

**Zeitschrift:** Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaften beider Basel

**Herausgeber:** Naturforschende Gesellschaft Basel ; Naturforschende Gesellschaft Baselland

**Band:** 12 (2010)

**Artikel:** Die Brachiopoden im Späten Jura (Malm) der Nord- und Nordwestschweiz : Meeresbewohner im Spannungsfeld zwischen Anpassung und Abhängigkeit

**Autor:** Sulser, Heinz

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-676764>

#### 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:** 10.02.2026

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

# Die Brachiopoden im Späten Jura (Malm) der Nord- und Nordwestschweiz – Meeresbewohner im Spannungsfeld zwischen Anpassung und Abhängigkeit

HEINZ SULSER

**Zusammenfassung:** Zuerst wird auf wichtige ökologische Besonderheiten der Brachiopoden hingewiesen. Die in der späten Jurazeit getrennten Ablagerungsräume in der nördlichen beziehungsweise nordwestlichen Schweiz und deren stratigraphische Gesteinsabfolgen werden speziell im Hinblick auf die Brachiopodenvorkommen erläutert. Die Brachiopoden zeigen in der Becken(Schwamm)- beziehungsweise Plattform(Korallen)-Fazies ganz unterschiedliche Faunen. Die einzelnen Arten werden in ihrer räumlichen und zeitlichen Verbreitung dargestellt. Für die einschlägigen Gattungen werden Angaben zur systematischen Stellung gemacht. Aus beiden Faziesbereichen werden einzelne Gattungen als Vertreter typischer Verhaltensweisen ausgewählt. Bei *Lacunosella* kann eine evolutiv gesteuerte Entwicklung erkannt werden, die im zeitlichen Verlauf gut abgrenzbare Arten hervorbrachte. Bei *Septaliphoria* und *Sellithyris* waren es ökologisch bedingte Anpassungen, die wohl variable Formen erzeugten, die aber, zumindest im untersuchten Zeitschnitt, kein evolutives Potenzial freilegen konnten. Es scheint, dass die Gründe für diese Unterschiede weniger in den Anlagen der betreffenden Brachiopoden selber als in ihren verschiedenen Habitaten und in den Beziehungen zu den assoziierten Organismen liegen. Die Ergebnisse werden in einen grösseren Rahmen gestellt.

**Abstract:** The brachiopods in the Late Jurassic of northern and northwestern Switzerland – marine organisms between adaptation and dependence. First some important ecological specialities of the brachiopods are pointed out. The Late Jurassic deposits, separated in northern and northwestern Switzerland, and their stratigraphical sequences are commented in relation to the occurrence of brachiopods. They show very different faunas in the basin(sponge)- and the platform(coral)-facies, respectively. The individual species are listed in their spatial and temporal distribution. For the involved genera data to the systematic position are given. From both facial areas single genera representing typical ways of behaviour are selected. *Lacunosella* developed well-defined species over time. In *Septaliphoria* and *Sellithyris* an environmentally induced adaptation can be observed which produced variable forms which, at least during the studied period, did not uncover evolutionary potential. It seems that the reasons for these varying behavioural patterns lie less in the disposition of the concerned brachiopods than in their habitats and in the relation to associate organisms. The results are discussed in a larger context.

**Key words:** Brachiopods, Late Jurassic, Palaeoecology, Facies, Switzerland.

## 1. Anpassungsfähig wo möglich

Brachiopoden sind in den Gesteinen marinen Ursprungs häufige und wohlbekannte Fossilien, so auch in Ablagerungen des schweizerischen Jura. Weniger bekannt sind ihre vielfältigen Beziehungen zur Umwelt, in der sie gelebt haben. Die Forschung muss von den «Überbleibseln» ausgehen, welche der einstige Lebensraum hinterlassen hat und sich mit mehr oder weniger gesicherten Ergebnissen zufrieden geben. Dies ist aber auch Ansporn, unsicherer Hinweisen und Vermutungen mit neu sich bietenden Lösungsansätzen nachzugehen.

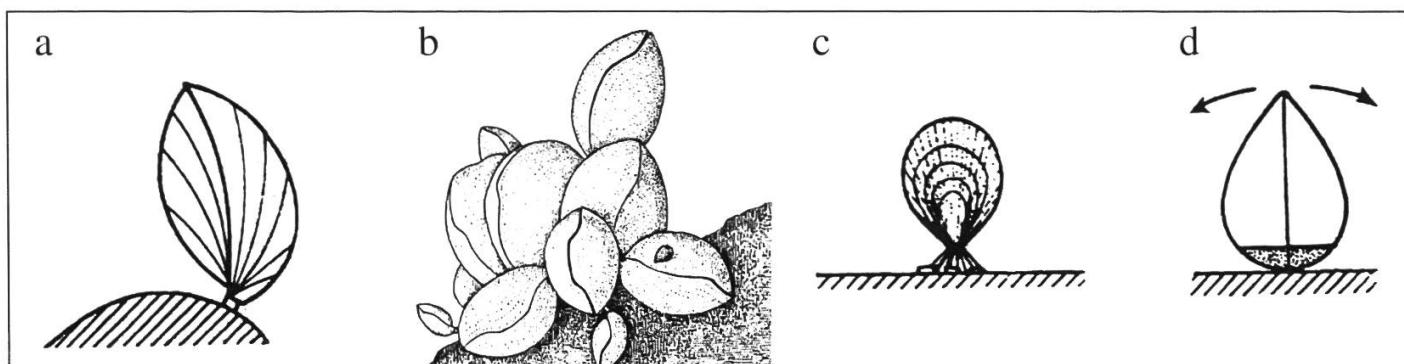
Die meisten Brachiopoden blieben, abgesehen vom kurzen Larvenstadium, in dem sie sich frei bewegen konnten, in der Regel lebenslang ortsgebunden. Die sessile Lebensweise schränkte ihre Ausbreitungsgeschwindigkeit im Vergleich zu schwimmenden Tieren, wie Fischen und Ammoniten, stark ein. Die Brachiopoden konnten ungünstiger werdenden Bedingungen nicht einfach ausweichen, sie verkümmerten oder starben.

Unter lebensbegünstigenden Umständen, zum Beispiel bei verbessertem Nahrungsangebot, entwickelten sich die Brachiopoden zu grossen Populationen und waren bei entsprechender Prosperität relativ langlebig. Viele Arten überdauerten eine bis mehrere stratigraphische Stufen und damit in der Regel mehrere Ammonitenzonen. Diese Langlebigkeit brachte es mit sich, dass sie nach ihrer Präsenz in einer bestimmten Schicht in nachfolgenden Ablage-

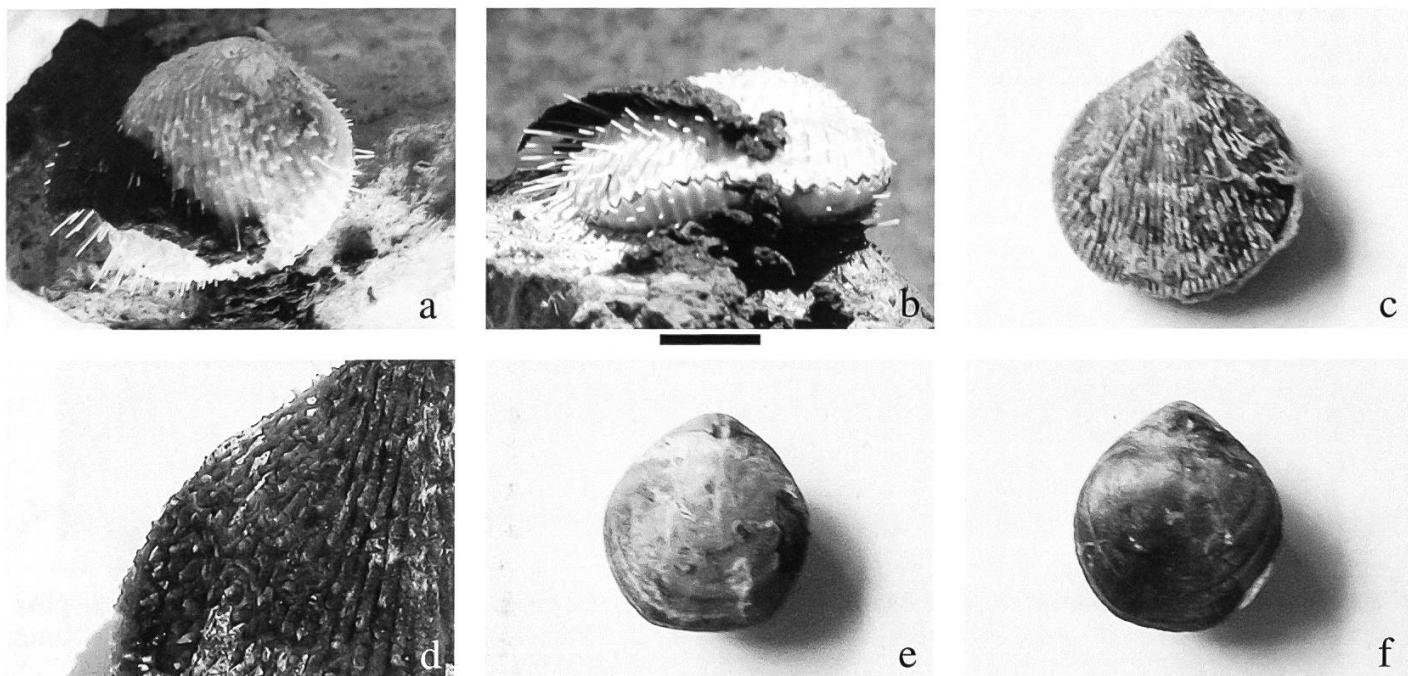
rungen fehlen konnten, um erneut zu erscheinen, wenn die äusseren Bedingungen zu ihrer Entfaltung sich wieder einstellten. Sie sind wegen ihrer Milieuabhängigkeit keine guten Zeitmarken, das heisst als Leitfossilien im allgemeinen nicht geeignet.

In der Mehrzahl benutzten die Brachiopoden ihren Stiel für eine stabile Bodenhaftung (Abb. 1a). Dies ermöglichte eine optimale Nahrungsaufnahme durch gezielte Ausrichtung der Schale, die mit Hilfe der Stielmuskeln gesteuert wurde. Die Bildung ganzer Brachiopodenpakete mittels kollektiven Anbindens mehrerer Individuen durch deren Stiele scheint eine Möglichkeit gegenseitigen Schutzes gewesen zu sein (Abb. 1b). Es gibt Hinweise darauf, dass die Funde von haufenweise beieinander liegenden Tieren nicht, wie meist angenommen wird, immer nur passiv durch Verfrachtung und Anschwemmung nach dem Tod entstanden waren, sondern dass schon zu Lebzeiten solche dichten Gemeinschaften bestanden hatten (Richardson 1986).

Im Gegensatz zu den Muscheln oder Seeigeln, die mit bestimmten Arten damals wie heute im Sediment leben, sind Brachiopoden ausschliesslich epibenthisch (auf dem Meeresboden) lebende Organismen. Fehlte in weichen Böden ein fester Grund, so mussten Brachiopoden unter Umständen mit Bruchstücken von Schalentieren oder anderen Organismen, zum Beispiel Algen, vorlieb nehmen. Dies wird zumindest angenommen, beweisen lässt es sich nicht. Der aus organischem Material bestehende Stiel zerfiel bei der



**Abb. 1:** Stabilisierungs-Strategien der Brachiopoden. a: Fixierung mit kompaktem Stiel an festem Grund oder Gegenstand (normale Fixierungsart). b: Formierung eines Haufens durch Aneinander-Heftung mehrerer Individuen. c: Verbesserte Haftung mit mehreren Haftstellen durch verzweigten Stiel auf weniger festem, weicherem Grund. d: Freie Auflage auf Sedimentoberfläche oder leicht in das Sediment eindringend dank Verdickung und Gewichtserhöhung (Schwerpunkt) im hinteren Schalenteil.

