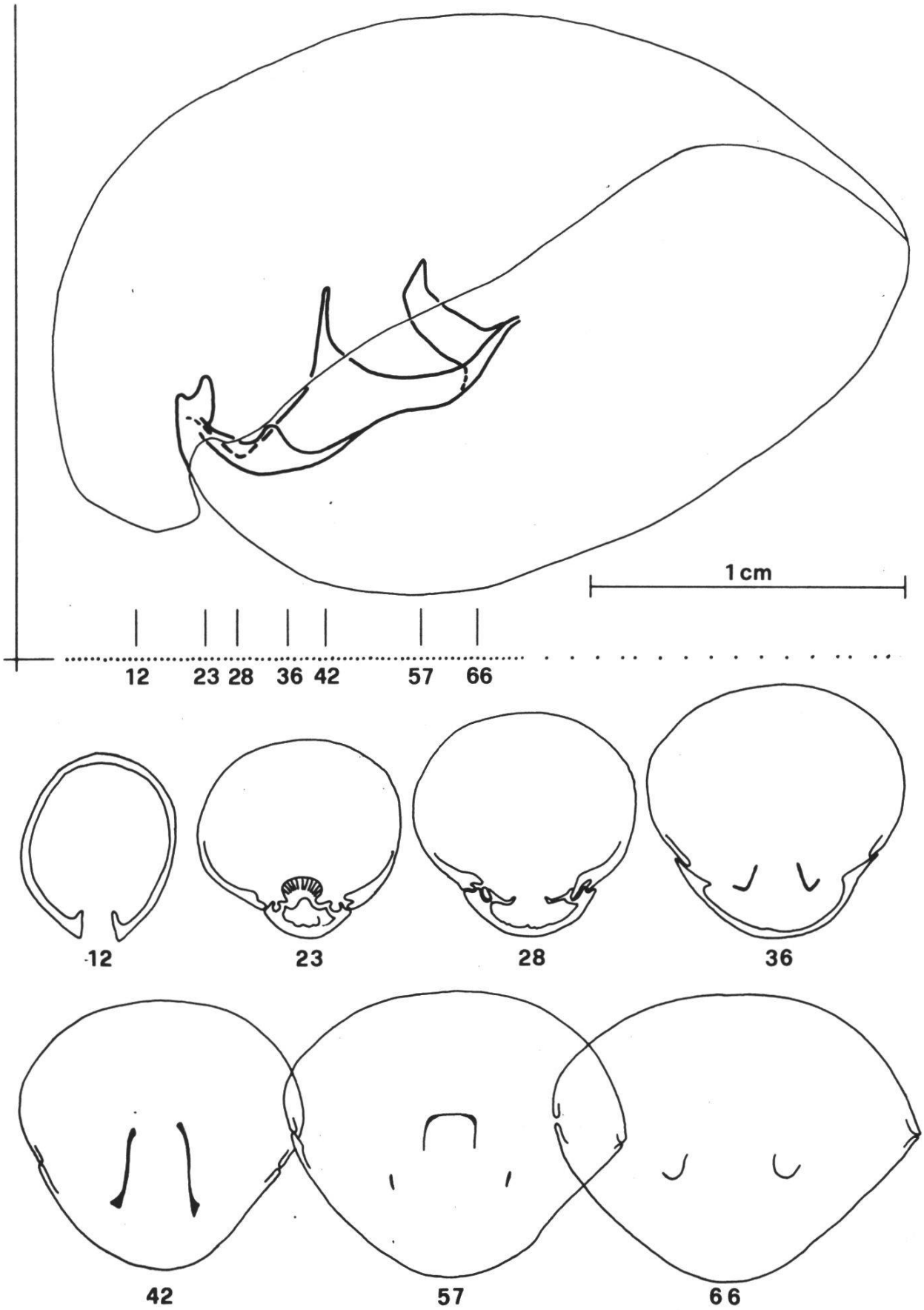


Abb. 39 : Rekonstruktion und Schnittbilder von *Terebratula intermedia* (Form X).

