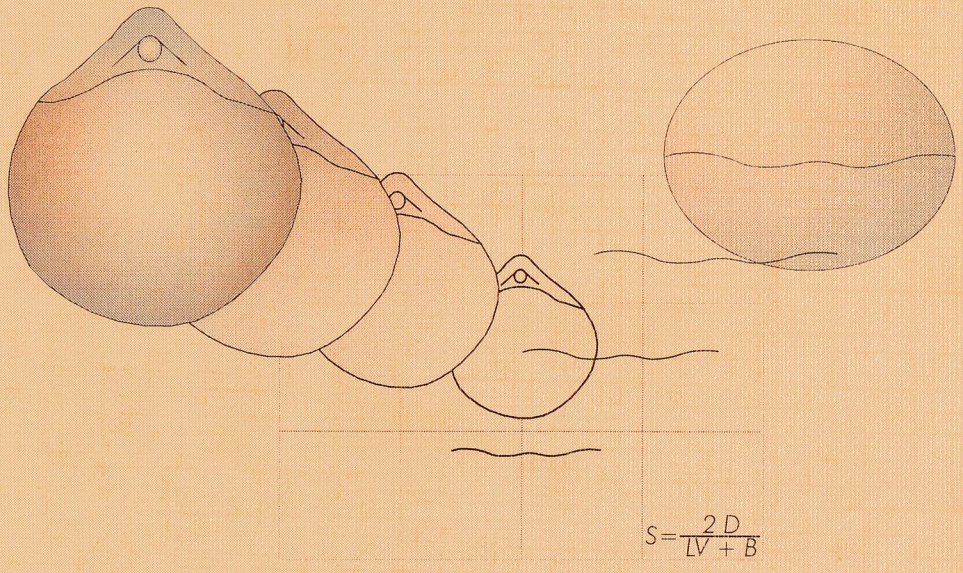
BERLINER
GEOWISSENSCHAFTLICHE
ABHANDLUNGEN

Reihe E Band 29

Frank-Hartmut Brugger

Ökomorphologische Variationen oberjurassischer Brachiopodenassoziationen Süddeutschlands



FU • TU • TFH
Berlin
1999

BERLINER GEOWISSENSCHAFTLICHE ABHANDLUNGEN

Reihe A: Geologie und Paläontologie · Reihe B: Geophysik · Reihe C: Kartographie
Reihe D: Geoinformatik · Reihe E: Paläobiologie

Herausgegeben von geowissenschaftlichen Instituten der Freien und der
Technischen Universität Berlin sowie von der Technischen Fachhochschule Berlin

Reihe E: Paläobiologie

Schriftleitung: Prof. Dr. Helmut Keupp, FU Berlin

Editorial Board:
Prof. Dr. B. Erdtmann, TU Berlin
Prof. Dr. B. Krebs, FU Berlin
Prof. h.c. Dr. W. Krutzsch, FU Berlin
Prof. Dr. J. Reitner, Georg-August-Universität Göttingen
Dr. R. T. Becker, Naturkundemuseum, Humboldt-Universität Berlin

Umschlagbild:

Artikulate Brachiopoden aus dem Oberjura Süddeutschlands scheinen hinsichtlich ihrer Morphologie und faunistischen Zusammensetzung von den kontrollierenden Bildungsfaktoren (Sedimentationsrate, Substratbeschaffenheit, Hydrodynamik) beeinflußt worden zu sein. Die in den jeweiligen Aufschlüssen dominierenden Brachiopoden-Morphotypen reflektieren wenigstens statistisch die Bildungsbedingungen.

D-188

Für den Inhalt der Beiträge sind die Autoren allein verantwortlich.

ISBN 3-89582-067-9 · ISSN 0941-7338
Selbstverlag Fachbereich Geowissenschaften, FU Berlin
Alle Rechte liegen bei den Autoren
Druck: G. Weinert GmbH, Saalburgstraße 3, D-12099 Berlin

Berliner geowiss. Abh.	(E)	29	1-111	91 Abb., 1 Tafel	Berlin 1999

Ökomorphologische Variationen oberjurassischer Brachiopodenassoziationen Süddeutschlands

von Frank-Hartmut Brugger *

> The author has suggested, ... that *Cyclothyris* s. str. may in fact be nothing more than „the name which has been given to those variants of the cyclothyrid plexus which happen to have been living in such environments."
>
> D.V. AGER (1965)

1 Inhalt

1 Inhalt 1
2 Dank 2
3 Zusammenfassung 3
4 Abstract 4
5 Résumé 5
6 Einleitung 6
7 Zielsetzungen 8
8 Methodik 9
8.1 Metrische Variable 10
8.2 Nominale Variable (Checkliste) 12
8.3 Fourieranalyse 13
8.4 Clusteranalyse 15
8.5 Diskriminanzanalyse 16
8.6 Ablaufdiagramm der Analyse 16
9 Aufschlüsse (Fazies, Brachiopodenfauna: metrische Daten) 18
9.1 SCHÖNBERG (Malm α) 18
9.2 SCHLÜPFELBERG (Malm α) 19
9.3 BIBURG (Malm γ) 24
9.4 LAIBARÖS (Malm γ) 29
9.5 SCHONTER HÖHE (Malm γ_2) 31
9.6 KALKWERK NEUPERT / KAIDER (Malm δ_2) 32
9.7 AUFSCHLUSS MAGENTAL (Malm $\delta_{2/3}$) 34
9.8 ENGELHARDTSBERG (Malm ε) 36
9.9 STEINBRUCH SAAL (Malm ζ_1) 38
9.10 BOLHEIM (Malm ζ_2) 39

* Dr. Frank-Hartmut Brugger, Institut für Paläontologie
Freie Universität Berlin, Malteserstr. 74-100, Haus D
12249 Berlin

9.11 DADESTAL (MAROKKO) („Außengruppenvergleich"; Bajocium) 40
10 Darstellung der Checklistendaten 42
11 Zusammenfassung der Checklistendaten 58
12 Bildanalyse 59
12.1 Einleitung - Problemstellung 59
12.2 Literaturdaten 60
12.3 Interpretation der Bildanalyse 65
12.4 Ergebnisse der Bildanalyse 77
13 Environmentinterpretation 81
14 Zusammenfassung der Analysen 90
15 Anmerkungen zur Paläopathologie 92
16 Paläobiologische Diskussion 94
17 Ergebnisse 98
18 Steuerungsfaktoren oberjurassischer spongiolithischer Ablagerungen: Brachiopoden als Spiegel der Bildungsbedingungen 101
19 Schlußbetrachtung 103
20 Literatur 104
Tafelanhang

2 Dank

Die vorliegende Arbeit wurde im Rahmen des Schwerpunktprogrammes „Biogene Sedimentation" für den Zeitraum von zwei Jahren von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Projekt Ke 322/10) gefördert. Für die Themenvergabe, die vorbildliche Betreuung und die immerwährende Diskussionsbereitschaft danke ich in erster Linie Herrn Prof. Dr. H. Keupp (FU Berlin). Zudem überließ er mir einen großen Teil des Materials, ohne das die Fertigstellung der vorliegenden Arbeit nicht möglich gewesen wäre. Für wertvolle Diskussionsbeiträge, den unermüdlichen Sammeleinsatz bei zahlreichen Geländebegehungen und für die kritische Durchsicht der Arbeit bedanke ich mich bei Herrn Privatdozent Dr. R. Kohring (FU Berlin). Herrn Privatdozent Dr. M. Schudack (FU Berlin) bin ich für die konstruktive Kritik und die zahlreichen Korrekturvorschläge zu Dank verpflichtet. Für die Bereitstellung des umfangreichen Materials aus der Lokalität Biburg danke ich Herrn Dr. G. Schairer (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie). Herr Prof. Dr. D. Schumann (Universität Darmstadt) danke ich für erste Anregungen zu der vorliegenden Arbeit. Wichtige Hinweise zu Fragen der Literaturbeschaffung gaben mir Herr Prof. Dr. P. Copper (Department of Earth Sciences, Laurentia University, Sudbury) und Herr Dr. M. Diepenbroek (Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Bremerhaven). Herrn Dr. H. Burger (FU Berlin) danke ich für Hilfestellung in Fragen der Fourieranalyse und Herr Dr. G. Wörheide (Georg-August-Universität Göttingen) für die gemeinsame Erarbeitung und Bewältigung statistischer Problemstellungen. Herr Prof. Dr. J. Reitner (Georg-August-Universität Göttingen) half mit kritischen Anmerkungen. In den Fragen zur Ökologie rezenter artikulater Brachiopoden leistete Herr Dr. C. Lüter (Zoologisches Institut der Georg-August-Universität Göttingen) große Unterstützung. Frau Prof. Dr. A. Boullier (Laboratoire Géosciences Besançon) half bei taxonomischen Fragen. Für die logistische Unterstützung und mentale Hilfe in kritischen Zeiten danke ich meiner Freundin Vanessa und meinem Bruder Ulrich.
Frau Dr. Elizabeth H. Gierlowski-Kordesch (Department of Geological Sciences, Ohio University) danke ich für die Übersetzung der englischen Zusammenfassung. Bei Herrn cand. geol. Michel Guérin (Freie Universität Berlin) bedanke ich mich für die Anfertigung der französischen Übersetzung der Zusammenfassung.

3 Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird - basierend auf externmorphologischen Kriterien von Brachiopodengehäusen aus dem spongiolithischen süddeutschen Oberjura - eine ökologische Interpretation von Brachiopodenassoziationen vorgestellt und diese mit nicht verschwammten Vorkommen unter Verwendung verschiedener methodischer Ansätze verglichen. Aus insgesamt elf brachiopodenführenden Lokalitäten unterschiedlicher stratigraphischer und fazieller Niveaus wurden die generell bevorzugt auftretenden Wuchsformen ermittelt, zu Standardmorphotypen zusammengefaßt und mit digitalisierten Abbildungen aus vorhergehenden Bearbeitungen ökologisch verglichen.

Lokalität	Stratigraphie	Fazies	Standardmorphotyp
Bolheim	Malm ζ_2	Mergelfazies einer spongiolithischen Moundflanke	Lacunosella-Typ Juralina-(Loboidothyris)-Typ
Steinbruch Saal	Malm ζ_1	Autochthone Korallenfazies	Zittelina-Typ
Engelhardtsberg	Malm ε	Unregelmäßig gebankte Kalk-Schuttfazies des Intermoundbereichs (Restlücke sensu ROLL 1934)	Nucleata-Typ Zittelina-Typ
Magental	Malm $\delta_{2/3}$	Mikrobialithische Kalkfazies des Intramoundbereichs	Juralina-(Loboidothyris)-Typ
Kalkwerk Neupert	Malm δ_2	Kalk/Mergelfazies, Moundflankenbereich	Lacunosella-Typ
Schonter Höhe	Malm γ_2	Geschichtete Kalk/Mergelfazies einer distalen Moundflanke mit hohem Mergelanteil	Lacunosella-Typ
Laibarös	Malm γ	Mergelige, verschwammte Moundflanke	Nucleata-Typ
Biburg	Malm γ	Kalkige Spongiolith-Randfazies	Juralina-(Loboidothyris)-Typ
Schlüpfelberg	Malm α	Verschwammte Kalk/Mergelfazies im Verzahnungsbereich von Schicht- und Moundflankenfazies	Lacunosella-Typ
Schönberg	Malm α	Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies	Aulacothyris-(Zittelina)-Typ
Dadestal (Marokko) „Außengruppenvergleich“	Mittleres Bajocium	Mergelkalke des flachen Subtidal; oolithische und biodetritische Kalke aus flachen, hochenergetischen Gewässern des Küstenbereich	Lacunosella-Typ

Tabelle 1. Stratigraphie, Fazies und dominierende Externmorphologie der Brachiopodengehäuse (Standardmorphotyp) in den untersuchten Lokalitäten.

Die Analysen ergaben, daß mit Hilfe des Verlaufs der dorsalen Umrißlinie, dem Verlauf der Frontalkommissur und untergeordnet der Foramengröße eine hinreichende Interpretation des Environments hinsichtlich Substratbeschaffenheit, Hydrodynamik und Bathymetrie erfolgen kann. Die wichtigsten Ergebnisse sind: **a**) Die Brachiopoden der süddeutschen Spongiolithfazies zeigen im Vergleich mit je einer Fauna aus einer schwach verschwammten Schichtfazies, einer Korallenfazies und einer oolithischen Mergelkalkfazies grundlegende Unterschiede in der äußeren Morphologie ihrer Gehäuse. **b**) In mergeldominierten Lokalitäten sind die Sphärizitätsindizes der Gehäuse deutlich höher als in der Korallenfazies. **c**) Reduzierte Werte des Dicken / Breiten - Verhältnisses scheinen ein Indiz für weichere Substrate zu sein. **d**) Im zeitlichen Verlauf (Oxfordium bis Unter-Tithonium) nehmen die Werte der Sphärizitätsindizes der Brachiopodengehäuse ab. **e**) Die Amplituden der Frontalkommissuren von Brachiopoden aus dem Moundbereich sind höher als diejenigen aus der Korallenfazies. **f**) Das Mengenverhältnis von terebratuliden zu rhynchonelliden Brachiopoden läßt Rückschlüsse auf das dominierende Substrat in den Moundbereichen zu. Ein quantitatives Übergewicht rhynchonellider Brachiopoden geht mit einem mergelreichen, stillen Tieferwasserenvironment einher, während die kalkdominierten Flachwasserbereiche mit er-

höhter Hydrodynamik bevorzugt von Terebratuliden besiedelt werden. **g**) Untergeordnet wird ein Substratwechsel durch die Foramengröße und -position angezeigt. Große mesothyridide Foramina kennzeichnen meist Festsubstrate. Kleine hypothyridide Foramina sind eher für allomikritische Bereiche charakteristisch. **h**) Brachiopoden der koralligenen Fauna zeichnen sich durch Asymmetrien der Frontalkommissur (Rhynchonellida) und Asymmetrien in der dorsalen Umrißlinie aus (Terebratulida).
Die artikulaten Brachiopoden aus den untersuchten „Riff"-Ablagerungen scheinen hinsichtlich ihrer Morphologie und faunistischen Komposition von den kontrollierenden Bildungsfaktoren (besonders Sedimentationsrate, Substratbeschaffenheit und Hydrodynamik) der Schwamm- und Korallenassoziationen, beeinflußt worden zu sein. Die in den jeweiligen Aufschlüssen dominierenden Brachiopoden-Morphotypen reflektieren wenigstens statistisch die Bildungsbedingungen.

