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: 8: Einfluss der Palökologie auf die Artbildung

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

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-

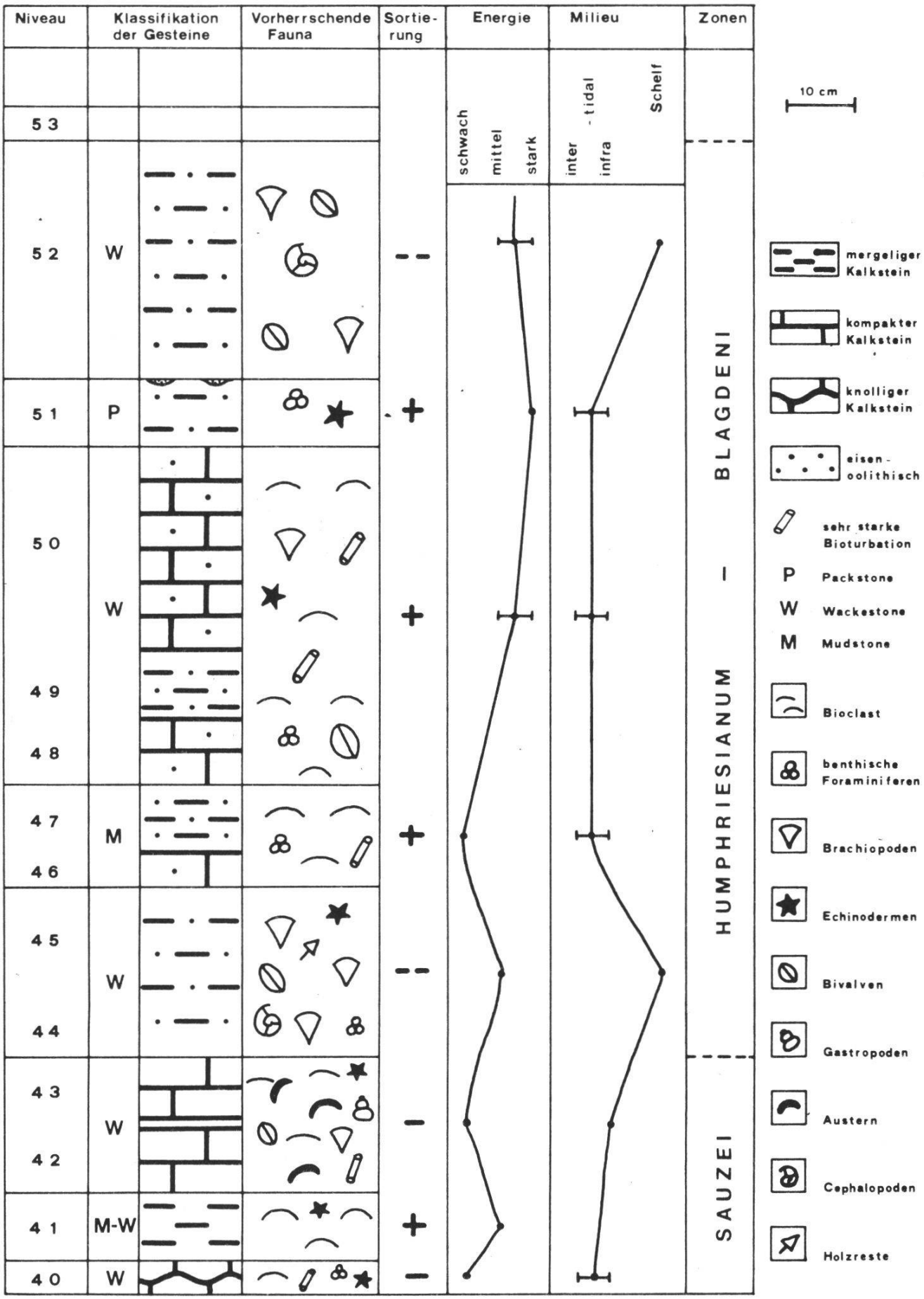


Abb. 21 : Übersichtsprofil der Humphriesianum-Blagdeni-Schichten in der Steingrube östlich von Zunzgen, BL.

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

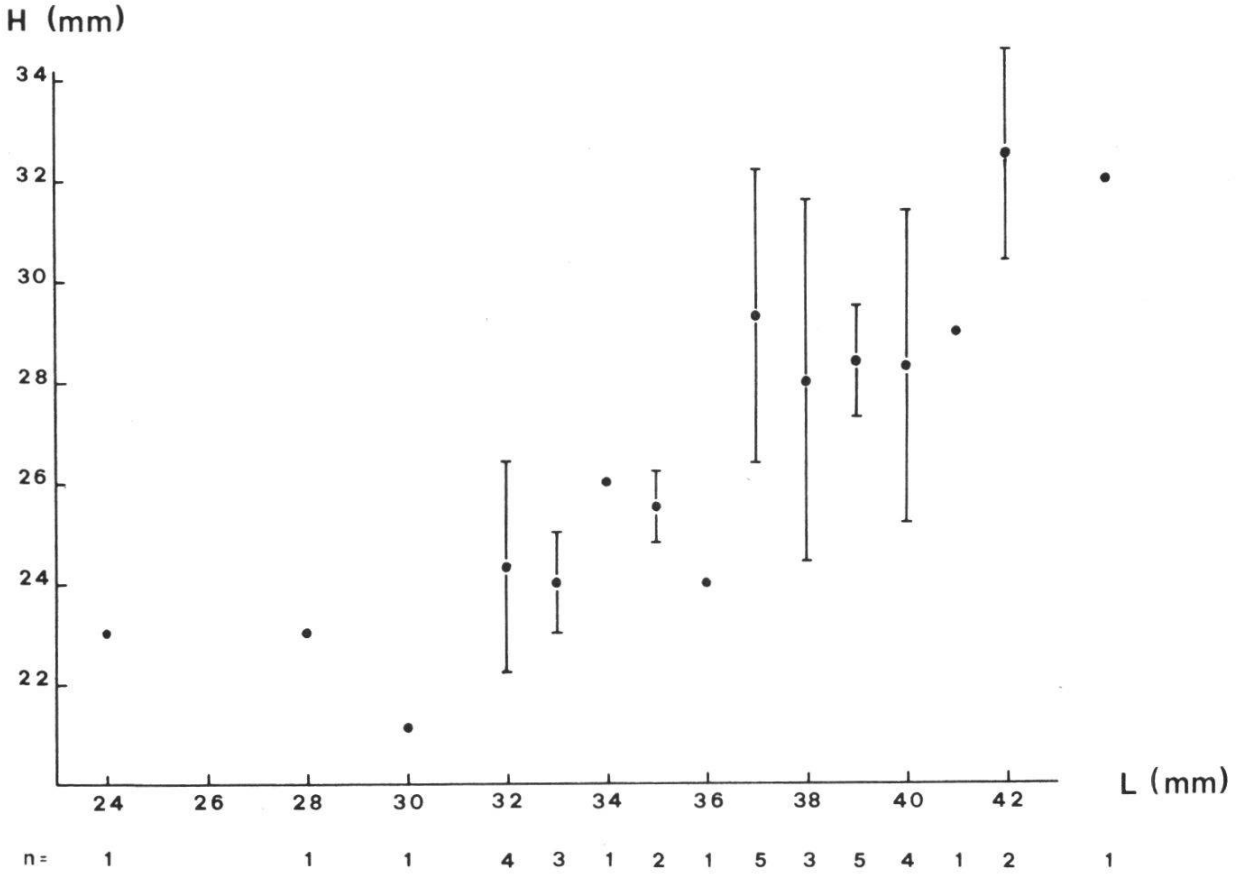


Abb. 22a : Abhängigkeit der Höhen (H) von den Längen (L) der Muschel *Pleuromya* aus Schicht 44/45.

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.