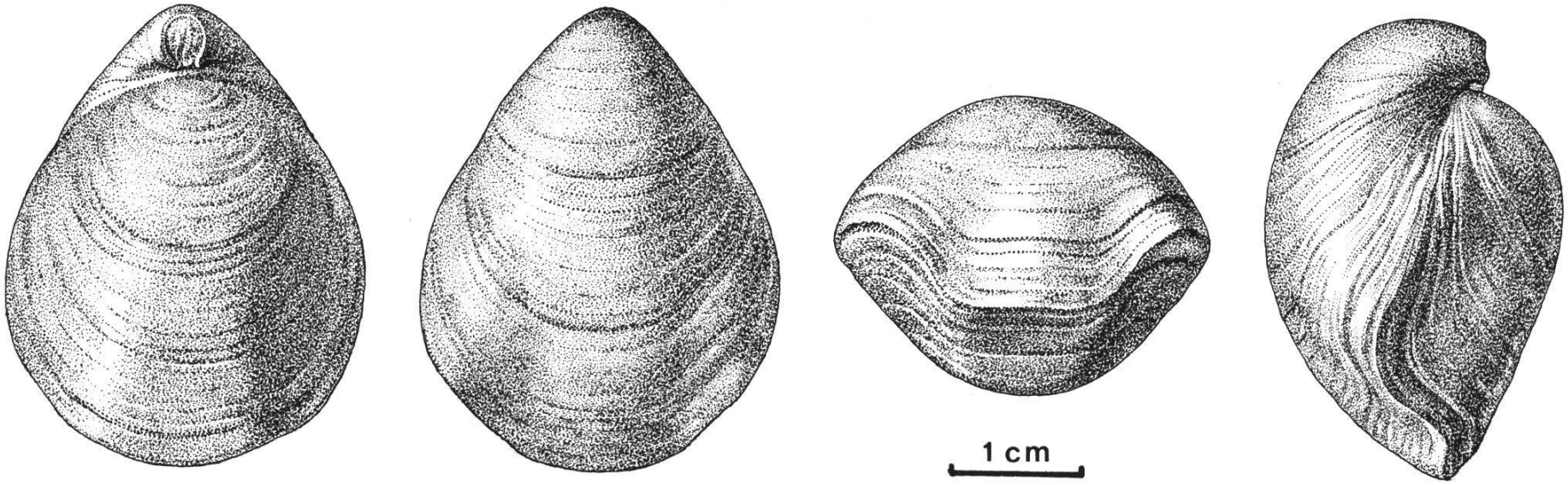


Abb. 40 : Dorsal-, Ventral-, Frontal- und Lateralansicht von *Terebratula globata* (Form Y).

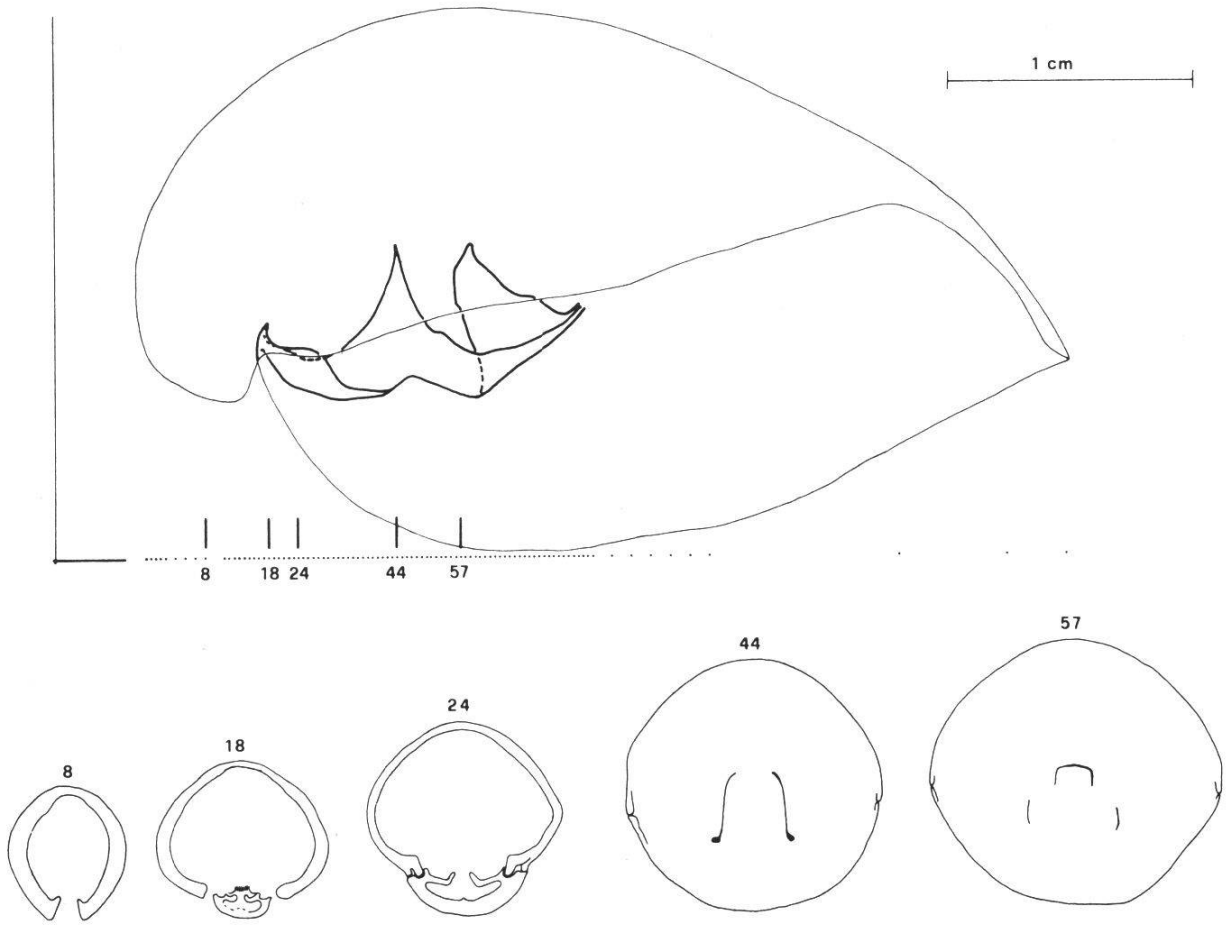


Abb. 41 : Rekonstruktion und Schnittbilder von *Terebratula globata* (Form Y).