4 Abstract

Data on brachiopods in spongolites from the Upper Jurassic of southern Germany were collected in order to establish associations based on paleoenvironmental parameters and compare these results to similar fauna across a range of depositional paleoenvironments. Fossils were sampled and their dominant growth morphotypes identified from 11 localities representing different ages and facies of the Upper Jurassic in the Franconian and Swabian Alb. These growth morphotypes were compared to standard morphotypes and to biometric data of modern brachiopods gleaned from the literature. Through statistical analysis, it was found that the mode of commissure line and in part the diameter of the foraminae correlate well with substrate types and hydrodynamic to bathymetric paleoconditions. General results include: **a**) the external morphology of brachiopods from spongolites is significantly different from that of brachiopods from well-bedded limestone containing few to no sponges but corals and oolites, **b**) within a mostly marl substrate, the sphericity index of brachiopod shells is much larger than for shells in coral-bearing rocks, **c**) width to length ratios of shells are less for softer substrates indicating possible use as an index for substrate consistency, **d**) from the Lower Oxfordian to the Tithonian, the sphericity index of shells in general decreases, **e**) amplitudes of the frontal commissure line of brachiopods found within spongolite build-ups are much larger than those from coral-bearing rocks, **f**) Terebratulidae to Rhynchonellida biometric relations may be used as an index for judging the "quality" of the paleoenvironment; rhynchonellid brachiopods were dominantly found in marly, deeper paleoenvironments, whereas carbonate sediments deposited under shallow, high energy, water paleoconditions were colonized by terebratulid brachiopods, **g**) the size and position of foraminae are linked to the substrate type; brachiopods with larger mesothyrid foraminae are found associated with hard substrates while smaller hypothyrid foraminae in soft carbonate sediment areas, **h**) brachiopods from coral rocks are characterized by their asymmetric growth in form (Terebratulida) and of their frontal commissure (Rhychonellida).
In general, brachiopods from reefal deposits appeared to have been directly influenced morphologically by paleoecologic factors, such as sedimentation rate, substrate type, and water energy levels. The dominant standard morphotype of brachiopods appears to correlate in a statistically significant way with the interpreted depositional circumstances at each locality.
Due to here presented morphological data of brachiopodes from the Upper Jurassic of Southern Germany, associations of brachiopodes in spongiolites are interpreted palecologically and compared to similar faunae from other depositional environments. From 11 localities of different stratigraphical age and facies in the Franconian and Swabian Alb the dominant growth morphotypes are presented and abstracted to so-called „standard morphotypes". The latter are compared to biometrical data of modern brachiopodes, mainly extracted from literature data. Interpreting the mathematical analyses it can be concluded that the dorsal outline, the mode of commissur line and partially the diameter of the foraminae can be used as indicator of substrates, hydrodynamical and paleobathymetrical conditions. The main results are: a) External morphology of brachiopodes from spongiolites exhibits strong differences in contrast to brachiopodes from well-bedded limestones with few or no sponges, to coral-bearing strata and to oolithic limestones. b) In localities, where marls

have been predominantly deposited, the sphericity index is much larger than in the coral-bearing rocks. c) Reduced relations of width and length can be tentatively used as index for soft substrates. d) From the Lower Oxfordian to the Tithonian the sphericity index becomes smaller. e) Amplitudes of the frontal commissur line from brachiopodes of spongiolitic buildups are much higher than from brachiopodes in coral-bearing rocks. f) Quantitative relations from Terebratulidae to Rhynchonellida can be used as index for quality of substrates. Rhynchonellid brachiopodes are dominating marly, deeper environments, whereas carbonatic sediments deposited under shallow water conditions with higher water energy are dominated by terebratulid brachiopodes. g) Changes of substrates are indicated by the size and position of foraminae. Larger mesothyrid foraminae characterize hard substrates, smaller hypothyrid foraminae are typically developed in allomicritic areas. h) Brachiopodes from coralligene rocks are characterized by their asymmetrical growth of form (Terebratulida) and of their frontal commissure (Rhynchonellida). Generally, brachiopodes from reefal deposits have been influenced morphologically by ecologically controlling factors such as the sedimentation rate, the substrate, and the water energy levels. The dominating standard morphotypes of brachiopodes in each locality reflect at least statistically the former depositional environments.

(Translation: Dr. Elizabeth H. Gierlowski-Kordesch, Department of Geological Sciences, Ohio University)

5 Résumé

Ce travail – basé sur des critères de morphologie externe de coquilles de brachiopodes provenant du Jurassique supérieur spongiolithique du sud de l'Allemagne – présente une interprétation écologique d'associations de brachiopodes. Celles-ci sont comparées avec celles de gisements non spongiolithiques en partant de bases méthodiques différentes. Les formes les plus courantes ont été déterminées dans onze localités de niveaux stratigraphiques et faciels différents. Elles ont été ensuite regroupées en morphotypes puis ont été comparées entre elles selon des critères écologiques à l'aide d'illustrations digitalisées issues de travaux précédents.

Grâce à la forme du contour dorsal, au tracé de la commissure frontale et – dans une moindre mesure – à la taille du Foramen, les analyses permettent de conclure à la possibilité d'une interprétation suffisante de l'environnement en ce qui concerne la consistance du substrat, l'hydrodynamique et la bathymétrie.

Les résultats les plus importants sont les suivants:

a): Les associations de brachiopodes des faciès spongieux du sud de l'Allemagne, ayant chacune été comparée à 1: la faune d'un faciès faiblement spongiolithique, 2: un faciès corallien et 3: un faciès de calcaire marneux oolithique, trahissent des différences fondamentales en ce qui concerne la morphologie des coquilles. **b**): Dans les localités composées principalement de marnes, l'indice de sphéricité des coquilles est distinctement plus élevé que dans le faciès corallien. **c**): Les valeurs réduites du rapport épaisseur/largeur semblent témoigner d'un substrat plus tendre. **d**): De l'Oxfordien au Tithonien inférieur, les valeurs de l'indice de sphéricité des coquilles de brachiopodes diminuent. **e**): Les amplitudes des commissures frontales de brachiopodes provenant du faciès spongiolithique sont plus importantes que celles de brachiopodes issus du faciès corallien. **f**): Le rapport entre les quantités respectives de térébratules et de rhynchonelles permet de tirer des conclusions concernant le substrat dominant des faciès spongiolithiques. Une prépondérance quantitative de rhynchonelles s'accorde avec un environnement riche en marnes dans des eaux calmes et profondes; cependant que les eaux peu profondes dominées par les dépôts calcaires et caractérisées par un milieu de plus haute énergie représentent le domaine préférentiel des térébratules. **g**): Bien que de moindre importance, il existe un rapport entre le changement de substrat et la taille ainsi que la position du foramen: Les larges foramens mesothyrididés indiquent généralement des substrats solides tandis que les petits foramens hypothyrididés sont plutôt caractéristiques des milieux à micrites allochtones. **h**): Les brachiopodes des faciès coralliens se distinguent par l'asymétrie de leurs commissures frontales (en particulier chez les rhynchonelles) et par l'asymétrie du contour dorsal (en particulier chez les térébratules). La morphologie et la composition faunistique des brachiopodes

articulés des dépôts récifaux analysés semblent avoir été influencées par les facteurs de formation des associations d'éponges et de coraux (en particulier le taux de sédimentation, la composition du substrat et l'hydrodynamique). On peut affirmer pour le moins que les morphotypes de brachiopodes qui dominent dans les affleurements reflètent statistiquement leurs conditions de formation.

(Traduction: Michel Guérin, Institut für Paläontologie der Freien Universität Berlin)

6 Einleitung

Seit mehr als 150 Jahren sind Brachiopoden Gegenstand der paläontologischen Forschung. Schon bald nach ihrem ersten Auftreten vor ca. 545 Millionen Jahren besiedelten sie die unterschiedlichsten Nischen in den Meeren. Im Verlauf der Erdgeschichte erfuhren die artikulaten Brachiopoden neben extremen Radiationen auch gravierende Aussterbeereignisse, denen ganze Großgruppen zum Opfer fielen. Einige dieser Vorgänge aus der Vergangenheit erlauben Rückschlüsse auf die Faktoren zu ziehen, die die Verbreitung oder Einschränkung der Lebensräume der Brachiopoden bestimmten. Die meisten der paläozoischen Ordnungen sind heute jedoch ausgestorben. Untersuchungen zeigten, daß Brachiopoden im Verlauf des Paläozoikums - mit z.B. weit über 200 Gattungen im Devon - und in Teilen des Mesozoikums zu den dominierenden schalentragenden Organismen der tropischen Schelfgewässer zählten. Nach dem Faunenschnitt an der Perm / Trias-Grenze erlangten sie aber zu keinem Zeitpunkt eine vergleichbare Bedeutung. Rezent sind nur ca. 300 Arten bekannt, die meist in den ruhigen, kühlen Gewässern der Polarregionen oder in größeren Meerestiefen leben. In diesem Zusammenhang hat FOSTER (1974) verschiedene Brachiopodenpopulationen im Bereich des antarktischen Ross-Meeres untersucht und dabei eine signifikante Abhängigkeit zwischen den dort ansässigen Arten und dem Environment beobachtet. Zudem sind in einigen Arealen des Ross-Meeres die artikulaten Brachiopoden ähnlich hochdivers vertreten wie die Mollusken.

Auch in der spongiolithischen Fazies des süddeutschen Oberjura stellen Brachiopoden ein zahlenmäßig oft gegenüber den Mollusken dominierendes Faunenelement dar, das durch ein erhöhtes Fossilisationspotential im Zuge der Fossildiagenese noch verstärkt wird. Im Rahmen des DFG-Schwerpunktprogrammes „Biogene Sedimentation" sind die Bildungsbedingungen und Faktoren, welche die Kieselschwammfazies auf den ausgedehnten Schelfplattformen am nördlichen Tethysschelf in erdgeschichtlich einzigartiger Weise im Oberjura begünstigt haben (KEUPP et al. 1996, LEINFELDER 1993, LEINFELDER et al. 1994), ein zentrales Thema. Verschiedene Arbeitsgruppen konzentrierten sich mit paläontologischen, karbonatsedimentologischen, (sequenz)-stratigraphischen, geo- und biogeochemischen Methoden darauf, die Voraussetzungen der Spongiolith-Bildung zu untersuchen. Die vorliegende Studie versucht morphometrische Charakteristika von Brachiopoden-Assoziationen bei stratigraphisch und lokal unterschiedlich positionierten Vorkommen im Oberjura Süddeutschlands funktionsmorphologisch zu interpretieren, um dadurch zusätzliche Hinweise auf Milieu-Parameter (z.B. Substrat oder Hydrodynamik) beizusteuern. Neben verschiedenen Faunen aus Oberjura-Schwammkalken werden je eine Fauna aus der unverschwammten Bankkalkfazies, der Korallenkalk-Fazies und einer oolithischen, nicht verschwammten, marokkanischen Mergelkalkfazies als ökologischer „Außengruppen-Vergleich" in die Untersuchungen einbezogen.

Die untersuchten Faunen der Korallenkalk-Fazies und der oolithischen Mergelkalkfazies sind jedoch nicht statistisch repräsentativ für vergleichbare Ablagerungen des süddeutschen Oberjura.

Zusätzlich sind von verschiedenen Literaturzitaten aus mesozoischen (ALMÉRAS 1987b, ALMÉRAS & MOULAN 1985, PROSSER 1993, RADULOVIC et al. 1922) und rezenten Habitaten (FOSTER 1974) die dorsalen Umrißlinien und der Verlauf der Frontalkommissur von diversen Brachiopoden digitalisiert worden, um diese einem Vergleich mit der oberjurassischen Fauna zuzuführen.

Die Konzeption des Vorhabens stützt sich auf verschiedene empirisch ermittelte Erkenntnisse aus der Paläo- und Neontologie, die sich kurz in der nachfolgenden Aufzählung zusammenfassen lassen:

1. Moderne Brachiopoden unterliegen zum Teil in Abhängigkeit von hydrodynamisch differenzierten Standorten intraspezifischen Gehäuse-Modifikationen (SCHUMANN 1991: *Terebratalia transversa;* EMIG 1985: *Gryphus vitreus;* PECK et al. 1987 a & b: *Liothyrella uva*).
2. Das individuelle Größenwachstum der Brachiopoden scheint teilweise substratabhängig zu sein. So weist FOSTER (1989) darauf hin, daß vor Neuseeland das Gros der Brachiopoden in Bereichen mit harten Substraten (Klappen toter Brachiopoden und andere organogene Hartteile, grobe Kiese, vulkanisches Gestein) vorkommt, während die großen Kalkschlammareale in der Nähe der Inseln nur spärlich mit Brachiopoden besiedelt sind. Exemplare von *Notosaria* und *Waltonia*, deren durchschnittliche Länge normalerweise 20 mm beträgt, erreichten - wenn nur feine und ästige Bryozoen als Besiedlungsgrundlage verfügbar waren - maximale Größen von nur 5 mm.
3. Moderne und fossile Brachiopoden-Vergesellschaftungen eignen sich als gute Environment-Indikatoren. Paläökologische Analysen aus verschiedenen Zeitstufen liegen u.a. von MIDDLEMISS (1962), AGER (1965, 1986), TCHOUMATCHENKO (1972), ALMÉRAS & MOULAN (1983) sowie BIERNAT & SZULCZEWSKI (1993) vor. Diese Arbeiten zeigen eine deutliche Beziehung zwischen den Environments und der Zusammensetzung der Brachiopodenassoziationen. Untersuchungen in den Gewässern vor Neuseeland zeigen, daß ein Großteil der Individuen an harten Substraten (Felsen, Muschelschalen, Wurmröhren) festgehaftet ist (ALMÉRAS & ELMI, 1985). Aufgrund dieser Tatsachen konnte EMIG (1988, 1989) belegen, daß sich die mit der Tiefe ändernden Standortfaktoren wie Substratbeschaffenheit, Temperatur, Sedimentationsrate, Wassertrübe und Nahrungsangebot eine Änderung in der taxonomischen Zusammensetzung bedingen. Beispielsweise konnte LEE (1991) in Küstenbereichen Neuseelands zeigen, daß die Wassertemperatur ein entscheidender Begrenzungsfaktor für die Verbreitung der Brachiopoden ist. 95 % der beobachteten Brachiopoden leben in einem Tiefenbereich innerhalb der 1000 m-Isobathe bei Temperaturen zwischen 8°C und 18°C. Daneben beeinflußt die Wassertemperatur auch die Reproduktionsrate der Brachiopoden (CURRY 1982).
4. In verschiedenen Faziesbereichen im Oxfordium der fränkischen Alb verändert sich die Zusammensetzung der Brachiopodengemeinschaften in Abhängigkeit vom Environment (DORN 1932).
5. Die mit der Schwammfazies korrelierten Brachiopodenfaunen des schwäbischen Oberjura im Zeitraum Oxfordium bis Tithonium unterliegen möglicherweise einer statistischen Größenzunahme (WAGENPLAST 1972).
6. AGER (1965) konnte aufgrund überwiegend externer Schalenmorphologien bei Assoziationen artikulater Brachiopoden des Mesozoikums sieben Lebensraumtypen unterscheiden. Grundlage seiner Untersuchung bildete die Beobachtung, daß zeitlich und räumlich getrennte Brachiopodenpopulationen für identische Environments ähnliche individuelle externmorphologische Ausbildungen zeigten. Das bathymetrische Spektrum der analysierten Lokalitäten reichte von sehr flachen Gewässern des litoralen Bereichs bis in das Bathyal (Tabelle 2).

Environment	Typische Externmorphologie	Beispiel
Sehr flaches Wasser (? Litoral)	grob berippte (Costae) rhynchonellide Brachiopoden mit einem großen umrandeten Foramen Terebratulide Brachiopoden mit starker Einfaltung der Frontalkommissur	*Cyclothyris* *Stiphrothyris*
Flaches Wasser (Sandiger Untergrund)	Rhynchonellide Brachiopoden mit trilobater Frontalkommissur Terebratulide Brachiopoden mit rectimarginater Frontalkommissur	*Tetrarhynchia* *Lobothyris*
Flaches Wasser (Riffrand)	meist große, asymmetrische rhynchonellide Brachiopoden Terebratulide Brachiopoden mit stark gefalteten Frontalkommissuren	*Septaliphora* *Loboidothyris*
Flaches Wasser (Felsiger Boden)	Generell große, kräftig berippte oder gänzlich glatte Individuden	*Peregrinella* *Halorella*
Tieferes Wasser (Schlammiger Untergrund)	Mittelgroße, dünnschalige rhynchonellide Brachiopoden Feinberippte terebratellide und rhynchonellide Brachiopoden	*Kolhidaella* *Lacunosella* (teilw.) *Terebratulina*
Tiefes Wasser (? Bathyal)	Schwach gefurchte Klappen	*Norella* *Pygope* *Glossothyris*

Tabelle 2. Abhängigkeit der externen der Brachiopodenmorphologie von Bathymetrie und Substrat mit Beispielen aus dem Mesozoikum (nach AGER 1965).