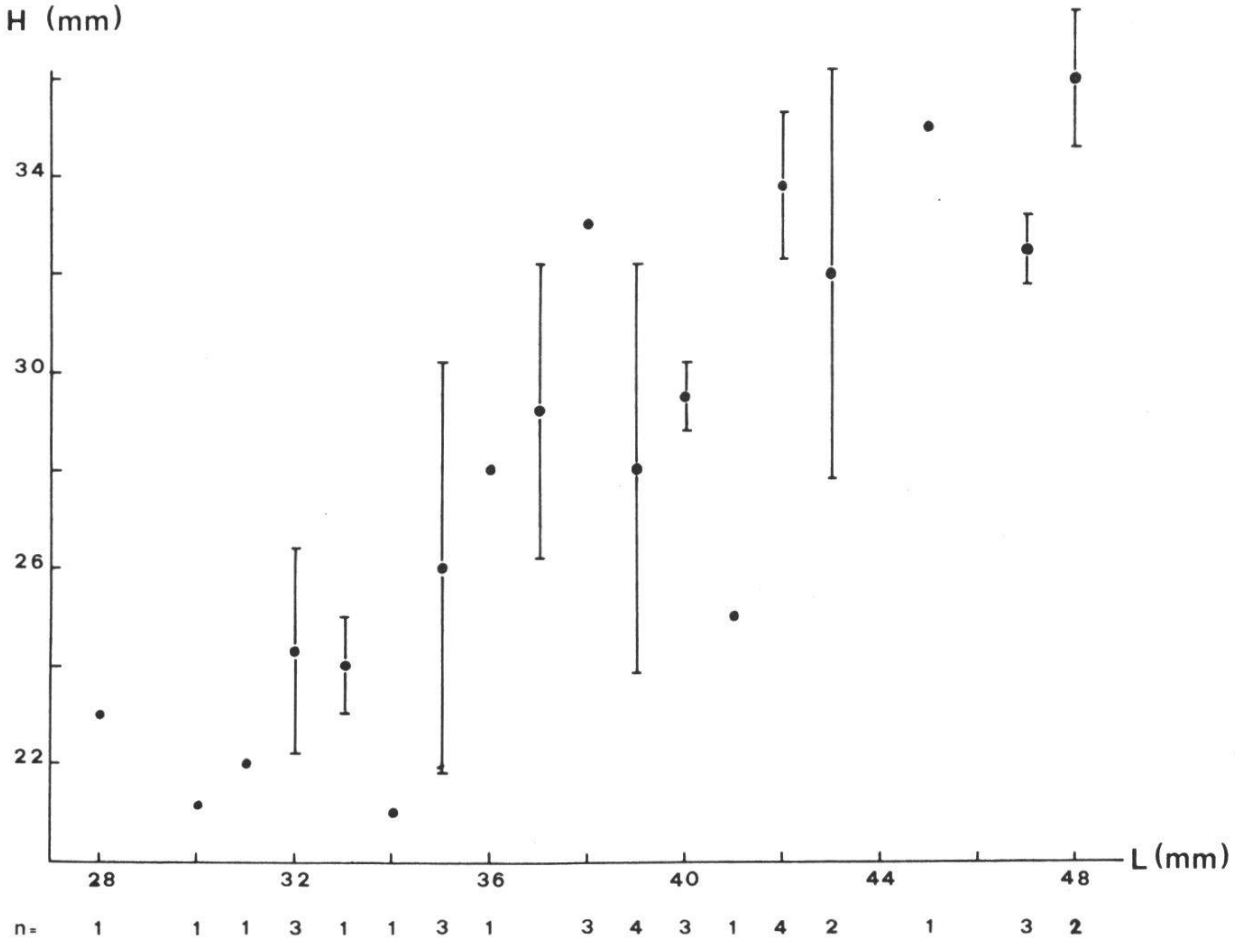


Abb. 22 b: Abhängigkeit der Höhen (H) von den Längen (L) der Muschel *Pleuromya* aus der Schicht 52.

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.

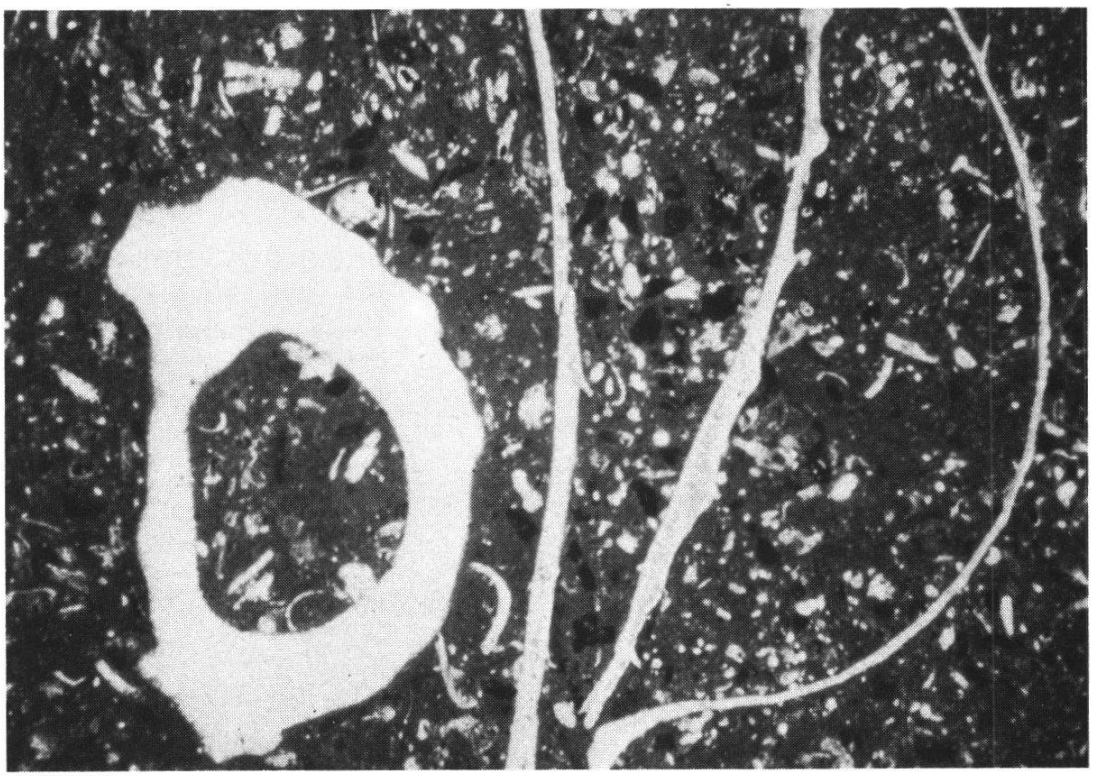


Abb. 23 : Dünnschliff aus Schicht 44 mit Ausschnitt von dünnschaliger Muschel mit Stacheln.

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.

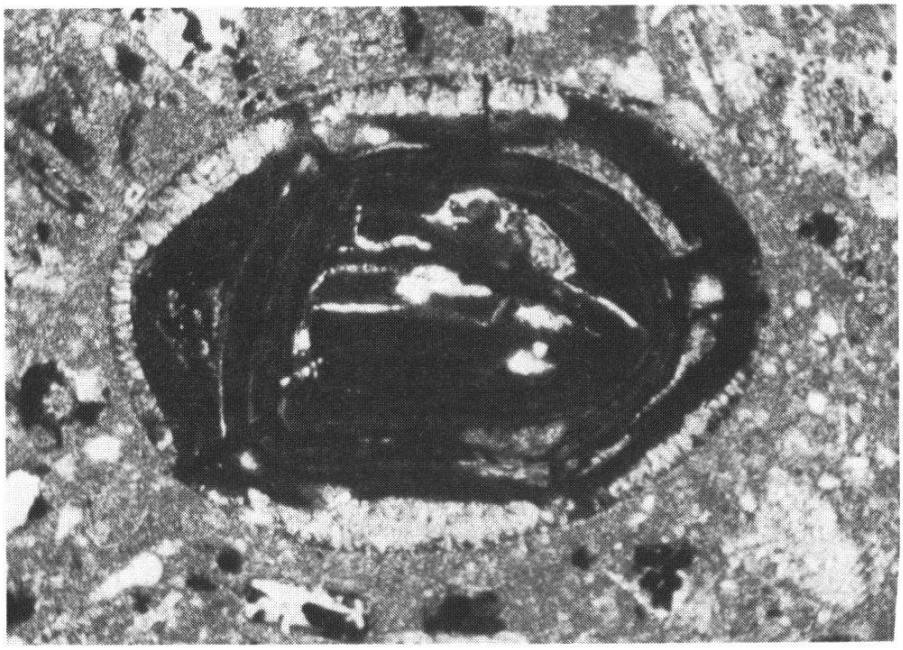


Abb. 24a : Ooid mit Calcitrand aus Schicht 52.

