

## Neue Forschungsmöglichkeiten in der Paläontologie an unterdevonischen Brachiopoden (Emsium) aus dem südlichen Rheinischen Schiefergebirge

JÜRGEN GAD

**Kurzfassung:** Ein Vergleich von neueren Publikationen über die intraspezifische Variabilität bei rezenten Brachiopoden und die Genese von Schillen mit älteren publizierten Daten über unterdevonische (Emsium, ohne Hunsrückschiefer) Brachiopoden erlaubt mit Hilfe von Überlegungen zur Funktions- und Konstruktionsmorphologie die Formulierung von neuen Forschungsperspektiven. Sie betreffen die Bereiche: Taxonomie, Phylogenese, Biostratigraphie und Paläoökologie der unterdevonischen Brachiopoden.

**Abstract:** Recent literature on the intraspecific variability of recent brachiopods, the genesis of shell beds and considerations concerning functional and constructional morphology compared with so far published data on Lower Devonian (Emsium, Southern Rheinisches Schiefergebirge, Hunsrück slate excluded) brachiopods, allow to formulate new perspectives of research. They concern the disciplines: Taxonomy, phylogeny, biostratigraphy and paleoecology of the Lower Devonian brachiopods.

### 1. Einleitung

Beobachtungen an rezenten Brachiopoden haben gezeigt, daß bei manchen Arten bestimmte Merkmale (Gehäuselänge, Breite und Höhe, Schloßrandbreite, Anzahl der Rippen) innerartlich stark variieren können (LEE & WILSON 1979, ALDRIDGE 1981, STEWART 1981, DAWSON 1991, SCHUMANN 1991). Wendet man diese Erkenntnisse auf unterdevonische Brachiopoden an, dann ergeben sich den bisherigen Auffassungen widersprechende Ergebnisse. So konnte an *Arduspirifer arduennensis* gezeigt werden (GAD 1994 a), daß diese Merkmale benutzt wurden, um Unterarten abzutrennen. Im folgenden soll diese Problematik in einem allgemeineren Umfang diskutiert werden. Im Zusammenhang mit neueren Erkenntnissen der Genese und Klassifikation von Schillen (den Fossilagerstätten, in welchen die unterdevonischen Brachiopoden gefunden werden) sowie der Konstruktions- und Funktionsmorphologie, ergeben sich für die Bereiche Taxonomie, Phylogenese, Biostratigraphie und Paläoökologie der unterdevonischen Brachiopoden (Emsium, ohne Hunsrückschiefer) neue Perspektiven. Die bewußte Beschränkung auf das Emsium (ohne Hunsrückschiefer) des südlichen Rheinischen Schiefergebirges ergibt sich aus dem bisherigen Arbeitsumfeld des Autors. Diese Publikation kann keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben, ihr Ziel ist aber, durch einen Vergleich mit neueren Ergebnissen, die zum Teil in anderen stratigraphischen Einheiten (z. B. Mitteldevon) oder aus Rezentbeobachtungen gewonnen wurden, Unterschiede zur bisherigen Auffassung darzulegen und Möglichkeiten für zukünftige Forschungen an Brachiopoden aus dem südlichen Rheinischen Schiefergebirge aufzuzeigen.

## 2. Variabilität und räumliche sowie zeitliche Verbreitung der Brachiopoden

Traditionell gab es schon früher unterschiedliche Auffassungen über die Bewertung von Merkmalen bei Brachiopoden. Als Beispiel seien hier die Gattungen *Paraspirifer* und *Brachyspirifer* genannt.

Nach SOLLE (1971) kommen bei *Paraspirifer sandbergeri* verschiedene Unterarten dieser Art an einer Lokalität vor. Auf die Problematik der Methode wurde bereits in GAD (1994, 1995) hingewiesen. Grund für die Aufteilung in verschiedene Unterarten war die große intraspezifische Variabilität der einzelnen Individuen. SOLLE (1971) führte eine Revision dieser Gruppe durch. Ihm ging es vor allem um die Herausarbeitung von Unterschieden, um die phylogenetische Entwicklung zu dokumentieren (SOLLE 1971, S. 10). Deshalb benutzte er nach Möglichkeit alle vorhandenen Merkmale. Diese Spiriferengruppe (*Paraspirifer* und *Brachyspirifer*) wurde zuvor von VANDERCAMMEN (1963) bearbeitet. Seine Vorgehensweise war, wie SOLLE (1971, S. 10-14) betont, vor allem vergleichend anatomisch ausgerichtet. Er benutzte hauptsächlich interne Merkmale. Aus diesen unterschiedlichen Vorgehensweisen resultierte die große Verschiedenheit in der Zahl der Taxa. Im folgenden wird ein Überblick der Möglichkeiten der Bewertung von Merkmalen gegeben. Wenden wir uns zuerst der Variabilität der Merkmale zu. Sie kann folgende Gründe haben:

1. Tektonische Verdrückung
2. Ontogenese
3. Genetische Variabilität (inklusive Geschlechtsdimorphismus; Variabilität um einen Mittelwert in Form einer Gaußverteilung)
4. Nichtgenetische Variabilität
5. „Taphonomische Variabilität“ (Erklärung folgt)