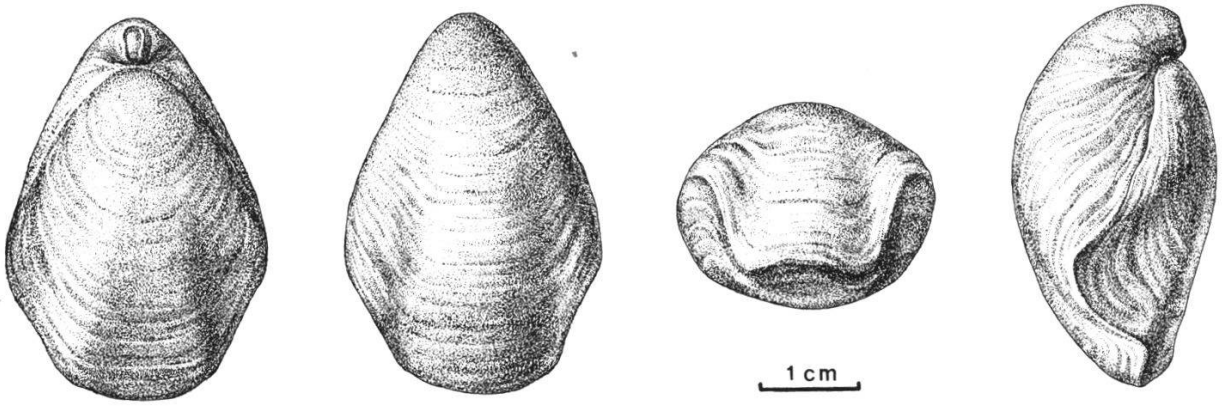


Abb. 42 : Dorsal-, Ventral-, Frontal- und Lateralansicht von *Loboidothyris* (Form Z).