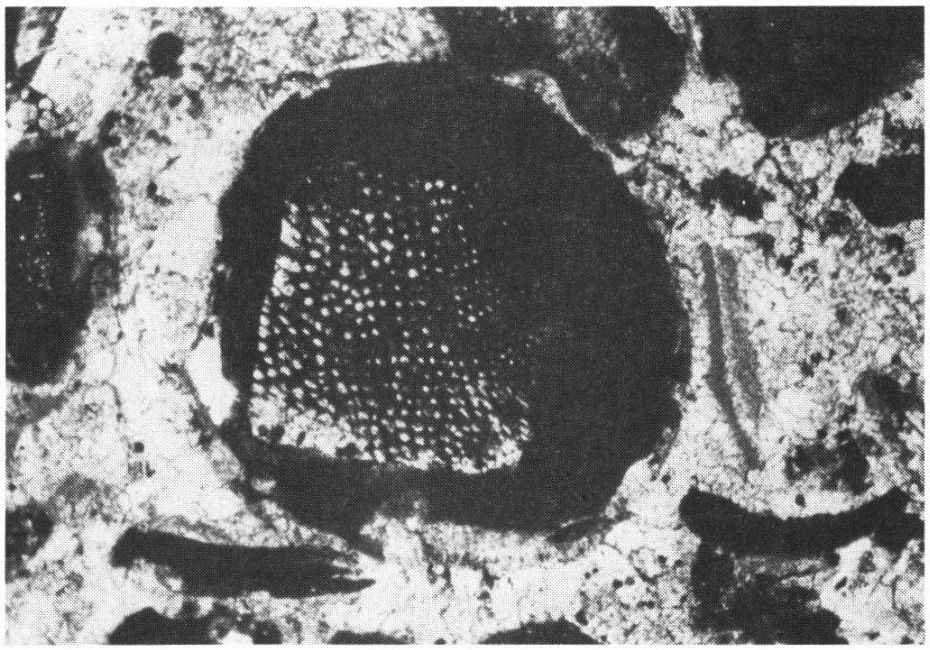


Abb. 24b : Ooid aus Schicht 44/45.

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.

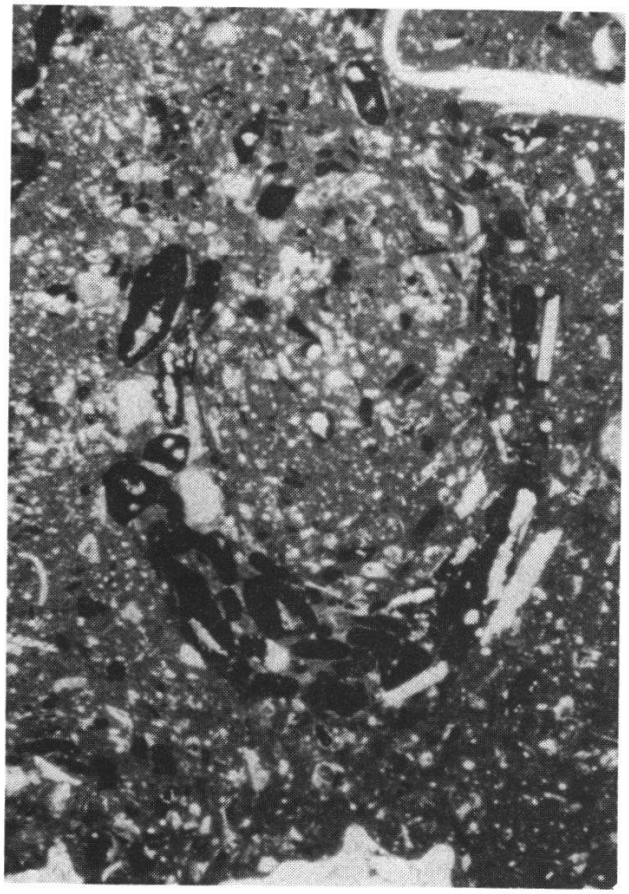
Die Ooide aus Schicht 52, deren Kerne häufig Ooidenbruchstücke sind, sprechen für stärker bewegtes Wasser. Aber auch hier kann ein größerer Transport ausgeschlossen werden, da alle Ooidenbruchstücke mit einer neuen konzentrischen Schale überzogen sind. Die Größe der Ooide spricht für optimale Bildungsbedingungen, 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/



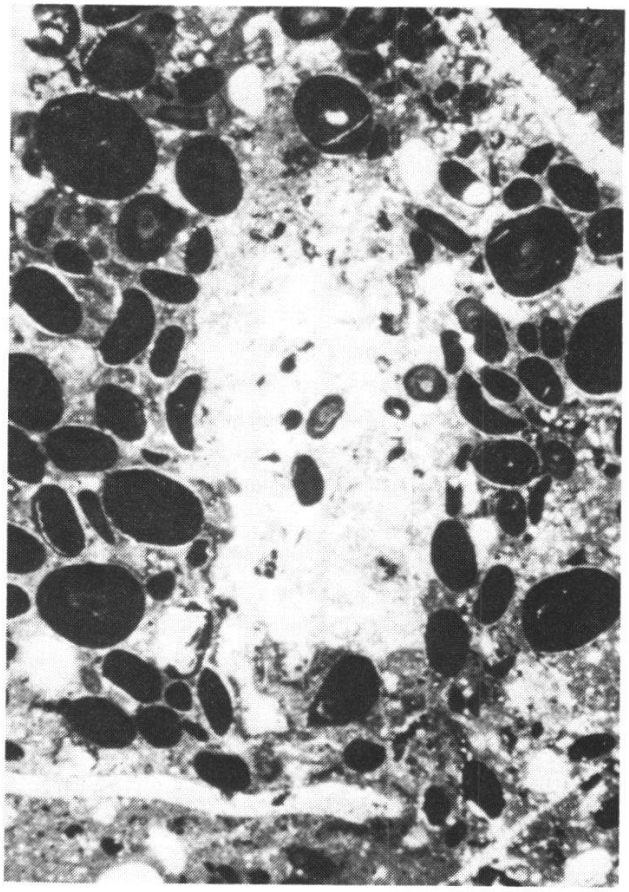


Abb. 25 a + b: Vertikale Schnitte durch Bohrspuren.

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.

