

Zeitschrift: Berichte der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft
Herausgeber: St. Gallische Naturwissenschaftliche Gesellschaft
Band: 91 (2008)

Artikel: Die Brachiopoden aus der alpinen Kreide der Nordostschweiz (Alpstein, Churfürsten, Mattstock) und von Vorarlberg : ein Überblick
Autor: Sulser, Heinz
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-832601>

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: 17.04.2026

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

Die Brachiopoden aus der alpinen Kreide der Nordostschweiz (Alpstein, Churfürsten, Mattstock) und von Vorarlberg – ein Überblick.

Heinz Sulser

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	97
1. Einleitung	98
2. Steckbrief der Brachiopoden	98
3. Die Kreidezeit aus der Brachiopoden- Perspektive	101
4. Kleine Brachiopoden-Systematik	102
5. Die Brachiopoden der einzelnen Formationen	106
6. Provinzialität der Kreide-Brachiopoden?	118
Dank	120
Literaturverzeichnis	120

Zusammenfassung

Einleitend wird auf die Anfänge der Erforschung der Brachiopoden aus den Schweizeralpen hingewiesen. Für den Leser, der mit diesen Meeresbewohnern nicht so vertraut ist, wird deren Lebensweise und Schalenanatomie mit den wichtigsten Merkmalen kurz umrissen und ein Blick auf ihre Stellung in der Erdgeschichte geworfen. Die bis jetzt bekannten Brachiopodenarten aus der helvetischen Kreide der Ostschweiz (Alpstein, Churfürsten, Mattstock) und von Vorarlberg werden im Klassifikationssystem geordnet und knapp beschrieben. In den einzelnen Formationen werden die einschlägigen Arten näher betrachtet. Nach Möglichkeit wird auf den Beitrag der Brachiopoden zu Fragen der Paläoökologie und Paläogeographie, sowie auf Probleme der Taxonomie hingewiesen. Vereinzelt werden auch Brachiopoden aus der helvetischen Kreide anderer Gebiete erwähnt. Abschliessend werden Fragen zur Provinzbildung im Vergleich zu anderen Vorkommen in der frühen Kreide zur Diskussion gestellt.

1. Einleitung

Die wissenschaftliche Erforschung der Fossilien aus dem Alpenraum begann in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts, gleichzeitig mit der geologischen Erschliessung der Alpen und eng verknüpft mit Namen, wie A. Escher v. d. Linth (Säntis), F.J. Kaufmann (Pilatus), M. Vacek (Vorarlberg), E. Renevier (Waadtländer Alpen) und anderen. Unter den Fossilien fanden die Brachiopoden schon früh Beachtung. OOSTER (1863) wandte sich mit einem reich illustrierten Werk ganz den alpinen Formen zu. BACHMANN (1864, 1867a, 1867b) befasste sich mit den Brachiopoden der zentralschweizerischen Alpen, besonders des Pilatusmassivs. Weil er sich für Bestimmungen mit den damals zur Verfügung stehenden Namen von englischen und französischen Autoren nicht zufrieden geben konnte, stellte er auch schon neue Arten auf. HAAS legte in den Jahren 1885–1891 eine dreiteilige Monographie über die rhätischen (spättriassischen) und jurassischen Brachiopoden der Waadtländer Alpen vor, die er erstmals taxonomisch bearbeitete und systematisch ordnete.

Erst mit den Arbeiten ARNOLD ESCHERS über die «Sentis-Gruppe» (1878) wurden die Gesteine des Säntis überhaupt als solche der Kreidezeit erkannt. MOESCH (1878) stellte in dem von ihm posthum herausgegebenen Werk von Escher in einem paläontologischen Anhang ein Verzeichnis der Alpsteinfossilien zusammen, darunter gegen 30 Brachiopodenarten. Er gab damit erstmals einen Überblick, ging aber trotz seinem Spürsinn für Versteinerungen mit Ortsangaben und Fossilnamen ziemlich ungenau und unkritisch um.

Durch die bahnbrechenden Untersuchungen von Albert und dessen Sohn Arnold Heim (ALB. HEIM 1905; ARN. HEIM 1910–1916) über den Gebirgsbau von Säntis und Churfirten wurde die Stratigraphie in den Grundzügen geklärt und die Fossilien nach Formationen getrennt erfasst. Mit dem Aufkommen der Deckentheorie wurden die

im geologischen Bau verwandten Alpenregionen zur tektonischen Zone des Helvetikums zusammengefasst, die grosse Teile der Schweizeralpen umfasst. Die helvetischen Alpen erstrecken sich vom Alpstein und den Churfirten über Mürtschenstock, Glärnisch, Drusberg in die Zentralschweiz (Pilatus, Titis), die Berner Alpen (Brienzer Rothorn, Sigriswilergrat, Schratzenfluh) die Westschweiz (Wildstrubel, Les Diablerets, Dents du Midi) und das französische Savoyen. An unserer östlichen Landesgrenze setzen sie sich über die Alviergruppe im österreichischen Vorarlberg fort.

Im Unterschied zu den Kreide-Brachiopoden des schweizerischen Jura sind jene des Helvetikums nie neu bearbeitet worden. Leider gilt dies, von Ausnahmen abgesehen, für die Fossilien der Alpen ganz allgemein. In einem Brachiopoden-Leitfaden für die Schweiz wurden die meso- und neozoischen Arten unter Einschluss der Alpen gemäss dem aktuellen Wissensstand mit Kurzbeschreibungen und Literaturhinweisen zusammengestellt (SULSER 1999). Im vorliegenden Beitrag soll auf die Kreide-Brachiopoden von Alpstein, Churfirten, Mattstock und Vorarlberg näher eingegangen werden. Dies kann zum jetzigen Zeitpunkt nur eine Momentaufnahme bedeuten; denn für eine umfassende Revision bleibt noch viel Arbeit zu tun und ziemlich sicher ist auch mit Neuentdeckungen zu rechnen.

2. Steckbrief der Brachiopoden

Brachiopoden sind wie die Muscheln zweiklappige Schalentiere, den Muscheln äusserlich zwar ähnlich, doch im Körperbau ganz anders organisiert (Abbildung 1). Obwohl es noch heute einen kleinen Rest lebender Brachiopoden gibt, sind sie vor allem als Fossilien bekannt geworden. Seit dem ältesten Paläozoikum, dem Kambrium, brachten sie über alle geologischen Zeitalter eine schier unübersehbare Zahl von Arten hervor. Sie werden in der aktuellen Systematik als ein

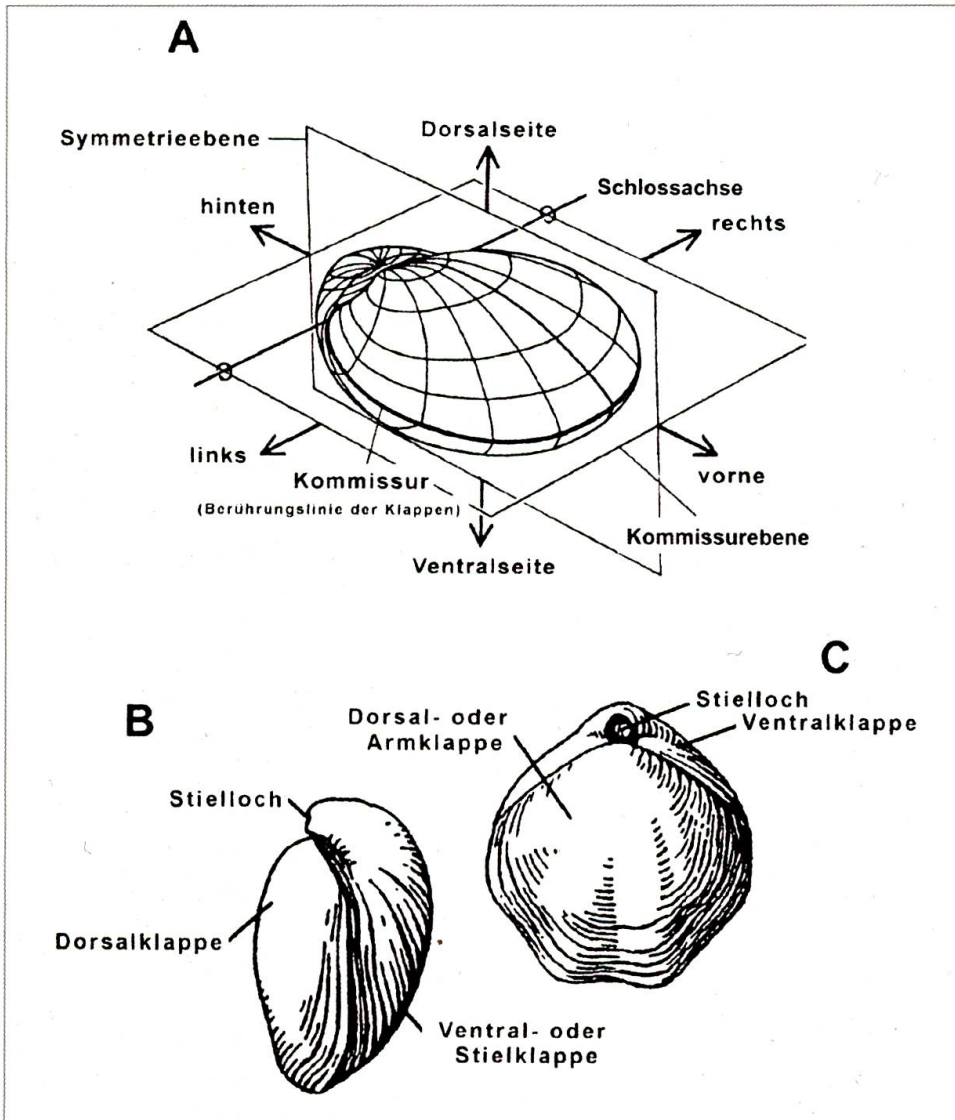


Abbildung 1:
Aussenansichten der Brachiopodenschale. A: Räumliche Orientierung mit den wichtigsten terminologischen Begriffen. Speziell zu beachten ist die senkrecht zur Schalenoberfläche verlaufende Symmetrieebene (im Unterschied zu den Muscheln, wo diese zwischen den Klappen verläuft). B: Seitenansicht mit Dorsal-, Ventralklappe und Stielloch. C: Idem in Dorsalansicht.

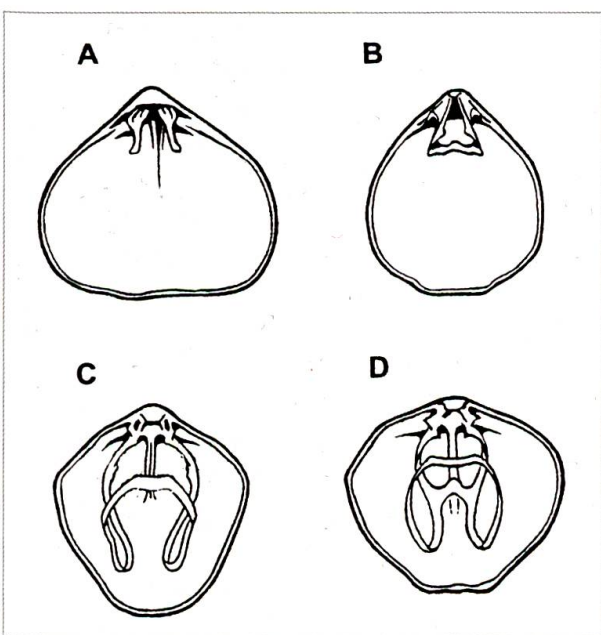


Abbildung 2:
Armgerüst-Typen im Innern der Dorsalklappe. A: Offen endende, in der Regel kurze Cruren der Ordnung Rhynchonellida. B-D: Cruren der Ordnung Terebratulida, die zu einer vielfältig gestalteten Schleife verbunden sind; kurze Schleife der Unterordnung Terebratulidina (B); lange, zurückgebogene und teilweise mit dem Dorsalseptum verbundene Schleifen der Unterordnung Terebratellidina (C, D).

eigener Tierstamm behandelt, ihre stammesgeschichtliche Basis ist aber trotz moderner genetischer Studien auch heute noch nicht endgültig geklärt.

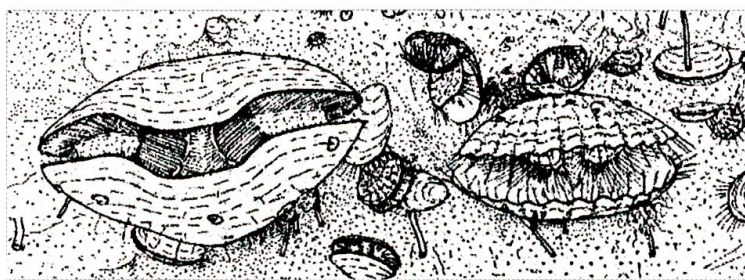
Die Bestimmung der Art ist bei versteinerten Brachiopoden ein schwieriges Unterfangen, weil die in der Biologie dafür üblichen Kriterien einer Fortpflanzungsgemeinschaft wie bei allen Fossilien fehlen. Auch arttypische physiologische Eigenschaften und arttypische Verhaltensweisen entfallen in der Regel bei Fossilien. Während der Fossilisationsprozesse gehen mit dem Verlust des Weichkörpers auch dessen Merkmale verloren. Übrig bleiben die fossilen Reste, bei den Brachiopoden in der Regel die Schale mit den beiden Klappen (Abbildung 1) und ein sie speziell kennzeichnendes «Innenskelett», das sog. Armgerüst der Dorsal- oder Armklappe (Abbildung 2). Erschwerend kommt hinzu, dass die generell merkmalsarmen Brachiopoden (etwa im Vergleich zu Ammoniten und Seeigeln) als standortgebundene Organismen meist empfindlich auf Umwelteinflüsse und z.T. mit morphologischen Anpassungserscheinungen reagieren. Vermeintlich typische Formmerkmale, wie Grösse, allgemeiner Habitus, Schalenwölbung usw. können sich unter nicht verwandten Formen angleichen, d.h. es findet Konvergenz statt. Dies führte z.B. dazu, dass vor allem frühere Bearbeiter leicht abweichende Formen ungerechtfertigt zu neuen Arten erhoben. Heute versucht man solche

Fehldiagnosen zu vermeiden, indem man die Variabilität an einer grösseren Zahl von Individuen populationsstatistisch auswertet und relativiert.