Die Punkte 1 bis 3 wurden von beiden Autoren mehr oder weniger berücksichtigt, nicht berücksichtigt wurden die Punkte 4 und 5. Die Rolle der nichtgenetischen Variabilität wurde in GAD (1994 a, b) besprochen. Es handelt sich um das an manchen rezenten Brachiopoden beobachtete Phänomen, daß unterschiedliche Strömungsverhältnisse die Form (Länge, Breite, Höhe) sowie die Anzahl der Rippen beeinflussen können (STEWART 1981, SCHUMANN 1991). Diese Beeinflussung der äußeren Morphologie kann als Spezialfall einer allgemeinen Beeinflussung durch ökologische Faktoren aufgefaßt werden. Andere Faktoren (abiotische und biotische) wie zum Beispiel Salinität, Temperatur, Belichtung, Sauerstoffgehalt, Vergesellschaftung mit anderen Organismen, könnten ebenfalls einen Einfluß haben. Diesbezügliche Arbeiten über rezente Brachiopoden sind mir nicht bekannt. Bei anderen Invertebraten liegen experimentelle Untersuchungen vor, z. B. GORTHNER (1992) für Gastropoden und GÖTTNER (1980) für Ostracoden. Beide Autoren weisen den Einfluß von Temperatur und Salinität auf Gehäuseform und Skulptur nach.

Die allgemeine Rolle taphonomischer Effekte auf die Fossilgesellschaften, die in Form von Schillen vorliegen, sind in jüngster Zeit Gegenstand von Untersuchungen KIDWELL (1991 a, b), KIDWELL & AIGNER (1985), DALEY (1993), SPEYER & BRETT (1991), BRETT & SEILACHER (1991), SEILACHER (1985). Solche Untersuchungen liegen für Brachiopoden aus dem Unterdevon des Rheinischen Schiefergebirges fast nicht vor, obwohl sie für die Interpretation von Fossilgesellschaften unerlässlich sind (weiter hinten). Im Zusammenhang mit der intraspezifischen (umweltbedingten) Variabilität von Merkmalen kommt der Taphonomie ebenfalls eine besondere Bedeutung zu. Wenn man, wie oben angedeutet, Formen mit unterschiedlichen Längen- und Breitenverhältnissen sowie einer verschiedenen Anzahl von Rippen nicht als eigenständige Unterarten, sondern nur als Varianten einer

Art ansieht und diese morphologischen Unterschiede mit einem jeweils unterschiedlichen Lebensraum gleichsetzt, z. B. berippte breite Formen im flachen Wasser, schmale glatte Formen im tiefen Wasser oder verschiedene Strömungsverhältnisse voraussetzt (wie rezente Beispiele zeigen, siehe GAD 1994), kommt der jeweiligen taphonomischen Überlieferung eine große Rolle zu (taphonomische Variabilität). Sind die breiten wenig berippten und die schmalen stark berippten Formen jeweils autochthon bzw. parautochthon überliefert, wird die diesbezügliche Variabilität gering sein. Sind beide Formen aber allochthon überliefert, erhöht sich die Variabilität in einer Lagerstätte. Auf die Möglichkeit solcher Phänomene weisen auch KIDWELL & AIGNER (1985, S. 388) hin. Bei den von VANDERCAMMEN (1963) und SOLLE (1971) bearbeiteten Spiriferen ist der Fundzusammenhang meist unbekannt, schon weil die Stücke zum Teil aus alten Sammlungen stammen. Eine Berücksichtigung der Taphonomie konnte also von vornherein nicht stattfinden. Zusammenfassend kann daher gesagt werden, daß die intraspezifische Variabilität ohne Kenntnis der ökologischen und taphonomischen Fakten nur unzureichend verstanden werden kann.

Geht man davon aus, daß die oben genannten Merkmale je nach ökologischen und/oder taphonomischen Kriterien variieren können, muß die Bedeutung dieser Merkmale relativiert werden. In erster Näherung sind die Merkmale Breite, Länge und Höhe sowie die Zahl und wahrscheinlich auch die Rundung der Rippen aufgrund ihrer intraspezifischen Variabilität als wenig geeignet anzusehen, Arten oder Unterarten abzutrennen. Interne Merkmale wie die Länge oder Breite des Muskelzapfens oder die Länge der Zahnstützen scheinen besser geeignet Taxa zu unterscheiden. Es ist natürlich genauso gut möglich, daß die internen Merkmale ebenfalls von ökologischen Bedingungen beeinflußt werden. Um diese Fragen beantworten zu können, müssen in Zukunft einerseits sedimentologische Studien im Hinblick auf eine Rekonstruktion des Ablagerungsraumes durchgeführt werden, andererseits ist es nötig, alle Merkmale möglichst objektiv festzuhalten. Dies kann nur durch Messung und Auszählung der Merkmale (Quantifizierung) erfolgen. Die so gewonnenen Werte müssen statistischen Tests unterworfen werden, um signifikante Unterschiede herauszuarbeiten. Erst dann ist es möglich festzustellen, ob übergeordnete Muster vorhanden sind, d. h. sind bestimmte Merkmale mit besonderen Lebensräumen korreliert? Natürlich sind Merkmale nicht nur von der äußeren Umwelt abhängig. Eine weitere Abhängigkeit ist durch die „interne“ Umwelt des Organismus gegeben. Es ist also ebenfalls nötig, konstruktions- und funktionsmorphologische Rekonstruktionen anzustellen (VOGEL 1991, weiter hinten).