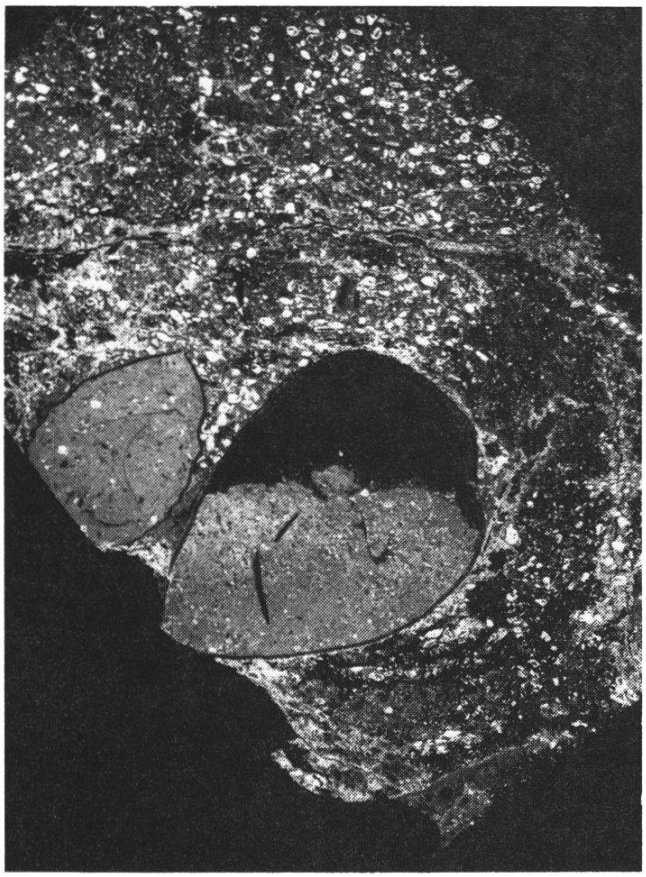


Abb. 25c: Sedimentfüllung eines Brachiopoden aus der Schicht 44/45.

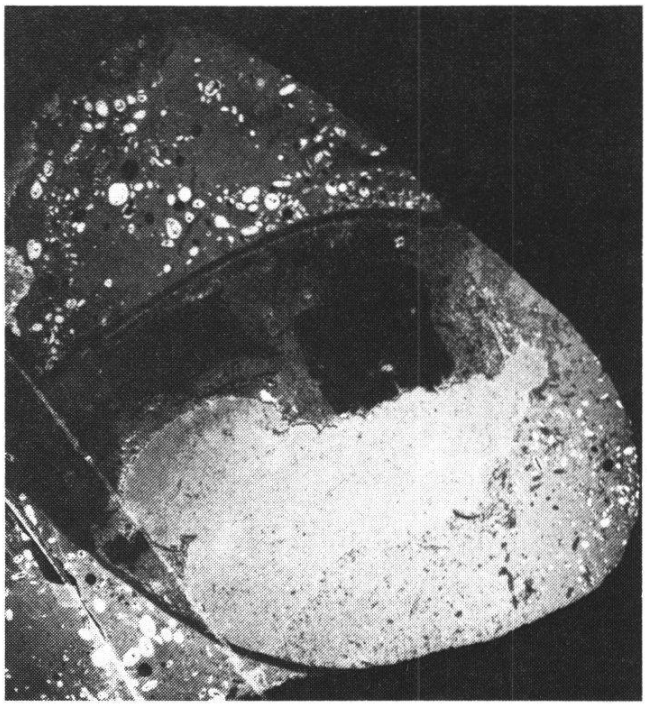


Abb. 25d : Sedimentfüllung eines Brachiopoden aus der Schicht 52.

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.

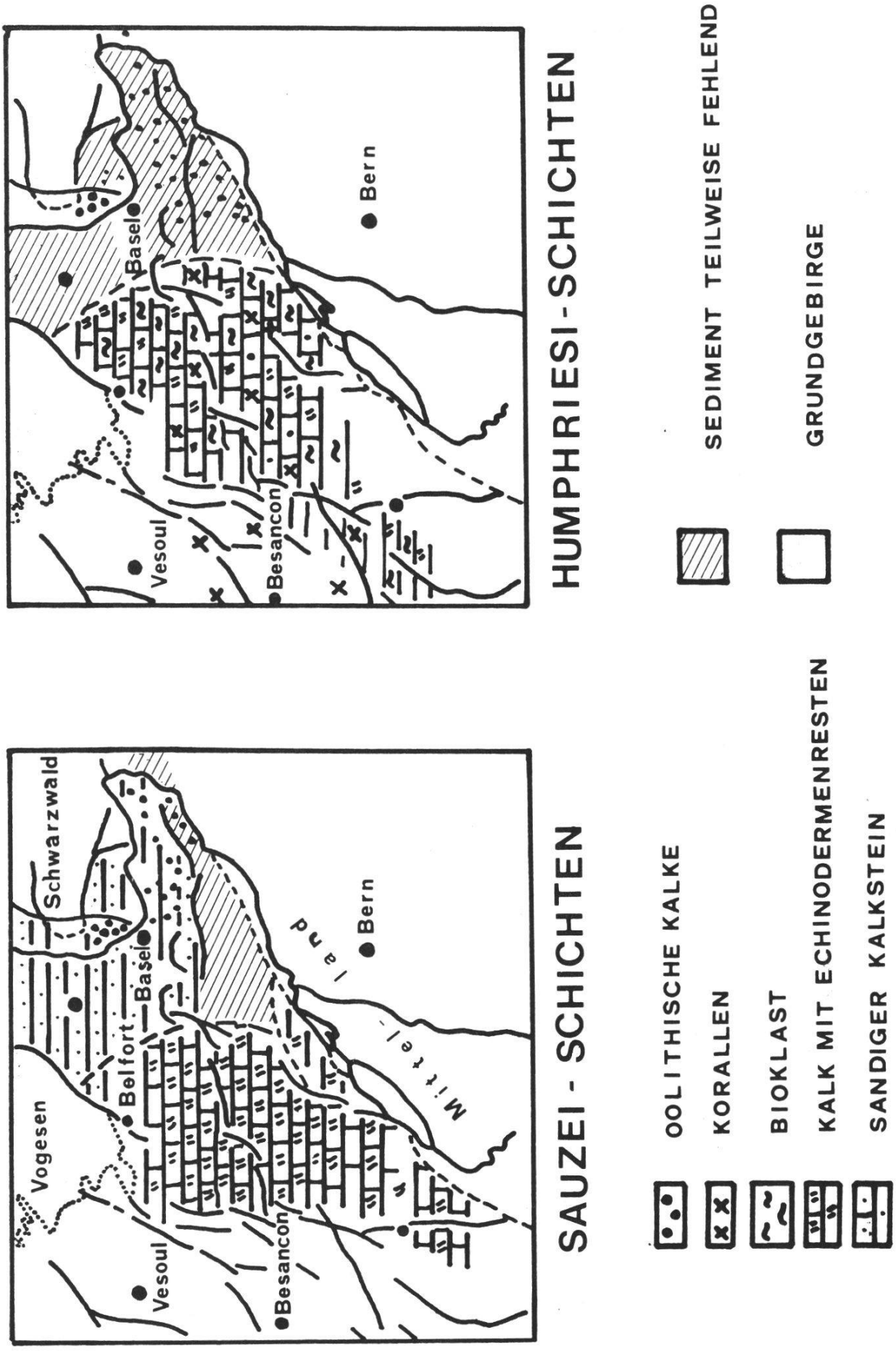


Abb. 26 : Paläogeographische Unterschiede zwischen den Sauzei- und Humphriesi-Zonen (nach CONTINI, 1970).