7. In rezenten Assoziationen können bestimmte Standorte funktionsbedingt speziesübergreifende Übereinstimmungen in einzelnen externmorphologischen Merkmalen aufweisen. FOSTER (1974, 1989) stellte bei Tiefwasser-Brachiopoden aus dem antarktischen und subantarktischen Bereich folgende Gemeinsamkeiten fest: überwiegend glattschalige, dünnwandige Klappen, grobes „Schalenmosaik" unter dem REM, niedrige Punctaedichte und schwache Spiculation. Zum anderen konnten CHAPMAN & RICHARDSON (1981), RICHARDSON (1981 a-d, 1987), MINEUR & RICHARDSON (1984) und GRANGE et al. (1981) an der australischen Küste den Nachweis erbringen, daß vor allem typische Stielausbildungen der dort beobachteten Brachiopoden (vorwiegend *Neothyris lenticularis*, *Terebratella sanguinea*, *Terebratella inconspicua*, *Notosaria nigricans*) mit charakteristischen Substrattypen korrelieren. Der Stieltypus ist meist an der Ausbildung des Schnabels (Länge, Krümmung, Ausdehnung der Deltidialplatten und Foramenposition) zu erkennen. Die Foramengröße allein gibt jedoch keinen Aufschluß über den Stieltypus (RUDWICK 1974, RICHARDSON 1981 a-d) und ist als Substratindikator schlecht geeignet, jedoch scheint u.a. die Ausbildung und Anlage der „Schnabelrücken" (beak ridges) wichtige Hinweise auf ein aktives oder passives Ausrichten des Gehäuses in Bezug zum Substrat (RICHARDSON 1987) zu geben. Sind die „Schnabelrücken" scharfkantig entwickelt, können sie sich im Sediment verkeilen und bilden dadurch ein Widerlager für eine aktive Drehbewegung des Brachiopoden. Abgerundete Schnabelrücken lassen dagegen eher ein passives Rollen und Gleiten über der Sedimentoberfläche zu. Die Struktur des apikalen Bereiches - im besonderen des Foramens und der „Schnabelrücken" - zeigen morphologische Differenzen zwischen festgehafteten und frei auf dem Sediment liegenden Individuen der selben Art. Solche Differenzen wurden zwar beobachtet, traten aber nicht regelmäßig auf.

7 Zielsetzungen

Aus den erwähnten Untersuchungen an rezenten und fossilen Brachiopoden ist zu erkennen, daß es bestimmten Taxa im Prinzip möglich ist, mit ihrem Gehäusebau auf verschiedene Environment-Parameter zu reagieren.
Diese Reaktion kann auf unterschiedliche Weise erfolgen:

1. Es besteht die Möglichkeit, daß bestimmte morphologisch charakteristische Taxa auf jeweils enge Standorte eingenischt sind.
2. Verschiedene Brachiopoden-Taxa können aufgrund funktioneller Notwendigkeiten auf gleiche Umweltparameter konvergent mit gehäusemorphologischen Analogien reagieren und einzelne Arten können dazu befähigt sein, ihren genetisch fixierten Bauplan standortbezogen in zum Teil weit gespannten Variabilitätsgrenzen zu modifizieren.

Dieses Potential soll in der vorliegenden Arbeit genutzt werden, um die Morphologie von Brachiopoden-Assoziationen als Environment-Indikatoren zu verwenden. Aus stratigraphisch unterschiedlichen Brachiopoden-Vorkommen des süddeutschen Oberjura wurden deshalb bewußt solche ausgewählt, die in unterschiedlichem Maße mit der Spongiolithfazies assoziiert sind. Ergänzend wird eine Fauna aus dem mittleren Bajocium des zentralen Hohen Atlas Marokkos sowie Rezent- und Fossildaten aus Literaturangaben in die Analyse einbezogen.

Die Abhängigkeit zwischen Fazies und Externmorphologie der Brachiopoden-Gehäuse soll hinsichtlich folgender Aspekte interpretiert werden:

→ Gibt es grundlegende externmorphologische Unterschiede zwischen ± isochronen Brachiopodenvergesellschaftungen verschiedener Faziesbereiche (z.B. Korallen-, Spongiolith-, Bankkalkfazies)?

→ Wie verändern sich innerhalb gleichbleibender Fazies die schalenmorphologischen Parameter durch die Zeit, die eine successive Veränderung des Artenspektrums bedingt?

→ Ist es möglich, allein aus der Morphologie von articulaten Brachiopoden des Oberjura eine Milieuabhängigkeit, vor allem von Substratbeschaffenheit und Hydrodynamik abzuleiten?

→ Lassen sich deshalb bei den Terebratulida und Rynchonellida - unabhängig von ihrer taxonomischen Zuordnung - „Standardmorphotypen" für charakteristische Faziesbereiche definieren?

→ Ist es möglich eine zunächst speziell auf das Untersuchungsgebiet basierende Checkliste zu erstellen, mit deren Hilfe es gelingt, beliebige Brachiopodenassoziationen aufzunehmen und ökologisch auszuwerten?

8 Methodik

Alle vollständig erhaltenen fossilen Brachiopoden wurden gereinigt. Kalkige und tonige Rückstände wurden mit Wasserstoffsuperoxid behandelt. Mit einem abschließenden Ultraschallbad ließen sich letzte Sedimentrückstände beseitigen. Hartnäckige Kalkrückstände - besonders zwischen den Rippen von Rhynchonelliden - wurden mit Hilfe eines Pulverstrahlgerätes entfernt.

Zur Bestimmung der grundlegenden Größenparameter (Abbildung 1) (Länge der Ventralklappe, Länge der Dorsalklappe, Gehäusebreite und Gehäusedicke) ist ein statistisch repräsentativer Anteil einer jeden Population mit einer Schiebelehre (Meßgenauigkeit: 10^{-2} mm) vermessen worden. Die kleinen Brachiopoden (< 4 mm) wurden mit einem Meßokular vermessen. Ein Anlegegoniometer (Meßgenauigkeit: 0,5 Grad) und ein Winkelmeßokular (0,1 Grad) standen zur Ermittlung der Apikalwinkel zur Verfügung.

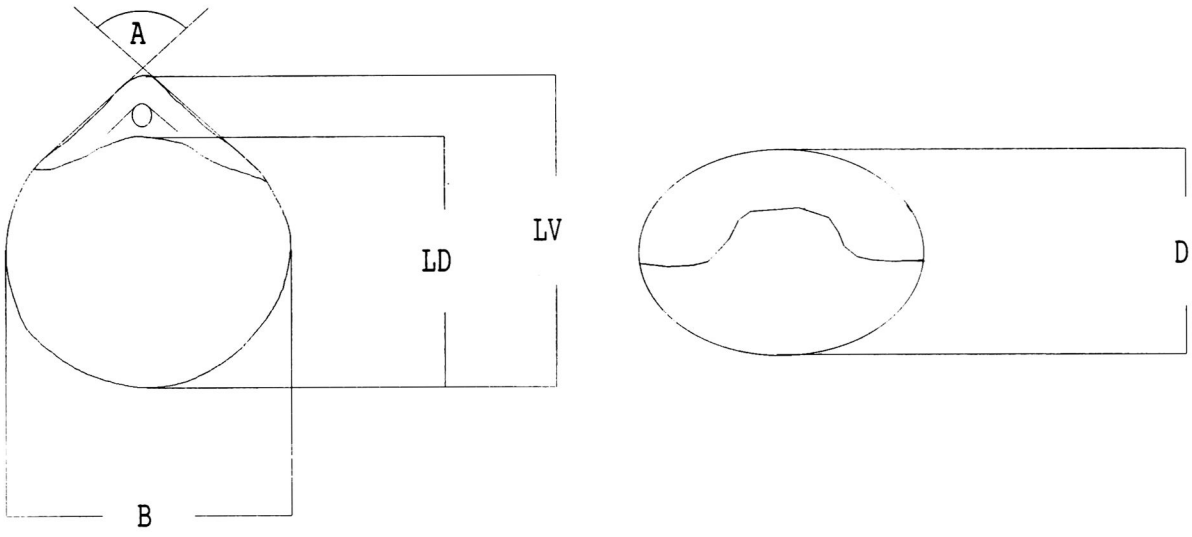


Abbildung 1. Meßpunkte der metrisch skalierten externmorphologischen Variablen. Die Abkürzungen bedeuten: A = Apikalwinkel, LV = Länge der Ventralklappe, LD = Länge der Dorsalklappe, B = Breite des Gehäuses, D = Dicke des Gehäuses.

8.1 Metrische Variable

Zusätzlich zu den nominalen Parametern (vergleiche Abbildung 2 weiter unten), die durch Taxieren auch an fragmentierten Exemplaren ermittelt werden konnten, sind an vollständig erhaltenen Individuen metrische Messungen durchgeführt worden. Durch Kombination der metrischen Einzelparameter wurden weitere Kenngrößen gebildet, die den Vergleich mit Literaturangaben unterstützen. Von besonderer Bedeutung ist der Parameter Sphärizitätsindex, der in Verbindung mit anderen Werten eine ökologische Interpretation des Morphotyps zuläßt. Zusätzlich werden die Meßwerte zur Erstellung und Interpretation von ontogenetischen Reihen verwendet. Dies erfolgt jedoch nur, wenn die zu interpretierenden Taxa in einer ausreichenden Menge und vollständig erhalten zur Verfügung stehen.

Variable	Abkürzung	Einheit
Länge Ventralklappe	LV	mm
Länge Dorsalklappe	LV	mm
Größte Breite	B	mm
Größte Dicke	D	mm
Apikalwinkel	A	Grad
Volumen	V	cm^3

Tabelle 3. Liste der metrisch skalierten Variablen.

Variable	Abkürzung	Beschreibung
Sphärizitätsindex	S	$S = \frac{2D}{LV + B}$ (nach DELANCE 1969)

Tabelle 4. Formel zur Ermittlung des Sphärizitätsindex.

Die Angabe der metrischen Meßwerte (Länge, Breite, Dicke, Apikalwinkel) dient im wesentlichen dem Erstellen ontogenetischer Reihen und zur Bestimmung der grundlegenden statistischen Parameter Mittelwert, Standardabweichung und Varianz. In taxonomischen Bearbeitungen werden zumeist die leicht zu ermittelnden externen Basisdaten Länge der Ventralklappe (die maximale Längserstreckung des Brachiopoden), maximale Breite und maximale Dicke des Gehäuses aufgeführt. In verschiedenen Bearbeitungen mit ökologischen und taxonomischen Zielsetzungen wird, wie auch in der vorliegenden Studie, die Histogrammdarstellung einzelner Gehäuseparameter (meist die Klappenlänge) sowie die Abbildung der Längen / Breiten - Verhältnisse der Ventralklappe dazu verwendet, die monospezifische Struktur der untersuchten Fauna zu untermauern (ROLLET 1964 a, b, c,

ROUSSELLE 1965, BROOKFIELD 1973, DZIK 1979, HELIASZ & RACKI 1980, ROUSSELLE 1985).
An gut erhaltenen Objekten können weitere Parameter, wie z.B. Länge der Dorsalklappe und Apikalwinkel (vergleiche COOPER 1972, 1979, 1981 a-d, 1982) aufgenommen werden. Neben den externen Basisparametern wurde an vollständig erhaltenen Individuen eine Volumenmessung vorgenommen. Volumenmessungen an kleinen Objekten benötigen generell einen hohen technischen Aufwand. Die Volumina der Brachiopodengehäuse wurden mit einer Feinwaage der Marke Satorius (Meßgenauigkeit: 10^{-3} g) ermittelt. Ein Gesetz von Archimedes besagt, daß der Auftrieb, den ein allseitig von einer Flüssigkeit umgebener Körper erfährt, den gleichen Betrag hat wie die Gewichtskraft, mit der die vom Körper verdrängte Flüssigkeit von der Erde angezogen wird (vergleiche HÖFLING 1981). Daraus läßt sich das nachfolgend beschriebene praktische Verfahren ableiten: Man stellt ein mit destilliertem Wasser gefülltes Gefäß auf die Waagschale der Feinwaage und ermittelt das Gesamtgewicht.

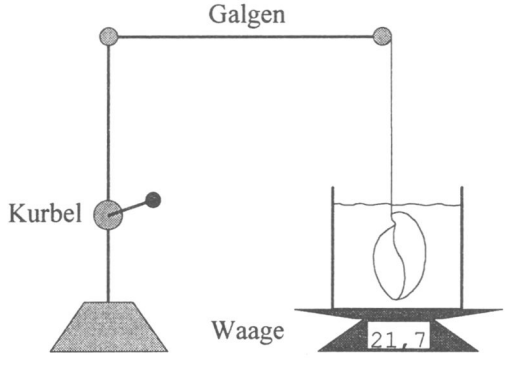


Abbildung 2. Schematisierte Darstellung der verwendeten Meßvorrichtung zur Ermittlung des Volumens eines Brachiopodengehäuses. Mit Hilfe einer Kurbel wird der an einem Faden befestigte Brachiopode in das mit destilliertem Wasser gefüllte Gefäß eingebracht. Die Gewichtszunahme wird an der Waage abgelesen.

Mit Hilfe eines Galgens wird nun der Brachiopode vollständig in die Flüssigkeit eingebracht, ohne dabei den Boden des Gefäßes zu berühren. Die Gewichtszunahme wird an der Waage abgelesen. Die Verwendung des Galgens ist dabei unerlässlich, da sich die Flüssigkeit nach dem Eintauchen des Körpers in absoluter Ruhe befinden muß, um ein genaues Ablesen des Gesamtgewichts an der Waage zu ermöglichen.
Das verwendete Wasser besitzt bei + 4 °C eine Dichte von 1 g cm^{-3} (vergleiche SCHRÖTER et al. 1985), so daß die ermittelte Gewichtszunahme mit dem Volumen des zu messenden Brachiopodengehäuses übereinstimmt. Aus der Differenz der beiden Messungen ergibt sich das Volumen des Gehäuses mit der Einheit cm^3.
Durch den Vergleich von Basisvariablen mit den ermittelten Volumenwerten von Individuen einer Art können u.a. Wachstumsallometrien dargestellt werden (BOOKSTEIN 1991). Die Krümmung und der exakte Verlauf der Kommissurlinie ist mit Hilfe der herkömmlichen Verfahren (Schiebelehre und Meßokular) nur unpräzise zu ermitteln, da die Kommissurlinie, bedingt durch frontale und laterale Sulci und Plicationen, nicht in einer Ebene verläuft. Hierzu wurden vollständige Exemplare zunächst fotografiert und die Fotovorlagen danach gescannt, um sie für eine Umrißanalyse zu digitalisieren. Weitere Informationen sind dem Kapitel 8.3 (Fourieranalyse) zu entnehmen.
Durch Gegenüberstellung der zusammengesetzten Variablen Längenindex und Index zur relativen Dicke lassen sich die drei grundlegenden Größen eines Brachiopoden in einer graphischen Darstellung in Beziehung setzen und Rückschlüsse auf die Korrelation der Variablen ziehen. Korrelationsdiagramme bieten gegenüber der variationsstatistischen Darstellung den Vorteil, daß die wahren Beziehungen der Variablen in Bezug gesetzt und direkt aus dem Diagramm abgelesen werden können (KIRCHNER 1931).
Der aus den drei Variablen Länge der Ventralklappe, maximale Breite und maximale Dicke zusammengesetzte Sphärizitätsindex (DELANCE 1969) gestattet ein gutes Schätzen der Sphärizität des Brachiopodengehäuses und gibt in Verbindung mit den Parametern Volumen und Verlauf der frontalen Kommissurlinie Spielraum zur ökologischen Interpretation des Morphotyps. Die dimensionslose Variable Sphärizitätsindex wird aus dem Quotienten der doppelten Dicke und der Summe aus Länge der Ventralklappe und der Breite des vermessenen Objektes errechnet. Die Werte liegen dabei zwischen

eins und einem Wert kleiner als eins. Ist das Objekt ideal gerundet (Kugelform), beträgt der Sphärizitätsindex genau eins, da die drei Variablen in diesem Fall identische Werte besitzen. Den gleichen Wert würde allerdings auch ein Würfel aufweisen, da hier die drei Raumachsen den gleichen Betrag besitzen. Dieser Fehler kann aber vernachlässigt werden, da bereits bei Beginn der Meßreihen fest stand, daß es sich um kantengerundete Objekte handelt.

Beispiel	Sphärizitätsindex
Kugel	1,00
Zittelina gutta	0,91
Hühnerei	0,83
Zittelina orbis	0,53
Juralina insignis	0,49

Tabelle 5. Ausprägung der Variablen Sphärizitätsindex anhand von ausgewählten Beispielen.