Auch die Verteilung der Arten in Raum und Zeit kann ohne taphonomisch-ökologische Untersuchungen nicht hinreichend verstanden werden. Rezente Beobachtungen (LEE 1991) zeigen, daß Brachiopoden je nach Art einen besonderen Lebensraum bevorzugen. Sie sind u. a. an bestimmte Substrate gebunden (COLLINS 1991) und bevorzugen unterschiedliche Wassertiefen. Das heißt, Substrate zur Festsetzung der Larven oder die Wassertiefe können über das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein von Brachiopoden entscheiden. Dieser Umstand ist für paläoökologische und biostratigraphische Analysen wichtig. Paläoökologische Arbeiten über unterdevonischen Brachiopoden aus dem südlichen Rheinischen Schiefergebirge sind selten. Eine wesentliche Ausnahme bilden die Arbeiten von FUCHS (1971, 1974, 1982). Hier werden Brachiopodenarten bzw. deren Assoziationen bestimmten landfernen oder landnahen Lebensräumen zugeordnet. Leider fehlen hier taphonomische Untersuchungen. Faunenassoziationen können sowohl allochthon als auch autochthon überliefert werden. Eine Einordnung von Faunenassoziationen nach Landferne bzw. Landnähe ohne Angabe der Einbettungsbedingungen ist wenig sinnvoll und kann wesentlich die Ergebnisse verändern. Obwohl FUCHS (1974

S. 114) diesen Widerspruch bemerkt hat, bleibt festzuhalten, daß bei der Gewinnung von Brachiopoden der Fundzusammenhang meist nicht dokumentiert und bei der Ausgrabung zerstört wird. Eine Ausnahme stellt die Arbeit von SOLLE (1956) dar. Hier wurden paläoökologisch-taphonomische Kriterien zur Beurteilung der Faunen angegeben.

Fehlende paläoökologische wie taphonomische Kriterien haben auch für die Biostratigraphie Bedeutung. Prinzipiell wird hier nicht immer zwischen tatsächlicher und möglicher Verbreitung der Fossilien unterschieden, sondern es wird zum Teil vorausgesetzt, daß die im Gelände vorgefundene Verteilung der realen Verteilung der Arten in Raum und Zeit entspricht. Da die Verteilung von Fossilien aber ökologischen wie taphonomischen Limitierungen unterliegt, ist diese Annahme nicht zulässig. Stratigraphische Tabellen (z. B. MITTMEYER 1982) reflektieren diese Problematik nicht. Dies zeigt sich, wenn mit Hilfe des Fehlens von Leitfossilien biostratigraphische Untergliederungen vorgenommen werden. *Oligoptycherhynchus hexatomus* z. B. soll in der unteren Lahnsteingruppe fehlen und in der oberen Gruppe vorhanden sein. Dieses Fehlen kann durchaus auch ökologisch-taphonomische Gründe haben. Die Untere Lahnsteingruppe wird z. B. am Mittelrhein durch den Emsquarzit gebildet, die obere durch die Hohenrhein-Schichten. Diese beiden Einheiten unterscheiden sich in ihren sedimentologischen Kriterien erheblich, so daß auf unterschiedliche Ablagerungsbedingungen und damit Lebensräume geschlossen werden kann. Der Emsquarzit zeichnet sich durch eine sandige Fazies, mit z. T. noch erhaltenen Großrippeln und Auskeilen der Schichten aus (SCHÄFER & STETS 1995). Die Hohenrhein-Schichten sind sandig-siltig und ohne Großrippeln. Mit Sicherheit ist der Emsquarzit, aufgrund häufiger Sedimentumlagerung zur Besiedlung von Brachiopoden wenig geeignet, es besteht daher die Möglichkeit, daß bestimmte Arten hier nicht dokumentiert sind.

Hinzu kommt, daß in diesen Tabellen oft mit Unterarten gearbeitet wird. Diese haben aber, wie weiter vorne gezeigt wird, ihre eigene Problematik. Vergleicht man außerdem die verschiedenen stratigraphischen Tabellen von FUCHS (1982) und MITTMEYER (1974, 1982), so lassen sich in der vertikalen Reichweite der Leitfossilien erhebliche Unterschiede feststellen. Als Beispiele seien hier *Arduspirifer extensus* und *Alatiformia alatiformis* genannt. Diese Unterschiede werden aber nicht näher begründet, das heißt, sie sind für den Benutzer nicht nachvollziehbar.