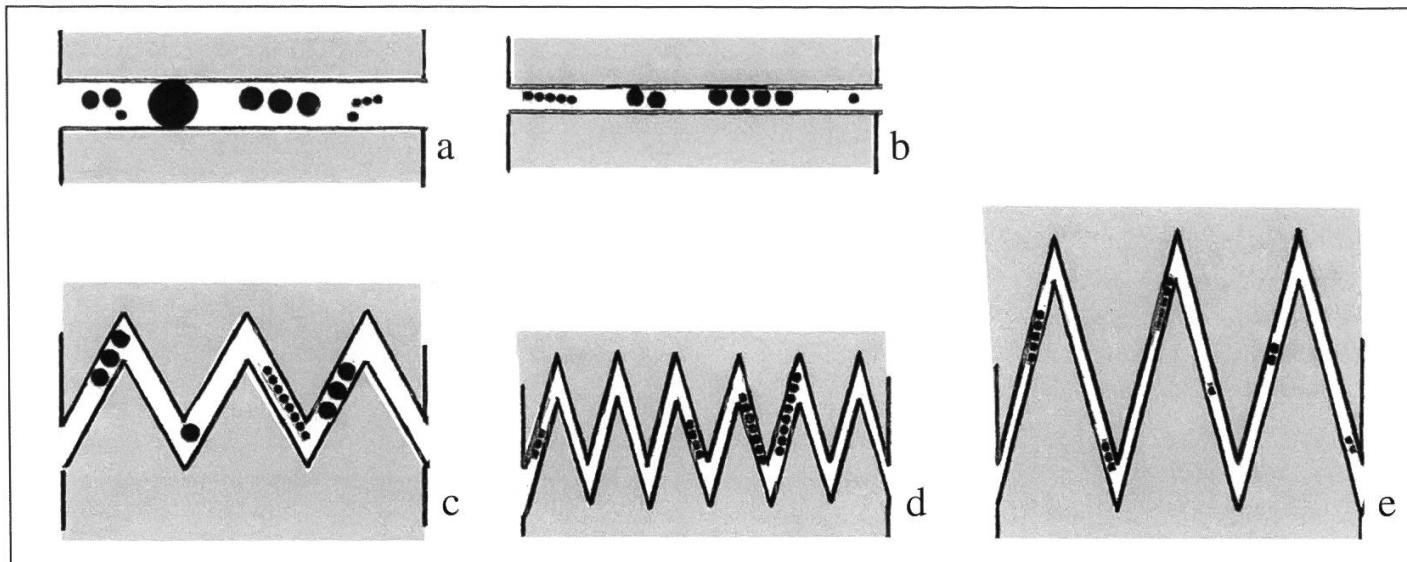


**Abb. 2:** a, b: *Acanthothiris spinosa* (Linné) mit erhaltenen, frei präparierten Stacheln. Dogger (Bathonian) des Mâconnais (Frankreich). c: *Acanthorhynchia spinulosa* (Oppel). Terrain à chailles (Oxfordian), Montfaucon, Kt. Jura. d: Ausschnitt von c. In stärkerer Vergrösserung sind auf den Rippen die Ansatzstellen der abgebrochenen Stacheln sichtbar. e, f: *Aulacothyris impressa* (Zieten). Effinger-Schichten (Oxfordian), Randen, Kt. Schaffhausen (e), Renggeri-Tone (Oxfordian), Saulcy, Kt. Jura. Massstab: 0.5 cm (für d: 0.2 cm).

Fossilisation und damit die Verbindung zwischen Tier und seiner Basis. Einzelne Brachiopoden, zum Beispiel *Terebratulina*, besassen einen wurzelartigen, in zahlreiche Fäden verzweigten Stiel. Durch mehrfache Anbindung an kleine Partikel auf der Sedimentoberfläche liess sich die Haftfähigkeit verstärken (Abb. 1c). Wieder andere Brachiopoden lagen anscheinend ohne jegliche Verbindung zum Substrat allein durch ihr Eigengewicht auf dem Grund (Curry 1981, Richardson et al. 2007). Die oberflächliche Einbettung auf dem Sediment wurde oft durch flache Klappen oder eine besondere Schalenform («Schneeschuh-Effekt») stabilisiert. Andere Brachiopoden staken mit dem hinteren Ende im Sediment und konnten die Klappen gegen oben frei öffnen (Abb. 1d). Aktuellen Beobachtungen zufolge unterstützt ein stark verengtes Stielloch, das die vitale Funktion des Stiels einschränkte oder gar ausschloss, sowie ein Gewichtszuwachs im Wirbelbereich durch sekundär angelagertes Kalzit die Vorstellung einer solchen Lebensweise (Surlyk 1972).

Noch andere Strategien haben Brachiopoden entwickelt, deren Schalen igelartig mit einem Stachelkleid umgeben waren. Man hat diesen

Stacheln sensorisch-taktile Funktionen zugeschrieben, es ist aber offensichtlich, dass sie auch als Haftorgane dienen konnten (Abb. 2a-b, Rudwick 1970). Spektakuläre Beispiele sind von paläozoischen Brachiopoden der Ordnung Productida bekannt geworden. Aber auch aus der Region, die Gegenstand der vorliegenden Arbeit ist, kann ein Beispiel dieses archaisch anmutenden Verfahrens erwähnt werden. Von der kleinen, engrippigen, mit feinen Stacheln bewehrten *Acanthorhynchia* aus dem «Terrain à chailles» nimmt man an, dass sie mit ihren flachen Schalen und dank ihren Stacheln auch im feinsandigen, weichen Sediment noch geeignete Haftplätze vorfand (Abb. 2c-d). Ein weiteres einschlägiges Beispiel ganz anderer Art ist *Aulacothyris impressa*, ein charakteristischer Brachiopode aus den Effinger-Schichten des schwäbischen Jura, die dort auch als Impressa-Mergel bezeichnet werden. *A. impressa* lebte auf recht ungewöhnliche Art in diesem tonreichen, fossilarmen Beckensediment, vielleicht planktisch, das heisst passiv schwebend im Wasser oder vielleicht auch angeheftet an ein unbekanntes Objekt als Trittbrettfassagier. Ungewöhnlich ist auch, dass dieses vermeintliche Leitfossil (*Im-*



**Abb. 3:** Gerade und zackenförmige Klappenränder. Wird der Spalt bei geradem Rand (a) zur Fernhaltung grösserer Partikeln verengt (b), so verkleinert sich die Fläche für den Wassereinlass bei gleichem Streckenabschnitt. Bei zackenförmigen Rändern wird die gleiche Siebwirkung wie in a bei erhaltener Fläche für den Wassereinlass erreicht (c) oder durch dichter stehende oder grössere Zacken noch verstärkt (d und e).

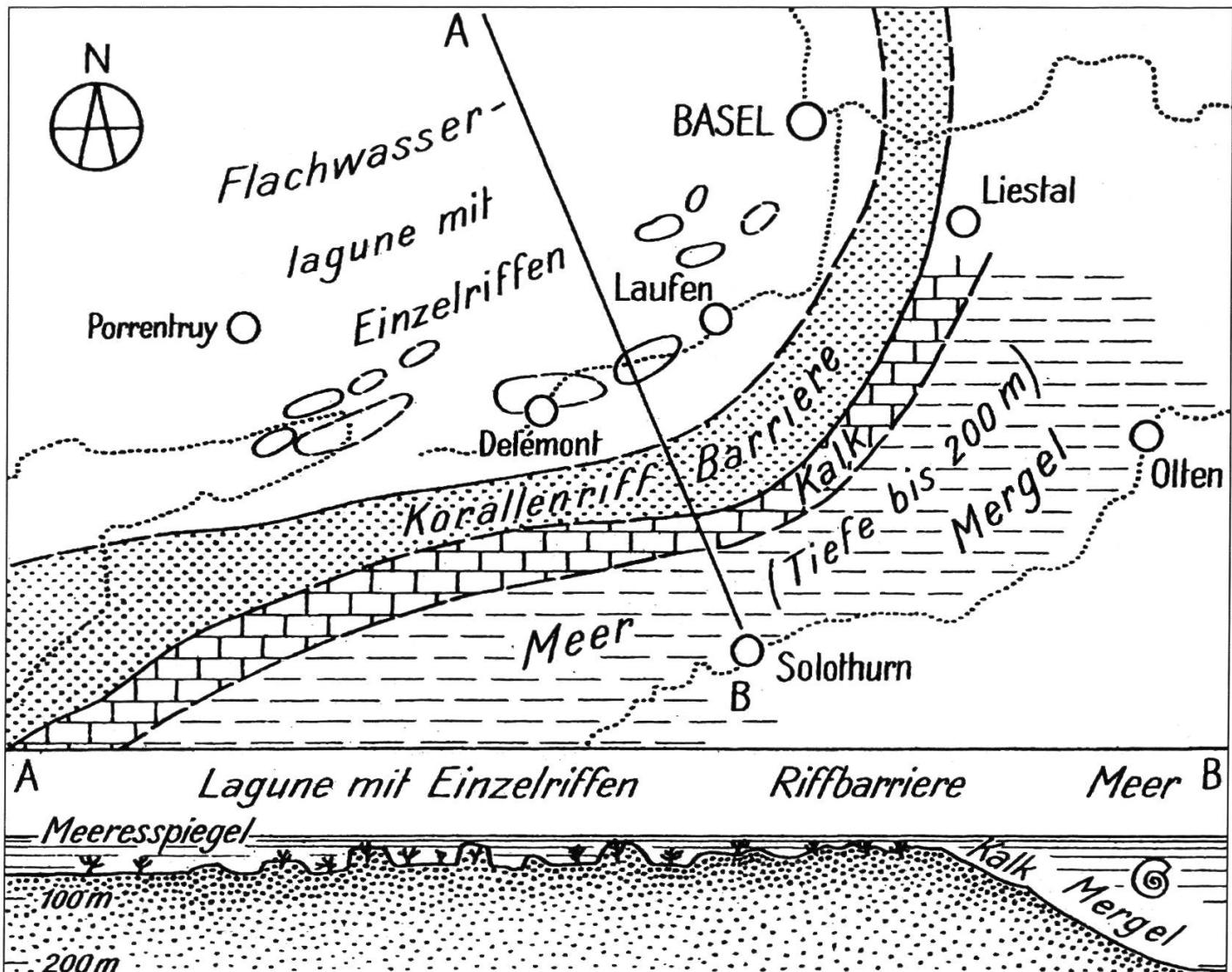
pressa-Mergel) bereits in den stratigraphisch älteren Renggeritonen von vergleichbarer Ge steinsbeschaffenheit nachzuweisen ist (Ziegler 1963). Es ist ein sprechendes Beispiel für einen Brachiopoden als Faziesfossil (Abb. 2e-f). Man ist versucht zu sagen, dass *A. impressa* aus der Not ihrer ungewöhnlichen Lebensweise eine Tugend gemacht hatte, die sich auch nach einer Zeitspanne von einigen Millionen Jahren noch einmal bewähren konnte. Mit noch anderen erfindungsreichen Varianten und Tricks bestritten Brachiopoden ihren Kampf ums Dasein, die an dieser Stelle nicht alle besprochen werden können. Weiterführende Übersichten hierzu finden sich in Ager (1965), Fürsich und Hurst (1974), Richardson (1979), Gaspard (1997).

Unumgänglich ist für die Brachiopoden, die sich von organischen Schwebeteilchen ernähren, eine Umgebung mit sauberem und ungetrübtem Wasser. Sie öffnen ihre Schalen nur, wenn die Belastung mit Fremdkörpern, die sie möglichst fernhalten müssen, minimal ist und der Lophophor, das Ernährungsorgan in der Mantelhöhle, seine Filterfunktion aufrecht erhalten kann. Eine interessante Idee zum Schutz vor unerwünschten Partikeln (z.B. Detritus) erwog Rudwick (1970), die allerdings Hypothese geblieben ist. Er wies darauf hin, dass die gerippten Schalen vieler Brachiopoden nicht nur zur mechanischen Verfestigung dienen mögen (Wellblech-Effekt),

sondern dass die Rippen an den Klappenrändern ein Muster zeichnen, das eine Siebwirkung ausüben kann (Abb. 3).

## 2. Die spätjurassische Zeit in der Schweiz ausserhalb der Alpen

Der Ablagerungsraum des Jurameeres, soweit es sich als Juragebirge auf das heutige Gebiet der Schweiz erstreckt, zeigt ein vielfältiges Bild. Im jüngsten Zeitabschnitt des geologischen Jura, im Malm oder Späten Jura, hatten sich die Sedimentationsbedingungen regional stark differenziert. Während sich in der Nordwestschweiz eine flache Karbonatplattform aufbauen konnte, bildeten sich etwa zur gleichen Zeit im nördlichen Teil der Schweiz Kalke und Mergel in einem gegen das Nordmeer durch die mitteldeutsche Schwelle abgeriegelten und gegen den Tethys-Ozean offenen, tieferen Meer. Nach den alten Begriffen «Rauracien» und «Argovien» wird die paläogeographische Situation noch heute als raurazischer Faziesbereich für den Nordwestteil des Jura in den Kantonen Bern, Jura, Basel, Neuenburg und Waadt und als argovischer Faziesbereich im Aargauer Jura charakterisiert. Die Grenze verläuft ungefähr östlich von Olten (Abb. 4). Im nördlichsten Teil der Schweiz, im Kanton Schaffhausen (Klettgau, Randen) und in Südwestdeutschland entspricht



**Abb. 4:** Übersichtskarte der durch eine Riffbarriere getrennten Faziesgebiete im Oxfordian. Hypothetischer Schnitt von A nach B zur Veranschaulichung der damaligen paläogeographischen Situation (nach Labhart 1992).

dem argovischen der in vielen Teilen ähnliche schwäbische Faziesbereich, oft als schwäbisch-argovisch bezeichnet. Ferner liegende Gebiete im Osten mit spätjurassischen Sedimenten, die Ostalb und Franken, wie auch der an die Westschweiz angrenzende französische Jura und das südliche Pariser Becken wurden in diesem Beitrag nicht berücksichtigt.