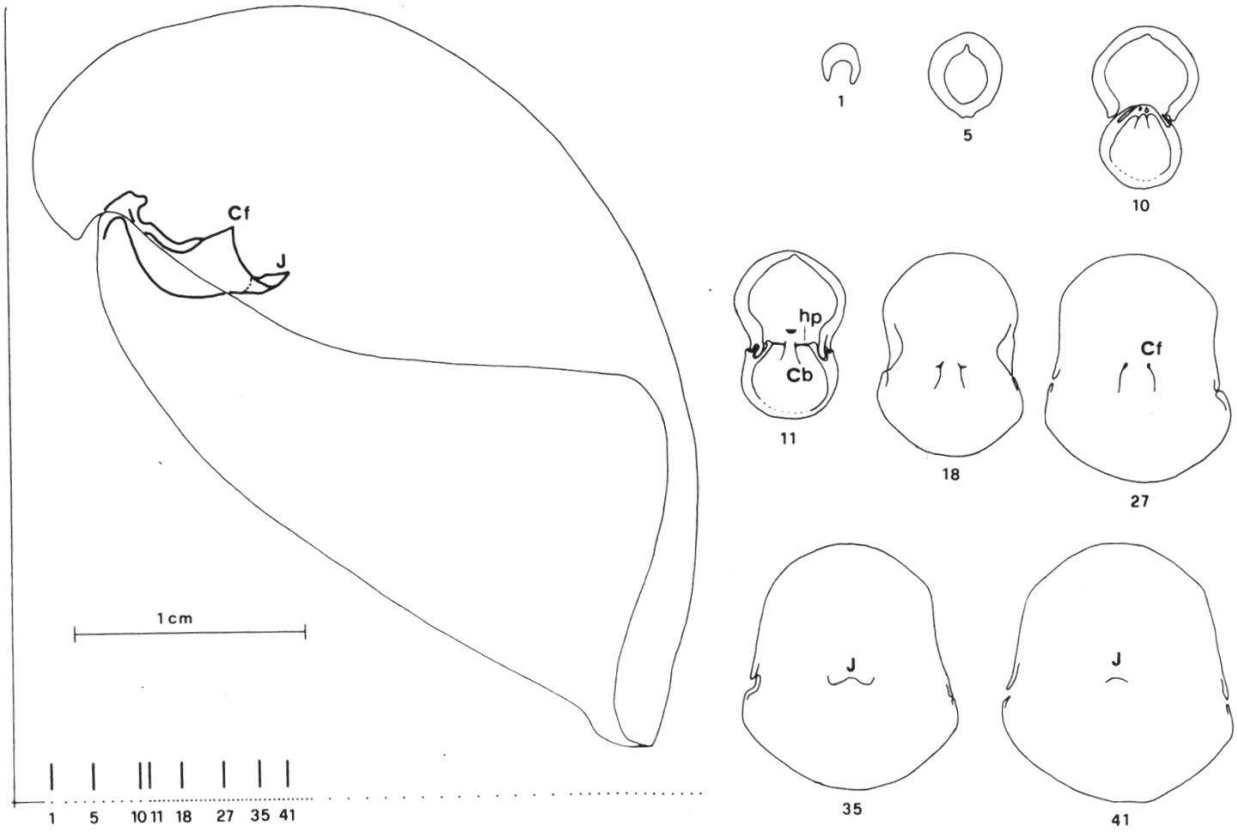


Abb. 43 : Rekonstruktion und Schnittbilder von *Loboidothyris* (Form Z).

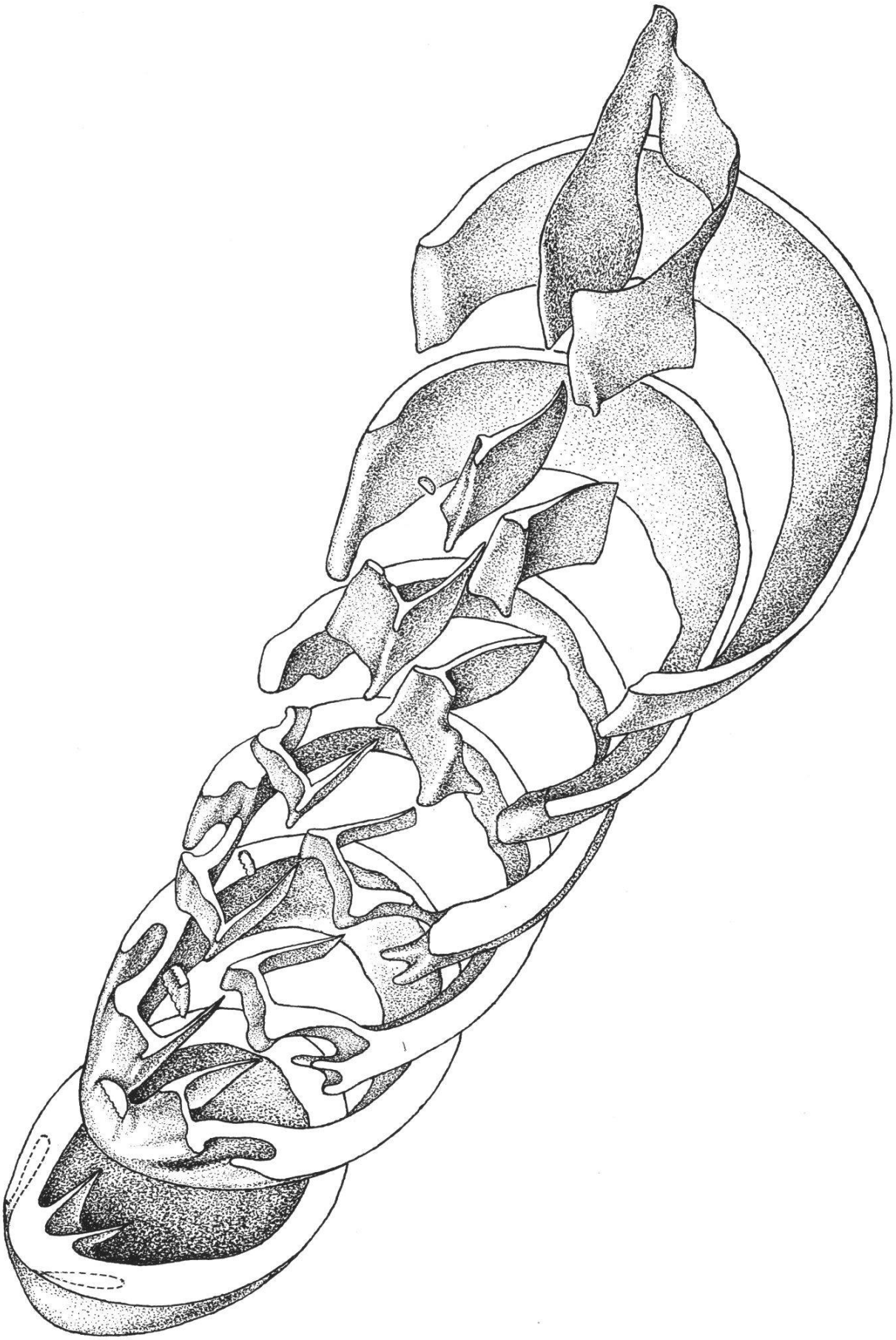


Abb. 44 : Geschnittene dreidimensionale Rekonstruktion der Form Z. Die ganze Form wurde um den doppelten Betrag in die Länge gezogen.