Eine fehlende Reflektierung der oben angeführten Fragestellungen (Paläoökologie, Taphonomie, nichtgenetische Modifikation, Funktions- und Konstruktionsmorphologie) hat selbstverständlich Auswirkungen auf die Rekonstruktion der Phylogenese dieser Arten. So kommt es dann z. B. zu Denkmöglichkeiten wie der Ableitung von insgesamt drei Unterarten von *Paraspirifer sandbergeri* und zwei weiteren Arten aus einer gemeinsamen „Stammwolke“ (SOLLE 1971 S. 152). Ohne diese Darstellung hier näher diskutieren zu wollen, besteht der Eindruck, daß der von SOLLE aufgestellte Stammbaum zumindest zum Teil eher das Fehlen der oben genannten Einwände widerspiegelt, als die tatsächliche Phylogenese der Gruppe.

Faßt man alle aufgezeigten Punkte zusammen wird deutlich, daß bei den Brachiopoden des Emsiums des südlichen Rheinischen Schiefergebirges Untersuchungen stattfinden müssen, die die ökologischen, taphonomischen und konstruktions- sowie funktionsmorphologischen Limitierungen aufzeigen.

### 3. Ausblick

Nachdem mögliche Forschungsdefizite dargelegt wurden, soll kurz gezeigt werden, wie diese zu beheben sind. Genese der Lagerstätten: Sieht man vom Hunsrückschiefer ab, sind diesbezügliche Arbeiten selten (eine Ausnahme bilden hier die Arbeiten über

die Wattfauna von Greimerath (SOLLE 1956) und die Erbslochgrauwacke (JAHNKE 1971). Auch die Arbeit von KIRNBAUER & WENNDORF (1995) über die Fauna aus den Porphyroiden bei Singhofen geht auf die Bildung der Lagerstätte ein. Die Brachiopoden des Wetteldorfer Richtschnittes in der Eifel sind nach WERNER & HAHN (1988) als „debris flows“ aus flacheren Bereichen herbeitransportiert worden. Brachiopoden im Schiefergebirge liegen meist in Form von Schillen vor. In jüngster Zeit hat sich, bedingt durch die stürmische Entwicklung der Methoden der dynamischen Stratigraphie, das Forschungsinteresse - allerdings in anderen jüngeren Systemen - auf die Genese von Schillen gerichtet. Verschiedene Möglichkeiten der Genese und der Klassifizierung werden vorgeschlagen (KIDWELL & AIGNER 1985, KIDWELL 1991, SPEYER & BRETT 1991). Gleichzeitig wurde auch eine Arbeitsmethode zur Dokumentation der Befunde im Gelände und Labor entwickelt (KIDWELL 1991 b, S. 215-220). Diese Methoden lassen sich auf die Schille im Rheinischen Schiefergebirge übertragen. Die hiermit zu erarbeitenden Ergebnisse könnten dann die Grundlage weiterführender Forschungsaktivitäten, insbesondere der Paläoökologie bilden. Untersuchungen an rezenten und fossilen Molluskenassoziationen zeigen, daß trotz Verhältnissen mit starker Strömung Schillkonzentrationen hervorragende Indikatoren zur Rekonstruktion von Paläoenvironments darstellen (FÜRSICH & FLESSA 1987). Schillkonzentrationen z. B. im Tertiär sind als „marker beds“ benutzt worden, um regionale Korrelationen innerhalb einzelner Ablagerungsgebiete durchzuführen (KIDWELL & AIGNER 1985).

Große Teile des südlichen Rheinischen Schiefergebirges sind bisher nicht nach modernen Gesichtspunkten sedimentologisch-petrographisch untersucht. Taphonomische Arbeiten im Zusammenhang mit sedimentologischen Untersuchungen könnten hier wesentliche Erklärungen über die Genese dieser Ablagerungsräume liefern. Ein Beispiel für die Abhängigkeit der räumlichen Verbreitung der Brachiopoden von der Morphologie im nördlichen Schiefergebirge gibt die Arbeit von AVLAR (1987). Hier konnte in Anlehnung an rezente Beobachtungen die Anhäufung von Schillen, in denen u. a. die Brachiopoden konzentriert sind, erklärt werden. Sie sammelten sich in Gullies (Kanälen) an und ermöglichten hierdurch die Rekonstruktion der räumlichen Lage der Kanäle. Ist die Genese der Schillkonzentrationen bekannt und ist die Zusammensetzung der hier dokumentierten Faunenelemente ebenfalls festgehalten, kann zwanglos nach übergeordneten Mustern in der räumlichen Verteilung von Arten bzw. von Unterarten gesucht werden. Dies kann etwa in der Form erfolgen, daß Faunenassoziationen in Schillen mit gleicher Genese bestimmten Ablagerungsräumen (charakterisiert durch ähnliche Sedimentstrukturen und Gesteine) zugeordnet werden können. ZYGOJANNIS (1971) stellte solche Untersuchungen im Bergischen Land an. Er konnte unterschiedliche Biofaziesbereiche aushalten, wobei auch jeweils im Gegensatz zu den Arbeiten von FUCHS (1971, 1974, 1982) die Genese der Lagerstätten mitberücksichtigt wurde. Innerhalb dieser Biofaziesbereiche konnten bei gleichen oder ähnlichen Lagerstätten unterschiedliche Brachiopodengemeinschaften beobachtet werden. Rezente Beobachtungen an Brachiopoden stützen solche Annahmen, da sie zeigen, daß die Arten unterschiedlich stark an bestimmte Lebensräume (Habitate) angepaßt sind (DAWSON 1991, HILLER 1991). Erst nach Kenntnis der ökologisch-taphonomischen Limitierung ist ein besseres Verständnis der Phylogenese und Biostratigraphie möglich. Die hier vorgenommenen Überlegungen decken sich zum Teil mit der Arbeit von BOY & MARTENS (1991) für das mitteleuropäische Rotliegend, so daß angenommen werden kann, daß sich diese Fragestellungen, je nach Stand der Bearbeitung, in den verschiedenen stratigraphischen Einheiten und Fossilgruppen in Zukunft häufen werden. Da die Limitierungen im Unterdevon weitgehend unbekannt sind, ist der gegenwärtige Kenntnisstand über die Phylogenese und Biostratigraphie,