Die Unterschiede in der Entstehungsge schichte, in den Gesteinsabfolgen und in der Gesteinsbeschaffenheit widerspiegeln sich unter anderem in der unterschiedlichen Zusam men setzung der fossil überlieferten Lebewelt. Die Fossilgemeinschaften sind für die einzelnen Teilgebiete gut belegt. Dies gilt auch für die Brachiopodenfauna (Abschnitt 4).

Im nordwestlichen Jura unterscheidet man eine flachmeerische, phasenweise mit Korallen besetzte Plattform mit Lagunenbildung en, im nördlichen Jura sind es zum Teil mit Kiesel schwämme durchsetzte Ablagerungen im Schelf eines offenmarinen Beckens. Die Fra gen zur Gesteinsgenese und der zeitlichen Korrelation beider Faziesbereiche, mit denen sich Generationen von Geologen befassten, können heute als im wesentlichen geklärt gel ten. Für das überaus reiche Schrifttum zu die sem Thema sei auf Ziegler (1962), Gygi und Persoz (1987), Ziegler (1995), Gygi (1969, 2000) und die hierin aufgeführte Literatur ver wiesen.

### **3. Die einzelnen Schichtglieder**

Für die lithostratigraphische Gliederung wurden in dieser Arbeit die traditionellen Bezeichnungen, wie ...-Schicht(en), ...-Kalke, ...-Mergel und so weiter beibehalten, da der hierarchische Rang von Begriffen wie Formation, Member (oder Subformation), Bank und so weiter bis heute noch nicht vollständig vereinheitlicht wurde. Neuere Bezeichnungen sind in eckigen Klammern beigegeben. Dazu findet sich in der Übersichtstafel (Tab. 1) auch die von F.A. Quenstedt eingeführte schwäbische Gliederung, die, obwohl 1973 durch ein internationales System abgelöst, für den schwäbischen, aber auch den argovischen Faziesbereich noch immer im Gebrauch ist.

*3.1 Nördlicher Jura (argovisch-schwäbisches Faziesgebiet), von unten nach oben:*

## *Birmenstorfer-Schichten*

(Basis des Mittleren Oxfordian):

In den unteren Bänken Wechselfolgen von Kalkstein- und Kalkmergelkomplexen, im abschliessenden Horizont hellgraue, glaukonitische Mergel mit stark diversifizierter Fauna, dominiert von Kieselschwämmen, einige mit Durchmessern von mehreren Dezimetern, zum Teil in dichten Rasen. Hauptentwicklung im Aargauer Jura. Häufige Fossilien: Kieselschwämme, Ammoniten, Brachiopoden (über 10 Arten), Seeigel.

**Geological Cross-Section Diagram (Kimmeridgian - Portlandian and Oxfordian)**

**Legend:**

- Basler- und nördlicher Soloth.-Jura
- Hauenstein Passwang
- Staffelsegg
- Aargauer Tafel-Jura westlich der Aare
- Aargauer Jura östlich der Aare
- Bohrung Walach
- Klettgau-Randen
- Zone
- Schwäbische Stufen-gliederung

**Geological Units and Thicknesses:**

- Kimmeridgian (Portlandian):**
  - Basler- und nördlicher Soloth.-Jura:** ~50m (Plattenkalk)
  - Hauenstein Passwang:** ~50m (Plattenkalk)
  - Staffelsegg:** ~50m (Plattenkalk)
  - Aargauer Tafel-Jura westlich der Aare:** ~50m (Plattenkalk)
  - Aargauer Jura östlich der Aare:** ~50m (Plattenkalk)
  - Bohrung Walach:** ~50m (Plattenkalk)
  - Klettgau-Randen:** ~50m (Plattenkalk)
  - Zone:** F
  - Schwäbische Stufen-gliederung:** f
- Oxfordian:**
  - oberes Oxfordien:**
    - Verena-Schichten:** 30-60m
    - Letzi-Sch.**
    - Humeralis-Schichten:** 15-30m
    - Steinbach-Schichten:** ~10m
    - Günsberg-Schichten:** ~6m
    - Offener Kordolith:** 30-35m
    - Wangener Schichten:** 10m (Wangensch. Kalke)
    - Crenularis-Schichten:** 3-4m (-17m)
    - Geissberg-Schichten:** 6-13m
    - Effinger Schichten:** 200m (-240m)
    - Hornbuck-Schichten:** 11m (Impressa-Mergel)
    - Küssaburg-Sch.** 44m (Impressa-Mergel)
    - Wangental-Sch.** 20m (~20m)
  - mittleres Oxfordien:**
    - Natica-Sch.** 30-100m
    - Vorbourg-Kalk:** 5-20m
    - St. Ursanne Formation:** ~15m
    - Pichlau-Kalke:** ~15m
    - Liesberg-Schichten:** ~25m
    - Birmenstorfer Schichten:** 6-8m (Transversarium)
    - Terrain à chailles:** ~45m (Densiplicatum)
    - Renggeri-Ton:** ~60m (Cordatum)
    - Schellenbrücke-Schicht:** ~3m (Mariae)
    - Mumien-Kalk/Mergel:** 45-50m (Mariae)
  - unteres Oxfordien:**
    - Reuchensteinerformation:** ~45m (Platynota)
    - Wettinger Schichten:** ~45m (Divisum)
    - Badener Sch.** 1-2m (Acanthicium)
    - Letzi-Sch.:** 25m (Hypselocyclum)
    - Schwarzbach-Sch.:** 21m (~20m)
    - Wangental-Sch.:** 20m (~20m)
    - Küssaburg-Sch.:** 44m (Wangensch. Kalke)
    - Hornbuck-Schichten:** 11m (Planula)
    - Geissberg-Schichten:** 6-13m (Bimammatum)
    - Effinger Schichten:** 200m (-240m)
    - Birmenstorfer Schichten:** 6-8m (Bifurcatus)
    - Terrain à chailles:** ~45m (Transversarium)
    - Renggeri-Ton:** ~60m (Densiplicatum)
    - Schellenbrücke-Schicht:** ~3m (Cordatum)
    - Glaukonitsandmergel:** 0,5m (Mariae)

**Tab. 1:** Korrelationstabelle der lithostratigraphischen Einheiten und chronostratigraphischen Stufen für den Spätjura (Malm) des schweizerischen Jura, mit Ammonitenzonen und Mächtigkeitsangaben (nach Müller et al. 1984).

*Effinger-, Geissberg- und Crenularis-Schichten (Mittleres bis Frühes Spätoxfordian):* Die Geissberg- und Crenularis-Schichten sind von wechselnder Lithologie und hauptsächlich im Aargauer Jura entwickelt, im engeren Sinne die Nachfolgeglieder der Effinger-Schichten, im weiteren Sinne werden sie unter die Effinger-Schichten subsummiert. Das Äquivalent der Crenularis-Schichten wird im Schaffhauser Jura Hornbuck-Schichten genannt. In den Effinger-Schichten herrschen Tonmergel vor. Fossilien: Seeigel, Crinoiden, Muscheln, selten Brachiopoden und Schwammbruchstücke.

#### *Wangener- und Letzi-Schichten (Spätes Spätoxfordian):*

Durchgehend gut gebankte Schichtglieder mit typischer Ausbildung im Aargauer Jura. Im Schaffhauser (Randen) und Schwäbischen Jura sind zeitgleich die Wohlgeschichteten (oder Wohlgebankten) Kalke als gleichförmige Folge von Kalkbänken ausgebildet. Im Landschaftsbild meist als bewaldete Steilstufe in Erscheinung tretend. Fossilien: Muscheln, Crinoiden, Ammoniten, Brachiopoden.

#### *Badener-Schichten*

##### *(Basis des Kimmeridgian):*

Lithologisch den Birmenstorfer-Schichten ähnlich, mit vergleichbarer Faunenvielfalt. Hauptentwicklung im Typusgebiet von Baden. Kieselschwämme ohne Riffbildung. Zeitgleich die Schwarzbach-Schichten im Schaffhauser Jura, die Lacunosa-Mergel (Weissjura  $\gamma$ -Mergel) in der Schwäbischen Alb. Häufige Fossilien: Kieselschwämme, Ammoniten, Brachiopoden (über 10 Arten), Seeigel.

#### *Wettinger-Schichten*

##### *(Mittleres Kimmeridgian):*

Dicke, grobkristalline, hellgelbe Kalke von grosser Härte, Feuersteinknollen führend, mit einer glaukonitischen Zwischenschicht. Die Verkieselung durchzieht das Gestein als feine Struktur, wodurch sich bei der Verwitterung eigenartige Zacken bilden. Fossilien: Brachiopoden, Ammoniten, Seeigel.

*Felsenkalke (Quaderkalk, Massenkalk), Plattenkalk (Mittleres bis Spätes Kimmeridgian):* In der Schwäbischen und Fränkischen Alb mächtig, im Schaffhauser Jura teilweise entwickelt, im Aargauer Jura vollständig fehlend. In Südwestdeutschland an vielen Stellen in Form des Massenkalkes als Felsbildner zutage tretend, die das Landschaftsbild als stabile, weithin sichtbare, sogenannte Schwammstötzen prägen. Nicht von der Vermassung erfasst sind die feinschichtigen Plattenkalke. Fossilien nicht häufig.

#### *3.2 Nordwestlicher Jura (raurazisches Faziesgebiet), von unten nach oben:*

##### *Renggeri-Tone (Frühes Oxfordian):*

Homogene, tonige Beckenfazies, einzelne Partien mit erhöhtem Kalkanteil. Fossilien: Ammoniten, Belemniten, Muscheln, Brachiopoden (selten).

##### *Terrain à chailles [Sornetan Member] (Spätes Frühoxfordian):*

Mergelig-kalkige, unverfestigte Ablagerungen mit Kalkknauern (eigentlich unrichtig «chailles» genannt), die wahrscheinlich diagenetisch als Folge einer allmählich zunehmenden Kalkbildung entstanden. Fossilien: Muscheln, Brachiopoden, Seeigel.

##### *Liesberg-Schichten (Frühes Mitteloxfordian):*

Zerklüftete Kalke in zunehmend seichter werdendem Ablagerungsmilieu. Erstmals treten Korallenriffe auf. Erhöhter Silikatgehalt führte häufig zu mehr oder weniger kieseliger Erhaltung der Fossilien. Häufige Fossilien: Korallen, Brachiopoden, Seeigel.