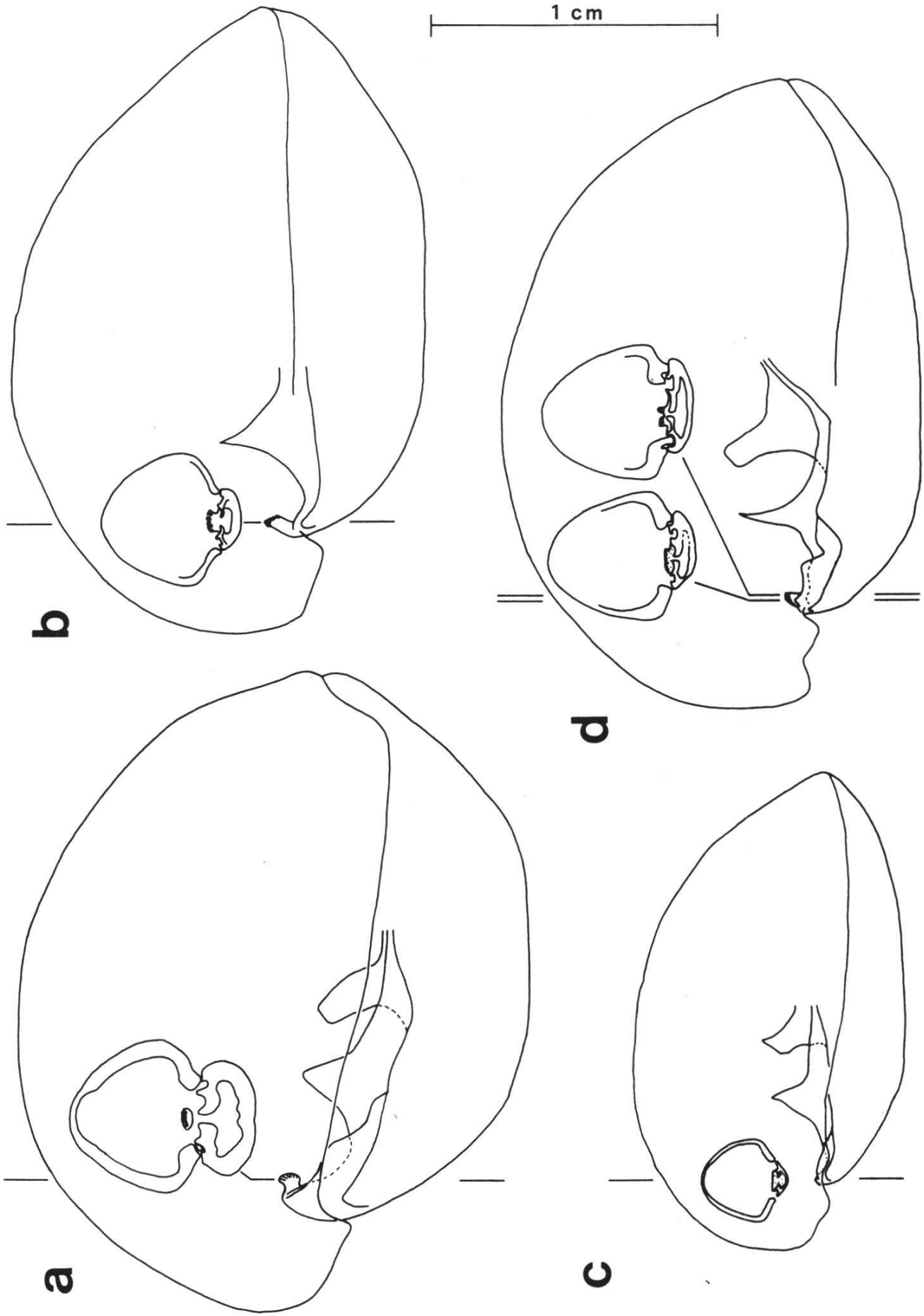


Abb. 45 : Variabilität in der Form des Schloßfortsatzes bei der Art *Heimia mayeri* CHOFFAT.

10. Zusammenfassung

Im ersten Teil dieser Arbeit wird anhand verschiedener Terebratuliden aus den Humphriesi-Schichten (Bajocien) des Basler Jura die heute übliche Untersuchungsmethode von Innenstrukturen, nämlich das Anfertigen von Serienschliffen, kritisch betrachtet.