soweit sie sich auf Brachiopoden und das Emsium bezieht (z. B. FUCHS 1982; MITTMEYER 1974, 1982; SOLLE 1953, 1971) als unvollständig anzusehen, kann aber als wertvolle Arbeitsgrundlage für weitergehende Untersuchungen dienen. Alle oben genannten Untersuchungsgebiete können nicht ohne die Unterartproblematik gesehen werden. Um hier zu sinnvollen Ergebnissen zu gelangen, ist eine interdisziplinäre Vorgehensweise nötig. Wie in GAD (1994 a) angeregt, kann einerseits geprüft werden, ob gleiche Unterarten oder auch Arten je nach Lebensraum identische Veränderungen in den äußeren oder auch inneren Merkmalen zeigen. Wenn dies der Fall ist, sollten diese Merkmale für die Aufstellung oder Abtrennung von Taxa vermieden werden. Denkbar ist auch, rezente Organismen in einer kontrollierten künstlichen Umwelt (Aquarium) aufzuziehen. Mit dieser Methode kann der Einfluß bestimmter Umweltfaktoren (z. B. Strömung, Temperatur, Salinität, Photoperiode) auf die Ontogenese direkt festgehalten werden. Für Süßwassergastropoden (GORTHNER 1992) und Ostracoden (GÖTTNER 1980) liegen konkrete experimentelle Überprüfungen vor. Ähnliche Untersuchungen an rezenten Brachiopoden sind aber aufgrund der niedrigen Wachstumsgeschwindigkeit der Brachiopoden kaum durchführbar (mdl. Mitt. Prof. SCHUMANN, Darmstadt). Das heißt, hier sind nur geowissenschaftliche Methoden oder Freilanduntersuchungen anwendbar. Ist die Abhängigkeit der Merkmalsbedingungen aber erkannt, können im Umkehrschluß diese als Bioindikatoren für bestimmte Umwelteinflüsse benutzt werden. Weiterhin sind diese Daten in funktioneller Hinsicht sehr wertvoll. Eine funktionsmorphologische Erklärung der sich ändernden Merkmale wird zwanglos möglich. Sind die durch ökologische Faktoren induzierten nichtgenetischen Merkmale bekannt, ist es möglich, bei Merkmalsänderungen in der Zeit (Phylogenese) genetische von bloßen modifikatorischen Änderungen (nichtgenetische Merkmale) zu trennen.

Merkmale bzw. deren Bildung sind nicht nur ökologisch durch die äußere Umwelt beeinflusst, sondern sie unterliegen auch internen konstruktions- und funktionellen Limitierungen (VOGEL 1991), wobei zwischen Ökologie und Konstruktions- bzw. Funktionsmorphologie Wechselwirkungen bestehen. Phylogenetische Aussagen sind ohne diese Untersuchungen unvollständig bzw. nicht durchführbar. Um phylogenetische Trends wie zum Beispiel die Verbreiterung des Sinus oder die Faltung der Kommissur verstehen zu können, ist ihre konstruktions- und/ oder funktionsmorphologische Bedeutung zu erarbeiten. Dies kann nach VOGEL (1991) durch Vergleiche des Aufbaues oder der Konstruktion der Brachiopoden bzw. von Teilen dieser mit technischen Maschinen oder Apparaten erfolgen. Neue Ergebnisse in dieser Hinsicht liefert die Arbeit von CARLS et al. (1993) an Hand der Gattung *Howellella*. Hier wird u. a. die Faltung der Kommissur sowie die Satae, welche mit der Mikroskulptur in Verbindung stehen, als Filterapparat zur Vermeidung des Eintrages von groben Schwebeteilchen in den Weichkörper betrachtet. Die Beobachtungen an *Terebratalia transversa* (SCHUMANN 1991) weisen allerdings in eine andere Richtung. Formen mit vielen Rippen und einer dadurch bedingten welligen Kommissur kommen in wenig turbulentem Wasser vor. Der angedeutete Widerspruch kann nur geklärt werden, wenn ein schlüssiges Modell (durch Vergleich mit technischen Apparaten) geliefert wird, welches die fossilen und rezenten Beobachtungen berücksichtigt. Die hier kurz angesprochenen Ergebnisse zeigen aber, wie wichtig es ist, morphologische Merkmale einer kausalen Erklärung zuzuführen. „Eine kausal argumentierende, erklärende Morphologie muß die enge Verflechtung aller Organisationsebenen und Funktionen in Lebewesen berücksichtigen. Dies hat unmittelbare Konsequenzen auch für die Arbeitsweise der Paläontologie“ (*Deutsche Forschungsgemeinschaft* 1992). Geschieht dies nicht, bleibt man in reinen Beschreibungen von morphologischen Merkmalen stecken, die dann je nach subjektiver Bevorzugung des