##### *St. Ursanne-Formation*

##### *(Mittleres Mitteloxfordian):*

Abnahme der terrigenen Einflüsse und der Tonzulieferung. Karbonat-Plattformen mit der Bildung ausgedehnter Korallenriffe. Verschiedene Niveaus von zum Teil oolithischen und feinspätigen Flachwasserkalken mit beige-getönter bis weisslicher Färbung werden unterschieden, nach oben feinkörnig und splitterig werdend (Caquerelle-Schichten, «St. Ursanne-Kreide»), mit massiven Korallenstöcken, oft als knollige

Schichtglieder		Wet	Bad	Let	Wang	Cren	Geis	Eff	Birm					
Nordschweiz	<i>Zittelina orbis</i> (Quenst. 1858)													
	<i>Zittelina friesenensis</i> (Schrüfer 1863)													
	<i>Trigonellina subtrigonella</i> (Opp. & Waag. 1866)													
	<i>Trigonellina runcinata</i> (Opp. & Waag. 1866)													
	<i>Trigonellina pectunculus</i> (Schloth. 1820)													
	<i>Trigonellina loricata</i> (Schloth. 1820)													
	<i>Terebratulina substriata</i> (Schloth. 1820)													
	<i>Placothyris rollieri</i> (Haas 1893)													
	<i>Ornithella pseudolagenalis</i> (Moesch 1867)													
	<i>Nucleata nucleata</i> (Schloth. 1820)													
	<i>Nucleata douvillei</i> (Grossouvre 1888)													
	<i>Monticarella triloboides</i> (Quenst. 1852)													
	<i>Monticarella strioplicata</i> (Quenst. 1852)													
	<i>Monticarella striocincta</i> (Quenst. 1852)													
	<i>Lobidothyris subselloides</i> Westphal 1970													
	<i>Lobidothyris gigas</i> (Quenst. 1871)													
	<i>Lobidothyris bessersteinensis</i> (Rollier 1918)													
	<i>Lobidothyris baltzeri</i> (Haas 1893)													
	<i>Lobidothyris zieteni</i> (Loriol 1878)													
	<i>Lacunosella trlobata</i> (Zieten 1830)													
	<i>Lacunosella</i> spp.													
	<i>Lacunosella sparsicosta</i> (Quenst. 1858)													
	<i>Lacunosella arolica</i> (Oppel 1865)													
	<i>Galliennithyris? elliptoides</i> (Moesch 1867)													
Nordwestschweiz	<i>Dictyothyris kurri</i> (Oppel 1857)													
	<i>Aulacothyris impressa</i> (Zieten 1834)													
	<i>Argovithyris stockari</i> (Moesch 1867)													
	<i>Argovithyris birmensdorfensis</i> (Escher/Moesch 1867)													
	<i>Zeillerina astartina</i> (Rollier 1919)													
	<i>Thurmannella obtrita</i> (Defrance 1828)													
	<i>Terebratulina</i> sp.													
	<i>Somalirhynchia moeschi</i> (Haas 1890)													
	<i>Septaliphoria</i> gr. <i>pinguis</i> (Roemer 1836)													
	<i>Septaliphoria arduennensis</i> (Oppel 1858)													
	<i>Sellithyris subsella</i> (Leymerie 1846)													
	<i>Sellithyris suprajurensis</i> (Etallon 1862)													
	<i>Juralina bauhini</i> (Etallon 1862)													
	<i>Ornithella douvillei</i> (Rollier 1919)													
	<i>Ornithella moeschi</i> (Mayer/Moesch 1867)													
	<i>Ornithella subbucculenta</i> (Chap. & Dew. 1853)													
	<i>Galliennithyris galliennei</i> (d'Orb. 1850)													
	<i>Galliennithyris bourgueti</i> (Etallon 1862)													
	<i>Dictyothyris dorsocurva</i> (Etallon 1862)													
	<i>Dictyothyris rollieri</i> (Haas 1889)													
	<i>Delmontanella delmontana</i> (Oppel 1857)													
	<i>Aulacothyris impressa</i> (Zieten 1834)													
	<i>Aromasithyris? haasi</i> (Rollier 1911)													
	<i>Acanthorhynchia spinulosa</i> (Oppel 1858)													
	<i>Acanthorhynchia lorioli</i> (Rollier 1917)													
Schichtglieder		SSK	Virg	Ban	Ver	Olt	Hum	Hmb	Nat	Vorb	StU	Lies	Tac	Reng

**Tab. 2:** Die Brachiopodenarten im Spätjura der Nord- und Nordwestschweiz in ihrer räumlichen (Fazies) und zeitlichen (Schichtglieder) Verteilung. Zur genauen Korrelation der zeitlichen Gliederung vgl. Tab. 1. Abkürzungen: Reng = Renggeri-Schichten, Tac = Terrain à chailles, Lies = Liesberg-Schichten, StU = St. Ursanne-Formation, Vorb = Vorbourg-Schichten, Nat = Natica-Schichten, Hmb = Hauptmumienbank, Hum = Humeralis-Schichten, Olt = Oltener-Korallenkalk, Ver = Verena-Schichten, Ban = Banné-Schichten, Virg = Virgula-Schichten, SSK = Solothurner Schildkrötenkalk, Birm = Birmensdorfer-Schichten, Eff = Effinger-Schichten, Geis = Geisberg-Schichten, Cren = Crenularis-Schichten, Wang = Wangener-Schichten, Let = Letzi-Schichten, Bad = Badener-Schichten, Wet = Wettinger-Schichten.

Gebilde, sogenannte Schwarten, in Erscheinung tretend. Häufige Fossilien: Korallen, Schnecken (Nerineen), Brachiopoden, Muscheln.

*Vorbourg-Schichten, Natica-Schichten [Röschenz Member] (Spätes Mitteloxfordian):*

Der Vorbourg-Kalk kann je nach Definition noch einen Teil der obersten St. Ursanne-Formation umfassen und nach oben mit den unteren Natica-Schichten überlappen. Von den nächsthöheren Humeralis-Schichten sind die Natica-Schichten durch die sogenannte Hauptmumienbank getrennt. Fossilien: Muscheln, Schnecken, Crinoiden, Seeigel.

*Humeralis-Schichten [Bure, La May und Porrentruy Member] (Frühes Spätoxfordian):* Serie von dichten bis oolithischen Kalken. Der Name «humeralis» leitete sich von dem früher *Zeilleria humeralis* genannten Brachiopoden ab, der als Charakterfossil vor allem in den mergeligen Partien der Humeralis-Schichten vorkommt, vereinzelt auch bereits in den oberen Partien der liegenden Natica-Schichten. Häufige Fossilien: Seeigel, Muscheln, Schnecken, Brachiopoden.

*Günsberg-Formation (Spätes Mitteloxfordian bis Frühes Spätoxfordian):*

Diese komplex gebaute Formation an der Grenze beider Faziesräume, benannt nach dem Ort Günsberg nordöstlich von Solothurn, schliesst sich östlich an die Effinger-Schichten an und stösst westlich an die Plattformränder der äquivalenten Vorbourg-, Natica- und Humeralis-Schichten. Sie enthalten flache Korallen-Bioherme eines etwas tieferen Meeres. Hinsichtlich der Brachiopoden-Vorkommen unterscheiden sie sich kaum von den Humeralis-Mergeln. Häufige Fossilien: Seeigel, Muscheln, Schnecken, Brachiopoden.

*Olten-Schichten (Spätes Oxfordian):*

Sie stellen einen massiven Kalk von mikritischer Textur mit flachen Korallenkolonien dar und können als «koralligene» Ausbildung der Wanger-Schichten aufgefasst werden. Sie nehmen in der Umgebung von Olten (Born, Engelberg) einen verhältnismässig kleinen Raum ein.

*Verena-Schichten (Spätes Spätoxfordian):* Weisse, leicht verwitternde, kreidig erscheinende, brüchige Kalke mit fossilen Überresten, die innig mit dem Gestein verwachsen sind. Häufige Fossilien: Muscheln, Schnecken.

*Reuchenette-Formation (Kimmeridgian):*

Unten die Banné-, im höheren Teil die Virgula-Schichten, beide als Mergellagen. Die Banné-Mergel, nach dem strombiden Gastropoden *Pterocera* (jetzt *Harpagodes*) *oceani* auch Pterocera-Mergel genannt, enthalten eine typische Weichboden-Gemeinschaft. Die Virgula-Schichten stellen weniger eine «Schicht» als vielmehr eine Fazies von je nach Region unterschiedlichem Alter dar, nach der kleinen, massenhaft auftretenden *Exogyra (Nanogyra) virgula* benannt. Im Gebiet von Pruntrut herrschen schneeweisse, mikritische Kalke vor. Der durch das Vorkommen jurassischer Schildkröten berühmt gewordene Schildkrötenkalk bei St. Niklaus/Solothurn bildet den Abschluss der Reuchenette-Formation. Es handelt sich um Ablagerungen in einer offenen Lagune. Häufige Fossilien: Muscheln, Schnecken, Brachiopoden, Echinodermen.

#### 4. Die Brachiopoden in ihrer räumlichen und zeitlichen Verteilung

In Tab. 2 sind die Brachiopoden aus beiden Faziesgebieten zusammengefasst<sup>1</sup>. Es sind die bisher nachgewiesenen, nach heutigem Stand bestätigten Arten (Quenstedt 1868/71, Thurmann und Etallon 1862, Moesch 1867, 1874, Greppin 1893, Loriol 1878, 1881, 1888, 1892, 1894, 1895, 1897, 1899, 1900, 1901, 1904, Haas 1889/90/93, Rollier 1916/17/18/19, Kehrer 1923, Childs 1969, Westphal 1970, Boullier 1976, Boullier et al. 2001). Vollständigkeit wurde nicht angestrebt, schon aus dem einfachen Grund, weil Neuentdeckungen vor allem seltener Arten immer möglich sind. Hinsichtlich Abbildungen, Kurzbeschreibungen, Erläuterungen und Synonyme sei auf Sulser (1999) verwiesen.

<sup>1</sup> Die in Tab. 2 zum Teil unterschiedlichen Zeilenbreiten bei den Schichtgliedern sollen die ungefähre zeitliche Korrelation zwischen beiden Faziesbereichen andeuten.

Zu Tab. 2 einige Bemerkungen: «*Terebratula*» *zieteni* Loriol wurde von Westphal (1970) zur Gattung *Loboidothyris* gestellt, Boullier (1976) ordnete *zieteni* der Gattung *Moeschia* zu, und Cooper (1983) errichtete für die nämliche Spezies schliesslich die Gattung *Colosia*. Wir beließen *zieteni* aus Gründen, die an dieser Stelle nicht erörtert werden können, bei *Loboidothyris*. Für «*Terebratula*» *birmensdorfensis* und «*T.*» *stockari*, die Westphal zu *Loboidothyris* stellte, übernahmen wir den Vorschlag von Boullier, die beide Arten bei *Argovithyris* unterbrachte. Noch nicht eindeutig definierte Arten von *Lacunosella* (*L. dilatata*, *L. multiplicata*, *L. cracoviensis*, *L. amstettensis*) wurden als *Lacunosella* spp. zusammengefasst. Unsicherheiten bei Gattungszuweisungen sollten nicht überbewertet werden. Neukombinationen sind bei zukünftigen Revisionen durchaus zu erwarten. Es wäre auch verfehlt, die Brachiopoden einer bestimmten Gattung zum Beispiel als fazies-typisch oder fazies-tolerant charakterisieren zu wollen, da die Gattungswahl vorwiegend auf formal-morphologischen Gesichtspunkten beruht. Die für die Arten zurzeit aktuellen Gattungen gemäss Tab. 2 werden wie folgt systematisch geordnet (B bedeutet Beckenfazies der Nordschweiz, P Plattformfazies der Nordwestschweiz):

#### RHYNCHONELLIDA Kuhn 1949

- PUGNACOIDEA Rzhonsnitskaia 1956
- LACUNOSELLA* Wiśniewska 1932 (B)
- RHYNCHONELLOIDEA d'Orbigny 1847
  - ACANTHORHYNCHIA Buckman 1918 (P)
  - THURMANNELLA Leidhold 1921 (P)
- NORELLOIDEA Ager 1959
  - MONTICLARELLA Wiśniewska 1932 (B)
- HEMITHIRIDOIDEA Rzhonsnitskaia 1956
  - SEPTALIPHORIA Leidhold 1921 (P)
  - SOMALIRHYNCHIA Weir 1925 (P)

#### TEREBRATULIDA Waagen 1883

- TEREBRATULIDINA Waagen 1883
- TEREBRATULOIDEA Gray 1840
  - SELLITHYRIS Middlemiss 1959 (P)
- LOBOIDOTHYRIDOIDEA Makridin 1964
  - ARGOVITHYRIS Rollet 1972 (B)
  - AROMASITHYRIS Almérás 1971 (P)
  - DICTYOTHYRIS Douvillé 1870 (B, P)
  - GALLIENNITHYRIS Rollet 1966 (B?, P)

- JURALINA Kyansep 1961 (P)
- LOBOIDOTHYRIS Buckman 1918 (B)
- PLACOTHYRIS Westphal 1970 (B)
- DYSCOLIOIDEA Fischer & Oehlert 1891
  - NUCLEATA Quenstedt 1868 (B)
- CANCELLOTHYRIDOIDEA Thomson 1926
  - TEREBRATULINA d'Orbigny 1847 (B, P)
- TEREBRATELLIDINA Muir-Wood 1955
  - ZEILLEROIDEA Allen 1940
  - AULACOTHYRIS Douvillé 1879 (B, P)
  - DELMONTANELLA Sulser 1995 (P)
  - ORNITHELLA Eud.-Desl. 1884 (B, P)
  - ZEILLERINA Kyansep 1959 (P)
- KINGENOIDEA Elliott 1948
  - TRIGONELLINA Buckman 1907 (B)
- ZITTELINA Rollier 1919 (B)

### 5. Die Brachiopoden und ihre Lebensräume, erläutert an Beispielen

Die bis auf wenige Ausnahmen völlig verschiedenen Brachiopodenfaunen im Malm der Nordbeziehungsweise Nordwestschweiz bringen klar ihre Abhängigkeit von Lebensräumen zum Ausdruck. Die Barriere, die sich zu Beginn der spätjurassischen Ära zwischen dem tieferen Meer im Norden und dem flacheren Meer im Nordwesten aufbaute, hatte einen bedeutenden Einfluss auf die Entstehung von Brachiopoden-Gemeinschaften. An einigen ausgewählten Beispielen sollen diese Abhängigkeitsverhältnisse verdeutlicht werden.