Brachiopoden sind aber weit mehr als Mosaiksteine in einem Klassifikationssystem. Sie sind oder waren Lebewesen, und daher müssen ihre Lebensweise und die Lebensräume, die sie bewohnten, näher beleuchtet werden. Es sind im Meer lebende Tiere, und zwar benötigen sie voll-marine Verhältnisse, sie sind stenohalin. Im Süsswasser fehlen sie ganz und aus Brackgewässern kennt man nur ganz wenige Arten. Sie sind fast ausschliesslich auf Hartböden angewiesen, auf denen sie sich am Ende des Larvenstadiums mit dem an der Ventral- oder Stielklappe befestigten Stiel lebenslang verbunden bleiben. Unter besonderen Umständen können die Brachiopoden auch Weichböden besiedeln, wenn ihnen als Haftstellen Trümmer von Hartteilen, z.B. Muschelbruch oder Gesteinschutt zur Verfügung steht. Spekulationen gehen auch dahin, dass einzelne Brachiopodenarten epiplanktisch gelebt haben, indem sie sich an im Wasser treibenden Algen, Holzstücken und dergleichen festhefteten. Im allgemeinen sind aber Brachiopoden, im Gegensatz zu schwimmenden Tieren, wie Ammoniten, Fische usw. standorttreu. Sie können von Generation zu Generation nur während des kurzen Stadiums der frei schwimmenden Larve von einigen Tagen von einem Stammgebiet weiterwandern und benötigen für grössere Wanderwege Zeiten im geologischen Massstab.

Brachiopoden ernähren sich von organischen Schwebeteilchen im Wasser, die sie bei geöffneten Klappen heranstrudeln und ausfiltern. Am schon erwähnten Armgerüst sitzt das dazu notwendige Organ, der Lophophor, fest. Mit seinem Wimperkranz erzeugt er einen Wasserstrom und mit dem gleichen Organ bewirkt er auch die Versorgung mit Sauerstoff (Abbildung 3). Zur Nahrungs- und Sauerstoffaufnahme kann sich die Schale bei offenen Klappen frei auf dem Stiel drehen, wodurch sich die Richtung optimal auf

Abbildung 3:
Brachiopoden verschiedener Arten in Lebensstellung bei geöffneten Klappen. Zu erkennen ist das über die Klappenränder hinausragende, bewimperte Ernährungsorgan, der Lophophor. Zeichnung, modifiziert nach Rudwick (1970).



das anströmende Wasser einstellt. Man bezeichnet die Brachiopoden daher als aktive Suspensionsfresser, im Gegensatz zu passiven Suspensionsfressern, wie etwa den Korallen.

Brachiopoden sind solitär, d.h. sie bilden keine Kolonien, leben aber oft unregelmässig in Nestern zusammen. Das hängt einmal damit zusammen, dass ihre Ausbreitungsgeschwindigkeit aus den schon genannten Gründen im allgemeinen beschränkt ist. Zudem muss für das adulte, am Boden fest verankerte Tier das geeignete Substrat in einem grösseren Areal vorhanden oder allenfalls durch <Hüpfen> über <brachiopodenfreundliche> submarine Schwellen möglich sein.

Wie bei vielen anderen Organismen kennt man auch bei Brachiopoden Anpasser, sog. Generalisten und Opportunisten, die sich flexibel auf sich ändernde Umweltbedingungen einstellen können, und Spezialisten, die eng an ein bestimmtes Biotop, an einen gegebenen Lebensraum gebunden und bei Veränderungen nicht mehr lebensfähig sind. Auch Opportunisten können auf Umweltstress z.B. dadurch reagieren, dass sie Kümmerformen entwickeln und dadurch mit Erfolg ihre Lebensfunktionen einschränken und so weiterleben. Spezialisten sind oft daran zu erkennen, dass eine assoziierte Fauna weitgehend fehlt oder im Gegenteil die Anwesenheit bestimmter Organismen für das Überleben notwendig wird. So vermutet man von einigen fossilen Brachiopoden, dass sie nur in Gegenwart von Schwämmen lebensfähig waren, weil sie immer nur mit Schwämmen assoziiert gefunden wurden. Ob hinter dieser Beobachtung eine präventiv-schützende oder symbiontische Abhängigkeit steht, bleibt allerdings Gegenstand von Spekulationen.

Einige der geschilderten Rückschlüsse vom Lebewesen auf die Umwelt wurden aufgrund aktuopaläontologischer Beobachtungen gewonnen, d.h. von der Jetztzeit auf die geologische Vergangenheit übertragen. Sie beinhalten immer eine gewisse Unsicher-

heit. Generell ist aber unbestritten, dass Brachiopoden gute Öko- oder Faziesfossilien sind und so in letzter Zeit wieder mehr Aufmerksamkeit auf sich gezogen haben. Als stratigrafische Leitfossilien sind Brachiopoden hingegen nicht oder nur für lokal begrenzte Verhältnisse brauchbar.

3. Die Kreidezeit aus der Brachiopoden-Perspektive

Die Brachiopoden der Kreidezeit hatten bereits eine lange Geschichte hinter sich. Das allgemeine Massensterben am Ende des Paläozoikums vor etwa 250 Millionen Jahren traf auch diesen Tierstamm ganz entscheidend. Überaus artenreiche Ordnungen, die das Bild der Brachiopodenwelt im Erdaltertum geprägt hatten, wie die Strophomeniden, Productiden, Pentameriden, Orthiden, Atrypiden und Athyrididen starben aus. Sie hatten schon vor dem endgültigen Aus Schwächezeichen gezeigt, und es scheint, dass sich nur eine kleine Gruppe von Brachiopoden mit einem noch vorhandenen evolutiven Potential in das Mesozoikum hinüberretten konnte. Man nimmt an, dass sie unter anderem dem wachsenden Konkurrenzdruck unter den Bodenorganismen, insbesondere den sich rasch entwickelnden Muscheln, standhalten mussten. Dies waren im wesentlichen die Rhynchonelliden und die Terebratuliden (mit den Unterordnungen Terebratulidina und Terebratellidina) mit ihren sehr differenzierten Armgerüsten, auf denen sich ein effizienter Apparat zur Sicherung der Lebensgrundlagen (Nahrung, Atmung, Schutz) aufbauen konnte. Neben diesen schlossstragenden (artikulaten) müssen die schlosslosen (inartikulaten) Brachiopoden erwähnt werden, deren Klappen nur durch Muskelzug zusammengehalten werden. Deren Bedeutung ging seit Ende des Paläozoikums stark zurück. Nur zwei Ordnungen, die Lingulida und die Craniida, überlebten seit dem frühen Paläozoikum bei nur geringem Formenwandel bis heute. Sie werden als sog. Durchläufer

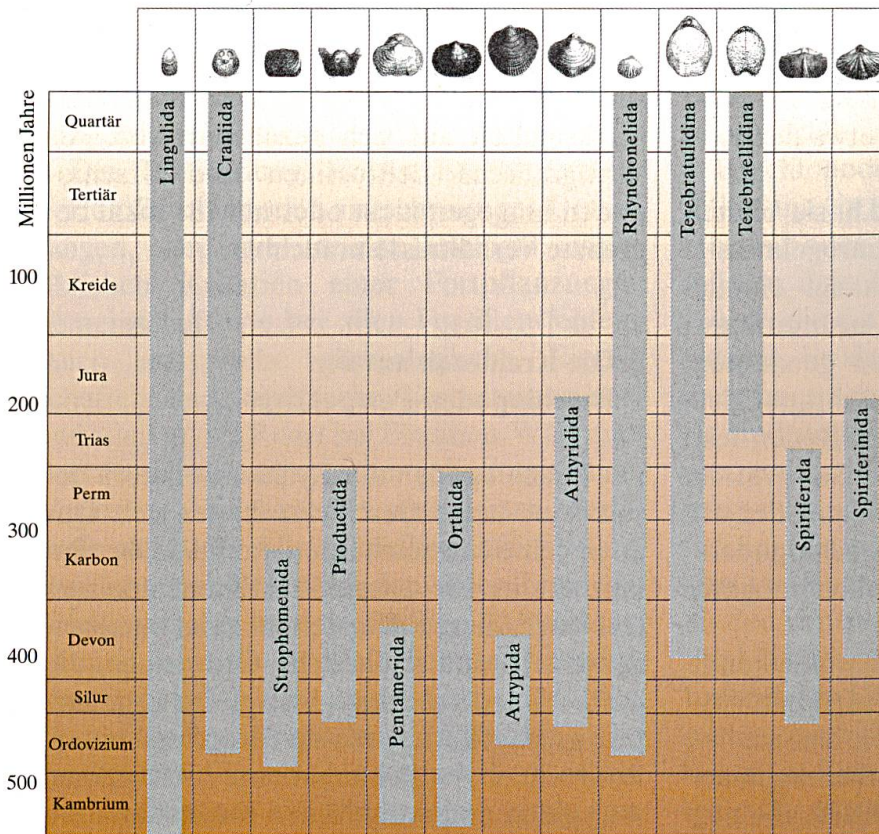


Abbildung 4: Brachiopoden in der Erdgeschichte. Auftreten und Aussterben einiger wichtiger Ordnungen ab Paläozoikum bis heute. Die Ordnungen sind durch repräsentative Formen charakterisiert. Auf der Ordinate der Zeitskala sind die erdgeschichtlichen Perioden relativ zur Zeitdauer in Millionen Jahre angegeben. Die noch nicht gesicherten stammesgeschichtlichen Ursprünge der Ordnungen sind offen gelassen.

oder auch etwa als lebende Fossilien bezeichnet. Sie sind aus der alpinen Kreide bisher kaum bekannt (Abbildung 4). So erfuhren die Brachiopoden nach einer prekären Situation zu Beginn der Trias nochmals eine neue, wenn auch abgeschwächte Blütezeit im Jura mit einem Höhepunkt im späten Dogger und frühen Malm. In der frühen Kreide konnte sich dieser Entwicklungsstand noch einigermaßen halten. Im gesamten betrachtet, zeigten die Brachiopoden noch ein ähnliches Bild wie am Ende der Jurazeit, die Gehäuse aber im Durchschnitt kleiner, die Schalenkulptur und Ornamente, etwa Berippungs- und Faltenmuster, Ausbildung der Wirbelregion usw., eher dürftiger und schlichter. Im Verlauf der Kreidezeit machte sich erneut Stagnation bemerkbar, und am Übergang zum Tertiär wurden die Brachiopoden durch die möglicherweise durch Meteoriteneinschlag verursachte Klimakatastrophe nochmals drastisch dezimiert.

4. Kleine Brachiopoden-Systematik

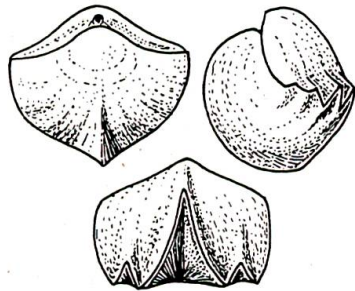
Im aktuellen, zwischen 1997 und 2006 veröffentlichten Klassifikationssystem des TREATISE ON INVERTEBRATE PALEONTOLOGY (BRACHIOPODA), in dem die weltweit vom Kambrium bis Holozän beschriebenen Brachiopodengattungen neu geordnet sind, wurde das bisher gültige System enorm erweitert und verändert. So werden gegenüber der ersten Ausgabe des <Treatise> 1965 über 4500 Gattungen (1965 waren es noch 1700!) verzeichnet und auf 299 Familien, 113 Superfamilien, 27 Ordnungen und 8 Klassen verteilt, von der Artenzahl, die mit etwa 30000 nur geschätzt werden kann, ganz abgesehen. Bei dieser Neuordnung stellt sich nebenbei die Frage, ob damit der fast unübersehbar gewordenen Formen- und Namensfülle besser gedient sei; denn die Erweiterung beruht nicht allein auf der Entdeckung neuer Arten, sondern zu einem erheblichen Teil auf der Aufsplitterung <alter> Gattungen und der Errichtung neuer, übergeordneter taxonomischer Einheiten.

Ordnung Rhynchonellida

Schale impunktat, meist gerippt, gelegentlich glatt. Armgerüst mit offen endenden Cruren.

Superfamilie Pugnacoidea

Ventralklappe zungenförmig verlängert. Cruren klingenförmig.



Fortunella acutifrons (SULSER & FÖLLMI 1984)
Glattschalig, Dorsalklappe mit scharfkantigem Wulst,
Vorderrand mit hoch und spitz zulaufender Zunge.

Orbirhynchia parkinsoni OWEN 1960

Schalengrösse variabel. Umriss breit oval bis gerundet,
trigonal oder pentagonal, Vorderrand schwach aufgewölbt.



Superfamilie Hemithiridoidea

Schale mit zahlreichen, oft markanten Rippen. Crurenenden abgestumpft.

*Burrirhynchia heimi* nov. sp.¹

Schale klein, Umriss trigonal, 20-25 feine, vorn verbreiterte Rippen,
Wirbel aufrecht, spitz.