jeweiligen Autors ausgewählt werden, um Taxa voneinander zu trennen, wie dies z. B. bei der Gattung *Paraspirifer* (vorne) aufgetreten ist.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß auch die hier besprochenen Organismen (unterdevonische Brachiopoden des Emsiums aus dem südlichen Schiefergebirge) im Spannungsfeld verschiedener Faktoren stehen: Äußere Umwelt (abiotische und biotische Faktoren), interne Umwelt (konstruktionelle und funktionelle Faktoren) sowie historisch-phylogenetische Faktoren (GORTNER 1992, Abb. 8 ; SEILACHER 1970, Abb. 1, *Deutsche Forschungsgemeinschaft* 1992, Abb. 1 ). Wird einer dieser Bereiche nicht berücksichtigt, resultieren hieraus zwangsläufig Fehlinterpretationen. Der Umfang dieser Fehlinterpretationen steigt jeweils durch Nichtbeachtung weiterer Faktoren. Dieser Umstand hat auch auf Gebiete außerhalb der Paläontologie Auswirkung. Gerade im Unterdevon des Rheinischen Schiefergebirges stellen die Brachiopoden eine wesentliche Hilfe zur Untergliederung der mächtigen und vielfach eintönigen Abfolgen von Sedimentgesteinen dar. Deshalb kann die Nichtbeachtung der vorne genannten Faktoren zu fehlerhaften Ergebnissen bei der Erstellung Geologischer Karten führen.

### Schriften

- ALDRIDGE, A. E. (1981): Intraspecific variation of shape and size in subtidal populations of two recent New Zealand articulate brachiopods. – *New Zealand J. Zoology*, **8**, S. 169–174, 2 Abb., 2 Tab., Wellington.
- AVLAR, H. (1987): Facies Development and Paleocology at the Lower/Middle Devonian Boundary in the Southwestern Ebbe Anticline (Rheinisches Schiefergebirge) and Paleographic Interpretation.- In: VOGEL, A. & MILLER, H. & GREILING, R. (eds.): *The Rhenish Massif*. S. 3-20, 15 Abb., (Vieweg) Braunschweig, Wiesbaden.
- BOY, A. J. & T. MARTENS (1991): Zur Problematik chronostratigraphischer Korrelationen im mitteleuropäischen Rotliegenden (? oberstes Karbon – Perm) [Problems of chronostratigraphic correlation in the central European Rotliegend (? uppermost Carboniferous-Permian)]. – *Newsl. Stratigr.*, **25** (3), S. 163-192, 9 Abb., Berlin Stuttgart.
- BRETT, C. E. & A. SEILACHER (1991): Fossil Lagerstätten: a taphonomic consequence of event sedimentation. – In: EINSELE et al. (eds.) *Cycles and Events in Stratigraphy*. S. 283–297, 5 Abb., (Springer) Berlin, Heidelberg.
- CARLS, P. & MEYN, H. & VESPERMANN, J. (1993): Lebensraum, Entstehung und Nachfahren von *Howellella* (*Iberohowellella*) *hollmanni* n. sp., n. sp. (Spiriferacea; Lochkovium, Unter-Devon). – *Senckenbergiana lethaea*, **73** (2), S. 227–267, 6 Abb., 6 Taf., Frankfurt a. M.
- COLLINS, M. J. (1991): Growth rate and substrate-related mortality of a benthic brachiopod population. – *Lethaia*, **24**, S. 1-11, 5 Abb., Oslo.
- DALEY, G. M. (1993): Passive deterioration of shelly material: A study of the recent Eastern Pacific articulate brachiopod *Terebratalia transversa* Sowerby. – *Palaios*, **8**, S. 226–232, 5 Abb., 4 Tab., Tulsa.
- DAWSON, E. W. (1991): The systematics and biogeography of the living Brachiopoda of New Zealand.- In: MACKINNON, D. I. & LEE, D. E. & CAMPBELL J. D. (eds.): *Brachiopods through Time*. S. 431–437, 1 Tab., (A. A. Balkema) Rotterdam, Brookfield.
- DEUTSCHE FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT [Hrsg.] (1992): *Paläontologische Forschung: Stand und Ausblick 1991*. – *Mitt. XXI Senatskomm. f. Geowiss. Gemeinschaftsforsch.*, **64** S., 15 Abb., (VCH) Weinheim.
- FUCHS, G. (1971): Faunengemeinschaften und Fazieszonen im Unterdevon der Osteifel als Schlüssel zur Paläogeographie. – *Notizbl. hess. Landesamt Bodenforsch.*, **99**, S. 78-105, 10 Abb., Wiesbaden.