Besonders die merkmalsarmen Klappen vieler terebratulider Brachiopoden bieten derzeit noch wenige Ansatzpunkte für eine morphometrische Klassifizierung und Interpretation der verschiedenen Morphotypen. Der Hauptgegenstand der Untersuchungen ist, neben der Bestimmung der metrischen Meßwerte der Klappen, auch die Ermittlung des Verlaufs der Umrißlinie in der Dorsalansicht und des Verlaufs der Kommissurlinie in der Frontalansicht.

Nach einer ersten Sichtung der gesamten Population wurde eine auf nominal skalierten Variablen basierende individuenspezifische Checkliste (Abbildung 3) erstellt. Die Checkliste erfaßt zunächst die Herkunft, Fazies und Systematik. Den größten Teil der Liste bildet die Beschreibung der externen Morphologie des Brachiopoden, um eine rasche jedoch grobe Zuordnung des Taxons in eine bestehende Morphotypenklasse zu ermöglichen. Checklisten finden in der statistischen Aufnahme taxonomischer (POPOV et al. 1996) oder paläobiologischer (HANGER 1996, HOLMER & POPOV 1996) Daten immer dann Verwendung, wenn es notwendig ist, große Informationsmengen rasch zu erfassen und weiter zu verarbeiten.

8.2 Nominale Variable (Checkliste)

Die unten beschriebene Checkliste basiert auf einem nominalen Skalenniveau und dient im wesentlichen dazu, eine Brachiopodenpopulation in ihren Grundzügen externmorphologisch statistisch zu erfassen. Mit Hilfe der Liste ist es jedoch nicht möglich, sehr geringe Abweichungen der externen Morphologie zu erkennen. Die präzise Erfassung des Umrisses wurde daher mit Hilfe der Fourieranalyse mit anschließender Auswertung der Fourierkoeffizienten durchgeführt.

Lokalität:
Fazies:
Gattung:
Art:

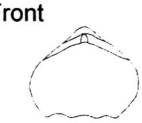
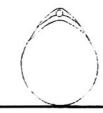
Zustand (Z)

(1) fragmentiert	(2) vollständig

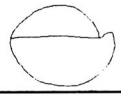
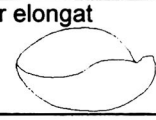
Pathologisch (P)

(1) nein	(2) Transportbedingte Verletzung
(3) Wachstumsanomalie	(4) Syn-vivo-Schalenverletzung

Umriß dorsal (UD)

(1) subzirkular	(2) triangular	(3) triangular-elongat	(4) triangular mit gewellter Front 
(5) triangular mit frontaler Vertiefung	(6) pentagonal	(7) tetragonal	(8) subzirkular elongat 

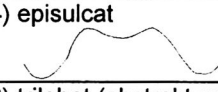
Umriß lateral (UL)

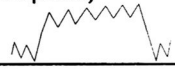
(1) zirkular	(2) zirkular elongat	(3) flach
		

Kommissursymmetrie frontal (KSF)

(1) symmetrisch	(2) links asymmetrisch	(3) rechts asymmetrisch

Kommissurverlauf frontal (KVF)

(1) rectimarginat	(2) uniplicat	(3) sulcat	(4) episulcat
			
(5) parasulcat	(6) intraplicat	(7) antiplicat	(8) trilobat (abstrakt parasulcat) auch bilobat & tetralobat

(9) polylobat (abstrakt uniplicat)	(10) gewellt	(11) zick-zack-rectimarginat
		

Kommissurverlauf lateral (KVL)

(1) gerade	(2) ventral gebogen	(3) dorsal gebogen
(4) weitständig gewellt	(5) zick-zack-förmig	

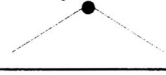
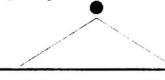
Stiellochdurchmesser - lichte Weite - (SD)

(1) < 0,5 mm	(2) 0,5 bis 1 mm	(3) 1 bis 1,5 mm
(4) 1,5 bis 2 mm	(5) > 2 mm	

Stiellochform (SF)

(1) rund	(2) oval	(3) eckig

Foramenposition (FP)

(1) Beak ridges sehr schwach ausgebildet oder gar nicht vorhanden			
(2) hypothyridid	(3) mesothyridid	(4) permesothyridid	(5) epithyridid
			

Anzahl der Rippen (AR)

(1) keine Berippung		
(2) costat (<15 Rippen /10 mm)	(3) costellat (15 bis 25 Rippen /10 mm)	(4) capillat (>25 Rippen /10 mm)

Schalenaufbau (SA)

(1) punktat	(2) impunktat

Abbildung 3. Checkliste der nominalen Variablen. In Klammern stehen die jeweils verwendeten Kodierungen.

8.3 Fourieranalyse

In der vorliegenden Untersuchung wird eine Technik zur Bildanalyse verwendet, die es ermöglicht, automatisch einfache zweidimensionale Umrißlinien zu erfassen. Die Umrisse der in Dorsal- und Frontalansicht fotografierten Brachiopoden werden dabei durch die elliptische Fourier-Transformation charakterisiert. Die Digitalisierung der gescannten Fotovorlagen wurde stets an der Spitze des Umbo begonnen

und entgegen des Uhrzeigersinns mit bis zu 125 Meßpunkten bis zum Ausgangspunkt fortgesetzt (Abbildung 4).

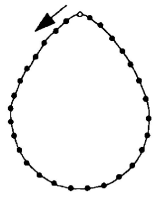


Abbildung 4 zeigt eine vereinfachte Darstellung der Lage der Meßpunkte entlang der dorsalen Umrißlinie des Brachiopodengehäuses. Die Digitalisierung beginnt am Umbo und setzt sich entgegen des Uhrzeigersinns fort (Pfeil).

Die Methode der elliptischen Fourierapproximation (KUHL & GIARDINA 1982) besteht in einer allgemeinen Prozedur, die eine geschlossene Kurve an einen geordneten Satz von Datenpunkten in einer zweidimensionalen Ebene mit beliebiger Genauigkeit anpassen kann. Die elliptische Fourieranalyse benutzt die orthogonale Zerlegung einer Kurve in eine Summe von harmonischen Ellipsen. Diese Ellipsen können dazu benutzt werden, jede geschlossene ebene Kurve (künstlich) zu approximieren. Um die Geometrie der Fläche abschätzen zu können, kann zunächst das Anpassen von kleinen linearen Segmenten in Form eines komplexen Polygons an den Kurvenverlauf betrachtet werden. Bei kleinen Segmentlängen zeigt der Polygon eine gute Approximation. Die Rechenmethoden, die in vielen früheren Anwendungen der Fourieranalyse verwendet wurden, verlangten, daß alle Segmente des Polygonzuges die gleiche Länge besitzen müssen. Überdies waren diese Anwendungen auf nahezu ovale Umrisse begrenzt, weil der angeglichene Polygonzug eine Distanzfunktion (von einem Fixpunkt beginnend) beschreibt. In ROHLF & ARCHIE (1984) werden verschiedene Techniken zu diesem Thema diskutiert.

Der Vorteil der in dieser Arbeit verwendeten elliptischen Fourierzerlegung liegt in der veränderlichen Länge der Segmente des Polygonzugs. Werden die Wechsel in den x- und y-Richtungen unabhängig voneinander behandelt, kann die Kurve jeden Verlauf annehmen - auch dann, wenn sich die Kurve selbst schneidet (Bildung von Schlaufen und Kreuzungen). Traversiert ein Punkt den Polygon mit einer konstanten Geschwindigkeit, so beschreibt die *x*-Koordinate eine Funktion *x(t)* zum Zeitpunkt *t*. Diese Funktion ist einwertig, stückweise linear, ununterbrochen und periodisch. Deshalb besitzt diese Funktion eine Fourierausdehnung in Sinus- und Cosinuskurven von ganzzahligen Frequenzen mit angepaßten Amplituden.

Für alle ganzzahligen *n* existiert eine trigonometrische Kurve (die Summe einer Sinus- und Cosinuskurve), die den *n*-ten harmonischen Inhalt der *x*-Projektion des Polygons repräsentiert. Gleiches gilt für den Fall der *y*-Projektion. GIARDINA & KUHL (1977) zeigten, daß für jedes *n* diese Kurven eine Ellipse in der *xy*-Ebene beschreiben.

Um das originale Polygon zu rekonstruieren, werden diese Ellipsen für alle Harmonics vektoraddiert. Die Rekonstruktion von *n* Harmonics ist die bestmögliche Anpassung im Sinne der „least squares". Das Integral entlang des Polygons der quadrierten (*x*- oder *y*-Richtung) Differenzen zwischen dem Polygon und der Teilsumme für *N* Ausdrücke einer trigonometrischen Serie ist ein Minimum, wenn die Koeffizienten für die Serie Fourierkoeffizienten sind.

Die Fourierkoeffizienten für das *n*-te Harmonic der *x*-Projektion sind:

$$A_n = \frac{T}{2n^2\pi^2}\sum_{p=1}^{k}\frac{\Delta x_p}{\Delta t_p} * \left(\cos\frac{2\pi n t_p}{T} - \cos\frac{2\pi n t_{p-1}}{T}\right)$$

und

$$B_n = \frac{T}{2n^2\pi^2}\sum_{p=1}^{k}\frac{\Delta x_p}{\Delta t_p} * \left(\sin\frac{2\pi n t_p}{T} - \sin\frac{2\pi n t_{p-1}}{T}\right)$$

Dabei bezeichnet *k* die Anzahl der Schritte im Umriß (indiziert mit p). Δx_p ist die Ersetzung der *x*-Achse entlang der Kontur zwischen *p-1* und *p*. Δt_p ist die Länge des linearen Segments zwischen diesen Schritten. t_p ist die akkumulierte Länge dieser Segmente am Punkt *p*. *T* (=t_k) ist die totale Länge der Kontur, wie sie durch die Approximation an das Polygon ermittelt wurde.

Die Koeffizientenserien für die y-Projektion einer Spur, C_n und D_n können in der gleichen Weise ermittelt werden, wenn die

Wechsel in der *y*-Richtung verwendet werden.
In der vorliegenden Arbeit wurden die Koeffizienten der ersten 30 Harmonics ermittelt. Bei einer Umrißanalyse an Lamellibranchiatenklappen verwendeten KUHL & GIARDINA (1982) die ersten 10 Harmonics. Diese reichten aus, um die allgemeine Form der Schalen gut zu beschreiben.
Beide Verfahren - Klassifizierung der Objekte mittels einer Checkliste und die Digitalisierung der äußeren Form - liefern große Datenmengen, die ohne statistische Hilfsmittel nicht auszuwerten sind. Zwei multivariate Verfahren kommen in dieser Arbeit zum Einsatz: Die Clusteranalyse (Kapitel 8.4) und die Diskriminanzanalyse (Kapitel 8.5).

8.4 Clusteranalyse

Die Clusteranalyse stellt ein Verfahren zur Gruppenbildung dar (BACKHAUS et al. 1994). Das Ziel einer Clusteranalyse ist es, Daten von Objekten (oder Personen) in Gruppen zusammenzufassen, wobei die Mitglieder innerhalb einer Gruppe eine möglichst hohe Übereinstimmung aller Eigenschaften aufweisen sollen. Zwischen den Gruppen sollen die Ähnlichkeiten jedoch so gering wie möglich sein.
Besondere Aufmerksamkeit bei der Planung und Durchführung einer Clusteranalyse kommt der Auswahl und Aufbereitung von Merkmalen der Objekte zu. Von Bedeutung ist vor allem das Meßniveau der Skala, mit der die einzelnen Merkmale gemessen wurden. Die beschreibende Statistik unterscheidet hauptsächlich nominale, ordinale und metrische Daten (DEICHSEL & TRAMPISCH 1985).
Nach der nominalen Skalierung repräsentieren Ordinalskalen das nächsthöhere Meßniveau. Mit Hilfe von Ordinalskalen lassen sich Rangordnungen von Objekten sowie subjektive Merkmalsausbildungen (z.B. Bonituren oder Schulnoten) bestimmen (LORENZ 1988). Die in der Checkliste verwendeten Codierungen entsprechen diesem Typ. Der Ablauf einer Clusteranalyse kann in zwei grundlegende Schritte unterteilt werden:
- Auswahl eines geeigneten Proximitätsmaßes und
- Festlegung des Fusionierungsalgorithmus.

Die Wahl des Proximitätsmaßes hängt in hohem Maß von der Skalierung der Rohdaten ab, da einige Fusionierungsalgorithmen nur speziell skalierte Daten verarbeiten können.
Das Programmpaket SPSS für Windows 7.5 stellt verschiedene unterschiedliche Proximitätsmaße zur Verfügung. In der vorliegenden Bearbeitung wurde ausschließlich die quadrierte euklidische Distanz als Proximitätsmaß verwendet. Als Fusionierungsalgorithmus wurde das Verfahren nach WARD verwendet. Das WARD-Verfahren faßt diejenigen Objekte, welche die Varianz (Streuung) innerhalb einer Gruppe am geringsten halten, zu einem Cluster zusammen. Die dadurch entstandenen Cluster sind äußerst homogen. Als Heterogenitätsmaß wird das Varianzkriterium (die Fehlerquadratsumme) herangezogen (BACKHAUS et al. 1994). Als agglomerative Prozedur beginnt das WARD-Verfahren mit der Ermittlung der Distanzen aller Objekte. In dieser feinsten Partition repräsentiert jedes einzelne Objekt ein Cluster. Danach werden die beiden Cluster mit der geringsten Distanz (also der größten Ähnlichkeit) gesucht und zu einem Cluster zusammengefaßt. Nun werden die Abstände zwischen den neu entstandenen Gruppen ermittelt und so die Anzahl der Cluster schrittweise reduziert. Nach BACKHAUS et al. (1994) bildet das Verfahren von WARD in den meisten Fällen sehr gute Partitionen.
Als Hilfe bei der ökologischen Interpretation großer Datenmengen werden häufig mehrere Clusterverfahren parallel verwendet (SPRINGER & BAMBACH 1985). LESPÉRANCE (1990) benutzte für eine Faunenanalyse des Welsh Borderland (Ludlow) sieben Fusionierungsalgorithmen und kam zu der Schlußfolgerung, daß die Ergebnisse sehr stark von dem verwendeten Rohdatenmaterial (binäre oder metrische Werte) abhängen und zum Teil nur schwer zu interpretieren sind. Gegensätzlich äußert sich PARKS (1966), der ebenfalls mit unterschiedlichen Clustermethoden Kornfraktionen aus Sedimenten der Bahamas untersuchte. Danach bietet die Methode der Clusteranalyse generell die Möglichkeit umfangreiche Datensätze in leicht verständlichen, zweidimensionalen Dendrogrammen aufzuschlüsseln, wenn die Daten un- bzw. niedrigkorreliert sind.

Die vorliegende Studie ergab auf der Basis der verwendeten Methodik nachvollziehbare Ergebnisse.

8.5 Diskriminanzanalyse

Mit Hilfe der Diskriminanzanalyse ist es möglich, Unterschiede zwischen zwei oder mehreren Gruppen zu untersuchen, wobei die Mehrzahl der Variablen pro Gruppe bei minimalem Informationsverlust durch Linearkombination zu einer einzigen Variablen zusammengefaßt werden. Die zu untersuchenden Gruppen können sich entweder direkt aus der Fragestellung ergeben oder durch eine der Analyse vorgeschaltete Clusteranalyse entstammen. Alle in dieser Arbeit unternommenen Diskriminanzanalysen basieren auf zuvor erstellten Clusteranalysen. Die Anzahl der Gruppen war daher immer bekannt. Die Diskriminanzanalyse wird in der vorliegenden Arbeit grundsätzlich dazu verwendet, um die Abstände zwischen den verschiedenen Clustern (Morphotypen) zu untersuchen und die Abstände (Ähnlichkeiten) zwischen Gruppen graphisch darzustellen. Bedingt durch die begrenzte Auswahl der Variablen der Checkliste Umriß dorsal (UD) und Kommissurverlauf frontal (KVF) wird jedoch nur ein geringer Teil der Möglichkeiten dieser Analysetechnik genutzt. In den Darstellungen der Kapitel 10 (Interpretation der Checklistendaten) und Kapitel 12.3 (Interpretation der Bildanalyse) werden die Abstände der Cluster mit Hilfe von zweidimensionalen Grafiken abgebildet. Die x- bzw. y-Achsen der Grafiken werden durch die Werte der beiden Diskriminanzfunktionen bestimmt und sind in den Darstellungen zugunsten der Übersichtlichkeit nicht abgetragen. Die Diskriminanzfunktion verbindet mittels einer Linearkombination die verwendeten Variablen und versucht nach Berechnung der Funktion für jede einzelne Variable eine optimale Trennung der Gruppen. Eine schrittweise Einführung in die Verwendung der Diskriminanzanalyse ist in BACKHAUS et al. (1994) dargestellt. Auf die Angabe des teilweise sehr umfangreichen Formelwerks wird daher in dieser Arbeit verzichtet.