#### 5.1 *Lacunosella*

Die Gattung *Lacunosella* ist dank ihrem inneren Armgerüst mit falciformen Cruren (sichelförmigen Fortsätzen) gut gegen andere gerippte Brachiopoden der Ordnung Rhynchonellida abgrenzbar. Es gilt als sicher, dass diese Gattung nicht nur äusserlich ähnliche, sondern genetisch verwandte Formen in sich vereinigt. Sie war über den ganzen Spätjura der argovisch-schwäbischen Faziesprovinz vertreten. Lacunosellen waren in den periodisch sich folgenden Horizonten, in denen Kieselschwämme den Charakter der Ablagerungen bestimmten und einen erheblichen Teil des Gesteinsvolumens einnahmen, häufig. Sie bildeten mit anderen Brachio-

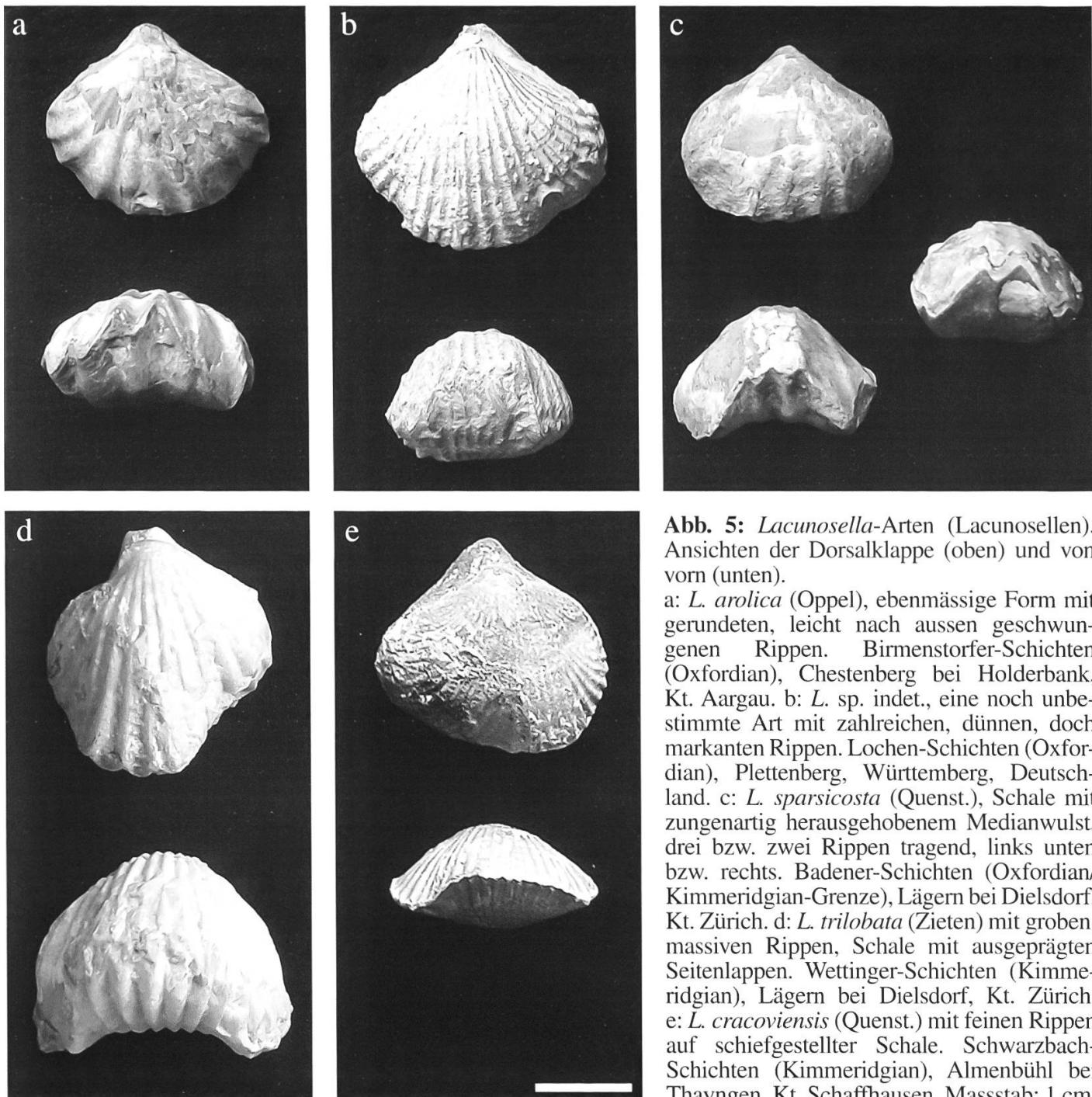
poden zusammen ein wesentliches Element der fossilen Fauna. Einige Formen zeichnen sich durch ihre typische und konstante Schalenmorphologie aus und sind gut als Arten bestimmbar. Ausser dem ältesten Vertreter, der «Stammform» *Lacunosella arolica* aus den Birmenstorfer-Schichten, sind dies: *L. sparsicosta* aus den Badener- und *L. trilobata* aus den Wettinger-Schichten. Sie besitzen für das in dieser Studie behandelte Gebiet einen lokal-stratigraphischen Leitwert (Abb. 5a, c, d).

Die Entwicklungsbedingungen waren für Brachiopoden offensichtlich optimal. Nahes Festland und eine mittlere Meerestiefe im Schelfbereich (ca. 50–100 m) waren wichtig für ein ausreichendes Nahrungsangebot, zudem herrschten mässige Strömungen. Geschützte Plätze fanden die Brachiopoden an der Unterseite grosser tellerartiger Schwämme, im Verein mit inkrustierenden Organismen, wie Serpuliden (Röhrenwürmer), Bryozoen (Moostierchen) und winzigen, fest mit dem Gestein verwachsenen Brachiopoden (Thecideen), die in dieser Arbeit nicht berücksichtigt wurden. Wahrscheinlich ist, dass die Lacunosellen von der Gegenwart der Schwämme nicht nur profitierten, sondern zu ihrer Existenz direkt auf sie angewiesen waren. Die Gründe für eine solche Abhängigkeit sind zwar unbekannt, aber alle Beobachtungen sprechen für eine solche Annahme (Childs 1969). Eine Hypothese lautet dahin, dass die Lacunosellen als Suspensionsfresser wie alle Brachiopoden, in einer Art einseitiger Symbiose den potenten Filterapparat der Schwämme benötigten, um die Nahrungsaufnahme und den Gas austausch aufrecht zu erhalten. Auch andere, nicht überprüfbare ökologische oder physiologische Abhängigkeiten sind denkbar. Nicht nur Schwammriffe, auch Einzelindividuen von Schwämmen genügten offenbar für die Entwicklung der Lacunosellen. In den Wettinger-Schichten der Lägern findet man *L. trilobata* in den Bänken mit Silexknollen, die sich aus der Zusammenballung von Schwamnnadeln bildeten. Ein weiteres Indiz ist die geographische Ausbreitung von *L. arolica*. Sie stiess an der heutigen Landesgrenze des Kantons Schaffhausen nur wenige km gegen Norden (Gegend von Blumberg) vor. Zeitgleich mit den Birmenstor-

fer-Schichten hatte die Verschwammung im schwäbischen Raum noch nicht stattgefunden. Hier bildeten sich die geschichteten Ablagerungen des Transversarium-Kalkes.

Die Schwammabhängigkeit der Gattung *Lacunosella* erscheint wichtig, um zu verstehen, dass Schwämme, in den Effinger-, Geissberg-, Crenularis- und Wangener-Schichten praktisch fehlend, erst in den Badener-Schichten wieder erschienen. Eine Analyse der Brachiopoden-Zusammensetzung an einem Profil der basalen Schichten ergab, dass in den untersten 0.2 Metern, direkt über den «Wohlgeschichteten Kalken», keine *Lacunosella*-Arten und von Brachiopoden nur *Terebratulina substriata*, *Monticarella triloboides*, *Zittelina* spp. und *Trigonellina* spp. gefunden wurden, während Schwämme praktisch fehlten. Im Schutt der überliegenden Sedimente stellte sich mit den Schwämmen das erwartete Spektrum der übrigen Arten einschliesslich *Lacunosella* ein (Jäger 2003). Ein ähnliches Ergebnis zeigte sich bei den Birmenstorfer-Schichten in den ersten Wechselfolgen von Kalk/Mergel-Komplexen über einem Hartgrund von Varians-Schichten des Mittleren Jura. Ein noch unverfestigter Grund und die wohl allzu hohe Wasserenergie verhinderten offenbar das Aufkommen von Brachiopoden. Bei zunehmender Vertiefung des Meeres, angezeigt durch ein Zurückgehen respektive Häufigerwerden anzeigen Ammoniten (Perisphinctiden bzw. Oppeliiden), stellte sich in den terminalen hellen, glaukonitischen Mergeln die normale, voll entwickelte Brachiopodenfauna zusammen mit *Lacunosella* ein (Sulser und Mändli 1979). Ein mittlerer Grad von Schlammsedimentation dürfte für die Brachiopoden insgesamt ein kritischer Faktor gewesen sein, sei es durch eine gehemmte Entwicklung bei einem Zuviel oder durch verhinderte fossile Erhaltung bei einem Zuwenig.

Verfolgt man die morphologische Entwicklung von *Lacunosella* anhand der oben genannten, wohl definierten Arten *L. arolica*, *L. sparsicosta* und *L. trilobata* über die Birmenstorfer-, Badener- und Wettinger-Schichten, so zeigt sich eine stufenweise fortlaufende Veränderung der Schalenform mit der Tendenz zunehmender Individualisierung (Abb. 5).



**Abb. 5:** *Lacunosella*-Arten (Lacunosellen). Ansichten der Dorsalklappe (oben) und von vorn (unten).

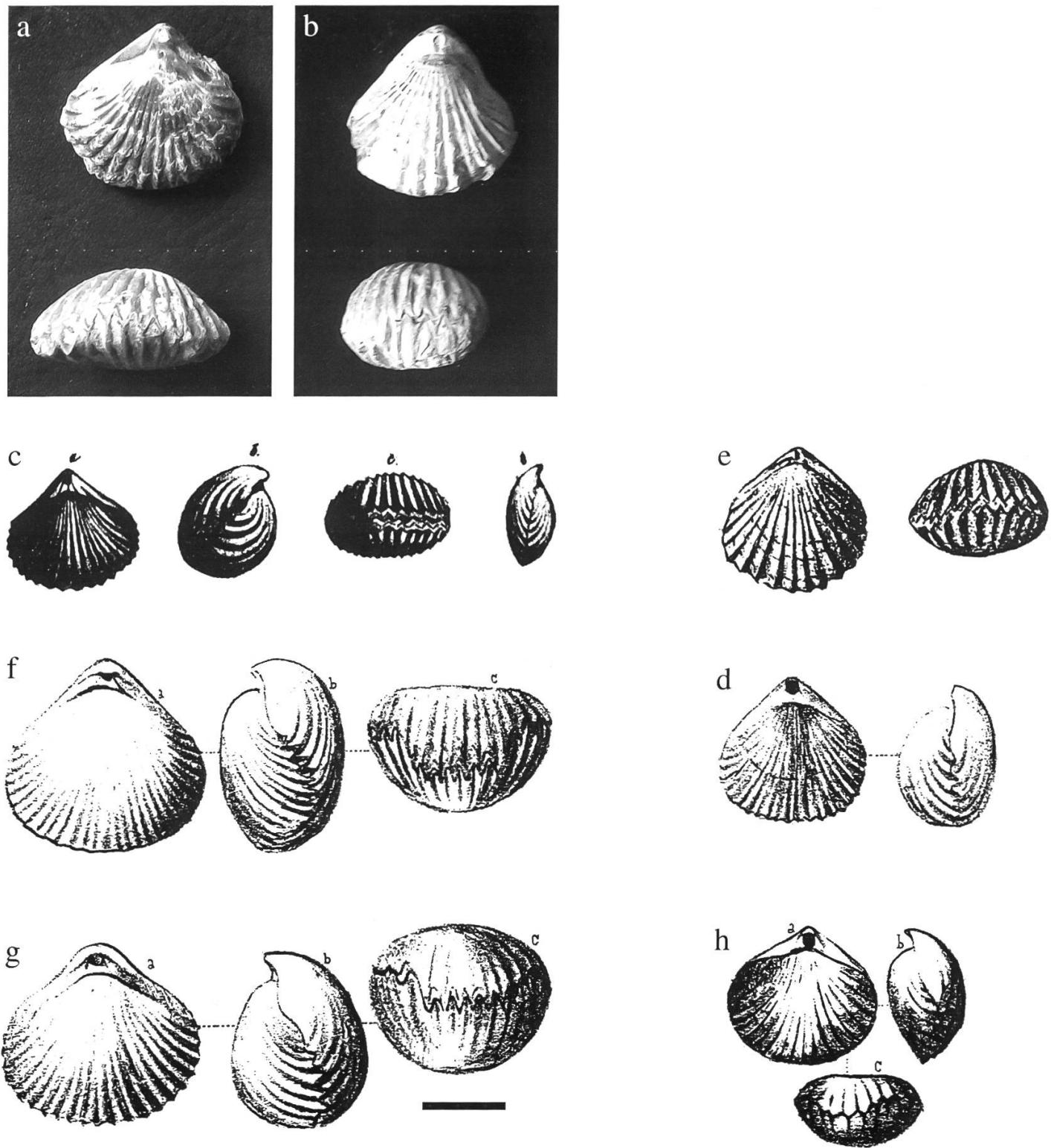
a: *L. arolica* (Oppel), ebenmässige Form mit gerundeten, leicht nach aussen geschwungenen Rippen. Birmenstorfer-Schichten (Oxfordian), Chestenberg bei Holderbank, Kt. Aargau. b: *L. sp.* indet., eine noch unbestimmte Art mit zahlreichen, dünnen, doch markanten Rippen. Lochen-Schichten (Oxfordian), Plettenberg, Württemberg, Deutschland. c: *L. sparsicosta* (Quenst.), Schale mit zungenartig herausgehobenem Medianwulst, drei bzw. zwei Rippen tragend, links unten bzw. rechts. Badener-Schichten (Oxfordian/Kimmeridgian-Grenze), Lägern bei Dielsdorf, Kt. Zürich. d: *L. trilobata* (Zieten) mit groben, massiven Rippen, Schale mit ausgeprägten Seitenlappen. Wettinger-Schichten (Kimmeridgian), Lägern bei Dielsdorf, Kt. Zürich. e: *L. cracoviensis* (Quenst.) mit feinen Rippen auf schiefgestellter Schale. Schwarzbach-Schichten (Kimmeridgian), Almenbühl bei Thayngen, Kt. Schaffhausen. Massstab: 1 cm.