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-

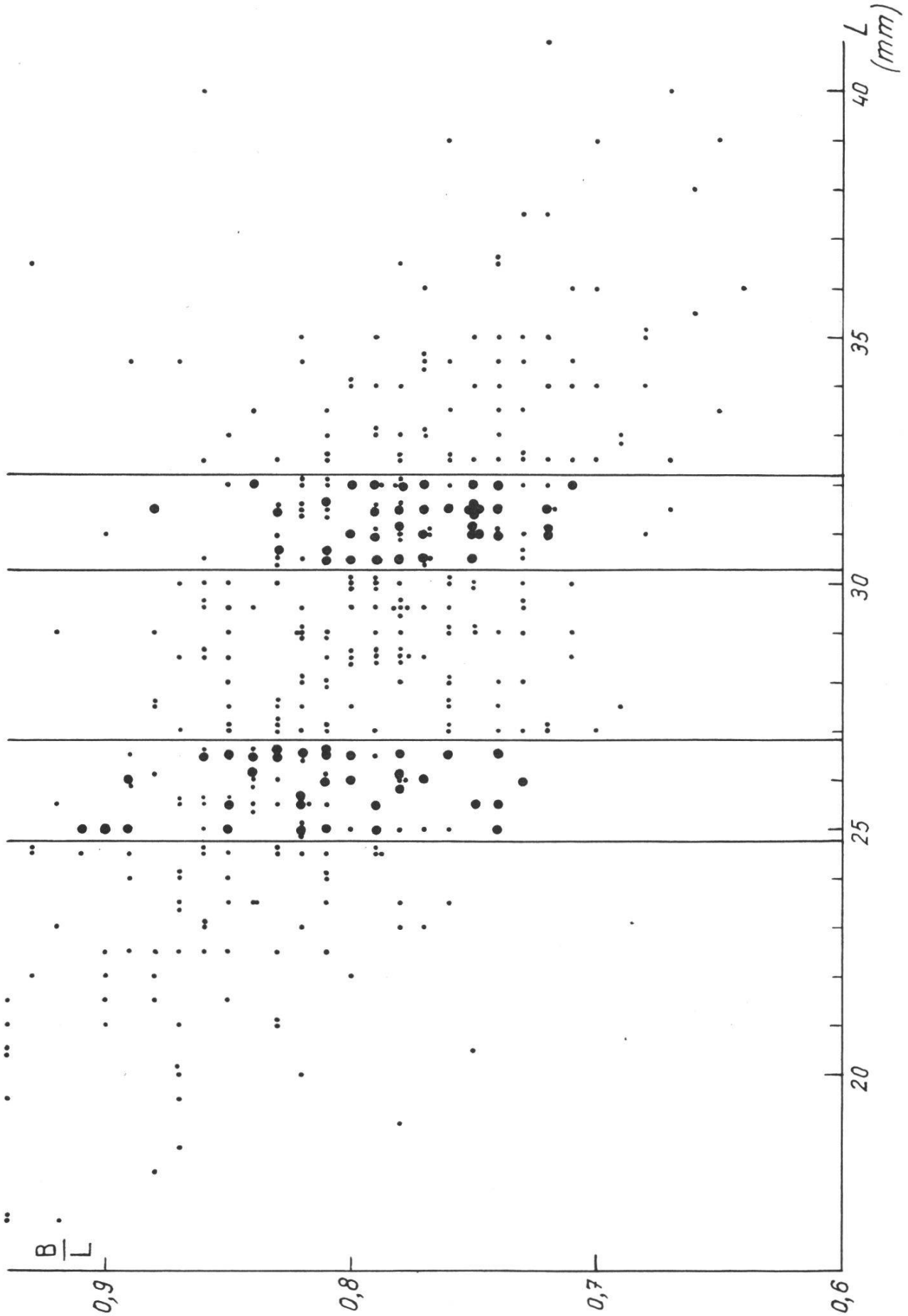


Abb. 27: Streudiagramm. Die Längen (L) von *Terebratual perovalis* aus Schicht 52 wurden gegen die entsprechenden relativen Breiten ($\frac{B}{L}$) aufgetragen.
Die großen Punkte sind Individuen, bei denen die letzten Zuwachslinien stark gedrängt sind und die den Formen in Abbildung 35 entsprechen.

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).

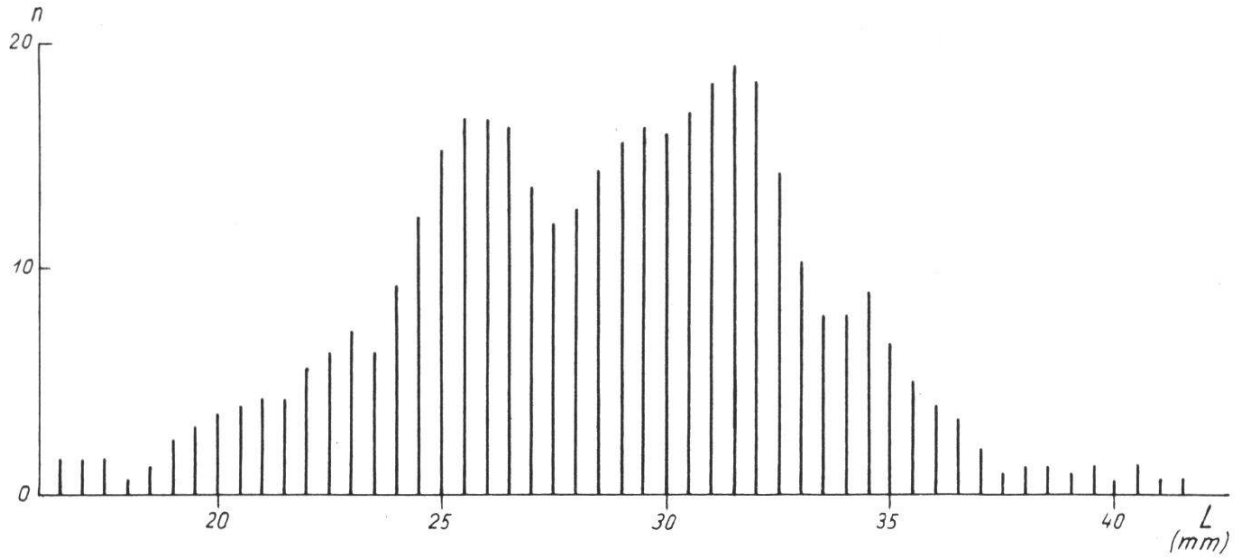


Abb. 28a : Längenverteilungskurve von *Terebratula perovalis* aus Schicht 52.

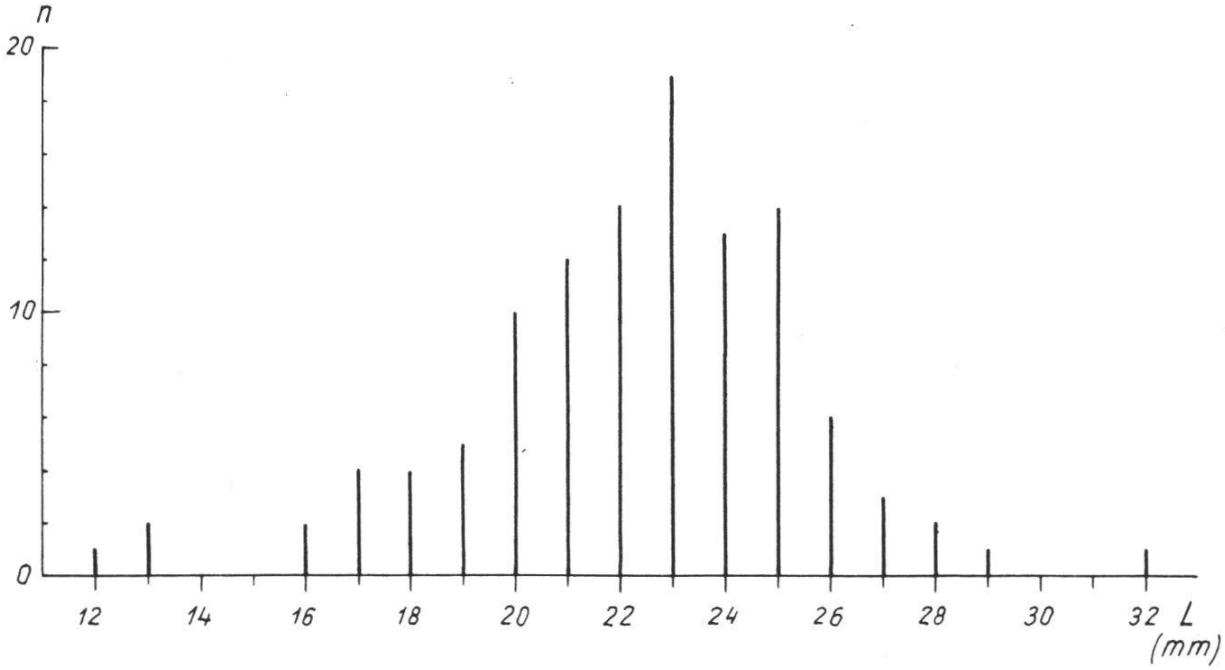


Abb. 28b : Längenverteilungskurve von *Heimia mayeri* aus Schicht 44/45.