Es wird gezeigt, daß zwischen dem Verlauf der Lateralkommissur, welche die Orientierung der Schliffebene bestimmt, und den Innenstrukturen, welche taxonomisch entscheidende Merkmale liefern, keine Korrelation besteht. Deshalb können nach der Morphologie des Schalenäußern die Innenstrukturen für Serienschliffe nicht gleich orientiert werden. Es resultieren wegen der verschiedenen Schliffrichtungen – bezogen auf die Innenstrukturen – unterschiedliche Schliffbilder. Es ist daher naheliegend, daß viele "Merkmale" der Innenstrukturen, die bisher zur Abgrenzung von Arten und Gattungen herangezogen wurden, nur durch verschiedene Schliffrichtungen derselben Innenstrukturen bedingt sein können. Die Schliffbilder variieren dadurch z.T. stärker als die Morphologie des Brachidiums.

Eine zuverlässige taxonomische Bearbeitung ist daher nur bei genauer Kenntnis der Form des Schalenäußeren und -inneren und deren Lage zueinander möglich. Es wird eine Methode beschrieben, mit der die Seiten- und Aufsichtsprojektion von Außen- und Innenstrukturen rekonstruiert werden können.

Aus diesen Rekonstruktionen läßt sich eine große Abhängigkeit der Innenstrukturen von der Außenmorphologie erkennen. So wird eine enge Beziehung zwischen der Form der Dorsalklappe und dem Verlauf des Brachidiums sowie zwischen der Gehäusedicke und der Lage des Jugums gefunden. Mit Hilfe von rezentem Vergleichsmaterial wird versucht, diese feste Beziehung biologisch und funktionsmorphologisch zu deuten.

Diese Rekonstruktionen lassen aber auch erkennen, daß zwischen verschiedenen Formen eindeutige innenmorphologische Abweichungen bestehen. Um Aufschluß darüber zu bekommen, ob solche Unterschiede eher milieu- oder genetisch bedingt sind, wurden aus demselben Fundgebiet morphologisch ähnliche Terebratuliden untersucht, die aus verschiedenen Niveaux stammen. Im Kapitel "Einfluß der Palökologie auf die Artbildung" kann anhand von Untersuchungen der Begleitfauna, der Sedimente und der paläogeographischen Entwicklung gezeigt werden, daß diese Terebratuliden unterschiedlichen Umweltfaktoren ausgesetzt waren. Es wird gezeigt, daß verschiedene morphologische Eigenschaften wie z.B. Größenfrequenzkurve, allgemeine Form der Ventral- und Dorsalklappen, Abstand zwischen den Zuwachslinien und Lage des Jugums im Innern der Schale als Anpassung ans jeweilige Milieu gelten können.

Bei Terebratuliden, die aus ganz verschiedenen Gebieten und geologischen Zeiten stammen, werden morphologische Unterschiede besprochen. Diese sind im einen Fall nicht durch unterschiedliches Milieu zu erklären und können genetisch bedingt sein, im andern Fall können sie als Anpassung an unterschiedliches Milieu gelten. Es werden einige milieuunabhängige innenmorphologische Merkmalsunterschiede (Schloßplatte, Kontaktstelle zwischen Schloßplatte und Crura, Länge des Brachidiums, Schloßfortsatz) näher untersucht und ihre taxonomische und systematische Bedeutung diskutiert.

Résumé

Les Térébratules étudiées dans ce mémoire proviennent des schistes à humphriesi (Bajocien) du Jura bâlois. En un premier temps, on démontre que l'observation des structures internes du test ne peut se faire de manière valable par la méthode classique des coupes sériées. Il a fallu trouver, ensuite, une nouvelle technique pour reconstituer les parties externe et interne de la coquille, ce qui a permis de mettre en évidence une liaison étroite entre la position du brachidium, sa forme et le bombement de la valve dorsale. Pour compléter ce chapitre, on a étudié des brachiopodes actuels afin de trouver la signification biologique et morphologique de cette relation.

A partir des reconstitutions ainsi obtenues, on a pu faire une série d'observations et voir, en particulier, que certains caractères internes ne sont pas liés à la morphologie externe de la coquille. Tout d'abord, pour mettre en évidence un éventuel contrôle écologique de ces caractères (lesquels auraient alors un lien avec l'environnement), on a prélevé, dans une même localité, des Térébratules de forme semblable, mais provenant de niveaux stratigraphiques différents. L'analyse de plusieurs facteurs, tels que l'association faunique, la sédimentologie et le développement paléogéographique régional, a montré que ces deux niveaux représentent deux milieux de dépôts différents. On est arrivé à la conclusion que certains caractères, tels que la taille des spécimens d'une population, la forme générale des valves dorsale et ventrale, la distance entre les différentes lignes d'accroissement et la position du jugum dans la coquille, ne sont que des adaptations au milieu. Ensuite, pour mettre en évidence un éventuel contrôle génétique, on a récolté des Térébratules provenant de régions différentes et de niveaux stratigraphiques différents et l'on a discuté la valeur taxonomique et systématique de caractères morphologiques, tels que la plaque cardinale, le point de contact de cette plaque avec la crura, la longueur du brachidium et le processus cardinal, caractères apparemment liés à la génétique et, en conséquence, seuls utilisables en biostratigraphie.

Summary

Current methods using seried sections for observation of the internal structure of terebratulids are shown to be misleading.