8.6 Ablaufdiagramm der Analyse

Die inhomogene Zusammensetzung der Populationen und der oftmals hohe Fragmentierungsgrad der Individuen machten die Formulierung eines Ablaufdiagramms notwendig. Alle Zweige des Ablaufdiagramms enden in der Gruppenbildung und -differenzierung mit Hilfe der Clustertechnik und des Diskriminanzanalyse-Verfahrens. Die Analysen bei Endpunkt **A** basieren ausschließlich auf den nominal skalierten Werten der Checkliste. Endpunkt **B** analysiert die metrischen Werte (inklusive Extrapolation) der Brachiopodengehäuse, die mit Hilfe der Checkliste aufgenommen wurden. Die Analysen des letzten Endpunktes **C** basieren auf gescannten Literaturvorlagen und sehr gut erhaltenen gescannten Brachiopoden-Fotografien aus der vorliegenden Sammlung.

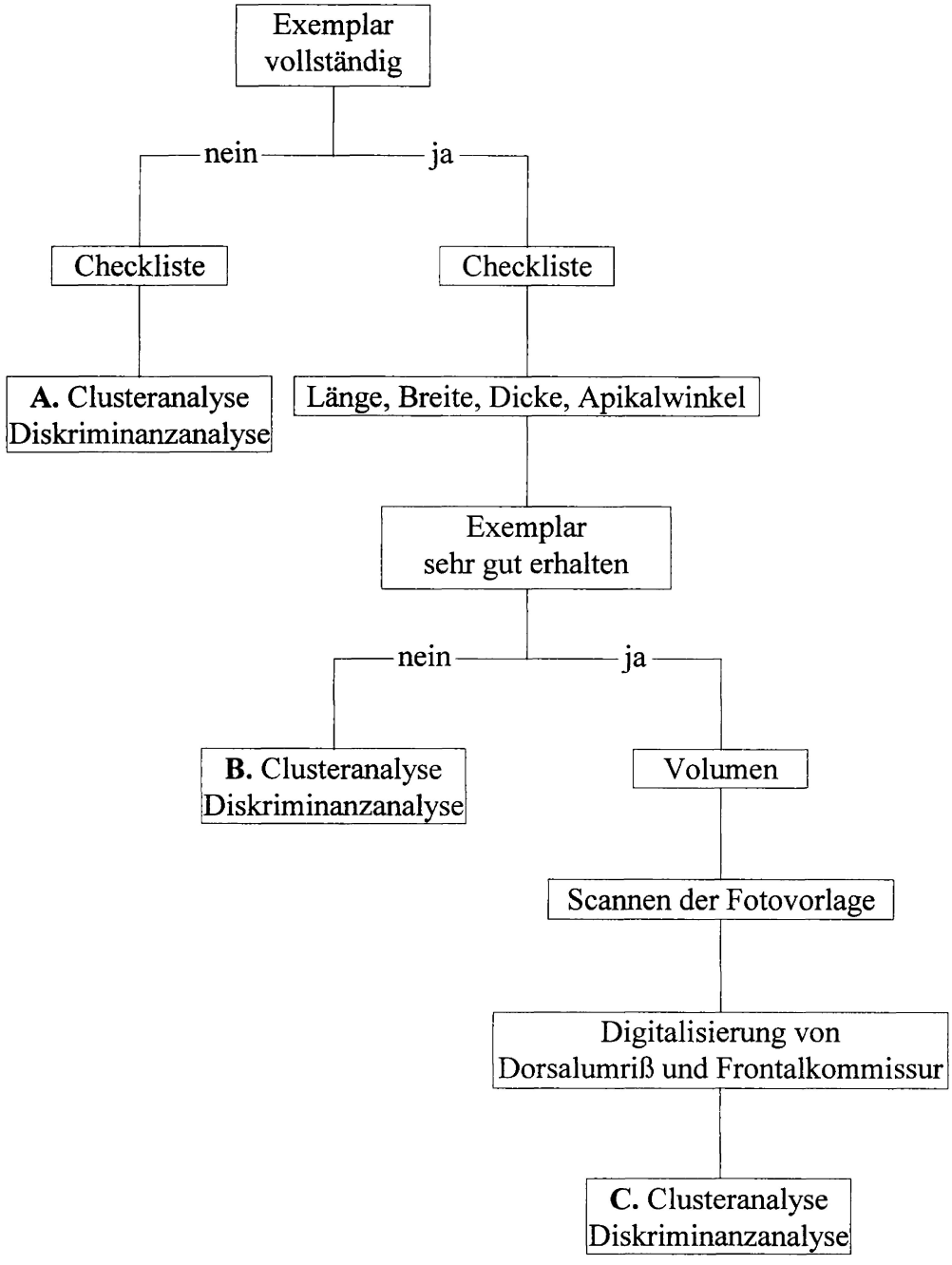


Abbildung 5. Ablaufdiagramm der Analyse.

9 Aufschlüsse (Fazies, Brachiopodenfauna: metrische Daten)

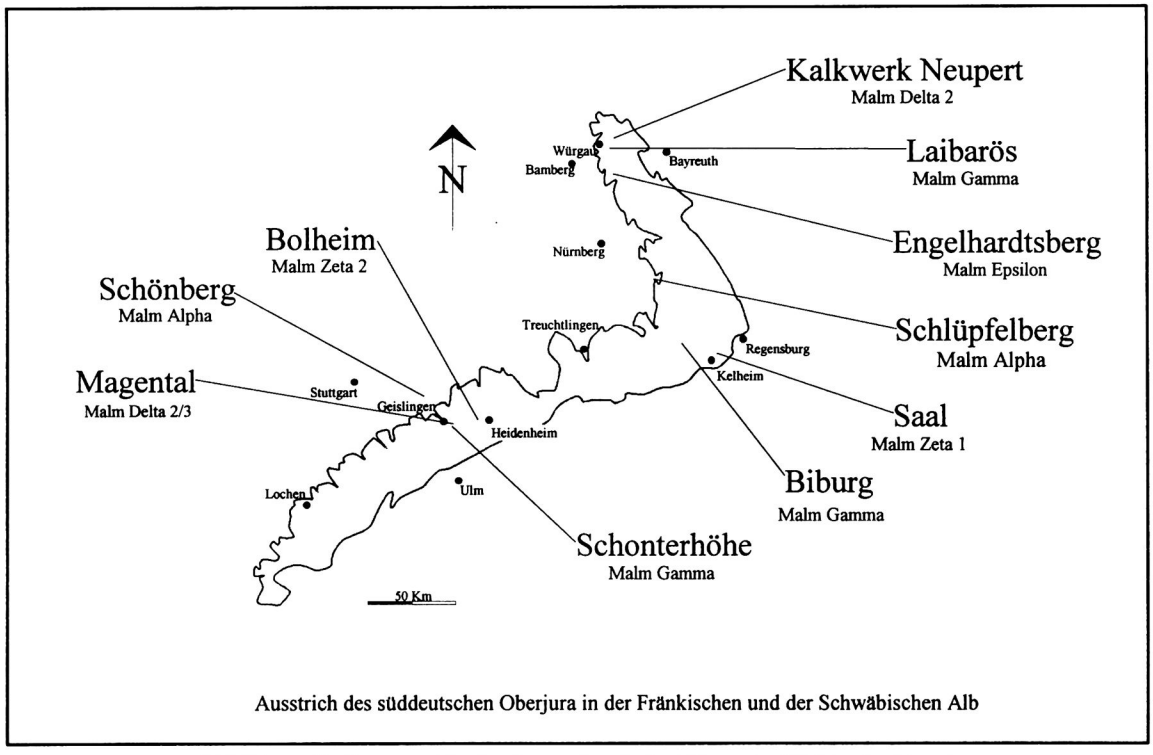


Abbildung 6. Geographische Lage der Aufschlüsse in Süddeutschland.

9.1 SCHÖNBERG (Malm α)

Fazies
Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies

Geographische Lage
Der Aufschluß Schönberg befindet sich ca. 1,4 Kilometer ENE des Ortes Wißgoldingen in Baden-Württemberg (Blatt 7224 Schwäbisch Gmünd-Süd, 1 : 25.000, R ^{35}61175, H ^{54}00100).

Stratigraphie, Fazielle Ausbildung, Begleitende Makrofauna
Der Aufschluß Schönberg befindet sich in der mergeligen Fazies des mittleren und oberen Oxfordiums 1 (= Impressamergel), deren Mächtigkeit auf dem Kartenblatt ca. 75 m beträgt (HÖNIG 1984). Lithologisch setzen sich die Oxfordmergel überwiegend aus hellgrauen, teilweise glaukonitischen Tonsteinen und Mergeln mit zwischengeschalteten Kalkbänken zusammen. Selten treten Phosphoritknollen auf. In den oberen, stärker fossilführenden Abschnitten des Aufschlusses treten hellere Mergelkalke mit pyritisierten Konkretionen und Fucoiden (wahrscheinlich *Chondrites hechingensis*) auf. Sie enthalten ausschließlich Brachiopoden der Art *Aulacothyris impressa* (ZIETEN).
Die Begleitfauna besteht vorwiegend aus Belemnitenrostren und kleinwüchsigen z.T. pyritisierten Ammoniten (meist Glochiceraten und Taramelliceraten). Daneben treten isolierte Platten von Asteroidea (Seesternen) sowie - sehr selten - turmförmige Gastropoden, Crinoiden-Stielglieder und kleine Fragmente von Solitärkorallen auf.

Brachiopodenfauna
Aulacothyris impressa (ZIETEN) verschiedener ontogenetischer Stadien.

Verteilung und Ausbildung der externmorphologischen Parameter gemäß Checkliste
Gesamtanzahl: 101 Exemplare.

Zustand der Exemplare: Vollständig erhalten 29 (28,7 %), fragmentiert 72 (71,3 %).
Alle Exemplare liegen in Schalenerhaltung vor. Der Erhaltungszustand der Individuen ist mäßig gut. Häufig lassen sich nur

Klappenfragmente aus den Mergeln sammeln. Selten sind beide Klappen im Verband. Bei einigen Exemplaren ist die Dorsalklappe durch Setzungsdruck gegen die Ventralklappe lateral verschoben und teilweise eingedrückt. An derartig deformierten Brachiopoden, wie auch an den Klappenfragmenten, konnten keine metrischen Variablen ermittelt werden.
Ausprägung der Variablen „Umriß dorsal (UD)", „Umriß lateral (UL)", „Kommissursymmetrie frontal (KSF)", „Kommissurverlauf frontal (KVF)", „Kommissurverlauf lateral (KVL)":

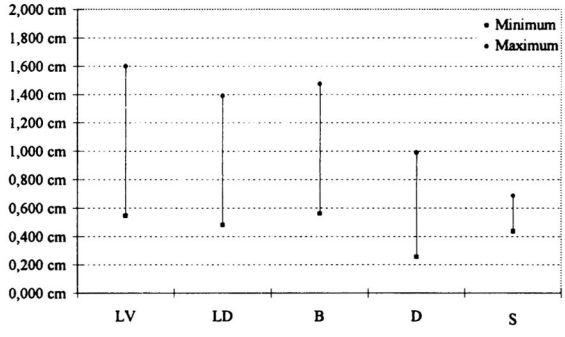


Abbildung 7. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für *Aulacothyris impressa* aus dem Aufschluß Schönberg.

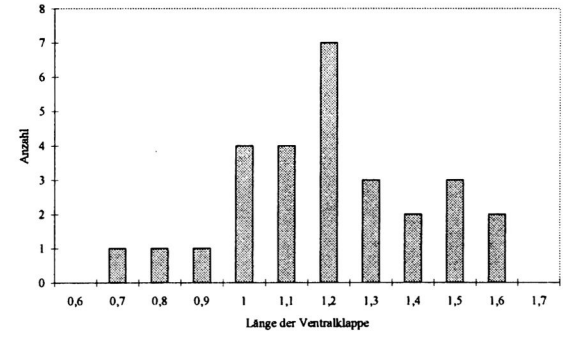


Abbildung 8. Häufigkeitsverteilung der Ventralklappenlänge von *Aulacothyris impressa*. N = 28. Klassenbreite: 1 mm.

In der Gesamtübersicht der externmorphologischen Messungen an den Brachiopodenklappen des Aufschlusses Schönberg zeigt sich ihre monospezifische Natur. Alle Individuen weisen einen subzirkularen dorsalen Umriß auf. 76 % der Brachiopoden besitzen einen zirkularelongaten lateralen Umriß und bei 24 % ist er flach ausgebildet.

Der größte Teil der Individuen (96 %) weist eine symmetrische Frontalansicht auf. 4 % der Brachiopoden sind links asymmetrisch. Bei allen Klappen verläuft die Frontalkommissur sulcat und die Lateralkommissur ist dorsal gebogen.
Die annähernd normalverteilten Klappenlängen (Abbildung 8) und die Punktverteilung der Längen / Breiten - Verhältnisse (Abbildung 9) von *Aulacothyris impressa* unterstützen den Eindruck einer monospezifischen Fauna.

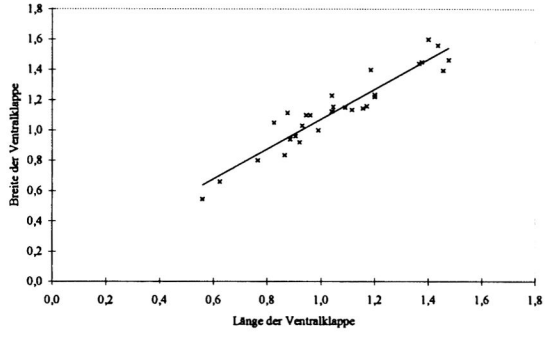


Abbildung 9. Verhältnis von Länge der Ventralklappe zu maximaler Gehäusebreite bei *Aulacothyris impressa*. Das Wachstum beider Variablen verläuft ± isometrisch. Juvenile und adulte Stadien gehen fließend ineinander über. N = 28. Achseneinheit: cm.

9.2 SCHLÜPFELBERG (Malm α)

Fazies
Verschwammte Kalk/Mergelfazies im Verzahnungsbereich von Schicht- und Moundflankenfazies.

Geographische Lage
Der aufgelassene und stark verwilderte Steinbruch befindet sich an der Nordwestseite des Schlüpfelberges (Blatt Berching 6834, 1 : 25 000, R ^{44}58500 H ^{54}48325) zwischen den Orten Sulzbürg und Mühlhausen.

Stratigraphie, Fazielle Ausbildung, Begleitende Makrofauna
Die Schwammkalke des Kartenblattes Berching sind nach SCHMIDT-KALER (1981) grundsätzlich in das untere Oxfordium (Malm α) einzuordnen. Ein Fund von *Epipeltoceras bimammatum* (QUENSTEDT 1858) durch H. KEUPP aus dem fossilreichen Horizont, aus dem die bearbeitete

Brachiopoden-Fauna stammt, belegt die Position des Vorkommens am Schlüpfelberg im obersten Abschnitt der Malm alpha - Fazies und datiert es in das obere Mittel-Oxfordium (KUSSIUS 1995). Die Schwammkalke des Schlüpfelberges repräsentieren als westlicher Ausläufer der Parsberger Riffschranke (V. FREYBERG 1966) den nördlichen Ausläufer der Fazieseinheit „Südliche Frankenalb".
Im Aufschluß verzahnen sich die stark verschwammten brachiopodenführenden Mergellagen mit einer Spongiolith-Bioherm-Flanke.
Nach KUSSIUS (1995) setzt sich die Makrofauna des unmittelbaren Moundflankenbereiches vorwiegend aus Kieselschwämmen (44,26 Gewichts-%, davon 93,1 % Hexaxtinellida) und Brachiopoden (39,3 Gewichts-%) zusammen. Daneben treten Gastropoden, Lamellibranchiaten, Ammonoideen, Belemiten, Serpuliden und Echinodermaten auf.

