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

Kapitel: 7: Bisherige Untersuchungsmethoden und Brachiopodensystematik

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: 28.01.2026

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

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.