Dies kann auch daran ermessen werden, dass schon im Oxfordian Vertreter von *Lacunosella* die neritische Zone am Nordrand der Tethys verließen, aus dem Schelf in das bathiale Meer abwanderten, sich von der Abhängigkeit von Schwämmen lösten und über mehrere Mutationen im Tiefenwasser schliesslich den Wandel zu glattschaligen Formen vollzogen, die genetisch eindeutig mit *Lacunosella* verbunden sind. Zeugen dafür mögen *Fortunella monsalvensis* und *F. fastigata* in den Préalpes romandes der

Freiburger Alpen sein (die Gattung *Fortunella* bringt lediglich die Glattschalligkeit gegenüber *Lacunosella* zum Ausdruck). *Fortunella* ihrerseits kann mit wechselnden Arten bis in die Frühe Kreide der helvetischen Alpen verfolgt werden.

## 5.2 Septaliphoria

*Septaliphoria* ist eine Gattung der rhynchonelliden Brachiopoden wie *Lacunosella* und mit dieser durch ihre Grösse und den allgemeinen Ha-



**Abb. 6:** *Septaliphoria* ex gr. *pinguis*. a, b: Ansichten der Dorsalklappe (oben) und von vorn (unten). a: Regelmässige Form mit sanft gewölbtem vorderem Klappenrand. Günsberg-Schichten (Oxfordian) von Reuchnette, Kt. Bern. b: Asymmetrische Form mit vorn median versetztem Klappenrand, der, geologisch gesprochen, den «Eindruck einer Verwerfung» macht (Gerber 1926, S. 709). Humeralis-Schichten (Oxfordian) von Movelier, Kt. Jura. c–h: Originalabbildungen zu den von verschiedenen Autoren aufgestellten «Arten», Fundangaben meist ungenau, unter den veralteten Gattungsnamen «*Terebratula*» oder «*Rhynchonella*»: *pinguis* Roemer 1836, «Coral rag», Norddeutschland (c); *pinguis* sensu Étallon 1862, Laufen, Kt. Baselland (d); *corallina* Leymerie 1846, Côte d'Or, Frankreich (e); *pectunculoides* Étallon 1862, Caquerelle, Kt. Jura (f); *semiconstans* Étallon 1862, «Zone astartienne» (g); *pullirostris* Étallon 1862, Alle/Porrentruy, Kt. Jura (h). Massstab: 1 cm.

bitus auf den ersten Blick durchaus vergleichbar. Wie diese durchzieht sie im raurazischen Teil des Jura mit zeitlichen Unterbrüchen fast die ganze Schichtreihe vom Oxfordian bis zum Kimmeridgian. Im Unterschied zu *Lacunosella* besitzt *Septaliphoria* ein umrandetes Stielloch, und auch im Innern sind die Anhänge des Armgerüsts anders gestaltet. In der Systematik der Ordnung Rhynchonellida besetzen diese Gattungen zwei ganz verschiedene Plätze.

Wichtiger in unserem Zusammenhang ist die Tatsache, dass *Septaliphoria* im Laufe der stratigraphischen Abfolge zwar verschiedene Formen hervorbrachte, die jedoch in den Schichtgliedern, wo sie vorkommt, immer etwa das gleiche Bild bieten. Kann *S. arduennensis* aus dem Terrain à chailles als ältester Vertreter der Gattung gemäss der Revision durch Childs (1969) noch eine gewisse Eigenständigkeit zugesprochen werden, so zeigen die jüngeren kaum noch individuelle Züge im Sinne eines Entwicklungstrends zu charakteristischen Schalenformen wie im Falle von *Lacunosella*. Um nur zwei Beispiele zu nennen: Die Bezeichnung *S. pinguis* ist für eher symmetrische, *S. corallina* für eher asymmetrische Schalen verwendet worden. Diese und andere Benennungen sind als Morphotypen einer einzigen, allerdings schlecht definierten Art zu werten, die in offener Nomenklatur mit dem Gruppennamen *Septaliphoria ex gr. pinguis* bezeichnet werden kann (Abb. 6a, b). Im gleichen Sinne dürfen die von älteren Autoren aufgestellten «Arten» nicht als eigenständige Arten betrachtet werden. Deren Abbildungen liefern immerhin ein zuverlässiges Bild über die Variabilität der ineinander übergehenden Schalenformen (Abb. 6c–h).

*Septaliphoria* des hier betrachteten Gebiets trat immer in Sedimenten auf, die durch die Anwesenheit von Korallen gekennzeichnet sind, zum Beispiel in den Liesberg-Schichten, in den Riffkalken der St. Ursanne- und Günsberg-Formation, oder auch an Riffrändern oder im Riffschutt. Es sind Ablagerungen im Flachwasser (ca. 20 m) eines warmen Meeres. Die schwankende Schalenmorphologie kann auf Wachstumsstörungen zurückgeführt werden, denen die Brachiopoden, die sich vermutlich vorwiegend in den Nischen von ästigen Korallen oder im Schutt ansiedelten, ausge-

setzt waren. Obschon die Kräfte, die zu dieser speziellen Formveränderung führten, unbekannt sind, dürften sie wohl ökologischer Natur sein. Ein asymmetrisch gestalteter Brachiopode verfügte über eine Drehsymmetrie in dem Sinne, dass er beim Umkippen um 180° immer mit der einen Schalenhälfte über den Grund hinausragte und so möglicherweise die Nährstoffversorgung sicherstellte (Fürsich und Hurst 1974). Dies konnte zum Beispiel mit Individuen geschehen, die statt fest verankert nur lose mit einem Korallenbruchstück verbunden waren. Ein solcher adaptiver Prozess würde auch erklären, warum andererseits fest verbundene Tiere sich normal symmetrisch entwickelten. Wenn die Sicht von Richardson (1986) richtig ist, dass nämlich formstabile Brachiopoden das ihnen zusagende Milieu finden müssen, um leben zu können, wandelbare Brachiopoden hingegen sich den lokalen Umweltverhältnissen und Gegebenheiten anpassen können, so trifft letzteres für die Septaliphorien zweifellos zu.

Im raurazischen Gebiet zeigt sich vom Oxfordian zum Kimmeridgian hin eine fortschreitende Tendenz zu flacher werdender Meeresbedeckung und Lagunenbildung. In solchen Phasen war, wie man aus anderen Studien weiß, das Veränderungspotenzial der Brachiopoden im allgemeinen niedrig. Eine solche Situation mag auch aus der sichtlich stagnierenden Entwicklung der Septaliphorien herausgelesen werden.

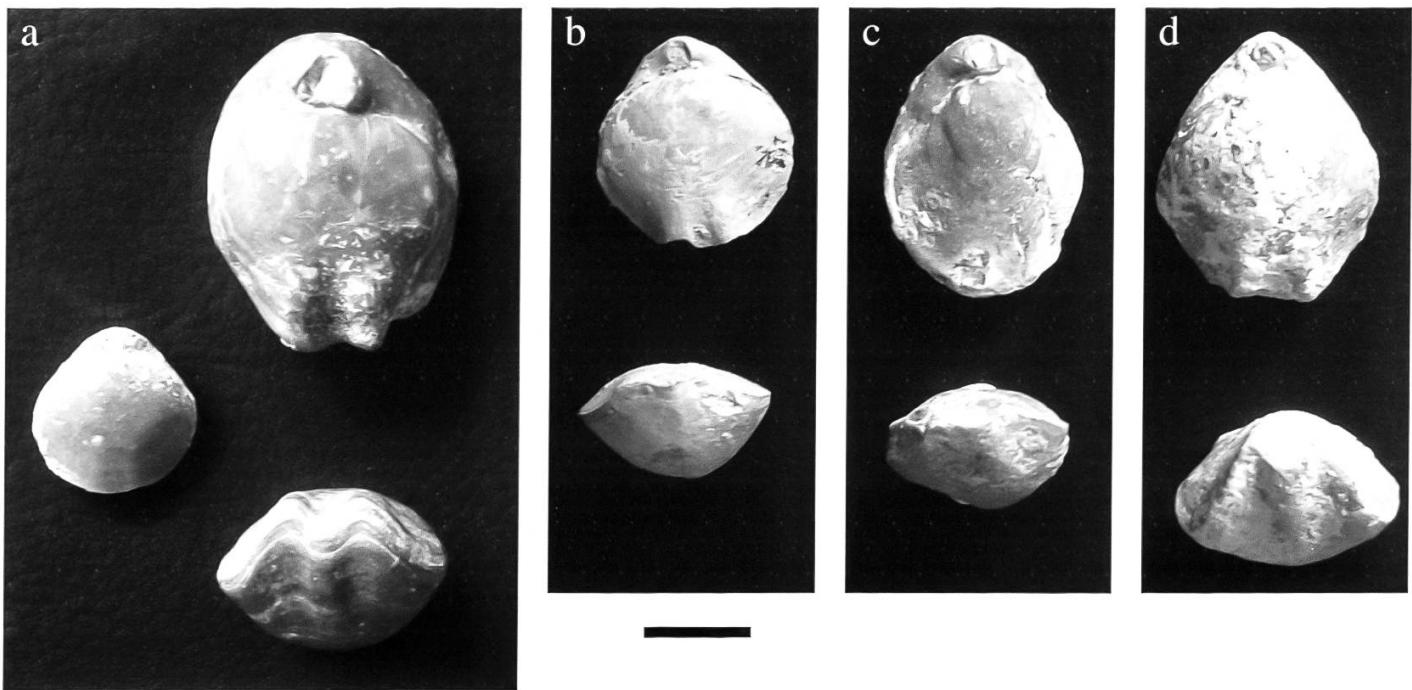
Hier soll noch ein Blick auf die wahrscheinlichen Deszendenten von *Septaliphoria* am Ende der jurassischen Ablagerungen geworfen werden. An erster Stelle sind hier Formen von *Torquirhynchia* (*T. speciosa*, *T. astieriformis*) zu nennen, die in den jüngsten Jurabildungen der östlichen Schwäbischen Alb vorkommen, wo sie wieder mit Korallen assoziiert waren, die sich in begrenzten Arealen auf abgestorbenen Schwammriffen angesiedelt hatten. Juvenile Individuen von *Torquirhynchia* erinnern in ihrem Habitus stark an *Septaliphoria*, grosse Exemplare fallen durch ausserordentlich starke asymmetrische Verzerrungen auf. Die nächsten Verwandten setzten sich zu Beginn der Frühen Kreide, die am Jurasüdfuss zwischen Biel und Neuenburg aufgeschlossen ist, in den Gattungen *Lamellaerhynchia*, *Plicarostrum*, *Lepidorhynchia*, *Sulcirhynchia* und anderen fort.