Burrirhynchia cf. *sayni* (JACOB & FALLOT 1913)

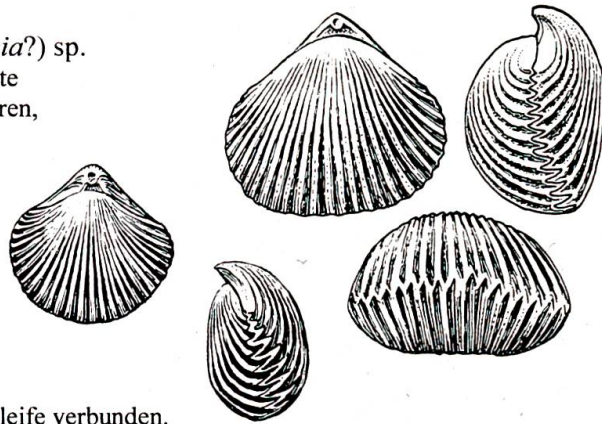
Habitus ähnlich *Burrirhynchia heimi*, jedoch gedrungener,
Rippen feiner, gleichmässiger und zahlreicher (25-30), der
Wirbel stumpfer und der vordere Klappenrand breit gebogen.

*Burrirhynchia tripartita* (PICTET 1872)

Schale kugelig, klein, Rippen am Klappenrand zu
Zickzack-Linie verschmolzen, am Vorderrand
trapezförmig umgebogen.

¹ Artname zu Ehren von Arnold Heim, der 1916 den Öhrlikopf im nördlichen Säntis als Typlokalität für den Öhrlikalk aufstellte. Begründung und Definition der neuen Art wird an anderer Stelle in der Fachliteratur gegeben.

Rhynchonella (Lamellaerhynchia?) sp.
Mehrheitlich grosse, kräftig gerippte
Schalen von wahrscheinlich mehreren,
noch nicht definierten Arten mit
provisorischen Namen, wie
Rhynchonella renauxiana,
Rhynchonella irregularis,
Rhynchonella polygona
und andere.



Ordnung Terebratulida

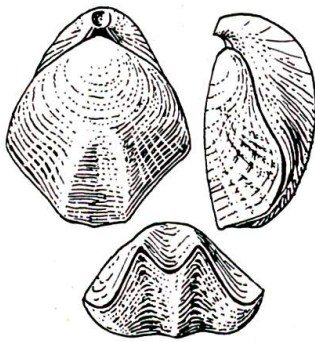
Cruren des Armgerüsts distal zu einer Schleife verbunden.

Unterordnung Terebratulidina

Schale meist glatt, Stielloch gross. Cruren des Armgerüsts mit kurzer Schleife.

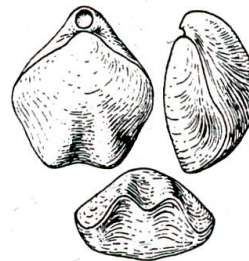
Superfamilie Terebratuloidea

Schleife deltaförmig, ohne Septum.



Sellithyris sella (J. DE C. SOWERBY 1823)

Grösse recht variabel, Umriss oval bis gerundet pentagonal.
Kräftige Faltung am Vorderrand.



Loriolithyris valdensis (DE LORIO 1868)

Mittelgross, Gehäuse länglich, Umriss rundlich
rhombenförmig, vorn gefaltet.

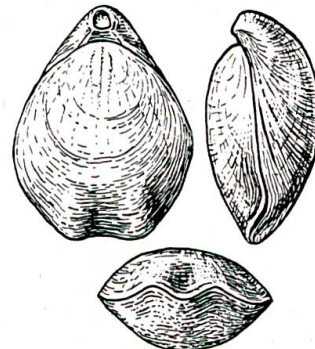


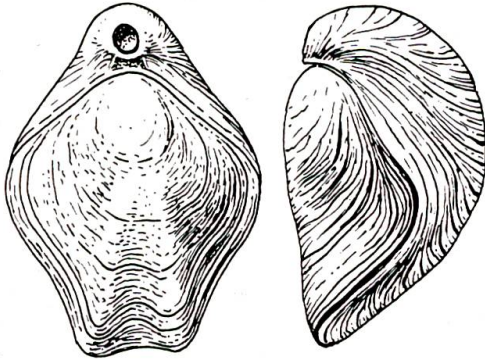
Moutonithyris moutoniana (D'ORBIGNY 1851)

Mittelgross, Umriss rundlich, kaum verlängert,
Schale merkmalsarm.

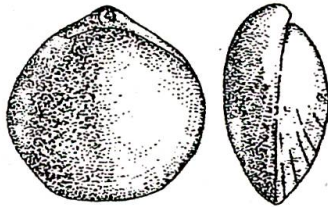
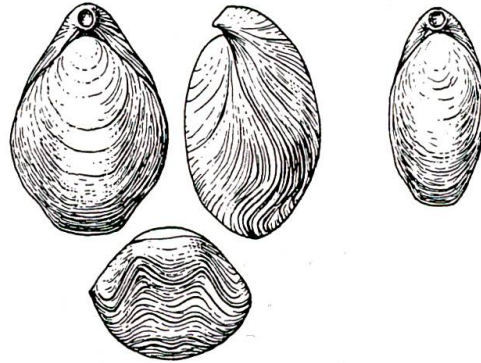
Moutonithyris dutempleana (D'ORBIGNY 1851)

Gegenüber *M. moutoniana* länglicher,
am Vorderrand deutlich biplikat gefaltet.

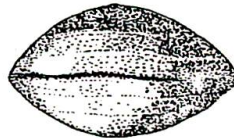


Terebratula ex gr. *salevensis/pilati*

Gross, massiv, kleine Exemplare länglich, schlank. Stielloch breit (5 mm und mehr), Falten unterschiedlich entwickelt

*Carneithyris* sp.

Umriss oval bis nahezu kreisrund, Schale regelmässig bikonvex.

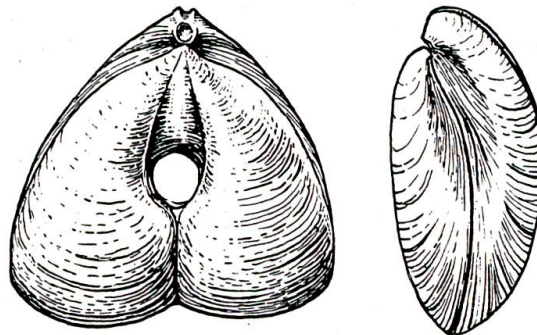


Superfamilie Dyscolioidea

Innerhalb der Superfamilie die Familie Pygopidae mit perforierter Schale.

Pygites diphyoides (D'ORBIGNY 1851)

Sehr grosse Schale von eindrucklicher Gestalt, die sich im Laufe des Wachstums aus zwei getrennten Seitenlappen entwickelt, im Adultzustand sich vorne schliesst und eine zentrale Öffnung übrig lässt.

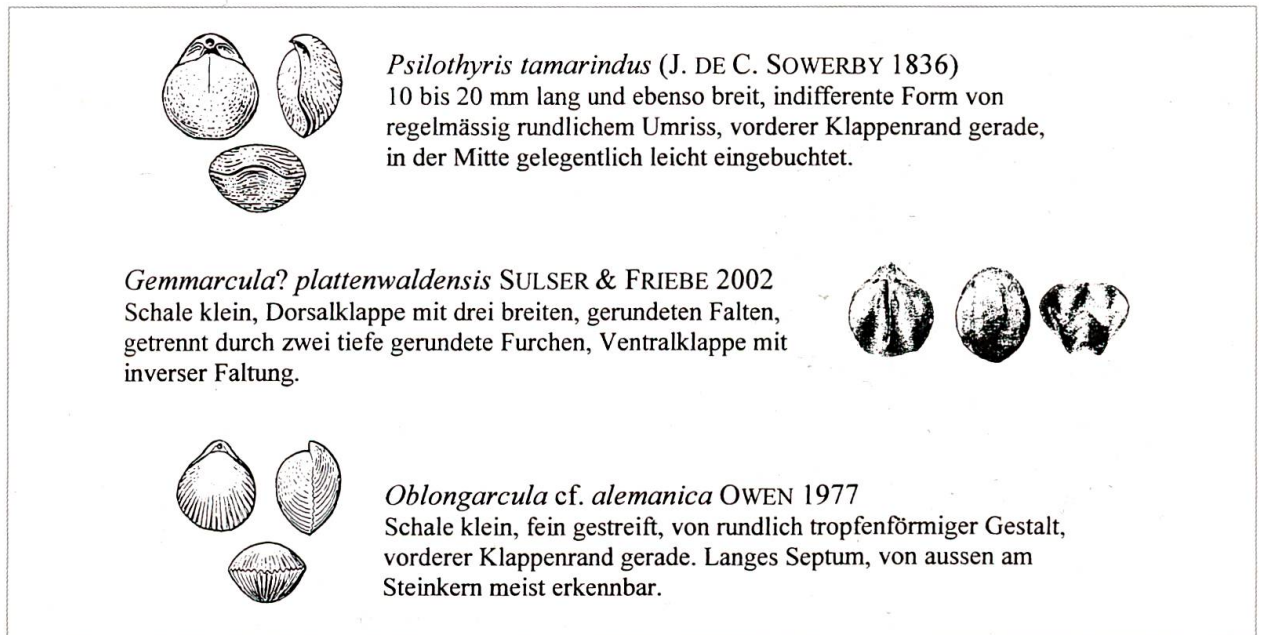


Unterordnung Terebratellidina

Schale einfach oder ornamentiert, vielgestaltig, aussenmorphologische Kriterien diagnostisch wenig bedeutend. Cruren mit langer Schleife.

Superfamilie Laqueoidea

Septum meist lang, mit Cruren und Elementen der Schleife zu Strukturen von komplizierter Architektur verwachsen (z.T. nur phasenweise während der Individualentwicklung).



Tafel 4

In der nordostschweizerischen und vorarlbergischen helvetischen Kreide kommen nach gegenwärtigem Wissensstand etwa 20 bis 30, teilweise noch nicht bestätigte Arten vor. In der nachfolgenden Darstellung auf den Tafeln 1–4 wird auf eine verästelte Feinklassifikation verzichtet. Für die einzelnen Arten werden nur ganz wenige morphologische Hinweise gegeben. Auf Methodisches, die Terminologie von Fachbegriffen und insbesondere auf die Anfertigung und Interpretation von Serienschliffen zur Ermittlung der Innenstruktur wird ganz verzichtet. Die beigegebenen Zeichnungen der Brachiopoden sind in natürlicher Grösse abgebildet, in der Regel in der Ansicht der Dorsalklappe, im Profil und von vorne (vergleiche Abbildung 1).

Es darf nicht verschwiegen werden, dass die paläontologische Arbeit an alpinem Fossilmaterial oft besonderen Problemen gegenübersteht. Oft sind systematisches Suchen und horizontiertes Aufsammeln erschwert. Und die brennendste Frage ist die nach dem Erhaltungszustand und wie weit er Untersuchungen erlaubt oder einschränkt.

5. Die Brachiopoden der einzelnen Formationen

Für die Abfolge der Gesteinsserien im helvetischen Ablagerungsraum der Nordostschweiz stützten wir uns auf die im Internet (www.stratigraphie.ch/Helvetikum) veröffentlichten lithostratigraphischen Begriffe und die Publikationen von HEIERLI & KEMPF (1965), MOOR (1992) und FUNK (2000). Die verwendeten formellen Einheiten sind: die Formation (im folgenden die Abschnitte 5.1 bis 5.9), das Member und die Bank. Informelle Bezeichnungen werden als <...-Schichten> belassen. Die jüngsten Kreidesedimente der Wang-Formation sind nur in der Schuppenzone von Wildhaus und Brülisau nachgewiesen, ohne Brachiopoden und hier nicht berücksichtigt. In Klammern sind den Formationen die chronostratigraphischen Stufen beigegeben. Die Kurzbeschreibungen der Formationen werden durch fazielle und faunistische Angaben ergänzt und die für die Brachiopoden-Vorkommen relevanten Schichtglieder durch Fettdruck hervorgehoben. Die nachfolgend aufgeführten Brachiopoden sind in Kapitel 4 und in den Abbildungen 5 und 6 bildlich wiedergegeben.

5.1 Öhrli-Formation (*Berriasien*)

In der abwechslungsweise aus Mergeln und Kalken bestehenden Öhrli-Formation kommen bestimmbare Makrofossilien nur im **Oberen Öhrlikalk** vor. Dieser in einem wenig tiefen Meer entstandene helle Flachwasserkalk ist vor allem im nördlichen Säntis gut entwickelt. Fossilien: riffbildende Korallen, Hahnenkamm-Austern (*Alectryonia*), Gastropoden (vor allem Nerineen), Echinodermen, Bryozoen, Stromatoporen, Foraminiferen, Ostracoden u.a. Die Öhrlimergel, z.T. mit kalkigen Einlagen, z.T. aufteilbar in Untere und Obere Öhrlimergel mit dazwischen geschaltetem Unterem Öhrlikalk enthalten neben inkrustierten Foraminiferen und Fucoiden nur Trümmer von Brachiopoden, Mollusken, Korallenstöcken, Bryozoenresten und gerollte Echinodermenplättchen. Neu werden die Unteren Öhrlimergel zur Palfris-Formation gezählt.

Brachiopoden des Oberen Öhrlikalkes: *Burrirhynchia heimi*, *Loriolithyris valdensis*, *Psilothyris tamarindus*

Burrirhynchia heimi (Abbildung 5A–5C) wurde zuweilen als *Sulcirhynchia valangiensis*, kleinere Exemplare als *Lamellaerhynchia desori* bezeichnet. Beide sind Arten aus der Frühkreide des Westschweizer Jura (BURRI 1956) und in den helvetischen Alpen nicht nachgewiesen. Die Form aus dem Öhrlikalk muss aufgrund eigener Untersuchungen als neue Art bezeichnet werden (vergleiche Fussnote¹ S. 103). Sie scheint auf das enge Typusgebiet des Öhrlikalkes (Öhrli, Muschelenberg, Altenalp Türm) beschränkt zu sein und besitzt somit endemische Züge. Ganz anders *Loriolithyris valdensis* (Abbildung 5D–5F), die, erstmals von DE LORIOLE (1868) aus den «Marnes d'Arzier» (Valanginien) des Waadtländer Jura beschrieben, innerhalb der europäischen Kreide ausgesprochen weiträumig verbreitet ist (siehe dazu Kapitel 6).