Brachiopodenfauna

Terebratulida:
Argovithyris birmensdorffensis (MOESCH), *Placothyris rollieri* (MAAS), *Loboidothyris* cf. *bisuffarcinata* (SCHLOTHEIM), *Zittelina gutta* (QUENSTEDT), *Zittelina orbis* (QUENSTEDT), *Zittelina* sp., *Zeilleria* cf. *pentagonalis* (MAND.), *Megerlia loricata* (SCHLOTHEIM), *Megerlia pectunculus* (QUENSTEDT) und vereinzelt (nicht in die quantitative Analyse eingegangen): *Dictyothyris kurri* (OPPEL), *Nucleata nucleata* (SCHLOTHEIM) und Zeilleriidae: *Ornithella* cf. *lampas* (SOWERBY) und *Ornithella* cf. *lampadiformis* (ROLLIER).

Rhynchonellida:
Lacunosella sp., *Monticlarella strioplicata* (QUENSTEDT)

Verteilung und Ausbildung der externmorphologischen Parameter gemäß Checkliste
Zustand der Exemplare: Die Fauna ist überwiegend doppelklappig in Schalenerhaltung überliefert. Kompaktionsbedingte Deformationen sind selten. Das sehr heterogene Größenspektrum, in dem auch zahlreiche juvenile Gehäuse enthalten sind, schließt längeren strömungsbedingten Lateraltransport aus. Zur gleichen Aussage kommt die Analyse einer angewitterten, 110 x 150 cm großen Schichtfläche, auf der insgesamt 784 Individuen von *Lacunosella*, die in einzelnen nestartigen Vorkommen konzenriert sind, erfaßt werden konnten (KUSSIUS 1995). 39 % (307 Individuen) sind davon in ihrer instabilen, der Lebendstellung entsprechenden Position (der Wirbel der Ventralklappe nach unten orientiert) überliefert worden.
Der größte Teil der vorliegenden Brachiopodenfauna stammt aus der Sammlung H. KEUPP. Zusätzliches Material wurde bei zwei Geländebegehungen aufgesammelt.
Gesamtanzahl: 1759 vollständige Exemplare in Schalenerhaltung.
Aufgrund der großen Individuenzahl wurde eine repräsentative Stichprobe von 270 Brachiopoden in die statistische Untersuchung aufgenommen.

Terebratulida / Rhynchonellida-Verhältnis:

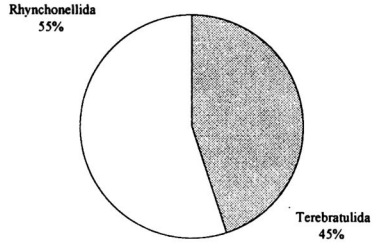


Abbildung 10. Verhältnis von Terebratulida zu Rhynchonellida im Steinbruch Schlüpfelberg. Umfang der Stichprobe: 270 Exemplare.

Ausprägung der Variablen „Umriß dorsal (UD)", „Umriß lateral (UL)", „Kommissursymmetrie frontal (KSF)", „Kommissurverlauf frontal (KVF)", „Kommissurverlauf lateral (KVL)":
36,7 % der Brachiopodenpopulation weisen einen tetragonalen dorsalen Umriß auf. Diese Gruppe setzt sich ausnahmslos aus Terebratulida zusammen. Bei 23,3 % ist der dorsale Umriß subzirkular ausgebildet. Einen solchen Umriß weisen besonders *Zittelina gutta* und *Zittelina orbis* auf. Sie bilden 88,4 % der Gruppe. Untergeordnet treten juvenile *Monticlarella strioplicata* und andere rhynchonellide Brachiopoden auf.
17 % der Brachiopoden zeigen einen subzirkular-elongat ausgeprägten dorsalen Umriß, der zu 61 % den Arten *Zittelina*

gutta und *Zittelina orbis* zuzuordnen ist und zu 28,3 % zittelina-ähnlichen Exemplaren. Untergeordnet weisen juvenile rhynchonellide Individuen (10,7 %) diese Umrißform auf.
Einen pentagonalen Umriß zeigen 8,1 % der Brachiopoden. Diese Umrißform wird zu 54,5 % von *Argovithyris birmensdorffensis* bzw. *Placothyris rollieri*, 27,3 % *Zittelina gutta* und *Zittelina* sp. gebildet.
Untergeordnet treten Brachiopoden mit einem triangularen dorsalen Umriß mit gewellter Front auf (7,4 %), bei 4,4 % ist er triangular-elongat ausgebildet und bei 3 % verläuft die Umrißlinie triangular. Diese Gruppen werden vornehmlich von *Monticlarella strioplicata* gebildet.
Einen zirkular-elongaten Umriß in der Lateralsicht zeigen 84,4 % der Brachiopoden. Bei 10,7 % ist diese Variable zirkular und 4,8 % flach ausgebildet.
Der Verlauf der frontalen Kommissurlinie ist bei 76,7 % der Individuen symmetrisch. 13 % besitzen eine links asymmetrische Frontalkommissur (90 % davon entfallen auf rhynchonellide Brachiopoden und 10 % auf terebratulide). Bei 10,3 % ist die frontale Kommissurlinie rechts asymmetrisch ausgebildet (ausschließlich Rhynchonellida). Da die Lacunosellen bevorzugt in dichten Gruppen lebten (siehe auch Kapitel 9.4 Aufschluß Laibarös (Malm γ)), neigen die Gehäuse durch die gegenseitige Behinderung zu Asymmetrien.
Die Frontalkommissur verläuft bei 41,5 % der untersuchten Brachiopoden polylobat (ausschließlich Rhynchonellida). Bei 18,9 % ist die Frontalkommissur sulcat ausgebildet. Dies trifft für die Arten *Zittelina orbis* und *Zittelina gutta* zu. 14,8 % der Individuen - überwiegend juvenile Terebratulida - zeigen einen rectimarginaten Verlauf der frontalen Kommissur. Eine episulcate Frontalkommissur weisen 11,9 % auf (49 % *Monticlarella strioplicata*, 38 % *Argovithyris birmensdorffensis* und *Placothyris rollieri*). Untergeordnet verläuft die frontale Kommissur bei 6,7 % uniplicat (meist *Zittelina*-Formen) und bei 6,3 % bi- bis tetralobat (Rhynchonellida).
47,7 % der Individuen besitzen eine zickzack-förmige Lateralkommissur (ausschließlich rhynchonellide Brachiopoden), bei 19,3 % verläuft sie gerade (*Zittelina gutta*, *Zittelina orbis* und juvenile Terebratulida) und 18,9 % weisen einen ventral gebogenen Verlauf der Lateralkommissur auf (35,2 % *Monticlarella strioplicata*, 24 % *Argovithyris birmensdorfensis* und *Zittelina*-Formen). Bei 14,4 % ist sie dorsal gebogen (70 % *Zittelina gutta*, 30 % *Zittelina orbis*).

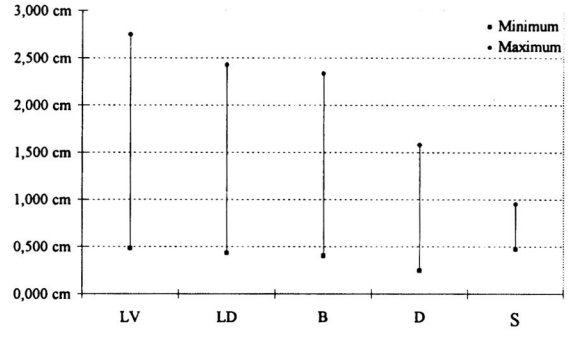


Abbildung 11. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für die terebratuliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Schlüpfelberg.

Von 59 Exemplaren von *Zittelina orbis* und *Zittelina gutta* wurden die Volumina der Klappen ermittelt und gegen die Länge der Ventralklappe als Punktdiagramm abgetragen (Abbildung 12). Die Spannweite der beiden Variablen ist bei *Z. orbis* größer als bei *Z. gutta* (Tabelle 6).

	Min	**Max**	**Spann-weite**
Länge Ventralklappe in cm *Z. gutta*	0,6900	0,8950	0,2500
Länge Ventralklappe in cm *Z. orbis*	0,4800	1,2500	0,7700
Volumen in cm^3 *Z. gutta*	0,0817	0,2050	0,1233
Volumen in cm^3 *Z. orbis*	0,0126	0,2306	0,2180

Tabelle 6. Vergleich der Variablen Länge der Ventralklappe und Volumen für *Zittelina gutta* und *Zittelina orbis* im Aufschluß Schlüpfelberg.

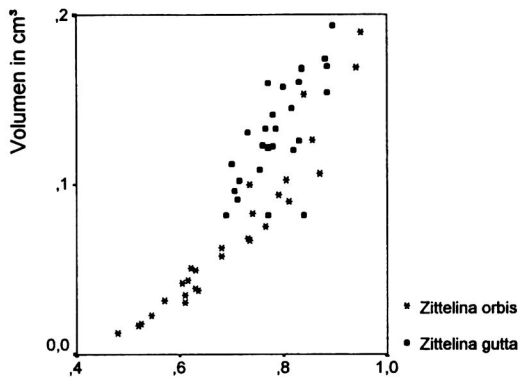


Abbildung 12. Verhältnis von Länge der Ventralklappe zu Volumen bei *Zittelina orbis* und *Zittelina gutta* im Aufschluß Schlüpfelberg. Die Trennung der beiden Arten kann auf Basis der unterschiedlichen Volumina mit einem jedoch breiten Überlappungsbereich vollzogen werden. N = 59.

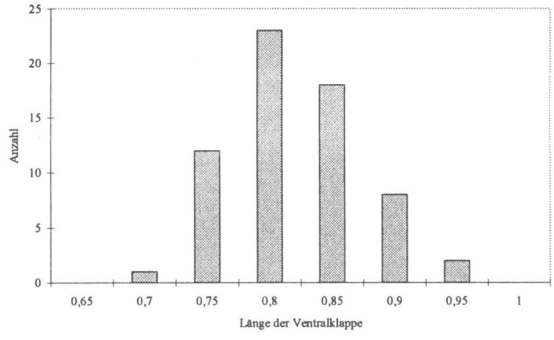


Abbildung 13. Häufigkeitsverteilung der Ventralklappenlänge von *Zittelina gutta*. N = 64. Klassenbreite: 0,5 mm.

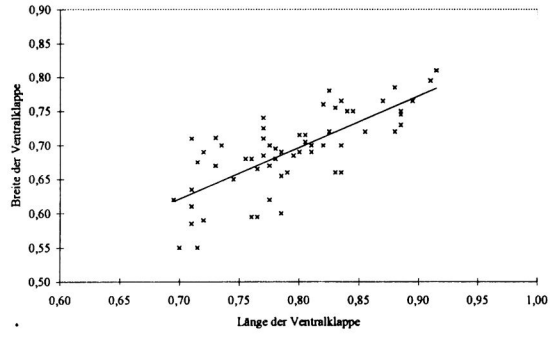


Abbildung 14. Verhältnis von Länge der Ventralklappe zu maximaler Gehäusebreite bei *Zittelina gutta*. N = 68. Achseneinheit: cm.

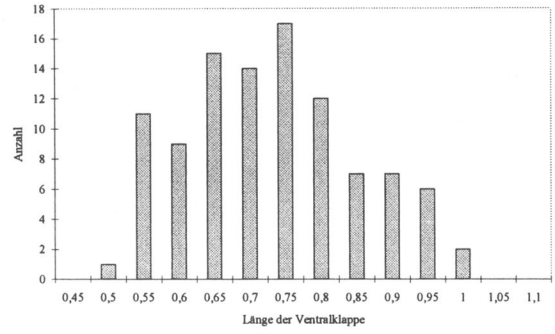


Abbildung 15. Häufigkeitsverteilung der Ventralklappenlänge von *Zittelina orbis*. N = 101. Klassenbreite: 0,5 mm.

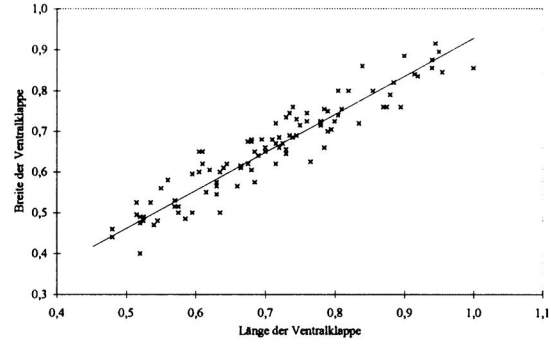


Abbildung 16. Verhältnis von Länge der Ventralklappe zu maximaler Gehäusebreite bei *Zittelina orbis*. N = 101. Achseneinheit: cm.

Der Vergleich der Verhältnisse von Länge der Ventralklappe und Sphärizitätsindex bei *Zittelina orbis* und *Zittelina gutta* erlaubt eine Differenzierung der beiden Arten.

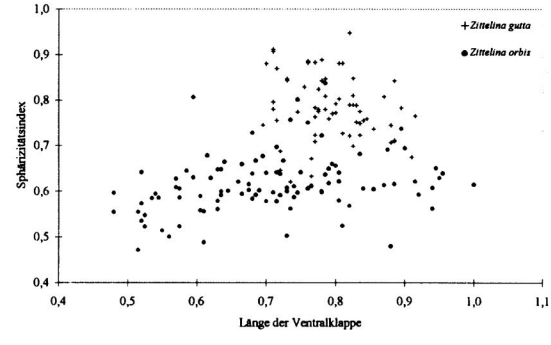


Abbildung 17. Verhältnis von Länge der Ventralklappe zu Sphärizitätsindex bei *Zittelina gutta* und *Zittelina orbis*. *Z. gutta* weist aufgrund der größeren Konvexität der Klappen höhere Werte im Sphärizitätsindex auf, als die in der Lateralansicht flacher erscheinende *Z. orbis*. N = 165. Achseneinheit: cm.

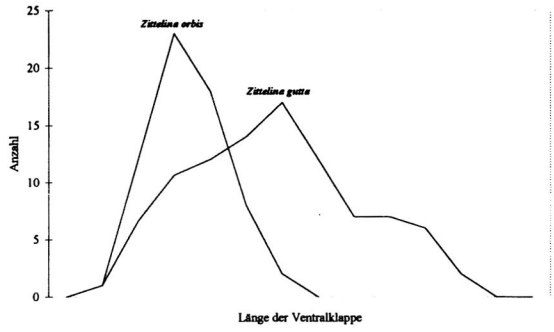


Abbildung 18. Vergleichende Darstellung der relativen Häufigkeiten der Ventralklappenlängen von *Zittelina gutta* und *Zittelina orbis*. N = 165.

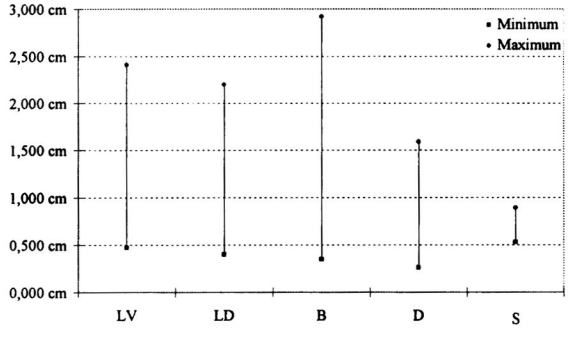


Abbildung 19. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für die rhynchonelliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Schönberg.