- (1974): Das Unterdevon am Ostrand der Eifeler Nordsüd-Zone (Stratigraphie, Fazies und Tektonik des Ober-Siegen und Unter-Ems im Raum zwischen der Ahr und der Linie Daun-Ulmen). – Beitr. naturk. Forsch. Südwestdeutschland, Beiheft 2, S. 3-163, 18 Abb., 9 Taf., 2 Kart., Karlsruhe.
- (1982): Upper Siegenian and Lower Emsian in the Eifel hills. – Cour. Forsch. - Inst. Senckenberg, 55, S. 229-256, 10 Abb., Frankfurt a. M.
- FÜRSICH, F. & FLESSA, K. W. (1987): Taphonomy of tidal flat molluscs in the Northern Gulf of California: Paleoenvironmental analysis despite the perils of preservation. – Palaios, 2, S. 543–559, 21 Abb., Tulsa.
- GAD, J. (1994 a): Untersuchungen zum Status der Unterarten von *Arduspirifer arduennensis* (SCHNUR 1853) aus dem Unterdevon des Rheinischen Schiefergebirges. – Mainzer geowiss. Mitt., 23, S. 185–198, 5 Abb., 2 Tab., Mainz.
- (1994 b): Variationsstatistische Untersuchungen von *Brachyspirifer ignoratus* (MAURER 1883) und *Brachyspirifer carinatus* (SCHNUR 1853) aus dem Rheinischen Schiefergebirge. – Mainzer geowiss. Mitt., 23, S. 199-220, 16 Abb., 6 Tab., Mainz.
- (1995): Neue Fossilfunde von *Paraspirifer sandbergeri* SOLLE, 1971 aus dem Unterdevon des Rheinischen Schiefergebirges und ihre systematische und stratigraphische Bedeutung. – Mainzer geowiss. Mitt., 24, S. 27-46, 8 Abb., 5 Tab., Mainz.
- GÖTTNER, J. J. (1980): Der Einfluß unterschiedlicher Umweltfaktoren auf Größenwachstum und Schalenbau bei Ostracoden. – Berliner geowiss. Abh. (A), 27, S. 71-118, 8 Abb., 6 Tab., 5 Taf., Berlin.
- GORTHNER, A. (1992): Bau, Funktion und Evolution komplexer Gastropodenschalen in Langzeit-Seen. Mit einem Beitrag zur Paläobiologie von *Gyraulus „multiformis“* im Steinheimer Becken. – [Morphology, function and evolution of complex Gastropod shells in long-lived lakes. With a contribution to the paleobiology of *Gyraulus multiformis* in the Steinheim basin]. – Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. B., 190, S. 1-173, 56 Abb., 27 Tab., 10 Taf., Stuttgart.
- HILLER, N. (1991): The southern African brachiopod fauna. – In: MACKINNON, D. I. & LEE, D. E. & CAMPBELL, J. D. (eds.): Brachiopods through Time. S. 439-445, 9 Abb., 1 Tab., (A. A. Balkema) Rotterdam, Brookfield.
- JAHNKE, H. (1971): Fauna und Alter der Erbslochgrauwacke (Brachiopoden und Trilobiten, Unter-Devon, Rheinisches Schiefergebirge und Harz). – Göttinger Arb. Geol. Paläont., 9, 105 S. 50 Abb., 11 Taf., Göttingen
- KIDWELL, S. M. (1991 a): Taphonomic feedback (live/dead interactions) in the genesis of bioclastic beds: Keys to reconstructing sedimentary dynamics. – In: EINSELE et al. (eds.): Cycles and Events in Stratigraphy – S. 268–282, 5 Abb., (Springer) Berlin, Heidelberg.
- (1991 b): The stratigraphy of shell concentrations. – In: ALLISON, P. A. & BRIGGS, D. E. (eds.): Taphonomy: Releasing the Data locked in the Fossil Record, Topics in Geobiology, 9, S. 211-290, (Plenum Press) New York.
- KIDWELL, S. M. & AIGNER, T. (1985): Sedimentary dynamics of complex shell beds: Implications for ecological and evolutionary patterns. – In: BAYER, U. & SEILACHER, A. (eds.) Sedimentary and Evolutionary Cycles. S. 382–395, 4 Abb., (Springer) Berlin.
- KIRNBAUER, T. & WENNDORF, K. W. (1995): Die Fauna der Porphyroide bei Singhofen im Westtaunus (TK 25 Bl. 5713 Katzenelnbogen). – Mainzer geowiss. Mitt., 24, S. 103-154, 3 Abb., 2 Tab., 5 Taf., 1 Anhang, Mainz.
- LEE, D. E. (1991): Aspects of the ecology and distribution of the living Brachiopoda of New Zealand. – In: MACKINNON, D. I. & LEE, D. E. & CAMPBELL, J. D. (eds.), Brachiopods through Time S. 273–279, 4 Abb., (A. A. Balkema) Rotterdam Brookfield.
- LEE, D. E. & WILSON, J. B. (1979): Cenozoic and Recent Rhynchonellide Brachiopods of