A new method for the reconstruction of outer and inner parts of the shell was developed, and it is shown that there is a close relationship between the position of the brachidium, its form and the curvature of the dorsal valve. Present-day brachiopod specimens were studied to find out the biological and morphological significance of this relationship.

Reconstructions show that some internal features are not related to external morphology. In order to evaluate the possibility of a genetic control (valid for biostratigraphy) or of an ecological control (related to depositional environment), terebratulids of similar form but from different stratigraphic intervals were studied at one locality. Various factors, such as faunal assemblage, sedimentary structures, and regional paleogeography, indicate deposition within two different environments. Some characteristics, comprising specimen size, general shape of dorsal and ventral valves, distance between growth lines and the position of the jugum within the shell are interpreted as adaptions to the environment.

Morphological features apparently more related to genetics were examined among terebratulids from different horizons at different localities. The taxonomic and systematic value of these (cardinal plate, point of contact between this plate and the crura, length of the brachidium and the cardinal process) is discussed.

11. Literaturverzeichnis

AGER, D.V.: A monograph of the British liassic Rhynchonellidae (Part 1). Monogr. Palaeontogr. Soc. (London) *110* (1956).

– – : Serial grinding techniques. In: KUMMEL, B., and RAUP, D. (Ed.): Handbook of palaeontological techniques, 212–224. Freeman: San Francisco/London 1965.

– – and WALLEY, C.D.: Mesozoic brachiopod migrations and the opening of the North Atlantic. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. *21*, 85–100 (1977).

ALMERAS, Y.: Les Terebratulidae du Dogger dans le Mâconnais, le Mont d'Or lyonnais et le Jura méridional. Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon *39*/1 et 2 (1970).

BARCZYK, W.: Upper Jurassic terebratulids from the Mesozoic Border of the Holy Cross Mountains in Poland. Prace Muz. Ziemi *14* (1969).

BRUNTON, H.: Some lines of brachiopod research in the last decade. Paläont. Z. *49*, 512–529 (1975).

BUCKMAN, S.S.: The Brachiopoda of the Namyau Beds, Northern Sham States, Burma. India Geol. Surv. III, Mem. *2* (1917).

CHUANG, S.H.: The breeding season of the brachiopod *Lingula unguis* (L.). Biol. Bull. *117*, 202–207 (1959).

CONTINI, D.: L'Aalénien et le Bajocien du Jura franc-comtois. Ann. Sci. Univ. Besançon, 3e série – Géol. *11* (1970).

COOPER, G.A.: Generic characters of brachiopods. In: Proceedings of the North American Paleontological Convention, Part C: A basic concept in Paleontology, 194–262 (1969).

– – and WILLIAMS, A.: Significance of the stratigraphic distribution of brachiopods. J. Paleont. *26*, 326–337 (1952).

DELANCE, J.H.: Zeilleridés du Lias d'Europe occidentale. Mém. géol. Univ. Dijon *2* (1974).

DIENI, I., MIDDLEMISS, F.A., and OWEN, E.F.: The Lower Cretaceous brachiopods of East-Central Sardinia. Boll. Soc. Paleont. ital. *12*, 166–216 (1973).

ELLIOTT, G.F.: Post-Paleozoic brachiopod ecology – a reassessment. Geol. Mag. *93*, 196–200 (1956).

FELIX, W.: Über das Armgerüst von *Loboidothyris*. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. *127*, 133–143 (1967).

GASPARD, D.: Sur une nouvelle espèce de Terebratulidae *(Praelongithyris rogeri)*, brachiopode de l'Albien des Ardennes. C.R. Acad. Sc. Paris *278*, 3059–3062 (1974).

GENSER, H.: Schichtenfolge und Stratigraphie des Doggers in den drei Faziesbereichen der Umrandung des Südschwarzwaldes. Oberrhein. geol. Abh. *15*, 1–60 (1966).

GREPPIN, E.: Description des fossiles du Bajocien supérieur des environs de Bâle. Mém. Soc. Paléont. suisse *25, 26, 27* (1898–1900).

MATTOX, N.T.: Observations on the brachiopod communities near Santa Catalina Island. In: Essays in the natural sciences in honor of Capt. Hancock, 73–83. Calif. Press: Los Angeles 1955.

MC CAMMON, H.M.: The ecology of *Magellania venosa*, an articulate brachiopod. J. Paleont. *47*, 266–278 (1973).

MENARD, H.W. and BOUCOT, A.J.: Experiments on the movement of shells by water. Amer. J. Sci. *49*, 131–151 (1951).

MIDDLEMISS, F.A.: English aptian Terebratulidae. Paleontology *2*, 94–142 (1959).

– – : Lower Cretaceous Terebratulidina of Northern England and Germany and their geological background. Geol. Jb. A *30*, 21–104 (1976).