Man kann sich die Frage stellen, welches die Gründe dafür sind, dass die Expansions-tendenzen beider Brachiopodenarten so un-

terschiedlich sind. Doch kann man darüber nur spekulieren. War *B. heimi* auf ein Biotop in engen Grenzen angewiesen, *L. valdensis* dagegen anpassungsfähig und tolerant gegenüber Umweltfaktoren? Wenn bei *B. heimi* die örtliche Gebundenheit ökologisch bedingt ist (und nicht genetisch programmiert), kann man funktionsmorphologischen Gründen nachspüren. So fällt bei *B. heimi* eine im Verhältnis zur geringen Schalengröße überaus robuste Artikulation der Klappen auf, die das Tier befähigen mochte, sich auch bei sehr hoher Wasserenergie (z.B. im Küstenbereich) durch augenblickliches Zuklappen vor Gesteinsschutt und tödlichem Zugedecktwerden zu schützen. Für die Existenz in einer exponierten Nische könnte ein effizienter Schliessmechanismus von lebensrettendem Vorteil gewesen sein. Wenn nun durch spätere Umweltveränderungen diese (allerdings nur vermutete) Nischenexistenz bedroht war, hätte damit auch das Schicksal von *B. heimi* besiegelt sein können. Ein zwar spekulativer, immerhin möglicher Erklärungsversuch mangels Beweisen!

Es ist in der Paläontologie schwierig, Lebensbilder zu entwerfen, die echten Lebensgemeinschaften im räumlich-zeitlichen Sinne entsprechen. Oft hat man es mit «Grabgemeinschaften» zu tun, mehr oder weniger zufälligen, durch die Strömung und das Relief des Untergrundes bedingten Ansammlungen von erhaltungsfähigen Organismenresten. Auch aus Funden von Gesteinshandstücken mit verschiedenen Fossilien lassen sich in aller Regel nur Zusammenschwemmungen und nicht Lebensgemeinschaften herauslesen. Man spricht daher besser von Fossilasoziationen, ohne Rücksicht darauf, wie sie entstanden sind. Brachiopoden sind auf sauberes, sauerstoff- und nährstoffreiches Wasser angewiesen und decken sich in diesem Punkt beispielsweise mit den Korallen. Profilaufnahmen im Öhrlikalk zeigten, dass selbst in dünnbankigen Sedimentationsabschnitten Brachiopoden ohne Korallen vorkommen und umgekehrt (GRASMÜCK-PFLUGER 1962). Schon in geringmächtiger Schicht ist

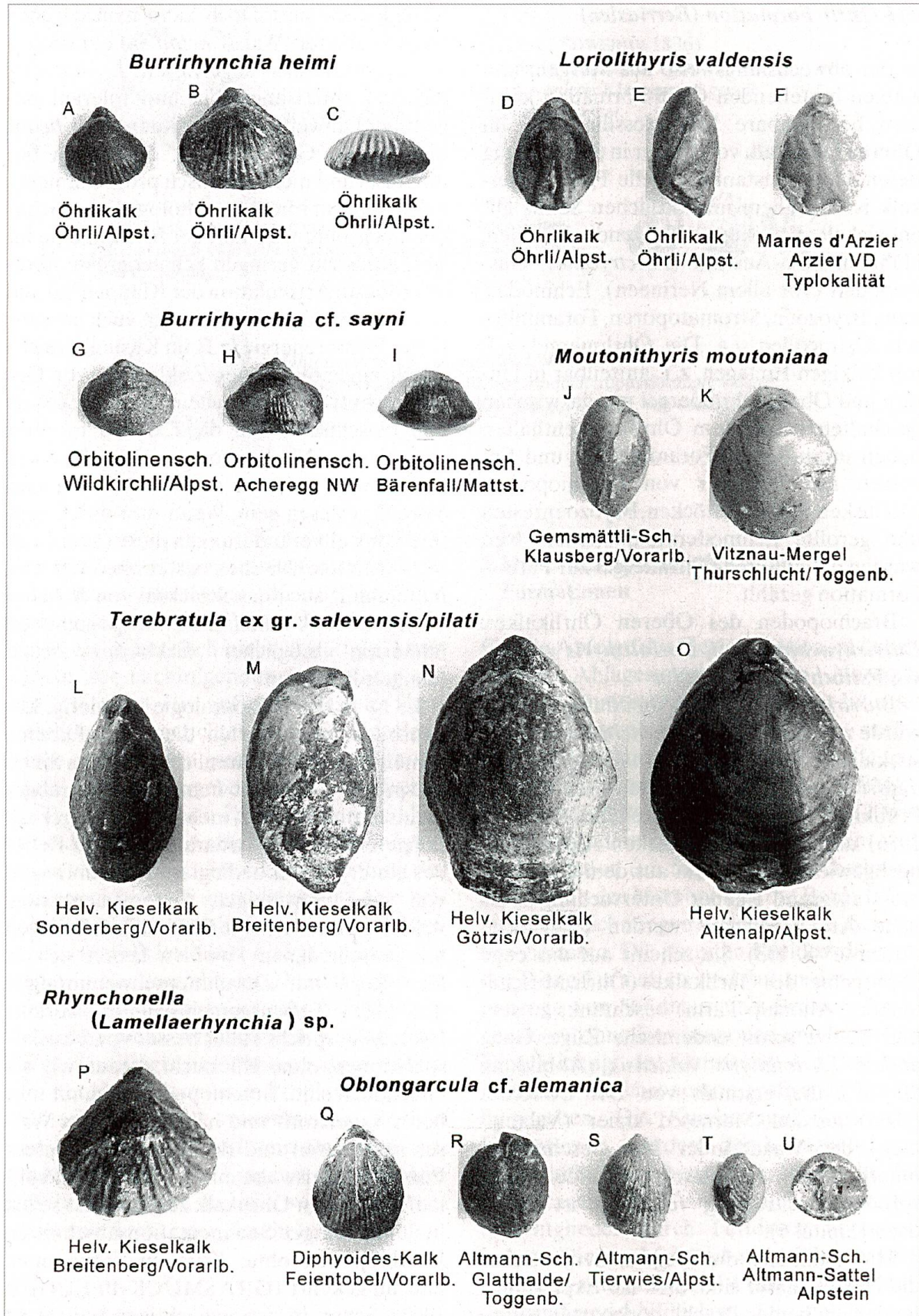


Abbildung 5:
Brachiopoden aus den verschiedenen Formationen der helvetischen Kreide der Nordostschweiz und von Vorarlberg - in Dorsal- oder Ventralansicht, von vorne oder von der Seite, in Originalgrösse wiedergegeben. Die Exemplare aus der Inatura, Dornbirn, sind unter den Nummern (in Klammern) inventarisiert: J (8200), L (8334), M (10404), N (9960), P (15485), Q (8104). R stammt aus der Sammlung Arnold Heim, die übrigen aus der eigenen Sammlung.



Abbildung 6:
 Wie Abbildung 5. Die Exemplare aus der Inatura, Dornbirn, sind unter den Nummern (in Klammern) inventarisiert: E (17826), N (17777), P (24762). H, O, S, T stammen aus der Sammlung Arnold Heim, die übrigen aus der eigenen Sammlung.

sehr viel Zeit kondensiert, und es lässt sich daraus ableiten, dass die Populationen beider Brachiopodenarten und anderer Organismen aus dem Öhrlikalk nicht zwingend mit- und nebeneinander existierten. Auch hieraus ergeben sich Hinweise auf unterschiedliche Anforderungen an ein bestimmtes Biotop.

Psilothyris tamarindus (Abbildung 6I) war bei Aufsammlungen im Sommer 2006 im Typusgebiet des Öhrlikalkes vermutlich erstmals aufgefunden worden (siehe Abschnitt 5.6).

5.2 Vitznau-Mergel (Frühes Valanginien)

Die heute gültige Formationsbezeichnung Vitznau-Mergel ersetzt die früher gebräuchlichen, nomenklatorsich nicht korrekten Valangien- oder Valanginien-Mergel: bräunlich anwitternde, im unteren Teil tonreiche Flachwassermergel mit scharfer Grenze über dem Oberen Öhrlikalk. Sie fehlen im nördlichen Alpstein weitgehend, erreichen aber im südlichen Teil über einen halben Meter Mächtigkeit. Makrofossilien: *Exogyra couloni*, *Alectryonia rectangularis*, Serpuliden, Brachiopoden in einzelnen Bänken. Gegen oben werden die Vitznau-Mergel sandig-kalkiger und fossilärmer.

Brachiopoden: *Moutonithyris moutoniana*, *«Rhynchonella» (Lamellaerhynchia?)* sp.

Moutonithyris moutoniana (Abbildung 5J, 5K) ist eine unscheinbare Form mit wenig markanten Merkmalen und wurde häufig mit anderen Arten verwechselt. Sie kommt selten in den Vitznau-Mergeln der südlichsten und westlichsten Abschnitte des Säntisgebietes (Thurschlucht zwischen Stein und Starkenbach), wie überhaupt im ganzen Valanginien der Alpen vor, unter anderem in den sog. Gemsmättli-Schichten (siehe Abschnitt 5.3). In den zentralen und westlichen helvetischen Alpen ist sie häufiger. Die für einen Brachiopoden ungewöhnliche Anpassungsfähigkeit gegenüber verschiedenen Lebensräumen wird dadurch dokumentiert,

dass *M. moutoniana* auch in der Tiefwasserfazies des Diphyoides-Kalks (siehe Abschnitt 5.3) gefunden wird (weiteres zu *M. moutoniana* im Kapitel 6).

Einen (Einzel?)-Fund in den kalkigeren Partien im Profil an der Thurschlucht, worüber Arn. Heim berichtete und den er als *Rhynchonella irregularis* PICTET 1872 bezeichnete, wurde weder abgebildet noch findet er sich in seiner Sammlung. Dem Namen nach handelt es sich um einen grossen Brachiopoden mit kräftigen Rippen, aber er gilt als unsicher. Formen von ähnlichem Habitus und Rippenmuster sind auch aus den jüngeren, nachfolgend besprochenen Formationen bekannt. Sie harren alle noch einer genauen Bestimmung und werden vorläufig durch eine offene, nicht abschliessende Nomenklatur charakterisiert: *«Rhynchonella» (Lamellaerhynchia?)* sp.

5.3 Betlis-Kalk (Spätes Valanginien)

Der Betlis-Kalk, ein grobgebankter, wohlgeschichteter Kalk, der sich vom Schrattenkalk nur wenig unterscheidet, ist fast im ganzen Helvetikum verbreitet. Er ist im allgemeinen sehr fossilarm, Riffbildner fehlen ganz. Über Brachiopoden im Säntisgebiet oder in den Churfürsten liegen keine gesicherten Angaben vor. Im südhelvetischen Gebiet geht die neritische Fazies allmählich in eine hemipelagische über, den sog. **Diphyoides-Kalk**.

Die **Pygurus-Schichten**, ein Formationsglied im Dach des Betlis-Kalkes ist vor allem am Nordsäntis ausgeprägt entwickelt: ein rostigbraun anwitternder Sandkalk mit einem hohen Anteil (bis 20%) milchig-weisser Quarkörnchen von 0,1 bis 2 mm Grösse. Das Liefergebiet dieser exotisch anmutenden Komponente liegt wahrscheinlich im Kristallin von Böhmen. Paläontologisch ist dieses Schichtglied durch den namengebenden Seeigel *Pygurus rostratus* und die gerippte Muschel *Janira atava* charakterisiert, die eine lokale Leitfunktion haben. Die Muschel wird meist nur in Form gelblicher Schalenbruchstücke gefunden. Weitere Fossilien sind Be-

lemniten, Ammoniten und Brachiopoden. Die Pygurus-Schichten werden andernorts durch isochrone, teils Ammoniten führende, phosphoritische Kondensationshorizonte vertreten: Gemsmättli-Schicht (Zentralschweiz, Vorarlberg), Raaberg-Schicht am Mattstock (HALDIMANN 1977).

Brachiopoden: *Psilothyris tamarindus*, *Pygites diphyoides*

Aus den Pygurus-Schichten sind glatt- und gerippschalige Formen bekannt, insgesamt eher selten, nur mit Mühe unzerstört aus dem harten Gestein herauszuschlagen und noch nicht näher bestimmt. Eine der Formen kann mit ziemlicher Sicherheit *Psilothyris tamarindus* (Abbildung 6G) zugeordnet werden (vergleiche Abschnitt 5.6).

Die Fazies des Diphyoides-Kalkes ist im Untersuchungsgebiet nur von Vorarlberg bekannt. Dort findet sich auch der diesen Ablagerungen den Namen gebende Brachiopode *Pygites diphyoides* (D'ORBIGNY 1851), allerdings selten und nur in schlecht erhaltenen Exemplaren, doch dank seines speziellen Aussehens (Zeichnung S. 105) gut identifizierbar. *Pygites diphyoides* zeigt immer küstenfernes, ruhiges Tiefwasser an. Seine besondere Gestalt gab immer wieder zu Spekulationen Anlass. Die ammeisteneinleuchtende vermutet einen Zusammenhang mit dem Lebensraum: die zentrale Schalenöffnung soll eine verbesserte Nutzung des in der Tiefsee knappen Nahrungs- und Sauerstoffangebots ermöglichen.