### 5.3 *Sellithyris*

*Sellithyris subsella* ist in der Nordwestschweiz der Brachiopode des ausgehenden Kimmeridgian. In der Bodenfauna der zunehmend seichter werdenden Meeresbedeckung nahmen neben Seeigeln Weichtiere überhand, die vorwiegend im Sediment lebten, wie die Muschel *Gresslyna*, *Pholadomya* sensu lato, daneben auch epibenthische Pectiniden und inkrustierende kleine Austern (*Nanogyra*). *Sellithyris* besass ein mittelgrosses Stielloch, das auf einen funktionsfähigen Stiel und damit auf die bei Brachiopoden allgemein übliche Befestigungsart hinweist. Im weichen Sediment dürften dafür fragmentierte Teile von Muscheln oder Schnecken als Haftstellen gedient haben. Aufgrund von Modellversuchen hat sich die Ansicht durchgesetzt, dass für die ruckweisen Drehbewegungen der Brachiopodenschale ein fester Grund zwar von Vorteil, doch auch auf einem beweglichen Objekt dank dem Trägheitsgesetz durchaus möglich ist (Richardson 1986). Zudem bohrt sich durch

Drehbewegungen ein lockerer Stielsockel allmählich in den Bodenschlamm ein und gibt zusätzlichen Halt.

Aufgrund eingehender Untersuchungen gehörte *Sellithyris* in der Reuchenette-Formation zur einzigen Art *Sellithyris subsella* (Sulser und Meyer 1998). Die auffallenden Unterschiede in der Schalenform sind intraspezifische Variationen einer vielgestaltigen Art. Variation A (Abb. 7b) kam nebst schlecht zu definierenden Übergangsformen bei Saignelégier vor. Ein etwa gleich verteilter Formen-Mix ergab sich auch für die Funde bei Solothurn beziehungsweise Porrentruy. Nur an letzterem Fundort fanden sich die Variationen C und D (Abb. 7a, d) mit Anteilen von 50 % beziehungsweise Variation B (Abb. 7c) mit Anteilen von 20 %. Schon früh waren die einprägsamen, grossen, dicken oder auffällig verfalteten Schalen mit verhältnismässig grossem Stielloch der Variation C mit dem eigenen Artnamen «*Terebratula*» *suprajurensis* Étallon (in Thurmann und Étallon 1862) bedacht worden. Sie vermitteln den Eindruck von Stabilität



**Abb. 7:** *Sellithyris subsella* und deren Variationen nach Sulser und Meyer (1998). Ansichten der Dorsalklappe (oben) und von vorn (unten). a: Var. C (=*suprajurensis*), dicke, vorn stark gefaltete Schale mit relativ grossem Stielloch, in der Mitte links juveniles, noch nicht form-typisch entwickeltes Exemplar. Banné-Schichten (Kimmeridgian), Chevenez/Porrentruy, Kt. Jura. b: Var. A mit verhältnismässig breiter, vorn höchstens schwach gefalteter Schale. Banné-Schichten (Kimmeridgian), Pré Petit-Jean/Seignelégier, Kt. Jura. c: Var. B, schmale Form mit gerade verlaufendem vorderem Klappenrand, Solothurner Schildkrötenkalk (Kimmeridgian), St. Niklaus, Kt. Solothurn. d: Var. D, Schale mit annähernd pentagonalem Umriss, deutlich gefaltet vorne, Banné-Schichten (Kimmeridgian), Chevenez/Porrentruy, Kt. Jura. Massstab: 1 cm.

und guter Verankerung und können sehr wahrscheinlich als Anpassungen an einen sich stärker geltend machenden Gezeiteneinfluss gedeutet werden. Die schlanken und eher dünnen Schalen von Variation B sind typisch für das spezielle Umfeld der Solothurner Schildkrötenkalke, welche die jüngste Einheit der Reuchenette-Formation darstellen. Die Funde stammen aus einem Grabungsprojekt, das sich hauptsächlich mit der Taphonomie und Pälaoökologie dieser berühmten Lagerstätte befasste (Meyer 1989). Brachiopoden fanden sich zu Hunderten, dicht gepackt und zum grossen Teil zerdrückt, in einer einzigen Kalksteinbank, der sogenannten «Rätschen-Bank». Im allgemeinen waren Brachiopoden als Beutetiere wenig begehrt, da sie ein ungünstiges Verhältnis zwischen Kalzit und Biomasse aufweisen und die Weichteile mit Ausnahme des Stiels geschützt zwischen den Schalenklappen liegen. Dennoch zeigten einzelne Schalen Spuren, die vermutlich als Bissversuche von Schildkröten oder anderen Räubern zu interpretieren sind, und vor denen *Sellithyris subsella* sich vor Angriffen schützen musste. Die schlanken, kleinen unscheinbaren Formen resultierten vielleicht aus dem Anpassungsdruck, um sich gegenüber Fressfeinden weniger attraktiv zu machen – mit einer Erfolgsrate von 20 %, wie erwähnt, wahrscheinlich mit zweifelhaftem Erfolg.

«*Terebratula*» *subsellula* Leymerie 1846 erhielt erst 100 Jahre später verschiedene moderne Gattungsnamen (*Loboidothyris*, *Epithyris*, *Habrobrochus*, *Xestosina*), die nicht recht überzeugen konnten. Sulser und Meyer (1998) kombinierten *subsellula* aufgrund der eingehend untersuchten inneren Strukturen mit *Sellithyris*, die bisher nur für Brachiopoden der frühen Kreide verwendet worden war. Trotzdem sollte *S. subsella* nicht unbesehen als deren phylogenetische Stammform betrachtet werden. Sie scheint im Spätjura der Reuchenette-Formation eher ein «Auslaufmodell» gewesen zu sein. Bemerkenswert erscheint jedoch, dass *Sellithyris sella*, die ihren Ursprung in der Frühkreide in den randnahen Zonen der Tethys hatte, während ihrer Hauptentfaltung in der mittleren Kreide entfernte Räume bis nach Nordspanien, Südengland und das ungarische Bakony erreichte (Middlemiss 1979).

## 6. Schlussfolgerungen

Zumindest drei Grundvoraussetzungen müssen für das Brachiopodenleben erfüllt sein: vollmarine Verhältnisse, die Möglichkeit zu sessilbenthischer Lebensweise und zu einer Ernährungsart, die auf der Filtration von Schwebeteilchen beruht (Suspensionsfresser). Innerhalb dieser zentralen Ansprüche an die Umwelt sind die Brachiopoden anpassungsfähig. In diesem engeren Sinne könnten sie als Generalisten bezeichnet werden. Sie finden ihre Grenzen in zu starker Schlammsedimentation, in zu trübem, verschmutztem Wasser, und die Aussüssung des Meerwassers (Brackwasser) tolerieren nur ganz vereinzelte dieser Organismengruppe (vgl. Abschnitt 1).

Toleranz und Anpassungsfähigkeit reichen in diesem nicht aus, damit ein beliebiger Brachiopode mit jedem Lebensraum und in jeder Lebensgemeinschaft zurechtkommt. Schon lange weiß man aus Erfahrung, dass es ganz bestimmte Formen von fossilen wie auch lebenden Brachiopoden sind, die zum Beispiel nur in Korallenriffen, im Gezeitengebiet oder in der Tiefsee vorkommen. In einem erweiterten Sinne sind Brachiopoden zur Hauptsache also Spezialisten. Dazu bieten die zwei grossen Faziesbereiche im Malm des schweizerischen Jura (vgl. Abschnitt 2 und 3) reiches Anschauungsmaterial. Das Spektrum der Brachiopodenfauna ist in beiden Teilgebieten völlig verschieden mit nur ganz wenigen Überschneidungen (Abschnitt 4).

An Beispielen wurden Verhaltensmuster und Entwicklungstendenzen nachzuzeichnen versucht: *Lacunosella*, repräsentativ für die Beckenfazies im Norden, *Septaliphoria* und *Sellithyris* für die Plattformfazies im Nordwesten. Die gerüstbildenden Organismen, Kiesel Schwämme im ersten, Korallen im zweiten Falle waren zwar wichtige, aber nicht die einzigen Elemente, die den Lebensraum und die Lebensgemeinschaft bestimmten. Ausser den fossil überlieferten müssten auch Faktoren berücksichtigt werden, die unsicher bleiben und daher spekulativer Natur sind. Für Brachiopoden wären dies insbesondere Fragen zur Nahrungssituation im engeren Areal der Siedlungsplätze, zur Sedimentationsdichte, Strömungsverhältnissen,

zu Nischenbildungen und so weiter. *Lacunosella* machte über die ganze Zeitspanne vom Oxfordian bis zum Kimmeridgian eine markante morphologische Entwicklung zu einer Reihe von differenzierten Formen durch. In den von Schwämmen dominierten Horizonten bildeten diese Brachiopoden Populationen mit häufigen Generationswechseln. Es scheint, dass sich in diesem Milieu die Lacunosellen mit ihrem unmittelbaren Umfeld in einem ökologischen Gleichgewicht befanden, dessen Kontinuität in der Folge durch instabile Perioden gestört wurde, bis sich erneut ein Gleichgewicht mit angepassten neuen Brachiopodenformen etablieren konnte. Deren Differenzierung kann als eine Stammesreihe im kleinen Massstab auf der Ebene der Gattung betrachtet werden. Während die innere Organisation bis zu Einzelheiten des Armgerüstes (falciforme Cruren) und wahrscheinlich auch physiologische Ansprüche erhalten blieben, änderten sich die äusseren Formen im Sinne einer Speziation (Art-Entwicklung, vgl. Abschnitt 5.1). Nach heutiger Auffassung können diese adaptiven Prozesse im Falle von *Lacunosella* als evolutive Entwicklungen auf der Basis einer genetisch programmierten Disposition gedeutet werden.

Ganz anders *Septaliphoria*, die mehrmals in den Flachwasserphasen der Karbonat-Plattform im Umkreis von Korallen auftrat. Sie war immer nur mit zwar variablen, doch schwach differenzierten Formen vertreten, ohne erkennbare Entwicklungstendenz im zeitlichen Verlauf (Abschnitt 5.2). *Septaliphoria* erschien auch bei eingeschränktem Korallenwachstum oder in einer Umgebung von totem Riffschutt, der wohl die ihr zusagenden geschützten Raumverhältnisse bot. Die Korallen waren aber für *Septaliphoria* im Gegensatz zu den Kieselschwämmen für *Lacunosella* kaum von vitaler Bedeutung. Ferner scheint es (genaue Untersuchungen stehen allerdings noch aus), dass dieser Brachiopode in immer wiederkehrenden gleichartigen Assoziationen mit anderen Organismen gefunden wird. So kann man *Septaliphoria* zu einer sogenannten Rekurrenz-Fauna rechnen, die über längere Zeit wenig verändert wieder erscheint, sobald die Umstände Gelegenheit dazu bieten. Die zu beobachtenden Erscheinungsformen, vor

allem die Neigung zu asymmetrischem Wachstum, sollten weniger unter einem evolutiven, sondern unter einem funktionellen Aspekt gesehen werden, das heisst sie sind durch die ökologischen Verhältnisse geprägt.

Für den Teil des Kimmeridgian kann der rhynchonelliden *Septaliphoria* die terebratulide *Sellithyris* zur Seite gestellt werden, die allem Anschein nach ein vergleichbares Verhaltensmuster zeigt. Sie bevorzugte offene Lagunen und war in oolithischen Flachwasserkalken ebenso wenig formbeständig wie jene. Sie trat an verschiedenen Fundorten in nur leicht veränderten Formgruppen auf. In Abschnitt 5.3 wurde dargelegt, dass sich zumindest zwei auffällige Formabweichungen unterscheiden lassen, die sich nur lokal zu entwickeln vermochten und mit speziellen Anpassungen auf besondere äussere Einflüsse (Gezeiten, Fressfeinde) reagierten.

An drei ausgewählten Brachiopoden-Gattungen wurde nachzuweisen versucht, dass im einen Fall (*Lacunosella*) eine zeitlich fortschreitende evolutive Entwicklung als treibende Kraft erkennbar wird. In den beiden anderen Fällen (*Septaliphoria*, *Sellithyris*) können variable Anpassungen funktionell, allein durch ökologische Verhältnisse bedingt, gedeutet werden. Dies schliesst indessen nicht aus, dass auch bei diesen Brachiopodenformen ein schlummerndes Evolutionspotenzial durch besondere äussere Einflüsse wieder aktiviert werden kann. Klärungen zu solchen Fragen können von Untersuchungen an weiteren Brachiopoden und deren Beziehungen zur Umwelt erwartet werden, so etwa von *Monticarella*, die in ihrem Verhalten eher zu *Lacunosella* und *Juralina*, die eher zu *Sellithyris* neigt.