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.

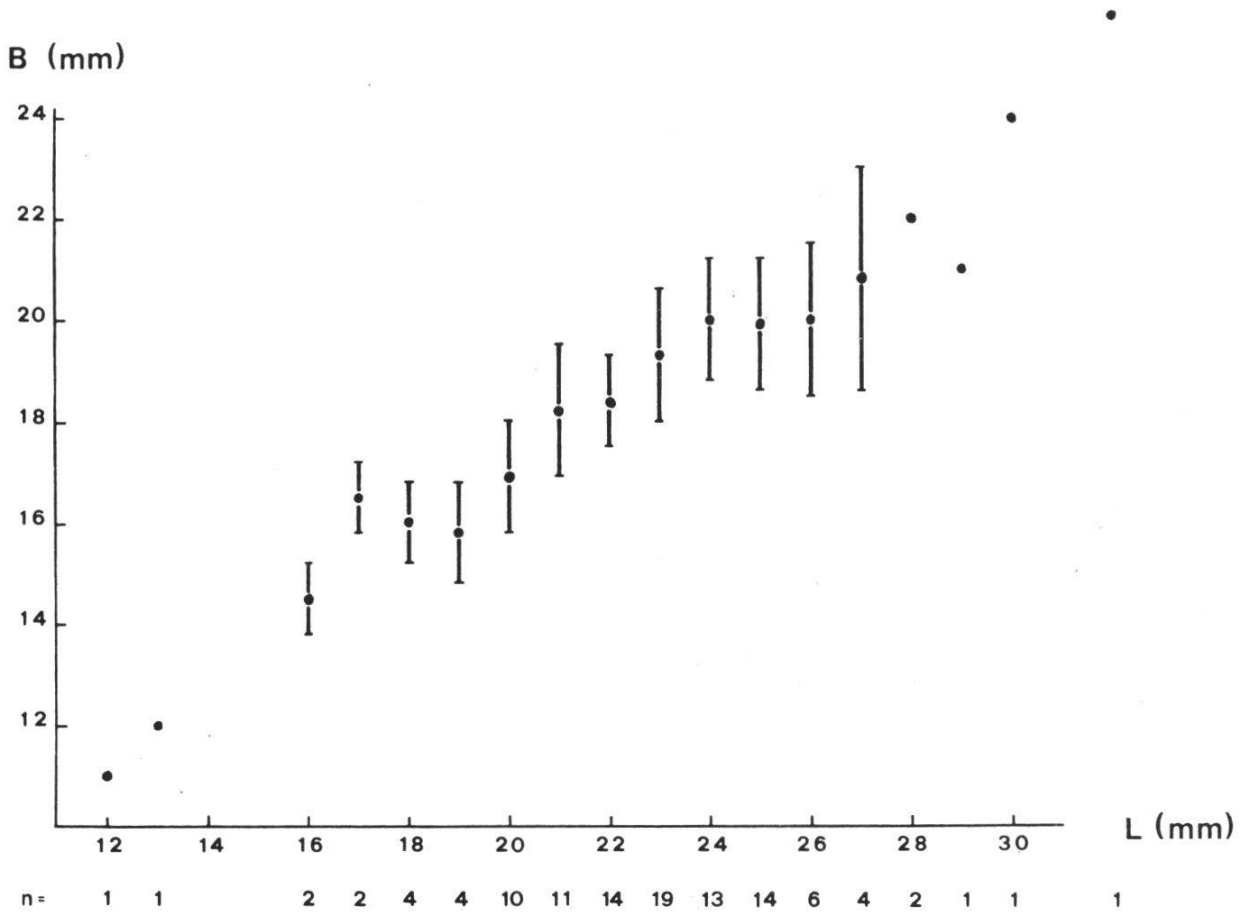


Abb. 29 : Abhängigkeit der Breiten von den Längen von *Heimia mayeri* aus Schicht 44/45.

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.

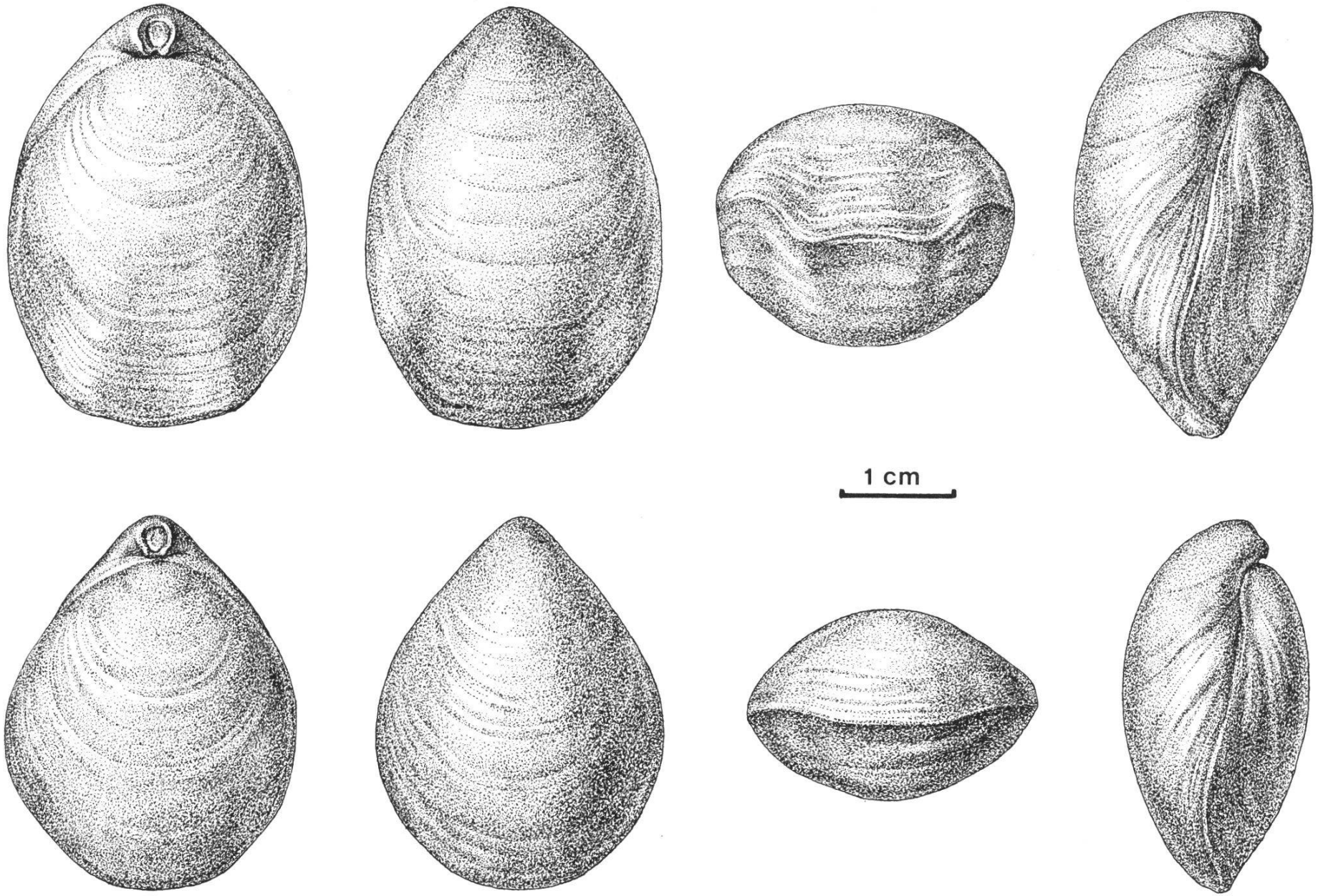


Abb. 30: Dorsal-, Ventral-, Frontal- und Lateralansicht von zwei Formen von *Terebratula perovalis* SOW.