MUIR-WOOD, H.M.: A monograph on the Brachiopoda of the British great Oolite series. Part 1: The Brachiopoda of the Fuller's Earth. Monogr. Palaeontogr. Soc. (London) *89* (1936).

– – : In: WILLIAMS, A., et al.: Treatise on invertebrate paleontology, part II Brachiopoda. Geol. Soc. Amer., inc. Univ. Cansas 1965.

PAINE, R.T.: Growth and size distribution of the brachiopod *Terebratalia transversa* SOWERBY. Pacific Sci. *23*, 337–343 (1969).

PEARSON, K.: In: HENRISSON, S., et al.: Kleines Lehrbuch der Statistik. De Gruyter: Berlin 1960.

RHOADS, D.C.: Mass properties stability and ecology of marine muds related to burrowing activity. Geol. J. spec. Issue *3*, 391–406 (1970).

ROLLET, A.: Variation des caractères internes des térébratules (brachiopodes): signification spécifique et générique. C.R. Soc. Géol. France *5*, 156–157 (1970).

ROUSSELLE, L.: Rhynchonellidae, Terebratulidae et Zeilleriidae du Dogger marocain (Moyen – Atlas septentrional, Hauts-Plateaux, Haut-Atlas). Notes Mém. Serv. géol. Maroc *187* (1956).

RUDWICK, M.J.S.: Filter-feeding mechanisms in some brachiopods from New Zealand. J. Linn. Soc. (Zool.) *44*, 592–615 (1962).

– – : Notes on the ecology of brachiopods in New Zealand. Trans. R. Soc. N.Z. Zool. *1*, 327–335 (1962).

– – : Some analytic methods in the study of ontogeny in fossils with accretionary skeletons. J. Paleont. *42*, 35–49 (1968).

– – : Living and fossil brachiopods. Hutchinson: London 1970.

SCHMASSMANN, H.: Stratigraphie des mittleren Doggers der Nordschweiz. Verh. Naturforsch. Ges. Baselland *14*, 13–180 (1945).

SCHUCHERT, C.: In: ZITTEL, K.A.: Lehrbuch der Paläontologie. Oldenbourg: München und Leipzig 1913.

SCHUMANN, D.: Mesodermale Endoskelette terebratulider Brachiopoden. Paläont. Z. *47*, 77–103 (1973).

SINGEISEN, V.: Interpretation von Serienschliffen bei Brachiopoden, am Beispiel von Dogger-Terebratuliden aus dem Basler Jura. Ecologae geol. Helv. *69*, 93–110 (1976).

SOUTOUL, F.: Influence de l'environnement sur la répartition écologique de deux familles de brachiopodes: Terebratulidae et Zeilleridae, récoltées dans le Jurassique supérieur des Charentes. C.R. Soc. Géol. France *3*, 171–172 (1971).

STANLEY, S.M.: Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca). Mem. Geol. Soc. Amer. *125*, 4965 (1970).

STEELE-PETROVIC, A.M.: An explanation for the tolerance of brachiopods and relative intolerance of filterfeeding bivalves for soft muddy bottoms. J. Paleont. *49*, 552–556 (1975).

STEHLI, F.G.: Terebratuloid brachiopods. Evolution *10*, 187–200 (1956).

STEINICH, G.: Die artikulaten Brachiopoden der Rügener Schreikreide (Unter-Maestricht). Paläont. Abh. A *2* (1965).

STEVENS, C.H.: Distribution and diversity of Pennsylvanian marine faunas relative to water depth and distance from shore. Lethaia *4*, 403–412 (1971).

VOGEL, K.: Forschungsbericht über Muscheln. Paläont. Z. *49*, 477–492 (1975).

WALKER, K.R. and BAMBACH, R.K.: Feeding by benthic invertebrates: Classification and terminology for paleoecological analysis. Lethaia *7*, 67–78 (1974).

WESTBROEK, P.: The interpretation of growth and form in serial sections through brachiopods, exemplified by the trigoni-rhynchiid septalium. Palaeontology *12*, 321–332 (1969).

– – and NEIJNDORFF, F.: Three-dimensional stereographic representation of serial sections. J. Geol. *84*, 725–730 (1976).

WESTPHAL, K.: Die Terebratulidae (Brachiopoda) des tieferen Weißjura der Schwäbischen Alb nebst Beobachtungen zur Feinstruktur der Schale der Terebratulaceen. Diss. Univ. Tübingen 1969.

WILLIAMS, A., and WRIGHT, A.D.: The origin of the loop in articulate brachiopods. Palaeontology *4*, 149–176 (1961).

– – and others: Treatise on invertebrate paleontology, part H Brachiopoda. Geol. Soc. Amer., inc. Univ. Cansas 1965.

WRIGHT, A.D.: The relevance of zoological variation studies to the generic identification of fossil brachiopods. Lethaia *5*, 1–13 (1972).

YONGE, C.M.: The monomyarian condition in the Lamellibranchiata. Trans. Roy. Soc. Edinburgh *62*, 443–478 (1953).