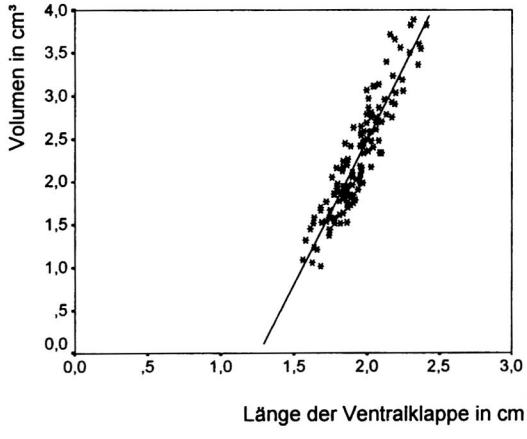


Abbildung 20. Verhältnis von Länge der Ventralklappe zu Volumen für *Lacunosella* sp. aus dem Aufschluß Schlüpfelberg. N = 134.

Von 134 Exemplaren von *Lacunosella* sp. wurde das Klappenvolumen ermittelt (siehe auch Kapitel 8.1) und in Form eines Punktdiagramms gegen die Länge der Ventralklappe abgetragen (Abbildung 20). Das Gehäusevolumen nimmt linear mit der Länge der Ventralklappe zu. Die Punktwolke zeigt eine sehr geringe Streuung. Auf das Klappenvolumen bezogene Wachstumsallometrien sind in dieser Darstellung nicht zu erkennen.

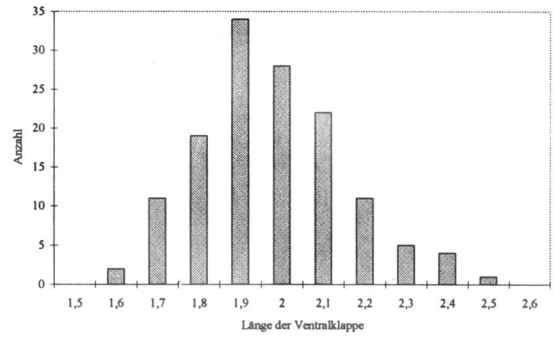


Abbildung 21. Häufigkeitsverteilung der Ventralklappenlänge von *Lacunosella* sp. N = 137. Klassenbreite: 0,1 cm.

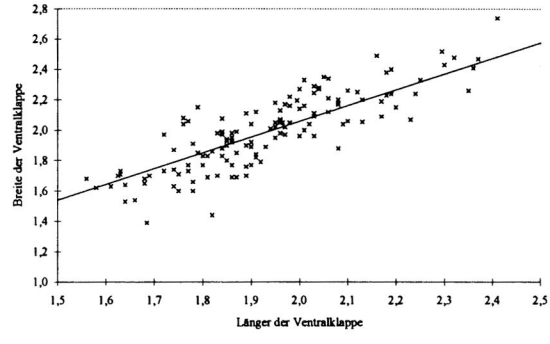


Abbildung 22. Verhältnis von Länge der Ventralklappe zu maximaler Gehäusebreite bei *Lacunosella* sp. N = 137. Achseneinheit: cm.

An 41 Exemplaren von *Monticlarella strioplicata* wurde das Klappenvolumen ermittelt und gegen die Länge der Ventralklappe als Punktdiagramm abgetragen.

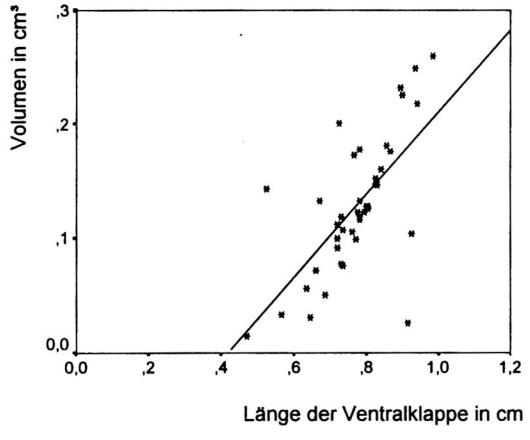


Abbildung 23. Verhältnis von Länge der Ventralklappe zu Volumen für *Monticlarella strioplicata* aus dem Aufschluß Schlüpfelberg. Obwohl die Anzahl der untersuchten Taxa sehr gering ist, läßt dennoch ein Trend ablesen. N = 41.

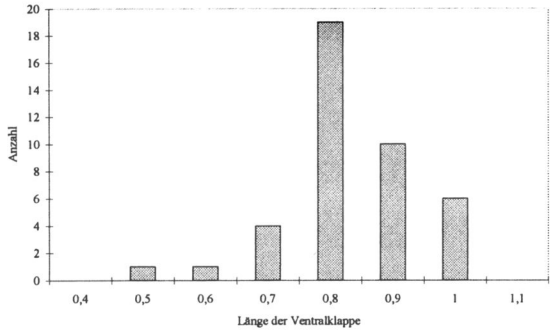


Abbildung 24. Häufigkeitsverteilung der Ventralklappenlänge von *Monticlarella strioplicata* N = 41. Klassenbreite: 0,1 cm.

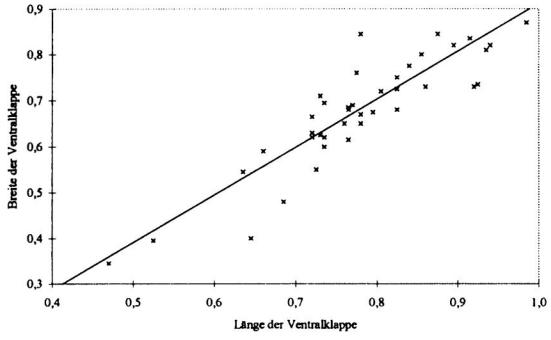


Abbildung 25. Verhältnis von Länge der Ventralklappe zu maximaler Gehäusebreite bei *Monticlarella strioplicata*. N = 41. Achseneinheit: cm.

9.3 BIBURG (Malm γ)

Fazies
Kalkige Spongiolith-Randfazies.

Geographische Lage
Der Steinbruch Biburg (Blatt Thalmässing 6933, 1:25 000, R ^{44} 40 050 H ^{54} 32 850) ist heute vollständig verfüllt und somit nicht mehr zugänglich. Die hier bearbeitete Fauna stammt aus einer im Mai 1980 erfolgten faunistisch-paläökologischen Grabung der Bayerischen Staatssammlung für Historische Geologie und Paläontologie, München, die Herr Dr.G.Schairer mit finanzieller Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt hat.

Stratigraphie, Fazielle Ausbildung, Begleitende Makrofauna
Nach SCHAIRER & YAMANI (1982) repräsentieren die auf einer Mächtigkeit von maximal 5,1 m erschlossenen Kalke des Aufschlusses das obere Oxfordium. Ammonitenfunde weisen auf die mittlere *planula*-Zone hin. In einer Bearbeitung des *bauhini*-Faunenhorizontes, der nun eine Korrelation zwischen dem tethyalen und subborealen Oberjura zulässt, stellen SCHWEIGERT & CALLOMON (1997) die Ablagerungen der *planula*-Zone in das tiefere Kimmeridgium. Der Steinbruch erschloß einen Schwammstotzen mit angrenzender geschichteter Bankfazies. Die Flanken des Stotzens wurden durch je ein Profil erfaßt, wobei das Profil A die regradierende, das Profil B die progradierende Phase der Stotzen-Entwicklung erschloß. Die Basis des Profils ist durch braungraue, mikritische Kalke charakterisiert, die reichlich Fossildetritus führen. Darüber folgt eine dünne Mergellage. Über ihr setzt der Schwammstotzen mit hellen, gelblichen Kalken ein, die vornehmlich becherförmige, dickwandige Kieselschwämme enthalten. Während im zentralen Bereich des Stotzens Fossilien relativ selten sind (meist kleinere Brachiopoden und Glochiceraten), nimmt die Fossilhäufigkeit in Richtung Stotzenrandfazies zu. Hier treten größere Teller- und Röhrenschwämme neben in Nestern angehäuften Brachiopoden und Lamellibranchiaten auf. In der lateral erschlossenen Bankfazies nimmt die Fossilführung rasch wieder ab (SCHAIRER & YAMANI 1982). Während in den übrigen bearbeiteten Aufschlüssen die Brachiopoden jeweils nur eine enge vertikale Reichweite, meist einem Horizont angehören, erlaubt die horizontiert entnommene Fauna hier die Erfassung von morphologischen Trends innerhalb einer Schwammstotzen-Entwicklung.

Brachiopodenfauna

Terebratulida:
cf. *Loboidothyris* sp., *Zittelina gutta* (QUENSTEDT), *Zeilleria* cf. *humeralis* (MAND.), *Aulacothyris* cf. *impressa* (ZIETEN), *Dictyothyris* sp.

Rhynchonellida:
Lacunosella sp., *Monticlarella strioplicata* (QUENSTEDT), *Lacunosella* cf. *depressa* (QUENSTEDT).

Verteilung und Ausbildung der externmorphologischen Parameter gemäß Checkliste
Gesamtanzahl: 1123 Exemplare.

Zustand der Exemplare: Vollständig erhalten 70 (6,2 %), fragmentiert 1053 (93,8 %). Die vorliegenden Individuen sind überwiegend als Steinkern mit einzelnen Schalenresten erhalten. Oftmals ist die Umbonalregion der größeren Exemplare beschädigt oder fehlt ganz. Bei vielen Steinkernen von Rhynchonelliden sind gut ausgebildete Pallialsysteme und die Muskelansätze der Adduktoren und teilweise auch der Diduktoren zu erkennen.

Terebratulida / Rhynchonellida-Verhältnis:

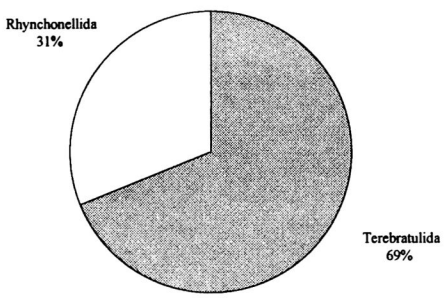


Abbildung 26. Verhältnis von Terebratulida und Rhynchonellida im Aufschluß Biburg. N = 1123.

Ausprägung der Variablen „Umriß dorsal (UD)", „Umriß lateral (UL)", „Kommissursymmetrie frontal (KSF)", „Kommissurverlauf frontal (KVF)", „Kommissurverlauf lateral (KVL)":
Die Brachiopoden des Aufschlusses Biburg besitzen zu 45,9 % einen pentagonalen dorsalen Umriß, bei 21,7 % ist er tetragonal, bei 14,3 % subzirkular-elongat und bei 12,8 % ist er subzirkular ausgebildet. Diese vier Ausprägungen decken 94,7% der Variablen Umriß in Dorsalsicht ab. Untergeordnet treten die Ausbildungen triangular mit gewellter Front 3 % und triangular 2,3 % auf. Einen zirkular-elongaten Umriß in Lateralsicht weisen 58,2% der vermessenen Brachiopoden auf und bei 39,8 % ist er flach ausgebildet. Lediglich 2 % zeigen eine zirkulare Ausbildung.
94,4 % der Brachiopoden besitzen einen symmetrischen Verlauf der Frontalkommissur. 4 % sind rechts asymmetrisch und 1,6 % weisen eine links asymmetrische Frontalkommissur auf.
Die Variable Kommissurverlauf in Frontalsicht wird mit 43,9 % von einer episulcaten Ausprägung dominiert, 24,4 % der beobachteten Exemplare besitzen eine rectimarginate Frontalkommissur, bei 17,9 % verläuft sie polylobat und bei 10,8 % bi-bis tetralobat. Nur 3 % weisen einen sulcaten Verlauf der Frontalkommissur auf. Einen ventral gebogenen Verlauf der Lateralkommissur zeigen 48,5 % der Brachiopodenklappen. Zick-zack-förmig verläuft sie bei 29,1 % und bei 19,2 % ist die Lateralkommissur gerade entwickelt. 3,2 % besitzen eine dorsal gebogene Lateralkommissur.

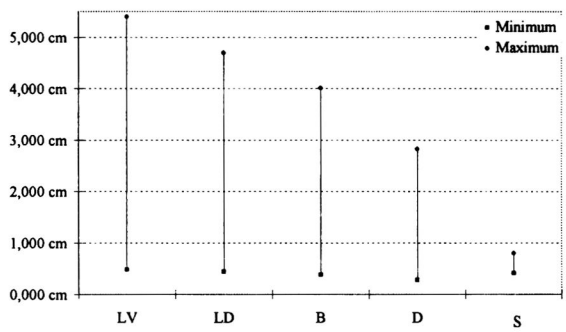


Abbildung 27. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für die terebratuliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Biburg.

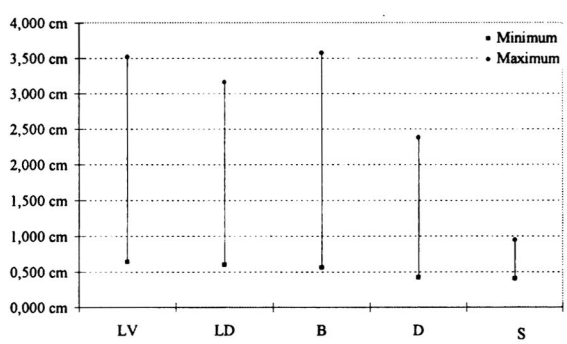


Abbildung 28. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für die rhynchonelliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Biburg.

In den folgenden Abbildungen (Abbildung 29 bis Abbildung 32) wird die quantitative Verteilung der bevorzugt auftretenden Externmorphologien der Terebratulida und Rhynchonellida in den beiden Moundflanken A und B grafisch dargestellt.

Abbildung 29. **Profil A**: Verteilung der terebratuliden Wuchsformen in der regradierenden Phase des Kieselschwamm-Buildups von Biburg. Die Größe der abgebildeten Umrisse und Frontalkommissuren stellt die relative Häufigkeit des Morphotyps (und nicht die Individuumgröße !) dar.

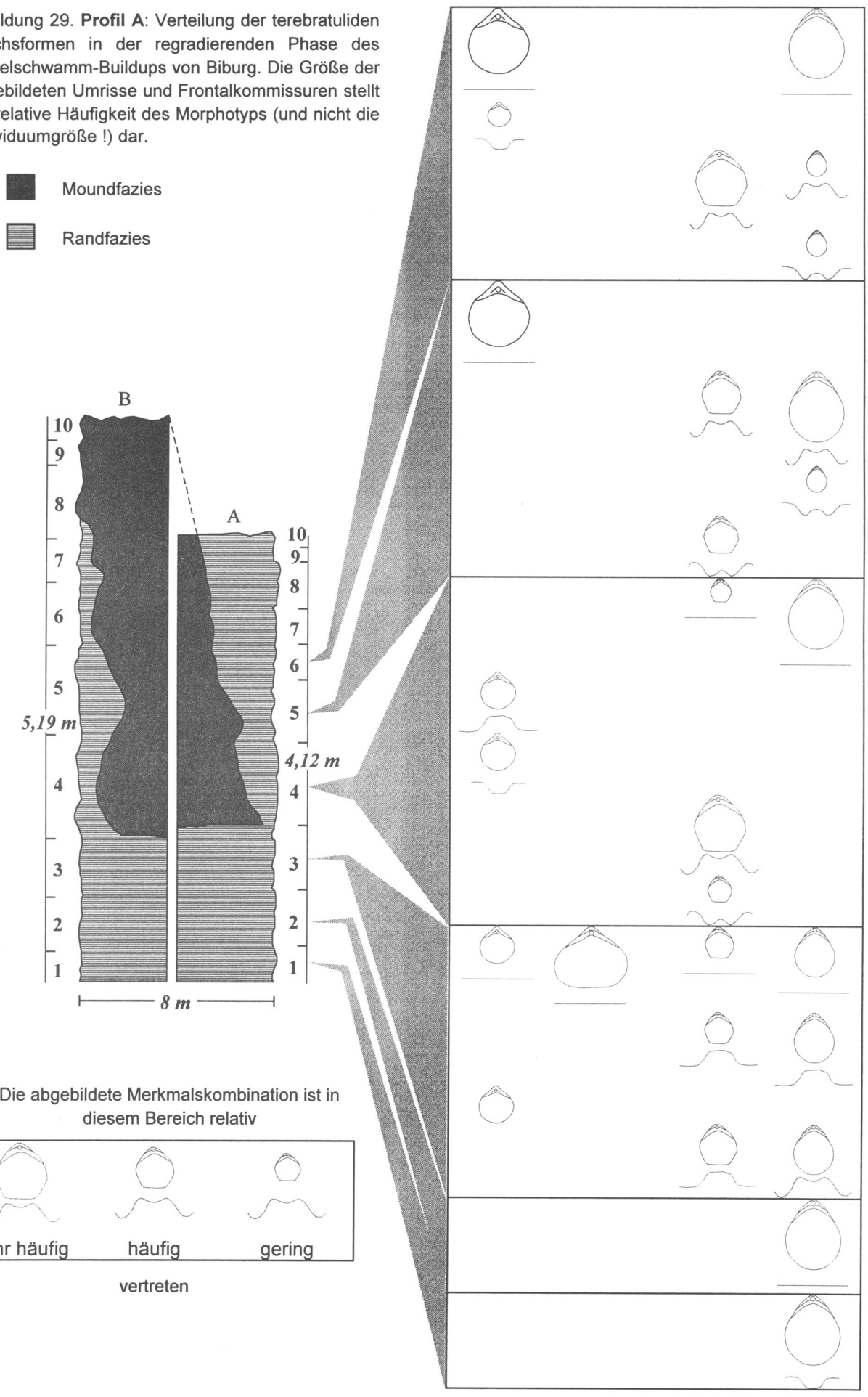


Abbildung 30. **Profil B**: Verteilung der terebratuliden Wuchsformen in der progradierenden Phase des Kieselschwamm-Buildups von Biburg. Die Größe der abgebildeten Umrisse und Frontalkommissuren stellt die relative Häufigkeit des Morphotyps (und nicht die Individuumgröße !) dar.