5.4 Helvetischer Kieselkalk (Hauterivien)

Die Hauptmasse der im ganzen Helvetikum vorkommenden Formation besteht grösstenteils aus Echinodermenbruch und verkieselten Schwammnadeln. Sie ist ausgesprochen fossilarm oder enthält zumindest keine bestimmbareren Fossilien. Auffällig sind ausser der düster schwarz-braunen Farbe des Gesteins die als unförmige Knauer herauswitternden Kieselknollen. An exponierten Lagen ist der Kieselkalk häufig von Vegeta-

tion bedeckt. Das glaukonitführende Schichtglied der Formation, das **Lidernen-Member** (oder **Sentisianus-Bank**), trennt den Helvetischen Kieselkalk in einen unteren und oberen Teil. Fossilien kommen gebietsweise (Cholbett unterhalb Ebenalp, Weg vom Restaurant Äscher zur Altenalp, Gartenalp) vor: *Toxaster retusus* var. *sentisianus* neben anderen seltenen Echinodermen (<Toxaster-schnur>), Belemniten und Brachiopoden.

Brachiopoden des Helvetischen Kieselkalkes (Lidernen-Member, in Vorarlberg auch Gemsmättli-Schicht an der Untergrenze der Formation): *Terebratula ex gr. salevensis/pilati*, *Psilothyris tamarindus*, <*Rhynchonella* (*Lamellaerhynchia*?) sp.

Terebratula ex gr. salevensis/pilati (Abbildung 5L-5O) umfasst von der Grösse her ansehnliche Formen, die in die Formenkreise um <*Terebratula* *salevensis*, <*Terebratula* *pilati* und *Sellithyris* sp. gehören und noch nicht eindeutig auf eine einzige oder mehrere Arten bezogen werden können. *Terebratula salevensis* wurde von DE LORIO (1861) erstmals aus den <Marnes à Nodules> vom Mont Salève in Hochsavoyen beschrieben. Die Art ist auch im Westschweizer Jura (Twann, Cressier) anzutreffen. In den helvetischen Alpen Vorarlbergs ist sie durch MIDDLEMISS (1984), der sie der Gattung *Praelongithyris* zuwies, aus der Gemsmättli-Schicht bekannt geworden. Die in der Pilatusregion (Tellskapelle, Rophaien, Seelisberg, Hochflue) häufige <*Terebratula* *pilati* BACHMANN 1864 war dort seit langem unter den Namen <*T. praelonga*> oder <*T. biplicata*> bekannt. In einer Neubearbeitung stellte sie MIDDLEMISS (loc. cit.) aufgrund äusserer wie auch innerer Merkmale zur Gattung *Tropeothyris*. Ihre räumliche Verbreitung erstreckt sich von der Zentralschweiz bis Vorarlberg an der Valanginien/Hauterivien-Grenze der Gemsmättli-Schicht bis zum Kieselkalk und selten noch bis zur Basis des Barremien. Das Vorkommen in der Lidernen-Schicht des Alpsteins wurde bereits von Alb. Heim vermutet. Beide Artnamen (*salevensis* und *pilati*) wurden für das

Säntisgebiet verwendet und bei beiden Arten zeigt die Individualentwicklung ein ausgesprochenes Längenwachstum der Schale auf Kosten der Breite, welche das juvenile Individuum auffallend schlank erscheinen lässt. Im reifen Stadium ist vor allem *Tropeothyris pilati* stark biplikal verfaltet, bei *Praelongithyris salevensis* ist die Faltung weniger markant. Möglicherweise handelt es sich bei den Funden aus dem Alpstein und von Vorarlberg um eine einzige polymorphe Art. Für vertiefte Studien anhand populationsstatistischer Methoden fehlt zur Zeit geeignetes Material. Es empfiehlt sich, einstweilen den oben angegebenen Gruppennamen zu verwenden.

Das wahrscheinliche Vorkommen von *Psilothyris tamarindus* (FUNK 1971) unterstreicht die Persistenz dieser Art während der ganzen frühkretazischen Periode. Die lange Lebensdauer scheint an die beträchtliche Flexibilität gegenüber wechselnden Substraten gekoppelt zu sein. In grosser Fülle tritt diese Spezies erst im Aptien auf (vergleiche Abschnitt 5.6).

Unter den gerippten Brachiopoden können solche mit feinen, dichten und solche mit gröberen, locker stehenden Rippen unterschieden werden. Einige Formen erinnern an *Lamellaerhynchia haueriviensis* BURRI 1953, ihre Identität steht aber nicht fest. Vorläufige Bezeichnung: *«Rhynchonella»* (*Lamellaerhynchia?*) sp. (Abbildung 5P).

5.5 Drusberg-Formation (Frühes Barremien)

Das **Altmann-Member** bildet das basale Schichtglied der Drusberg-Formation. Seinen Namen erhielt es vom kleinen Sattel am Fuss des Berggipfels Altmann (die alte Typlokalität wurde durch FUNK (1969) durch das neue Paratypusprofil am Weg zwischen Tierwies und Silberplatten ersetzt). Es ist ein glaukonithaltiger, siltiger, gelblichbraun anwitternder Sandmergel von sehr variabler Mächtigkeit. In diesem hinsichtlich Lithologie wechsellagernden Horizont sind lagenweise

Fossilien angereichert (KEMPF 1966, FUNK 1971, BRIEGEL 1972). Die artenreiche Fauna der Altmann-Schichten ist teilweise verkieselte überliefert. Besonders kennzeichnend sind neben *«normal»* gestalteten Ammoniten solche von aberranter Bauart, vor allem Crioceratitiden mit offener Spiralschale. Weitere Cephalopoden (Nautiliden, Belemniten), Kieselschwämme, irreguläre und reguläre Seeigel, Muscheln und Fischzähnen ergänzen das Faunenbild.

Über dem Altmann-Member folgt eine Wechsellagerung von im allgemeinen glaukonitäreren Mergeln und feinschichtigen schiefrigen Mergelkalken. Mächtigkeit und Vermergelung nehmen in den mittleren und südlichen Alpsteinketten generell zu, wodurch sich ein Übergang vom litoral zum sublitoral Bereich abzeichnet. Im Gegensatz zum Altmann-Member ist die Hauptmasse der Drusberg-Formation in der Säntisdecke im Vergleich zur Zentral- und Westschweiz fossilarm. Stellenweise findet sich die grosse flache Auster *Exogyra aquila*, die ein Flachwasser-Milieu im offen-marinen, eher untiefen Schelf anzeigt. In der Drusberg-Formation der Mürtischendecke ist dieses Fossil häufiger (sog. *«Sinuatensbänke»*, nach der obsoleten Bezeichnung *Exogyra sinuata*). Im Gebiet der Sihltalberge kommt dem Seeigel *Toxaster collegnii* (älteres Synonym: *Toxaster brunneri*) ein regionaler Leitwert für die Drusberg-Formation zu.

Brachiopoden des Altmann-Member:
Oblongarcula cf. alemanica, *Rhynchonella (Lamellaerhynchia?)* sp.

Oblongarcula cf. alemanica (Abbildung 5Q–5U) ist das hier eingeführte neue Taxon für die obsoleten Bezeichnung *«Terebratulula oblonga»* ROEMER 1836, ursprünglich aus dem Hauerivien der Gegend um Hannover beschrieben. Der kleine, eher unauffällige Brachiopode mit aufgeblähten bauchigen Klappen wurde, wenn überhaupt erkannt, aufgrund der fein gerippten, fast nur gestreiften Schale gewöhnlich als *«rhynchonellid»* aufgefasst, etwa als *Burrirhynchia* sp. in SULSER (1999). Klarheit über die tere-

bratellidiner Natur des fraglichen Brachiopoden brachte schliesslich die Präparation des Armgerüsts mit dem Nachweis der für die Gattung diagnostisch wichtigen, flächenhaft entwickelten Schlossplatte (Abbildung 5U). Die Art ist, zumindest in den helvetischen Alpen der Ostschweiz, bisher nur aus dem Altmann-Member (Altmann-Sattel, Tierwies, Toggenburg) bekannt. Identisch sind die als *«Terebratella» neocomiensis* D'ORBIGNY 1851 bezeichneten Exemplare einer glaukonitischen Bank *«vom Aussehen der Altmann-Schichten»*, wie HEIM & BAUMBERGER (1933) aus der Kreide von Vorarlberg berichten. Die Fossilien des Altmann-Member bilden keinen einheitlichen Horizont. Brachiopoden und Kieselchwämme kommen unter den Cephalopodenlagen in einem groben, organogen-schieferigen Kalk vor. Ob zwischen diesen Organismen irgendwelche Wechselbeziehungen im Sinne symbiontischer Abhängigkeiten bestanden, muss offen bleiben. Denkbar wäre allenfalls ein *«Profit»* der wohl in lockeren Populationen angesiedelten Individuen von *Oblongarcula cf. alemanica* vom potenten Filterapparat der Schwämme.

Ein noch nicht näher bestimmter, mittelgrosser, scharf gerippter Brachiopode darf wahrscheinlich der Gattung *Lamellaerhynchia* sp. zugeschrieben werden. Er kommt vorwiegend im Cephalopoden-Niveau in einer dichten, kalkigen Grundmasse vor.

5.6 Schrattenkalk-Formation (Spätes Barremien bis Frühes Aptien)

Die Schrattenkalk-Formation, gewöhnlich **Schrattenkalk** genannt, geht ohne scharfe Grenze aus der Drusberg-Formation hervor und entstand wie diese durch Sedimentation im sublitoralen Bereich. Der Schrattenkalk ist als relativ verwitterungsbeständige Gesteinseinheit im Gebirgsbau des Alpsteins sehr prominent. Aus ihm bestehen die bekannten Kletterberge, wie Altmann, Hundstein und Kreuzberge. In den Churfürsten zeigt er sich weniger markant in den süd-

exponierten Felsabbrissen unterhalb der Gipfel. Er ist zwischen 70 und 200 m mächtig und wird durch Mergelbänder unterteilt. Im Nordsäntis lässt er sich z.T. durch zwei Orbitolinenschichten gliedern. Im mittleren und südlichen Alpstein und in den Churfürsten sind nur noch die (unteren) **Orbitolinenschichten** entwickelt, die den Schrattenkalk in einen unteren und oberen Abschnitt teilen. Die Sedimente des Schrattenkalkes bildeten sich auf einer von Norden her fortschreitenden, unter tropischen Bedingungen entstandenen Karbonatplattform (LIENERT 1965, FUNK & BRIEGEL 1979, BOLLINGER 1988). Es handelt sich grösstenteils um grobgebauete, bioklastische, stellenweise oolithische Kalke.

In den kompakten Kalken dominieren eigenartig geformte, am Untergrund festgewachsene, oft gesteinsbildend auftretende Muscheln, die Rudisten (vor allem *Requienia*), unter den Gastropoden die Nerineen. Die Korallen bilden in der Regel keine Riffe (grosse Stöcke jedoch gebietsweise, z.B. auf Alp Chäseren in den Sihltalbergen). Unter den Mikrofossilien sind die von blosserem Auge gerade noch erkennbaren Milioliden verbreitet, in den mergeligen Bänken vor allem die namengebende *Orbitolina* aus der Gruppe *Orbitolina lenticularis*. Seeigel und Brachiopoden finden sich vor allem in den Orbitolinemergeln. Der am Pilatus massenhaft und dort für den unteren Schrattenkalk leitend auftretende Röhrenwurm (*Serpula pilatana*) ist im Säntis und in den Churfürsten selten.

Brachiopoden der Orbitolinenschichten und des Schrattenkalkes: *Burrirhynchia cf. sayni*, *Sellithyris sella*, *Psilothyris tamarindus*, *«Rhynchonella» (Lamellaerhynchia?)* sp.

Burrirhynchia cf. sayni (Abbildung 5G–5I) gehört zu einer Gruppe kleinwüchsiger Brachiopoden mit den eindeutigen Gattungskriterien von *Burrirhynchia*, aber noch schwankender Festlegung der Art. Sie ist ein seit langem bekanntes Fossil der Orbitolinenschichten und ging als *Rhynchonella*

gibbsiana J. DE C. SOWERBY oder *Rhynchonella gibbsi* in die geologische Literatur ein. Der Name wurde von zahlreichen Autoren für diesen im Alpenraum verbreiteten Brachiopoden übernommen. Gemäss neueren Untersuchungen ist die wahre *Rhynchonella* (= *Burrirhynchia*) *gibbsiana* auf den Grünsand von Englands Südküste (Folkestone) beschränkt, und die Form aus den Orbitolinenschichten musste neu benannt werden. An dieser Stelle muss kurz auf das weitläufige Prozedere taxonomischer Richtigstellungen eingegangen werden.

JACOB & FALLOT (1913) errichteten, basierend auf *Rhynchonella gibbsiana*, die Unterarten <*sayni*> und <*bedouliensis*>, dazu die neue Art *Rhynchonella bertheloti* für Formen aus der Mergelfazies des Barremien und Aptien in den französischen Alpen, alle einander sehr ähnlich und später für Vorkommen in ganz Europa und selbst in Marokko und Georgien verwendet. Für die richtige Artzuordnung der fraglichen *Burrirhynchia* müsste auf die relevanten Merkmale der ursprünglich für die Typuslokalitäten aufgestellten Arten und Unterarten zurückgegriffen werden. Nun besteht aber auch hier das weitere Problem, dass nämlich vom betreffenden topotypischen Material keine vergleichenden Untersuchungen greifbar sind. Der zur Zeit am besten vertretbare Kompromissvorschlag lautet: *Burrirhynchia* cf. *sayni* (cf. = confer: am ehesten zu vergleichen mit...), weil diese die grösste äusserliche Ähnlichkeit mit der Form aus den Orbitolinenschichten aufweist.