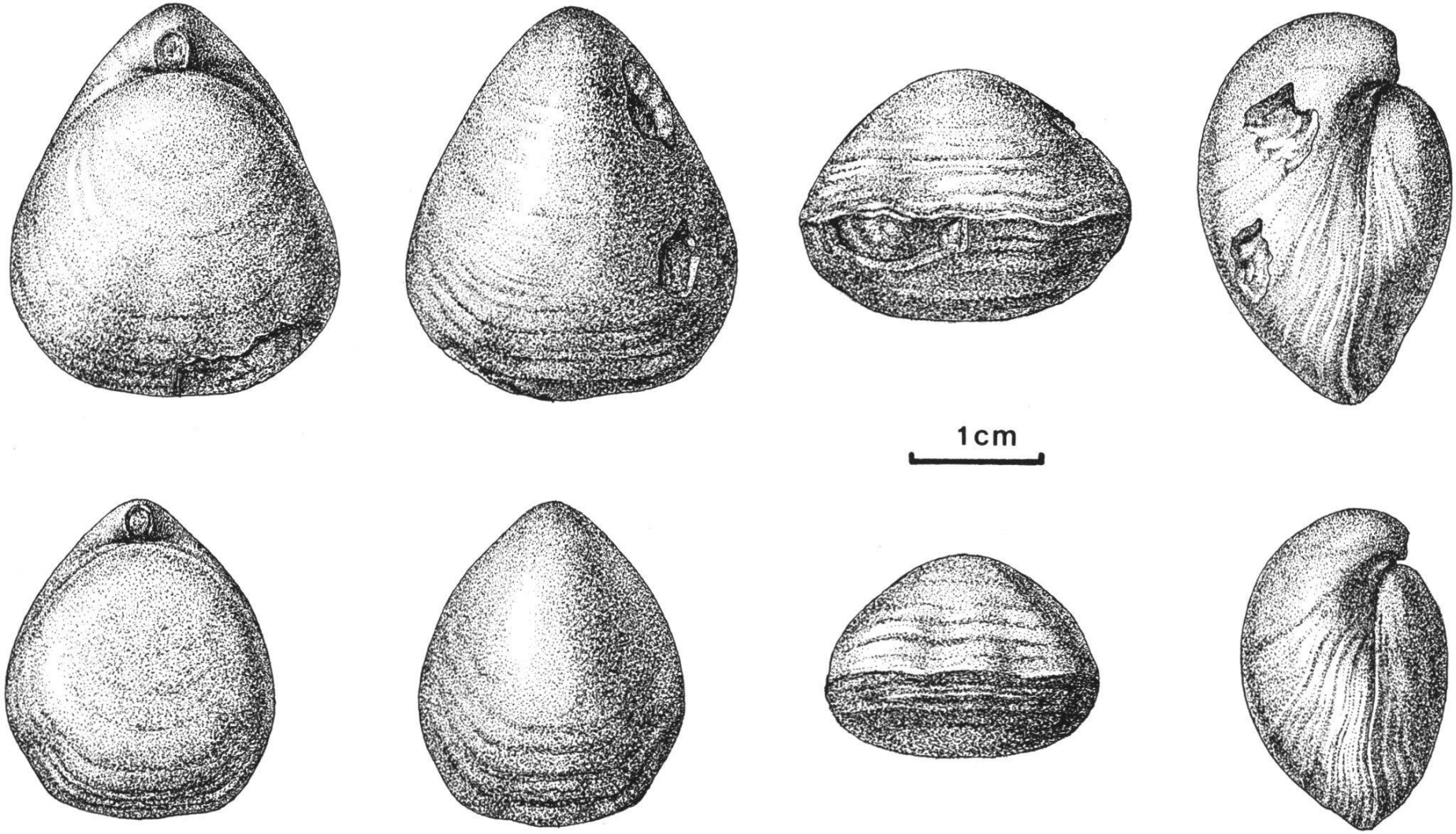


Abb. 31: Dorsal-, Ventral-, Frontal- und Lateralansicht von zwei ontogenetisch verschiedenen Stadien von *Heimia mayeri* CHOFFAT.

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).

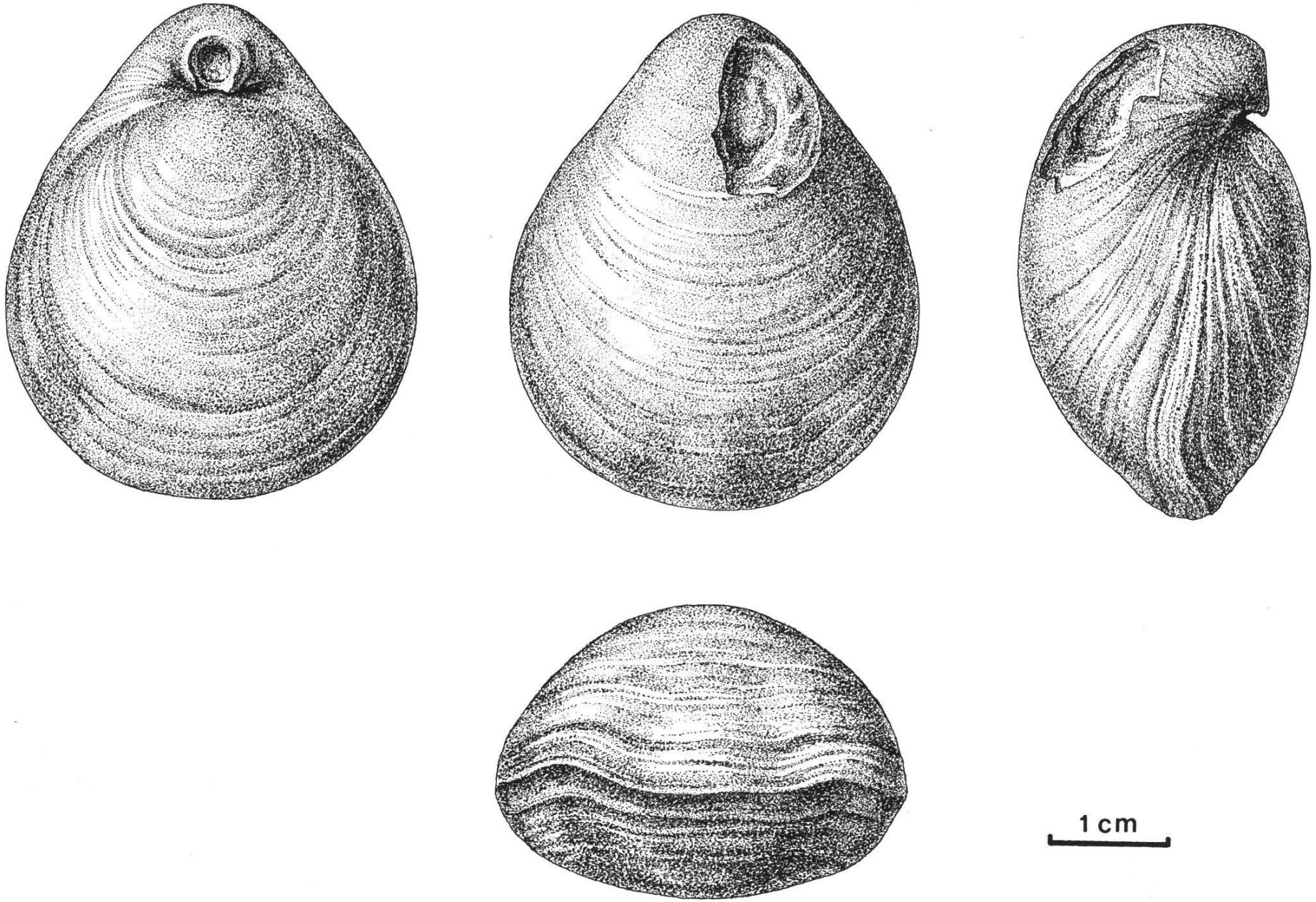


Abb. 32: Dorsal-, Ventral-, Lateral- und Frontalansicht einer Form von *Terebratula omalogastyr* ZIETEN.