## 7. Dank

Herrn Dr. Iwan Stössel, Schaffhausen, danke ich für die Einsichtnahme in die erdgeschichtliche Sammlung Ferdinand Schalch im Museum Allerheiligen, Schaffhausen. Sie ermöglichte mir die Bestätigung von noch unsicheren Brachiopoden-Vorkommen im Jura des nordschweizerisch/süddeutschen Grenzgebiets. Anregende Diskussionen zum hier behandelten Thema nebst wertvollen Hinweisen zu den Ausbrei-

tungsgrenzen einzelner Brachiopoden verdanke ich Herrn Dr. Dietmar Greifeneder, VS-Schwenningen, Deutschland. Die Durchsicht des Manuskripts übernahmen Frau Dr. Barbara den Brok und Herr Prof. Dr. Herrmann Hecker. Beiden Personen danke ich für die Verbesserungs- und Ergänzungsvorschläge am Text.

## 8. Literatur

- Ager, D.V. (1965): The adaptation of Mesozoic brachiopods to different environments. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 1: 143–172.
- Boullier, A. (1976): Les téribatulidés de l’Oxfordien du Jura et de la bordure sud du bassin de Paris. *Annales scientifiques de l’Université de Besançon [3] Géol.* 27: 457 S., 25 Taf.
- Boullier, A., P. Barrier, J. Lorenz & C. Gagnaison (2001): Apports des brachiopodes à la stratigraphie de l’Oxfordien de la marge sud du bassin parisien. *Bulletin géologique du Bassin de Paris* 38(2): 3–18.
- Childs, A. (1969): Upper Jurassic rhynchonellid brachiopods from northwestern Europe. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology Supplement* 6: 1–119, 12 Taf.
- Cooper, G.A. (1983): The Terebratulacea (Brachiopoda), Triassic to Recent: A study of the Brachidia (Loops). *Smithsonian Contributions to Paleobiology* Nr. 50: 445 S., 77 Taf.
- Curry, G.B. (1981): Variable pedicle morphology in a population of the Recent brachiopod *Terebratulina septentrionalis*. *Lethaia* 14: 9–20.
- Fürsich, F.T. & J.M. Hurst (1974): Environmental factors determining the distribution of brachiopods. *Palaeontology* 17(4): 879–900.
- Gaspard, D. (1997): Stratégies de fixation et de positionnement chez les brachiopodes. Relation avec le substrat. *Géobios* 21, 121–133.
- Gerber, E. (1926): Die Brachiopodenfauna der Stockhornberge. *Berichte des Naturhistorischen Museums Bern*: 700–714.
- Greppin, E. (1893): Etudes sur les Mollusques des couches coralligènes des environs d’Oberbuchsiten. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 20(1): 109 S., 7 Taf.
- Gygi, R.A. (1969): Zur Stratigraphie der Oxford-Strufe (oberes Jura-System) der Nordschweiz und des süddeutschen Grenzgebietes. Beiträge zur geologischen Karte der Schweiz [N.F.] 136, 1–123.
- Gygi, R.A. (2000): Integrated stratigraphy of the Oxfordian and Kimmeridgian (Late Jurassic) in northern Switzerland and adjacent southern Germany. *Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin.* 119 S., 15 Taf.
- Gygi, R.A. & F. Persoz (1987): The epicontinentale sea of Swabia (southern Germany) in the Late Jurassic – factors controlling sedimentation. *Neues Jahrbuch der geologisch-paläontologischen Abhandlungen* 176(1): 49–65.
- Haas, H.J. (1889/90/93): Kritische Beiträge zur Kenntnis der jurassischen Brachiopodenfauna des schweizerischen Juragebirges und seiner angrenzenden Landesteile. 1.–3. Teil. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 16(3): 1–35, 2 Taf. (1889); 17(4): 36–102, 3 Taf. (1890); 18(3): 5 Taf. (1891); 20(2): 103–147, 23 Taf. (1893).
- Jäger, A. (2003): Die Brachiopodenfauna in den untersten 20 cm des Malm γ in Schaffhausen. *Maturaarbeit der Kantonsschule Schaffhausen* (Betreuer: J. Cambensy).
- Kehrer, L. (1923): Beiträge zur Kenntnis der Geologie von Olten-Aarburg und Umgebung. *Mitteilungen der Aargauischen Naturforschen Gesellschaft* 16: 1–42.
- Labhart, T.P. (1992): *Geologie der Schweiz*, 2. Überarbeitete Auflage. Ott-Verlag Thun. 211 S.
- Leymerie, A. (1846): *Statistique géologique et minéralogique du département de l’Aube*. Paris et Londres.
- Loriol, P. de (1878): Monographie paléontologique de la zone à *Ammonites tenuilobatus* de Baden. 3. partie. Fin. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 5(2): 166–189, 11 Taf.
- Loriol, P. de (1881): Monographie paléontologique des couches de la zone à *Ammonites tenuilobatus* d’Oberbuchsiten et de Wangen (Soleure). 2. partie. Fin. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 8(4): 61–120, 4 Taf.
- Loriol, P. de (1888): Etudes sur les Mollusques des couches coralligènes de Valfin (Jura). 3. partie. Fin. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 15(4): 225–369, 14 Taf.
- Loriol, P. de (1892): Etudes sur les Mollusques des couches coralligènes inférieures du Jura bernois. 4. partie. Fin. Avec une notice stratigraphique par F. Koby. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 19(1): 261–419, 9 Taf.
- Loriol, P. de (1894): Etude sur les Mollusques du Rauracien inférieur du Jura bernois. Accompagnée d’une notice stratigraphique par E. Koby. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 21(3): 129 S., 10 Taf.
- Loriol, P. de (1895): Etude sur les Mollusques du Rauracien supérieur du Jura bernois. 1. supplément. Accompagnée d’une notice stratigraphique par E. Koby. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 22(4): 52 S., 10 Taf.
- Loriol, P. de (1897): Etude sur les Mollusques et Brachiopodes de l’Oxfordien supérieur et moyen du Jura bernois. 2. partie. Fin. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 24(4): 82 S., 6 Taf.
- Loriol, P. de (1899): Etude sur les Mollusques et Brachiopodes de l’Oxfordien inférieur (Zone à *Ammono-*

- nites Renggeri*) du Jura bernois. 2. partie. Fin. Accompagnée d'une notice stratigraphique par E. Koby. Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft 26(4): 119–220, 5 Taf.
- Loriol, P. de (1900): Etude sur les Mollusques et Brachiopodes de l'xfordien inférieur (Zone à *Ammoneites Renggeri*) du Jura lédonien. Accompagnée d'une notice stratigraphique par A. Girardot. Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft 27(4): 196 S., 6 Taf.
- Loriol, P. de (1901): Etude sur les Mollusques et Brachiopodes de l'xfordien supérieur et moyen du Jura bernois. 1. supplément. Accompagnée d'une notice stratigraphique par E. Koby. Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft 28(3): 119 S., 7 Taf.
- Loriol, P. de (1904): Etude sur les Mollusques et Brachiopodes de l'xfordien supérieur et moyen du Jura lédonien. 3. partie. Fin. Accompagnée d'une notice stratigraphique par A. Girardot. Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft 31(2): 159–298, 8 Taf.
- Meyer, C.A. (1989): Palaeoecology of a Late Jurassic Turtle-deposit from Northern Switzerland. Bollettino di Scienzia Naturale di Museo da Torino, 107–121.
- Middlemiss, F.A. (1979): Boreal and Tethyan Brachiopods in the European Early and Middle Cretaceous. In: J. Wiedmann (Herausg.): Aspekte der Kreide Europas. Stuttgart. International Union of Geological Science [A] 6: 351–361.
- Moesch, C. (1867): Der Aargauer Jura und die nördlichen Gebiete des Kantons Zürich. Beiträge zur geologischen Karte der Schweiz 4: 319 S., 9 Taf.
- Moesch, C. (1874): Der südliche Aargauer Jura und seine Umgebungen. Beiträge zur geologischen Karte der Schweiz 10: 235 S., 4 Taf.
- Müller, W.H., M. Huber, A. Isler & K. Kleboth (1984): Erläuterungen zur Geologischen Karte der zentralen Nordschweiz mit angrenzenden Gebieten von Baden-Württemberg 1 : 100 000, herausgegeben von der Nationalen Genossenschaft für die Lagerung radioaktiver Abfälle (Nagra) und der Schweizerischen Geologischen Kommission. Kümmerly & Frey, Bern.
- Quenstedt, F.A. (1868/71): Petrefactenkunde Deutschlands. Tübingen und Leipzig. 1. Abteilung 2. Band: Die Brachiopoden: 1–160 (1868); 161–464 (1869); 465–748 (1870); 25 Taf. (1871).
- Richardson, J.R. (1979): Pedicle Structure of Articulate Brachiopods. Journal of the Royal Society of New Zealand 9(4): 415–436.
- Richardson, J.R. (1981): Distribution and orientation of six articulate brachiopod species from New Zealand. New Zealand Journal of Zoology 8: 189–196.
- Richardson, J.R. (1986): Brachiopods. Scientific American September 1986, 96–102.
- Richardson, J.R., A.E. Aldridge & I.D. Endersby (2007): Post settlement behaviour of brachiopods on hard and soft substrates. New Zealand Journal of Zoology 34: 43–49.
- Roemer, F.A. (1836): Die Versteinerungen des norddeutschen Oolithen-Gebirges: 1–73(1835), 75–218(1836). Hahn, Hannover.
- Rollier, L. (1916/17/18/19): Synopsis des spirobranches (brachiopodes) jurassiques celto-souabes. 1. partie (Lingulidés-Spiriféridés); 2. partie (Rhynchonellidés); 3. partie (Térébratulidés); 4. partie (Zeiléridés-Répertoires). Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft Schweiz. Paläont. Ges. 41(2): 1–69 (1915); 42(2): 73–184 (1917); 43(2): 187–275 (1918); 44(2): 279–414 (1919).
- Rudwick, M.J.S. (1970): Living and Fossil Brachiopods. Hutchinson University Library, London. 199 S.
- Sulser, H. (1995): Revision des Brachiopoden *Ornithella* (*Delmontanella* subgen. nov.) *delmontana* (Oppel) aus dem unteren Malm des nordwestlichen Schweizer Jura. Eclogae geologicae Helvetiae 88(3): 723–741, 2 Taf.
- Sulser, H. (1999): Die fossilen Brachiopoden der Schweiz und der angrenzenden Gebiete. Juragebirge und Alpen. Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich. 315 S.
- Sulser, H. & H. Mändli (1979): Stratigraphie und Fauna der Birmenstorfer-Schichten (Unterer Malm) am Chestenberg bei Holderbank (AG). Unveröffentlichte Semesterarbeit an der Universität Zürich (Leitung: K. Föllmi).
- Sulser, H. & Ch. Meyer (1998): Taxonomy and palaeoecology of terebratulid brachiopods (*Sellithyris subsella*-group) from the Late Jurassic of northwestern Switzerland. Eclogae geologicae Helvetiae 91(3): 439–451.
- Surlyk, F. (1972): Morphological adaptations and population structures of the Danish chalk brachiopods (Maastrichtian, Upper Cretaceous). Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs, Biologiske Skrifter 19/2, 2–57.
- Thurmann, J. & A. Étallon (1862): *Letheia bruntrutana* ou études paléontologiques et stratigraphiques sur le Jura bernois et en particulier les environs de Porrentruy. Nouvelles Mémoires de la Société helvétique de la science naturelle 18: 500 S., 42 Taf. (1859–62).
- Westphal, K. (1970): Die Terebratulidae (Brachiopoda) des tieferen Weissjura der Schwäbischen Alb. Jahresberichte und Mitteilungen der oberrheinischen geologischen Vereinigung [N.F.] 52: 33–70, 4 Taf.
- Wiśniewska, M. (1932): Les rhynchonellidés du jurassique supérieur de Pologne. Palaeontologica Polonica 2(1): 1–71, 6 Taf.
- Ziegler, B. (1963): Leitfossilien und Faziesfossilien. Vierteljahrsschrift der Naturforschern Gesellschaft Zürich 108(3): 217–242.
- Ziegler, B. (1995): Der Weisse Jura der Schwäbischen Alb. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie, Heft 23 (2. Auflage), 71 S., 11 Taf.

Ziegler, M.A. (1962): Beiträge zur Kenntnis des unteren Malm im zentralen Schweizer Jura. Mitteilungen aus dem Geologischen Institut der Eidg.-nössischen Technischen Hochschule und der Universität Zürich. Serie c, Nr. 82, 55 S.

*Dr. Heinz Sulser  
Ebnetsstrasse 25a  
CH-9032 Engelburg  
heinz.sulser@sunrise.ch*