Im Gegensatz zur ortsgebundenen *B. heimi* aus dem Öhrlikalk ist *B. cf. sayni* in den Mergelkalk-Lagen der Schratzen-Formation im ganzen helvetischen Raum der Schweiz, von Vorarlberg und darüber hinaus verbreitet. So sind nach eigener Überprüfung entsprechende Exemplare aus den Orbitolinenschichten im Alpstein (z.B. oberhalb Wildkirchli), am Mattstock, in der Pilatusregion (Acheregg am Alpnachersee) und des Berner Oberlandes (Ammertentäli südlich Lenk i. Simmental) auch hinsichtlich der inneren

Strukturen identisch. Dies spricht für eine gute ökologische Anpasstheit dieses kleinen Brachiopoden. Örtlich kann beobachtet werden, dass *B. cf. sayni* und der in den Orbitolinenschichten häufigste Seeigel, *Heteraster oblongus*, getrennte Nischen besetzten, wahrscheinlich als Folge der mehr oder weniger mergeligen Beschaffenheit der Unterlage.

Sellithyris sella (Abbildung 6A-6E) zeigt starke Variationen der Schaleneigenschaften. In den Orbitolinenschichten erscheint sie kleinwüchsig, wenig gefaltet, vereinzelt auch so schlank, dass sie mit *Loriolithyris valdensis* verwechselt werden könnte. Häufiger als im Alpstein kommt sie im mittelhelvetischen Bereich (Mattstock, Betlis am Walensee) und verbreitet in den zentralschweizerischen helvetischen Decken vor. Im kompakten Schratzenkalk nahm *S. sella* generell an Grösse zu bei zugleich starker Schalenverfaltung (Abbildung 6E). Im Extremfall nähert sie sich äusserlich *Moutonithyris dutempleana* aus der Garschella-Formation oder den grossen Terebratuliden aus dem Kieselkalk, so dass unter Umständen das Innengerüst durch Anschleifen erschlossen werden muss, um auf sicher zu gehen. Ansonsten ist die Artbezeichnung mit *sensu lato* zu relativieren. Es ist nicht verwunderlich, dass für einzelne, vom Durchschnitt abweichende Individuen denn auch andere Artnamen verwendet wurden, wie *Sellithyris essertensis* (PICTET 1872) oder *Loriolithyris russillensis* (DE LORIO 1866). Dasselbe Problem tritt anscheinend auch bei der südenglischen *S. sella* der Typusregion auf. MIDDLEMISS (1968) hat durch ontogenetische Studien an fortschreitenden Stadien der Individualentwicklung gezeigt, dass eine enge Definition von *S. sella sensu stricto* durchaus möglich ist, doch beträchtlichen Untersuchungsaufwand erfordert (siehe auch Kapitel 6).

Die Hauptverbreitung von *Psilothyris tamarindus* (Abbildung 6F-6I) fällt zeitlich in die Stufe des Aptien, in der dieser Brachiopode aus praktisch ganz Europa bekannt wurde (England, Norddeutschland, Frank-

reich, Nordspanien, Sardinien, Rumänien). In der Schweiz ist er im Jura, im Helvetikum (auch von Vorarlberg) und in den romanischen Präalpen nachgewiesen. Bemerkenswert ist neben der grossen räumlichen Verbreitung auch die lange zeitliche Präsenz. Sporadisch erscheint *Psilothyris tamarindus* in kleinen Individuen schon im Berriasien des Öhrlkalkes (Abbildung 6I) und in den Pygurus-Schichten (Abbildung 6G). Nach dem Entwicklungshochstand im Aptien tritt sie noch selten im Albien der Durschlägi- und Plattenwald-Bank auf ². Dies ist eine für Brachiopoden ungewöhnliche Langlebigkeit. Die Zeitspanne vom Berriasien bis zum Aptien beträgt ca. 40 Millionen Jahre. Gewöhnlich stirbt eine Brachiopodenart nach etwa 5 bis 10 Millionen Jahre aus, sie überdauert etwa ein bis zwei stratigraphische Stufen. Allerdings sind auch *Sellithyris sella* und *Moutonithyris moutoniana* als langlebig bekannt, waren jedoch nicht ortsbeständig (siehe Kapitel 6).

«*Rhynchonella*» (*Lamellaerhynchia*?) sp. (Abbildung 6K-6O) tritt dominant in einer oder mehreren Arten im Schrattekalk auf, oft nesterweise, selten auch noch in der jüngeren Garschella-Formation. Es handelt sich um ansehnliche, rippengeschmückte und zum Teil gross auswachsende Brachiopoden, die mit wechselnden Namen, wie *Rhynchonella polygona* (Abbildung 6O), *Rhynchonella renauxiana* (Abbildung 6N) oder sehr verallgemeinernd als *Rhynchonella* cf. *gibbsiana* bezeichnet wurden. Verlässliche Bestimmungen nach modernen Gesichtspunkten stehen, wie schon erwähnt, noch aus.

5.7 Garschella-Formation (Aptien, Albien, Cenomanien)

Die alte, aus der englischen Kreide übernommene Bezeichnung «Gault» wurde von FÖLLMI (1986) durch die nach einem Flurnamen in den östlichen Churfürsten benannte Garschella-Formation ersetzt. Sie umfasst lithologisch wechselvolle, glaukonitisch-mergelige oder kalkig-sandige Ablagerungen mit phosphoritischen Lagen. Im Gelände häufig von Vegetation bedeckt. Die Garschella-Formation liegt in der Regel mit scharfem Kontakt auf dem jüngsten Schrattekalk, gegen die hangende Seewen-Formation findet der Übergang durch Abnahme des Glaukonitgehaltes und der Korngrösse dagegen allmählich statt. Sie ist im nördlichen Alpstein mit 3–5 m relativ geringmächtig, nimmt aber in den südlichen Ketten an Gliederung und Mächtigkeit (bis 30 m) zu.

Im mittel- und südhelvetischen Faziesbereich schalten sich sukzessive weitere Schichtglieder der Garschella-Formation ein: Grünen-Member, **Luitere-Bank**, Gamser-Schichten, **Brisi-Member** (mit Untereinheiten), **Durschlägi-Bank**, Sellamatt-Schichten, Wannenalp-Bank, Plattenwald-Bank (als Teil des Selun-Member) und andere äquivalente Bereiche von unterschiedlicher geographischer Verbreitung. Einige zeichnen sich örtlich als Fossilkonsolidationshorizonte aus und führen z.T. Leitammoniten. Auffallend in der Garschella-Formation sind von der Norm abweichende Ammoniten, wie der gestreckte *Baculites*, die hakenförmigen *Hamites* und *Anisoceras*. Ein seit langem bekanntes Formationsglied ist die im Toggenburg und oberhalb Amden aufgeschlossene (heute leider nicht mehr zugängliche) Durschlägi-Bank. Ein einzigartiges Fossilniveau unmittelbar an der Grenze zur Seewen-Formation bilden die Turriliten-Schichten zwischen dem späten Albien und frühen Cenomanien mit teilweise aberranten Ammoniten, darunter der wie eine Turmschnecke gewundenen *Mariella*. Im Vorarlberger Helvetikum ist die Garschella-Formation verbreitet und

² In Arnold Heims Sammlung sind solche Exemplare teilweise als juvenile *Zeilleria* (= *Kingena*) *lemanensis* PICTET & ROUX 1853 (Abbildung 6H) bezeichnet worden. Es handelt sich durchwegs um phosphatisierte Steinkerne ohne die für die Gattung *Kingena* charakteristische, mit feinen Punkten besetzte Schale, womit ein sicherer Nachweis dieser Art unmöglich wird.

faziell besonders variantenreich entwickelt. Sie erreichte in der Plattenwald-Bank noch Turonien-Alter. In diesem Gebiet wurde die Feingliederung der Garschella-Formation neu definiert (FÖLLMI & OUWEHAND 1987, OUWEHAND 1987).

In einzelnen Regionen enthält die Garschella-Formation eine überaus reiche Fauna, wobei besonders die Ammoniten zum Teil genaue Zeitmarken lieferten. Daneben sind Nautiliden, Belemniten, Muscheln, Schnecken, Echinodermen und Brachiopoden anzutreffen. Die Zusammensetzung der Fauna deutet von den älteren zu den jüngeren Schichtgliedern der Garschella-Formation auf ein sich graduell vertiefendes Meer.

Brachiopoden: *Fortunella acutifrons*, *Terebratulina alpina*, *Moutonithyris dutempleana*, *Orbirhynchia parkinsoni*, *Burrirhynchia tripartita*, *Gemmarcula? plattenwaldensis*, *Psilothyris tamarindus*.

Fortunella acutifrons (Zeichnung S. 103) stammt aus der Luitere-Bank einer Lokalität bei Ebnit im Gebiet des Hohen Freschen (Vorarlberg). Sie ist anderswo noch unbekannt. Die glattschalige Gattung *Fortunella* zeichnet sich in der Innenstruktur durch klingenartig geformte Cruren aus, die sie mit gerippten *Lacunosella*-Arten der Jura-Zeit gemein hat. *Fortunella* ist entwicklungs-geschichtlich sehr wahrscheinlich aus *Lacunosella* hervorgegangen, als sie an der Jura/Kreide-Grenze in das tiefere Meer abwanderte (SULSER & CALZADA 1991).

Terebratulina alpina ROLLIER 1911 stammt aus einer Echinodermenbrekzie des Brisi-Member (nicht abgebildet). Es handelt sich offenbar um ein singuläres Vorkommen in einem Fossilhorizont der Wannenalp oberhalb Oberiberg (Kanton Schwyz). Die auffallend grosse, glattschalige Form stellt vermutlich eine eigenständige, noch nicht näher bestimmte Art dar und wird vorläufig in der <Sammelgattung> *Terebratulina* belassen.

Moutonithyris dutempleana (Abbildung 6S-6X) ist der bekannteste Brachiopode der Garschella-Formation und ein Charakterfossil des Albien mit grosser Verbreitung in ganz

Europa. In unserem Gebiet ist er in gut entwickelten Formen vor allem aus der Dur-schlägi-Bank bekannt (Abbildung 6S, 6T). *M. dutempleana* erscheint in der jüngeren Garschella-Formation, der Plattenwald-Bank, in Populationen von kleinwüchsigeren und morphologisch variantenreicheren Exemplaren (Abbildung 6U, 6V), bisweilen mit frontal extrem verfalteter Schale (Abbildung 6X). Das Aufbrechen der Formkonstanz könnte ein Indiz dafür sein, dass die Lebensbedingungen in einem für Brachiopoden ökologisch zunehmend ungünstiger werdenden Umfeld belastender wurden (SULSER & FRIEBE 2002).

Orbirhynchia parkinsoni (Abbildung 6P, 6Q) wurde vor bald 200 Jahren von PARKINSON (1811) als *Terebratulina sulcata* aus der mittleren Kreide der Isle of Wight (England) in die Literatur eingeführt. Bis vor etwa 50 Jahren wurde der Name für eine Unzahl verschiedener Arten verwendet, so dass OWEN (1960) die zur Mehrdeutigkeit verkommene *sulcata* durch ein *nomen novum*: *Orbirhynchia parkinsoni* ersetzte. Erst nach dieser taxonomischen Bereinigung zeigte sich die einzigartig weiträumige Verbreitung von *O. parkinsoni*: England, Spanien, Sardinien, Polen, Kaukasus, Hochsavoyen, Waadtländer Jura. Neuere Untersuchungen bestätigten ihr Vorkommen im Helvetikum (SULSER & FRIEBE loc. cit.). Interessant ist die schwankende durchschnittliche Schalen-grösse beim Vergleich von Populationen verschiedener Fundorte. Es ergeben sich dabei Abweichungen von +/-50%, was für die Zählebigkeit der Art auch unter weniger idealen Bedingungen spricht. Die durchgehende Unveränderlichkeit wichtiger Artmerkmale bestätigt jedoch die Konspezifität innerhalb dieser grössenmässig so variablen Formen.

Burrirhynchia tripartita (Zeichnung S. 103) ist ein seltenes Faunenelement der Plattenwald-Bank, doch dank der auffälligen Schalen-gestalt trotz ihrer geringen Grösse kaum zu übersehen (SULSER & FRIEBE loc. cit.). Ausser in Vorarlberg ist sie bisher nur

aus dem Albien von Frankreich (Dépt. Var) und Georgien (Südrussland) bekannt geworden.

Gemmarcula? plattenwaldensis (Abbildung 6J) besitzt wie *Burrirynchia tripartita* eine unverwechselbare Schalengestalt, gehört aber mit ihren breiten, tiefen Falten und Furchen einem ganz anderen Zweig des Brachiopoden-Stammbaums an (vgl. Kapitel 4). Sie wurde schon früh als Besonderheit erkannt und in der Sammlung des Vorarlberger Naturmuseums (Inatura, Dornbirn) ursprünglich als *«Terebratula cf. moreana»* dokumentiert. *Gemmarcula? plattenwaldensis* ist vorerst nur in der Plattenwald-Bank von Vorarlberg und im Allgäu nachgewiesen. Sie zeigt eine bemerkenswerte morphologische Konstanz. Dies könnte auf ein Leben in geschützten Nischen hindeuten. Optimale Lebensbedingungen herrschten vermutlich nur in engen Grenzen.

In der Plattenwald-Bank kommen sehr selten kleine kugelförmige, noch nicht bestimmte und in diesem Beitrag nicht berücksichtigte Brachiopoden vor (SULSER & FRIEBE loc. cit.).

Zu *Psilothyris tamarindus* siehe die Erläuterungen unter Abschnitt 5.6.