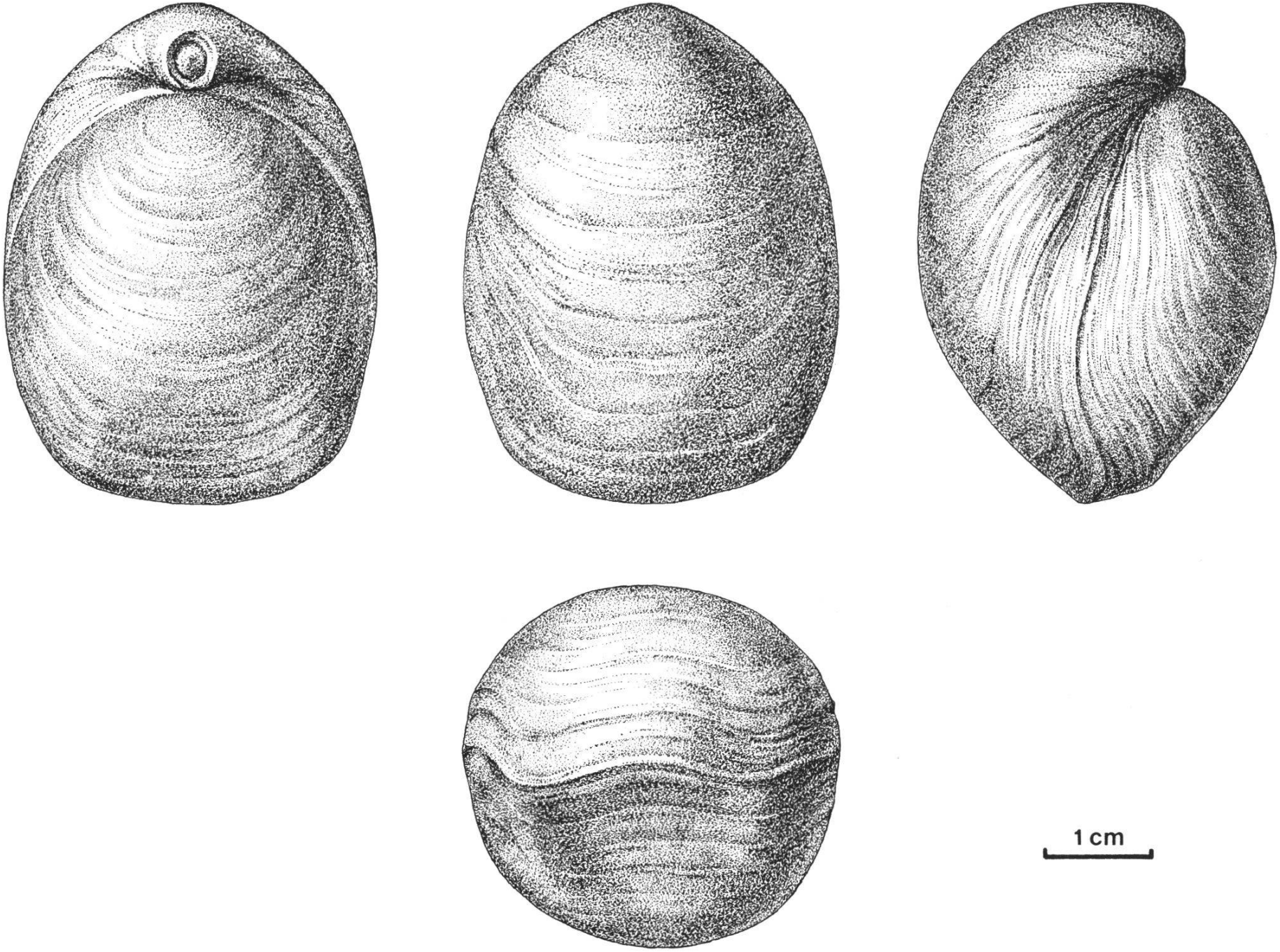


Abb. 33: Dorsal-, Ventral-, Lateral- und Frontalansicht eines Terebratuliden, der in für Brachiopoden günstigem Biotop gelebt hat (aus den Humphriesi-Schichten).

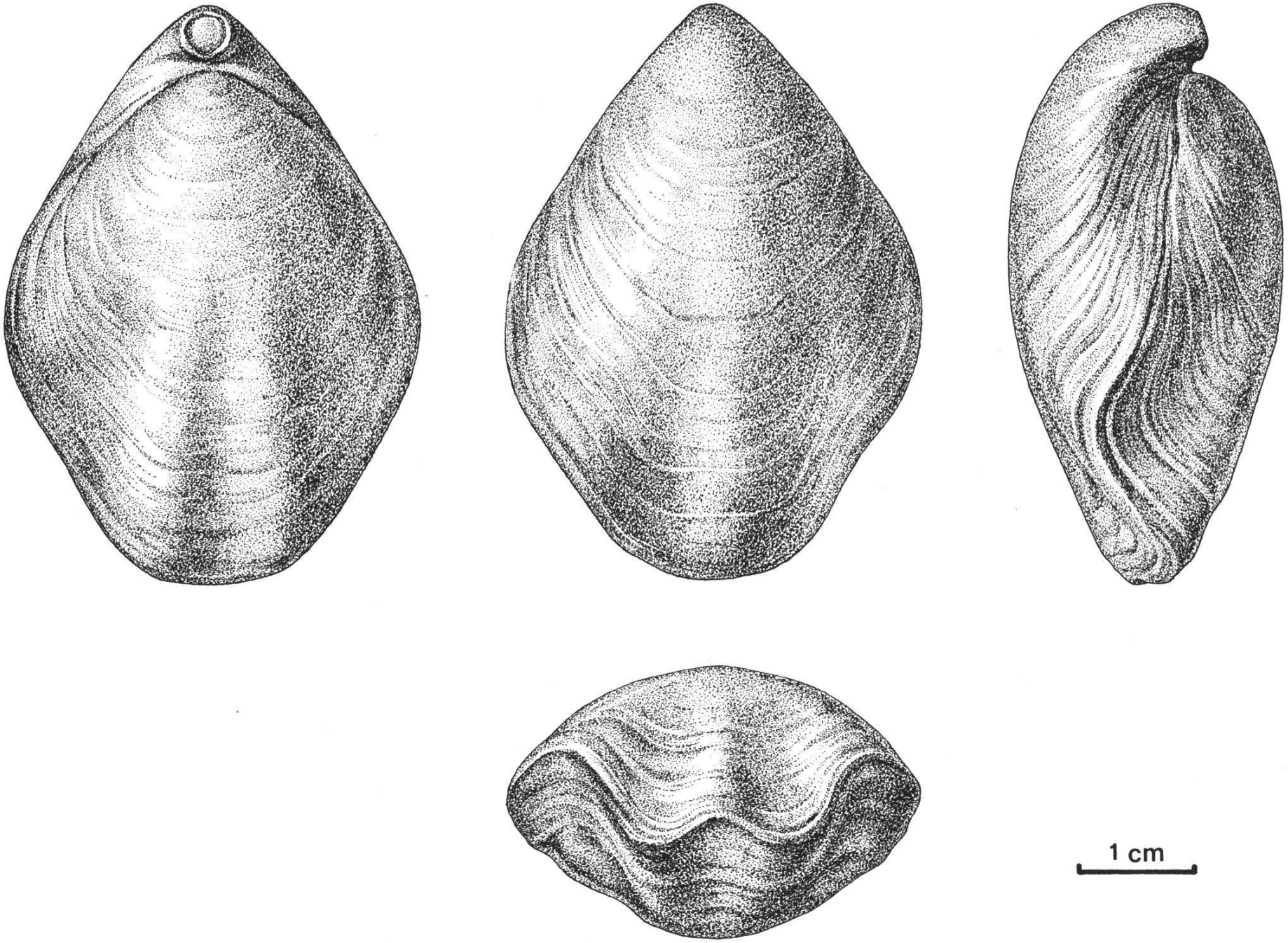


Abb. 34 : Terebratulide Form aus den Humphriesi-Schichten (vermutlich Schicht 52).