- New Zealand: Systematics and Variation in the Genus *Notosaria*. – Journal roy. Soc. New Zealand, **9** (4), S. 437–463, 16 Abb., Wellington.
- MITTMEYER, H. G. (1974): Zur Neufassung der Rheinischen Unterdevon-Stufen. – Mainzer geowiss. Mitt., **3**, S. 69–79, 2 Tab., Mainz.
- (1982): Rhenish Lower Devonian biostratigraphy. – Cour. Forsch. Inst. Senckenberg, **55**, S. 257–270, 2 Abb., 2 Tab., Frankfurt a. M.
- SCHÄFER, A. & STETS, J. (1995): The Lower Devonian „Emsquarzit“ – tidal sedimentation in the Rhenish Basin (Rheinisches Schiefergebirge, Germany). – Zbl. Geol. Paläont., Teil 1, **1994** (1/2). S. 227–244, 12 Abb., Stuttgart.
- SCHUMANN, D. (1991): Hydrodynamic influences in brachiopod shell morphology of *Terebratalia transversa* (Sowerby) from the San Juan Islands, USA. – In: MACKINNON, D. I. & LEE, D. E. & CAMPBELL, J. D. (eds.), Brachiopods through Time. S. 265–271, 3 Abb., 1 Taf., (A. A. Balkema), Rotterdam, Brookfield.
- SEILACHER, A. (1970): Arbeitskonzepte zur Konstruktionsmorphologie. – Lethaia, **3**, S. 393–396, Oslo.
- (1985): The Jeram model: Event condensation in a modern intertidal environment. – In: BAYER, U. & SEILACHER, A. (eds.): Sedimentary and Evolutionary Cycles. S. 336–341, 2 Abb., (Springer) Berlin.
- SOLLE, G. (1953): Die Spiriferen der Gruppe *arduennensis-intermedius* im Rheinischen Devon. – Abh. hess. Landesamt Bodenforsch., **5**, S. 1–156, 18 Taf., Wiesbaden.
- (1956): Die Watt-Fauna der unteren Klerfer Schichten von Greimerath (Unterdevon, Südost-Eifel) – zugleich ein Beitrag zur unterdevonischen Mollusken-Fauna. – Abh. hess. Landesamt Bodenforsch., **17**, S. 7–45, 7 Abb., 6 Taf., Wiesbaden.
- (1971): *Brachyspirifer* und *Paraspirifer* im Rheinischen Devon. – Abh. hess. Landesamt Bodenforsch., **59**, S. 5–163, 1 Diagr., 20 Taf., Wiesbaden.
- SPEYER, S. E. & BRETT, C. E. (1991): Taphofacies controls background processes in fossil assemblage preservation. – In: ALLISON, P. A. & BRIGGS, E. G. (eds.) Taphonomy: Releasing the Data locked in the Fossil Record. Topics in Geobiology, **9**, S. 501–545, 13 Abb. (Plenum Press) New York.
- STEWART, J. R. (1981): Population structure of articulate brachiopod species from soft and hard substrates. – New Zealand J. Zoology, **8**, S. 197–207, 6 Abb., 1 Tab., Wellington.
- VANDERCAMMEN, A. (1963): Spiriferidae du Dévonien de la Belgique. – Mém. Inst. roy. sci. nat. Belgique, **150**, S. 1–179, 103 Abb., 1 Tab., 13 Taf., Brüssel.
- VOGEL, K. (1991): Konstruktionsmorphologie: Ein Schlüssel zum Verständnis der biologischen Evolution. – Sitzungsber. wiss. Ges. Universität Frankfurt a. M., Bd. **28** (2), 22 S., 8 Abb., (Franz Steiner) Stuttgart.
- WERNER, R. & HAHN, H. D. (1988): Profilaufnahme und Mikrofazies des Wetteldorfer Richtschnittes, südlich Schönecken-Wetteldorf/Eifel. – Mainzer geowiss. Mitt., **17**, S. 249–282, 10 Abb., Mainz.
- ZYGOJANNIS, N. (1971): Die Remscheider Schichten im südlichen Bergischen Land (Rheinisches Schiefergebirge). – S. V. Geol. Inst. Köln, **21**, 164 S. 33 Abb., 5 Tab., 8 Taf., Bonn.

Anschrift des Autors: Dr. JÜRGEN GAD, Geologisches Landesamt Rheinland-Pfalz,  
Emmeransstr. 36, D-55116 Mainz.

Manuskript eingegangen am 23. 2. 1996.