5.8 Seewen-Formation (Cenomanien bis Frühes Spät-Santonien)

In der zweigeteilten Formation besteht der **Seewerkalk** aus plattig-dünnebankten, dichten, hellen, meist gelblich-grauen, selten rötlichen Kalken. Dessen Gesamtmächtigkeit (100 bis 200 m) ist schwierig abzuschätzen, da er oft tektonisch ausgequetscht und in Muldenlagen aufgestaut ist. Als charakteristisches Merkmal weist er dunkle Tonhäute auf, und die Schichtflächen zeigen eine typisch wellige Struktur. Im östlichen und zentralen Helvetikum werden die Kalke gegen oben allmählich mergelig-schiefrig und gehen in die Seewer-Schiefer (Choltal-Member) über. Die Ablagerungstiefe dieser Schiefer beträgt mehrere 100 Meter und entspricht einem pelagischen Sedimentationsraum

(BOLLI 1945, OBERHÄNSLI-LANGENEGGER 1978). Mikrofossilien, vor allem Foraminiferen (Globotruncaniden, Globigeriniden, Textulariden) und planktonische Algen (Calcisphäriden) treten massenhaft auf. Makrofossilien sind im allgemeinen selten. Neben verschiedenen, meist schlecht erhaltenen Muscheln (*Inoceramus*), Belemniten und Querschnitten von unbestimmbaren Seeigeln sind auch einzelne Funde von grossen Ammoniten (*Puzosia?*) gemacht worden.

Brachiopoden: *Carneithyris* sp.

Vage Andeutungen von Brachiopoden im Seewerkalk sind zwar nicht selten, an eine Bestimmung ist aber meist nicht zu denken. Da stellen die Funde von zwei wohl erhaltenen Exemplaren vom Säntis und bei Betlis fast eine kleine Sensation dar. Die als *Terebratula carnea* und *Terebratula subrotunda* bezeichneten Brachiopoden gehören zweifellos zur Gattung *Carneithyris* sp. (Abbildung 6R), die in der spätkretazischen Brachiopodenfauna von Nordeuropa verbreitet war (Näheres dazu in Kapitel 6).

5.9 Amden-Formation (Santonien bis Campanien)

Die meist schlecht aufgeschlossenen siltigen, braunfarbenen Mergel, hauptsächlich im Gebiet von Amden und in den Schuppenzonen von Brülisau und Wildhaus, sind in den südlichen Ketten des Alpsteins untergeordnet vertreten und aus dem nördlichen Teil nur von ganz vereinzelt Vorkommen bekannt (HERB 1963). Die frühere Unterteilung in *«Leibodenmergel»* und *«Leistmergel»* wird heute nicht mehr angewendet (OBERHÄNSLI-LANGENEGGER 1978). Pyritisierte Zwergformen von Mollusken und Seeigeln wurden vor allem in der Gegend von Amden gefunden (BÖHM & HEIM 1909, ROLLIER 1923). Funde von Brachiopoden sind bisher unbekannt.

6. Provinzialität der Kreide-Brachiopoden?

Brachiopoden der Kreidezeit sind in weiten Teilen von Europa und Asien verbreitet. Betrachtet man nun die Vorkommen mit ihren Gattungen und Arten der frühen Kreide näher, so ergeben sich Anzeichen einer Regionalisierung. Zu den Faktoren, die auf die Verteilungsmuster Einfluss hatten, gehörten einerseits die Topographie des Meeresbodens, die allgemeine Bodenbeschaffenheit, die Temperatur und die davon bestimmte Salinität, andererseits die Verhaltensweise der betroffenen Brachiopoden, d.h. ihre Resistenz, Flexibilität und Anpassungsfähigkeit äusseren Faktoren gegenüber.

Die seit dem Ende der Jurazeit aufsteigende mitteldeutsche Landbrücke hatte das Meer in einen nördlichen und südlichen Teil getrennt. Im nordwestlichen Kontinentaleuropa und teils in England entwickelte sich eine eigenständige Brachiopodenfauna in der borealen Provinz, die im Verlauf der frühen Kreide nur mit wenigen Faunenelementen Verbindungen zum südlichen Becken erkennen lässt. Dieses reichte zeitweise von Marokko, Südspanien, den Pyrenäen, der französischen Provence, dem südöstlichen Pariser Becken bis zum französischen und schweizerischen Jura, liegt heute in Osteuropa gebietsweise unter Tertiär-Sedimenten, taucht aber in der Krim, im Kaukasus und in Turkmenistan wieder auf. Die Brachiopoden-Zusammensetzung dieses grossen Gebiets zeigt gemeinsame Züge und widerspiegelt eine Fauna, die einst die nördlichen Randgebiete des Urmittelmeeres (Tethys), den sog. Subtethys-Bereich besiedelt hatte. Eine weniger diversifizierte Brachiopodenfauna des sich nach Süden allmählich vertiefenden Tethysmeeres lässt sich im heutigen Alpenraum feststellen. Die scharfe Abgrenzung einer «alpinen Gruppe» kann jedoch nicht durchgeführt werden. In den alpinen wie in den übrigen Gebieten entwickelten sich die frühen Stufen der Kreide weitgehend parallel unter ähnlichen Faziesbedingungen. Ein Kulminationspunkt wurde im Barremien und

Aptien erreicht, mit der sog. Urgonfazies im Jura und der entsprechenden Karbonatplattform des Schrattenkalkes in den Alpen. Im Albien begann eine Phase mit reduzierter Sedimentationsrate und der Bildung von phosphorischen Kondensationshorizonten. In diesem für Brachiopoden eher feindlichen Milieu bildeten diese in einigen Horizonten eine kleine endemische Gruppe von eigenem Charakter.

Paläogeographisch gesehen, fanden in der Frühkreide mehrfache Meeresbewegungen statt. Nach einem ersten Vorstoss des Meeres im Valanginien und Hauterivien folgte im Barremien ein Rückzug. Im Aptien griff das Meer weitflächig erneut Platz und im Cenomanien erreichte die Transgression ihre grösste Ausdehnung. Eine wichtige Meeresverbindung bildete der seit der Jurazeit bestehende subalpin-helvetische Trog mit der tiefsten Senke in den französischen und schweizerischen Alpen. Auf dem vorgelagerten Schelf der nördlichen helvetischen Alpen setzte im späteren Barremien und Aptien die Bildung von Riffkalken (mit Rudisten) im schon erwähnten Schrattenkalk ein. Die geologischen Entwicklungen in der Zeit der frühen Kreide in Europa waren gerade im Licht der Brachiopodenforschung immer wieder Gegenstand eingehender Untersuchungen und Diskussionen. Ausgewählte Literatur zu dieser Thematik findet sich bei OWEN (1973), MIDDLEMISS (1973, 1976, 1981a, 1981b, 1984, 1989) und GASPARD (1988, 1989, 1997, 1999).

Wenn wir im Hinblick auf die Brachiopoden nun das Augenmerk speziell auf das hier behandelte Gebiet der helvetischen Alpen richten, fällt auf, dass sich häufig die gleichen Gattungen wie in der «Jura-Fauna» wieder finden, doch meist durch andere Arten vertreten sind. Im folgenden werden einige Brachiopoden betrachtet, die nahezu die ganze Zeitspanne der Frühkreide umfassen. Anhand dieser Beispiele soll versucht werden, den Weg einer Bildung von Faunen-Provinzen nachzuzeichnen und mögliche Wanderbewegungen zu skizzieren.

Die Gattung *Loriolithyris* ist in Europa (Schweiz, Frankreich, Spanien, Gebiete am Schwarzen Meer) mit mehreren Arten vertreten. In der basalen Kreide (Berriasien) des Öhrlikalkes kennt man nur *L. valdensis*. Diese erreichte ihre Blütezeit im Valanginien des nordwestschweizerischen Jura, erschien im französischen Jura im Hauterivien, kam noch selten im Barremien der Alpes-Maritimes vor und fand im Aptien nochmals in den Neuenburger Jura zurück. Interpretiert man diese Verteilung bewegungsmässig, so ergibt sich über die gesamte Lebenszeit dieses Brachiopoden eine West-Süd-Nord-Richtung.

Moutonithyris moutoniana, die immer in mergeliger Lithofazies gefunden wird, war während der frühen Kreide periodisch und gebietsweise in Spanien, Portugal, in den Schweizeralpen, den Karpaten und im Kaukasus präsent. Im Valanginien im Jura und in den Alpen noch selten, trat sie während der Ausweitung des Meeres im Hauterivien im Pariser Becken und in Norddeutschland auf, zog sich im Barremien in den Jura zurück und vollzog im Aptien erneut eine Invasion nach Nordeuropa. Wieder wird eine Ausbreitung ungefähr in Nordwest-Süd-Nord-Richtung sichtbar.

Sellithyris sella ist der vermutlich einzig sichere Repräsentant der umfangreichen Gattung *Sellithyris* in den Alpen. Sie erschien im späteren Valanginien und Hauterivien eher punktuell, breitete sich im Barremien aus und zeigte ihre Hauptentfaltung europa-weit, so in Nordspanien, Südengland, in der Schratten-Formation der Alpen, im Bakony (Ungarn) und im nordeuropäischen Raum. Für *S. sella* ergibt sich weniger das Bild von Wanderbewegungen als vielmehr das eines knappen Durchkommens in kleinen, anfänglich verstreut liegenden Populationen, die gegen das Ende der Frühkreide plötzlich dominant wurden.

Mit dem Anbrechen der späten Kreide im Cenomanien wurde, wie schon erwähnt, der marine Austausch über ganz Europa praktisch vollständig. Generell lässt sich eine Ein-

wanderungswelle südlicher Arten nach Norden feststellen, die allerdings erst in der jüngeren Spätkreide ganz offensichtlich wird. In der Seewen-Formation wurden Brachiopoden der Gattung *Carneithyris* nachgewiesen. Diese Funde in einem Gestein, das in einem pelagischen Meer abgelagert wurde, sind ziemlich ungewöhnlich. In einer solchen Fazies sind die Lebensmöglichkeiten für einen auf Bodenhaftung angewiesenen Brachiopoden äusserst gering. Im Gegensatz zu der für diese Periode allgemeinen Nord-Drift muss für diese Brachiopoden umgekehrt eine Einwanderung von Nord nach Süd angenommen werden. Es stellt sich hierbei die Frage, wie diese Reise zustande kam. Denkbar wäre sie als Pseudoplankton, etwa in der Anheftung an ein schwimmfähiges Tier wie einen Ammoniten.

Abschliessend kann festgehalten werden, dass die Brachiopoden der helvetischen Kreide eine Faunengemeinschaft mit Anzeichen einer Provinzbildung darstellen. Eine ganze Reihe von Gattungen, die im schweizerischen und französischen Jura und in anderen Gebieten aus dem Uferbereich der Tethys vorkommen, haben diesen nicht verlassen oder sind jedenfalls nicht in die damaligen Schelfgebiete der ostschweizerischen Alpen vorgedrungen. Dies sind unter anderen: *Plicarostrum*, *Lepidorhynchia*, *Sulcirhynchia*, *Glosseudesia*, *Musculina*, *Collinithyris*, *Helvetella*. Trotzdem kann man, wie schon bemerkt, nicht von einer klar abgrenzbaren Provinz sprechen; denn es gibt offensichtliche Gemeinsamkeiten in der evolutiven Entfaltung zwischen der Jura- und der alpinen Brachiopodenfauna. Dies wird durch Bindeglieder einzelner Arten übergreifender Gattungen eindrücklich dokumentiert, wie z.B. *Sellithyris*, *Loriolithyris*, *Psilothyris*, *Lamellaerhynchia*. Es ist auch darauf hinzuweisen, dass zeitweilige Meeresverbindungen nicht notwendigerweise eine Faunenvermischung nach sich ziehen. Wasserbewegung, Bodenverhältnisse usw. können gerade für Brachiopoden unüberwindliche Barrieren darstellen. Es ist zu erwarten, dass Verwandt-

schaften, aber auch Unterschiede solcher Faunenbereiche gerade durch die Fortschritte in der Brachiopodenforschung noch stärker herausgearbeitet werden können und die hängigen Fragen über Verteilung und Verbreitung der Brachiopoden im gesamteuropäischen Kontext besser verstanden werden.

Dank

Frau Dr. Milena Pika-Biolzi (Zürich) gewährte mir Einblick in die an der ETH deponierten Sammlungen über das ostschweizerische Helvetikum. Als besonders wertvoll erwies sich dabei die reichhaltige und gut dokumentierte Sammlung von Arnold Heim. Herr Dr. Georg Friebe (Dornbirn) stellte mir Sammlungsbelege zu den Vorarlberger Kreide-Brachiopoden aus der Inatura Naturschau (Dornbirn) zum näheren Studium zur Verfügung. Eine kritische Sichtung der im Naturmuseum St.Gallen deponierten Alpstein-Brachiopoden konnte ich vor längerer Zeit anlässlich der von Herrn Dr. Hans Heierli organisierten Ausstellung «Der Alpstein und die Geologie» vornehmen. Ferner standen mir die regionale Sammlung des Gymnasiums St. Antonius Appenzell (Herr Marc Ramel) und die Privatsammlung von Herrn Urs Oberli (St.Gallen) zur Einsichtnahme zur Verfügung. Herr Dr. Hans Hess (Basel) prüfte die in Kapitel 5 namentlich aufgeführten Seeigel auf die aktuell gültigen Bezeichnungen. Allen erwähnten Personen danke ich sehr herzlich für die hilfreichen Auskünfte und den Zugang zum einschlägigen fossilen Material.

Literaturverzeichnis

- BACHMANN, I. (1864): Über die cretacischen Brachiopoden des Pilatus, Vitznauerstocks und der Hochfluh. – Mitt. naturf. Ges. Bern: 190–193.
- (1867a): Ueber die alpinen Neocomienbrachiopoden aus der Umgebung des Vierwaldstättersee's. – Mitt. naturf. Ges. Bern: 185–195.
- (1867b): Brachiopoden. In: F.J. Kaufmann: Geologische Beschreibung des Pilatus. – Beitr. geol. Karte Schweiz 5: 139–145.
- BÖHM, J. & HEIM, ARN. (1909): Neue Untersuchungen über die Senonbildungen der östlichen Schweizeralpen. – Abh. Schweiz. Paläont. Ges. 36.
- BOLLI, H. (1945): Zur Stratigraphie der Oberen Kreide in den höheren helvetischen Decken. – Eclogae geol. Helv. 37/2 (1944): 217–328.
- BOLLINGER, D. (1988): Die Entwicklung des distalen osthelvetischen Schelfs im Barremian und Früh-Aptian. Drusberg-, Mittagsspitz- und Schratenkalk-Fm. im Vorarlberg und Allgäu. – Mitt. Geol. Inst. ETH u. Univ. Zürich [N.F.] 259a.
- BRIEGEL, U. (1972): Geologie der östlichen Alviergruppe unter besonderer Berücksichtigung der Drusberg- und Schratenkalkformation. – Eclogae geol. Helv. 65/2: 425–483.
- BURRI, F. (1953): Beiträge zur Systematik der Brachiopoden aus der untersten Kreide im westschweizerischen Juragebirge. – Eclogae geol. Helv. 46/2: 269–285.
- (1956): Die Rhynchonelliden der Unteren Kreide (Valanginien-Barrémien) im westschweizerischen Juragebirge. – Eclogae geol. Helv. 49/2: 599–701.
- ESCHER V. D. LINTH, A. (1878): Die Sentis-Gruppe. Text zur Spezialkarte des Sentis (publiziert von C. Moesch). – Beitr. geol. Karte Schweiz 13.
- FÖLLMI, K.B. (1986): Die Garschella- und Seewer Kalk Formation (Aptian-Santonian) im Vorarlberger Helvetikum und Ultrahelvetikum. – Mitt. Geol. Inst. ETH u. Univ. Zürich [N.F.] 262.
- FÖLLMI, K.B. & OUWEHAND, P.J. (1987): Garschella-Formation und Götzis-Schichten (Aptian-Coniacian): Neue stratigraphische Daten aus dem Helvetikum der Ostschweiz und des Vorarlbergs. – Eclogae geol. Helv. 80/1: 141–191.
- FUNK, H. (1969): Typusprofile der helvetischen Kieselkalk-Formation und der Altmann-Schichten. – Eclogae geol. Helv. 62/1: 191–203.
- (1971): Zur Stratigraphie und Lithologie des Helvetischen Kieselkalkes und der Altmann-Schichten in der Säntis-Churfürsten-Gruppe (Nordostschweiz). – Eclogae geol. Helv. 64/2: 345–433.

- (2000): Stratigraphie Helvetikum Säntis-Decke. In: Hanspeter Funk, J. Konrad Habicht, René Hantke und O. Adrian Pfiffner: Erläuterungen zum Geologischen Atlas der Schweiz 1:25000, Blatt 1115 Säntis. Landeshydrologie und -geologie.
- FUNK, H. & BRIEGEL, U. (1979): Le faciès Urgonien des nappes Helvétiques en Suisse orientales. – *Geobios. Mém. Spéc.* 3: 159–168.
- GASPARD, D. (1988): Sellithyridinae Terebratulidae du Crétacé d'Europe Occidentale. Dynamique des populations, systématique et évolution. – *Cahiers Paléontologie* : 242 p., 28 pl.
- (1989): Explosion de Brachiopodes au Crétacé Inférieur dans la Mer épicontinentale Jurassienne. – *Rev. Paléobiol.* vol. spéc. 3 : 81–102.
- (1997): Distribution and recognition of phases in Aptian-Turonian (Cretaceous) brachiopod development in NW Europe. – *Geologica carpathica Bratislava* 48/3: 14–161.
- (1999): Distribution of Lower Cretaceous brachiopods in Europe (Berriasian to Aptian). – *Bull. Soc. géol. France* 170/3: 311–326.
- GRASMÜCK-PFLUGER, M. (1962): Mikrofazielle Beobachtungen an den Öhrlschichten (Berriasian) der Typuslokalität. – *Eclogae geol. Helv.* 55/2: 417–442.
- HAAS, H.J. (1885-1891): Etude monographique et critique des brachiopodes rhétiens et jurassiques des Alpes vaudoises et des contrées environnantes. 1. Brachiopodes rhétiens, hettangiens et sinémuriens. 2. Brachiopodes liasiques et toarciens, du Dogger et du Malm. 3. Supplément. – *Abh. Schweiz. Paläont. Ges.* 11(3): 1–66, 4 Taf.(1885); 14(1): 68–126, 6 Taf.(1887); 18(4): 128–158, 1 Taf.(1891).
- HALDIMANN, P.A. (1977): Sedimentologische Entwicklung der Schichten an einer Zyklengrenze der Helvetischen Unterkreide: Pygurus-Schichten und Gemsmättli-Schicht (Valanginian/Hauterivian) zwischen Thunersee und St.Galler Rheintal. – *Mitt. Geol. Inst. ETH u. Univ. Zürich [N.F.]* 219.
- HEIERLI, H. & KEMPF, T. (1965): Bau und Entstehung des Alpsteins. – *Verlag Appenzeller Hefte, Herisau.* 55 S.
- HEIM, ALB. (1905): Das Säntisgebirge. Textband. Mit Beiträgen von M. Jerosch (Abschnitt C, I. Teil), Arn. Heim (II. Teil) & E. Blumer (III. Teil). – *Beitr. geol. Karte Schweiz [N.F.]* 16/1: 654 S.
- HEIM, ARN. (1910–1916): Monographie der Churfürsten-Mattstock-Gruppe. I.–III. Teil. – *Beitr. geol. Karte Schweiz [N.F.]* 20/1: 1–272, 16 Taf.(1910); 20/2: 273–368, 8 Taf.(1913); 20/3: 369–574, 8 Taf.(1916).
- HEIM, ARN. & BAUMBERGER, E. (1933): Jura und Unterkreide in den helvetischen Alpen beiderseits des Rheins (Vorarlberg und Ostschweiz). – *Denkschr. Schweiz. naturf. Ges.* 68/2: 155–220.
- HERB, R. (1963): Über Vorkommen von Amdenerschichten im mittleren Säntisgebirge. – *Eclogae geol. Helv.* 56/2: 904–906.
- JACOT, CH. & FALLOT, P. (1913): Etude sur les Rhynchonelles portlandiennes, néocomiennes et mésocrétacées du Sud-Est de la France. – *Abh. Schweiz. Paläont. Ges.* 39/2: 82 p.
- KEMPF, T.A. (1966): Geologie des westlichen Säntisgebirges. – *Beitr. geol. Karte Schweiz [N.F.]* 128: 81 S.
- LIENERT, O.G. (1965): Stratigraphie der Drusberg-schichten und des Schrattekalks im Säntisgebirge unter besonderer Berücksichtigung der Orbitoliden. – *Mitt. Geol. Inst. ETH u. Univ. Zürich [N.F.]* 56.
- LORIOU, P. DE (1861): Description des animaux invertébrés fossiles contenu dans l'étage néocomien moyen du Mont Salève. – *Mém. Soc. phys. Hist. nat. Genève* 10: 214 p., 22 pl.
- (1866): Description des fossiles de l'Oolite corallienne, de l'étage Valangien et de l'étage Urgonien du Mont Salève. *Recherches géologiques dans les parties de la Savoie, du Piémont et de la Suisse voisine du Mont Blanc* (Ed. E. Favre) 1 (chap. 13): 310–405.
- (1868): Monographie des couches de l'étage Valangin des carrières d'Arzier (Vaud). – *Matér. Paléont. Suisse* 4/2: 110 p., 9 pl.
- MIDDLEMISS, F.A. (1968): Observations on the Ontogeny of the Brachiopod *Sellithyris sella*. – *Bull. Ind. Geol. Assoc.* 1: 1–17.
- (1976): Lower Cretaceous Terebratulidae of Northern England and Germany and their geological background. – *Geol. Jahrb. [A]* 30: 21–104.
- (1981a): Lower Cretaceous Terebratulidae of the Jura region. 1. Revision of some species described by Pictet and De Loriol (1872). – *Eclogae geol. Helv.* 74/3: 701–733.
- (1981b): Brachiopod Events in the European Middle Cretaceous (Aptian-Cenomanian). – *Cretaceous Res.* 2: 377–382.
- (1984): Lower Cretaceous Terebratulidae of the Jura region. 3. Terebratula salevensis De Loriol and the genera *Praelongithyris* and *Tropeothyris*. – *Eclogae geol. Helv.* 77/3: 583–617.
- (1989): The distribution of Terebratulidae in the Hauterivian of the Jura region. – *Mém. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 11: 183–186.

- MOESCH, C. (1878): Paläontologischer Anhang. In: A. Escher v.d. Linth: Die Sentis-Gruppe. – Beitr. geol. Karte Schweiz 13.
- MOOR, H. (1992): Der Helvetische Schelf der Ostschweiz am Übergang vom Späten Jura zur Frühen Kreide. – Dissertation Geolog. Inst. ETH.
- OBERHÄNSLI-LANGENEGER, H. (1978): Mikropaläontologische und sedimentologische Untersuchungen in der Amdener Formation. – Beitr. geol. Karte Schweiz [N.F.] 150.
- OOSTER, W.A. (1863): Pétrifications remarquables des Alpes Suisses. Synopsis des brachiopodes fossiles des Alpes Suisses. – H. Georg, Genève & Bâle. 71 p., 20 pl.
- ORBIGNY, A. D' (1851): Paléontologie française. Description des mollusques et rayonnés fossiles. Terrains crétacés. 4: Brachiopodes. 390 S. (1847), pl. 490–599 (1851). Paris.
- OUWEHAND, P. (1987): Die Garschella-Formation (Helvetischer Gault, Aptian-Cenomanian) der Churfürsten-Alvier Region (Ostschweiz): Sedimentologie, Phosphoritgenese, Stratigraphie. – Mitt. Geol. Inst. ETH u. Univ. Zürich [N.F.] 275.
- OWEN, E.F. (1960): A note on *Rhynchonella sulcata* (Parkinson) from the Lower Cretaceous of Great Britain. – Ann. Mag. Nat. Hist. [13] 2: 248–256.
- (1973): The distribution of Lower Cretaceous (Berriasian-Barremian) rhynchonelloid and terebratelloid brachiopods in the northern hemisphere. – In: R. Casey & P.F. Rawson (Edit.): The boreal Lower Cretaceous. – Geol. Journ. spec. Issue 5: 121–130.
- (1977): Evolutionary trends in some Mesozoic Terebratellacea. – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol. 28: 205–253.
- PARKINSON, J. (1811): Observations of some of the strata in the neighbourhood of London. – Trans. Geol. Soc. London 1: 1–420, 26 pl.
- PICTET, F.J. (1872): In: Pictet, F.J. & Campiche, G.: Description des fossiles du terrain crétacé des environs de Sainte-Croix. 5. partie: Brachiopodes (terminé par P. de Loriol). – Matér. Paléont. Suisse: 158 p., 14 pl.
- PICTET, F.J. & ROUX, W. (1853): Description des mollusques fossiles qui se trouvent dans les Grès Verts des environs de Genève: 549 p., 51 pl. (1847–1853). – Imprimerie de Jules-Gme Fick, Genève.
- ROEMER, F.A. (1836): Die Versteinerungen des norddeutschen Oolithen-Gebirges. S. 1–74 (1835), S. 76–218, 16 Taf. (1836). – Hahn, Hannover.
- RUDWICK, M.J.S. (1970): Living and Fossil Brachiopods. – Hutchinson Univ. Library, London.
- ROLLIER, L. (1911): Fossiles nouveaux ou peu connus des terrains secondaires (mésozoïques) du Jura et des contrées environnantes. 1. partie. – Abh. Schweiz. Paläont. Ges. 37/2: 31 p., 4 pl. (1910–1911).
- (1923): Supracrétacique et Nummulitique dans les Alpes suisses orientales. – Matér. Carte géol. Suisse [n.s.] 53/2.
- RUDWICK, M.J.S. (1970): Living and Fossil Brachiopods. – Hutchinson Univ. Library, London.
- SOWERBY, J. de C. (1823): The Mineral Conchology of Great Britain 4(pars): 114–160. – Meredith, London.
- (1836): Descriptive notes. Appendix. – In: W.H. Fitton: Observations on some of the strata between the chalk and the Oxford Oolite in the south-east of England. – Trans. Geol. Soc. London [2] 4: 335–349.
- SULSER, H. (1999): Die fossilen Brachiopoden der Schweiz und der angrenzenden Gebiete. Juragebirge und Alpen. Zeichnungen von Beat Scheffold. – Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich. 315 S.
- SULSER, H. & CALZADA, S. (1991): The genus *Fortunella* (Brachiopoda, Rhynchonellida) and its related species in the Upper Jurassic and Lower Cretaceous. – Eclogae geol. Helv. 84/3: 851–871.
- SULSER, H. & FÖLLMI, K.B. (1984): Eine neue Brachiopodenart (*Lacunosella acutifrons* n.sp., Rhynchonellida) aus dem helvetischen «Gault» Vorarlbergs (Österreich). – Eclogae geol. Helv. 77/3: 619–629.
- SULSER, H. & FRIEBE, J.G. (2002): Brachiopods from the Plattenwald Bed (Albian, Cretaceous) of the Helvetic Alps of Vorarlberg (Austria). – Eclogae geol. Helv. 95: 415–427.
- TREATISE ON INVERTEBRATE PALEONTOLOGY. PART H: BRACHIOPODA REVISED (1997–2006): Vol. 1: Introduction (1997); Vol. 2 and 3: Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part) (2000); Vol. 4: Rhynchonelliformea (part) (2002); Vol. 5: Rhynchonelliformea (part) (2006). – R.L. Kaesler (Edit.), The Geological Society of America, Inc. and University of Kansas.