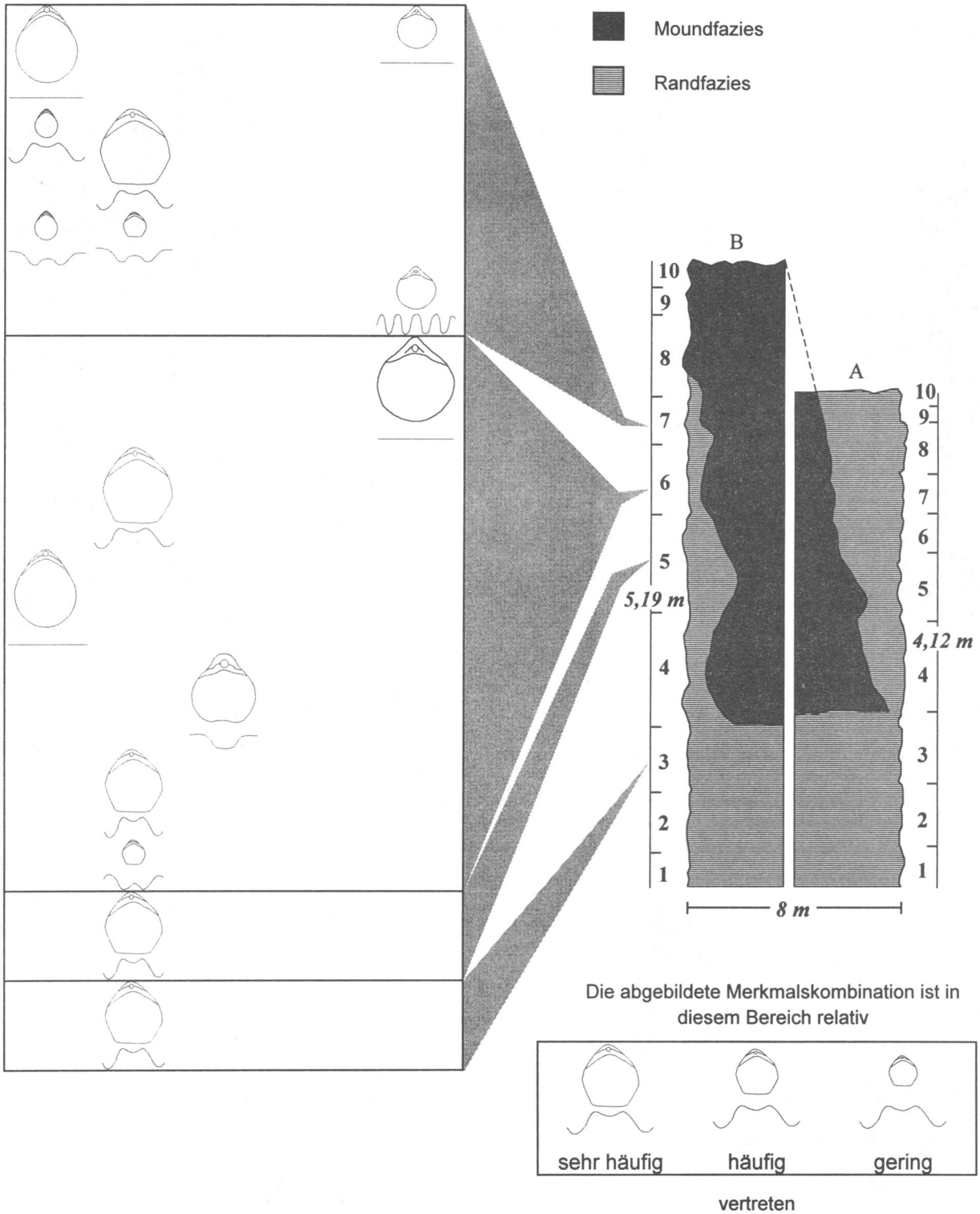
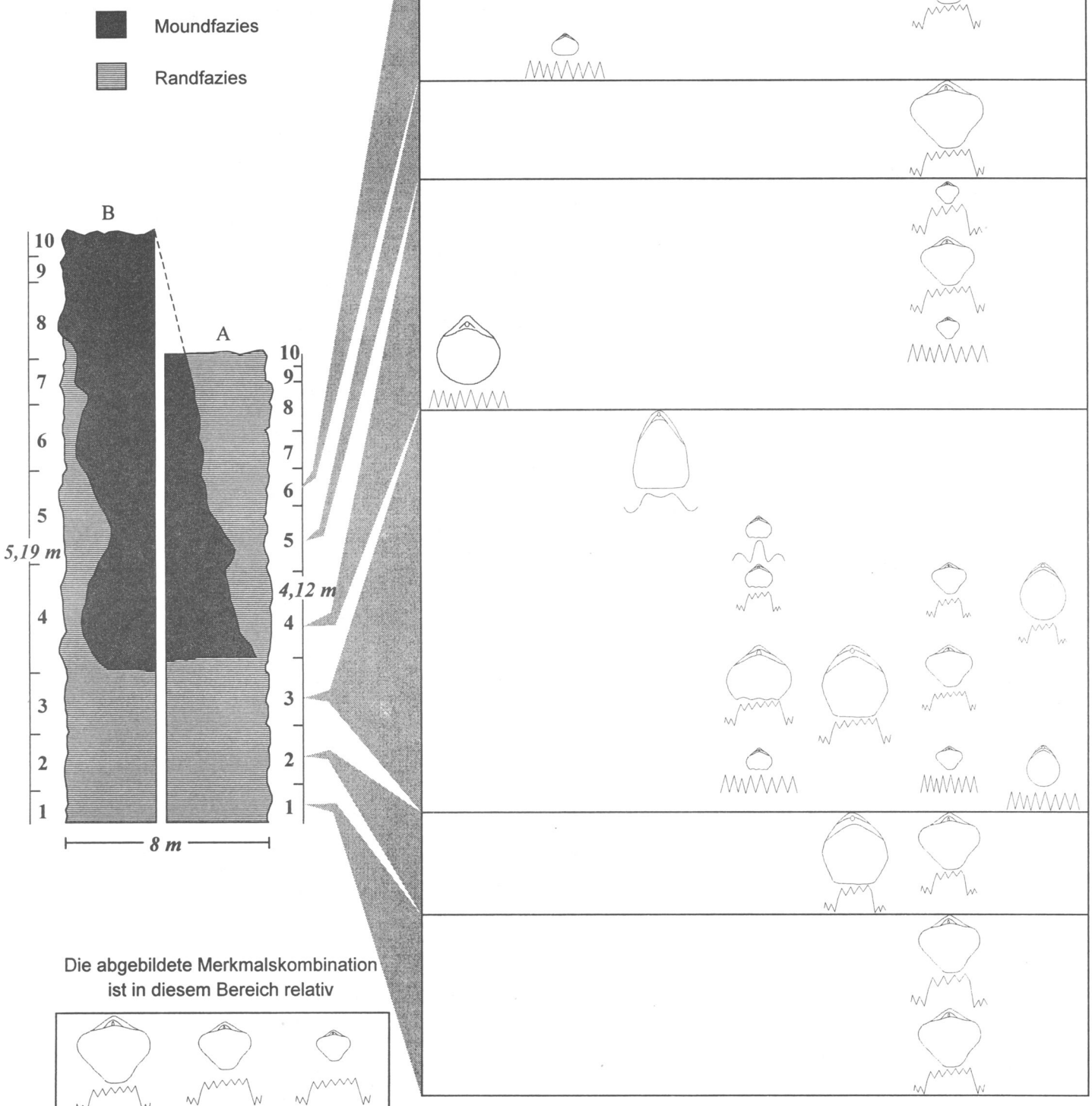


Abbildung 31. **Profil A**: Verteilung der rhynchonelliden Wuchsformen in der regradierenden Phase des Kieselschwamm-Buildups von Biburg. Die Größe der abgebildeten Umrisse und Frontalkommissuren stellt die relative Häufigkeit des Morphotyps und nicht die Individuumgröße dar.



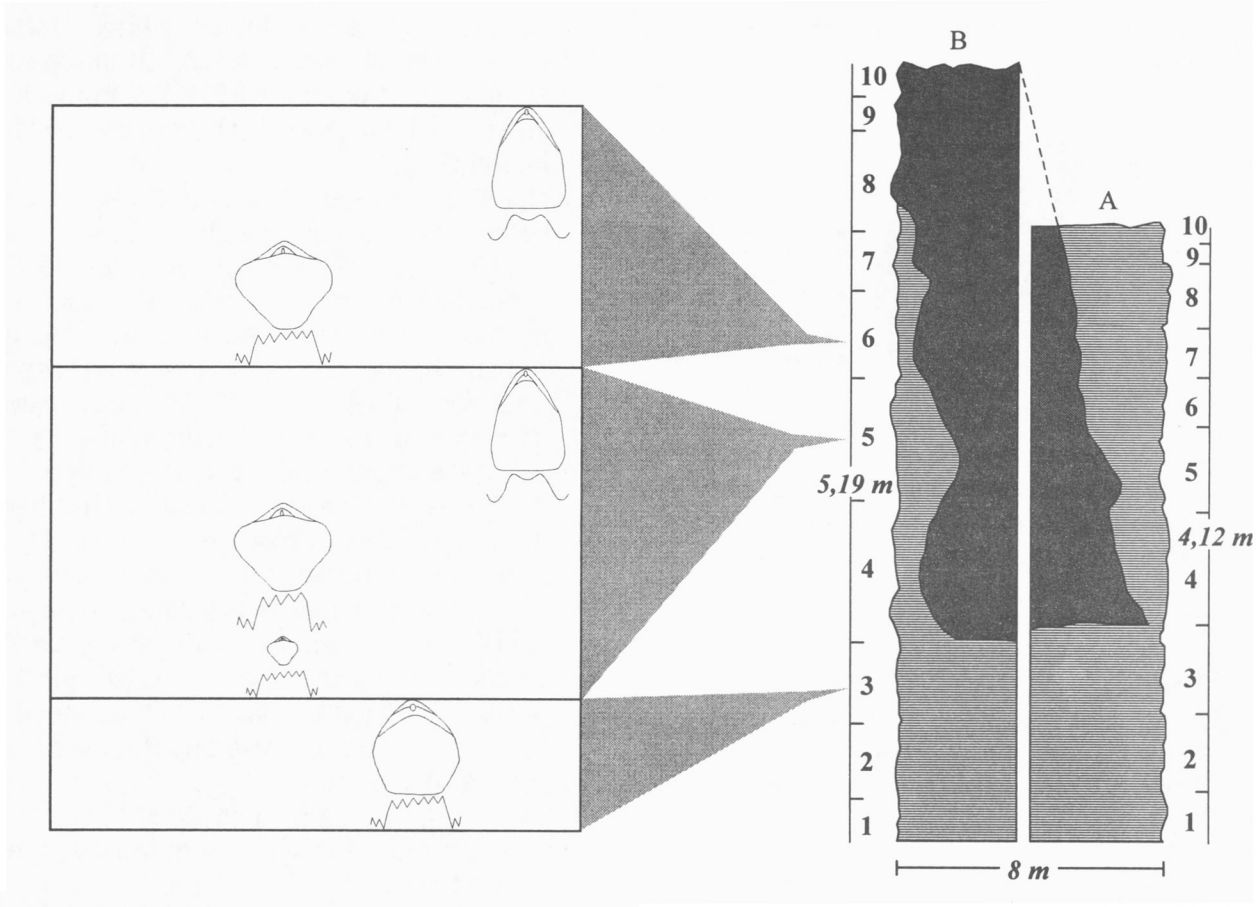


Abbildung 32. **Profil B**: Verteilung der rhynchonelliden Wuchsformen in der progradierenden Phase des Kieselschwamm-Buildups von Biburg. Die Größe der abgebildeten Umrisse und Frontalkommissuren stellt die relative Häufigkeit des Morphotyps (und nicht die Individuumgröße !) dar.

9.4 LAIBARÖS (Malm γ)

Fazies
Mergelige, verschwammte Moundflanke.

Geographische Lage
Der natürliche Hang-Aufschluß (Blatt Scheßlitz 6032, 1:25 000, R ^{44} 37 700 H ^{55} 31 150) befindet sich im Landkreis Bamberg südöstlich des Ortes Laibarös auf 455 m ü. NN. Von Laibarös ist er nach ca. 750 m auf der Straße, die durch das Trockental südlich des Ortes führt, zu erreichen.

Stratigraphie, Fazielle Ausbildung, Begleitende Makrofauna
Die stark verschwammten Mergel befinden sich im Grenzbereich Unter- bis Mittelkimmeridgium. Einzelfunde von *Sutneria platynota* (REINECKE) belegen die stratigraphische Einordnung der höheren Schwamm-Mergel-Anteile in das basale Mittel-Kimmeridgium (vergleiche SCHWEIGERT & CALLOMON 1997). Die liegenden, etwas kalkreicheren Anteile der Schwamm-Fazies repräsentieren, wie Funde von *Sutneria galar* (OPPEL) belegen, den Top eines Unter-Kimmeridge-Schwamm-Mounds, der zum System der

Wiesent-Riffschranke gehört (vergleiche MEYER 1981).

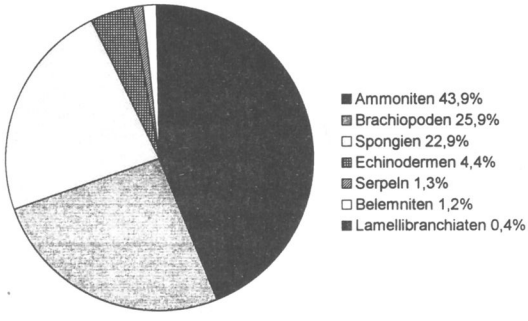


Abbildung 33. Die Zusammensetzung der Megafauna im Aufschluß Laibarös (BRUGGER 1990). N = 663

Brachiopodenfauna

Terebratulida:
cf. *Loboidothyris* sp., *Nucleata nucleata* (SCHLOTHEIM) *Dictyothyris kurri* (OPPEL), *Zittelina orbis* (QUENSTEDT), *Zittelina gutta* (QUENSTEDT)

Rhynchonellida:
Lacunosella sp., *Monticlarella* sp.

Verteilung und Ausbildung der externmorphologischen Parameter gemäß Checkliste
Gesamtanzahl: 157 Exemplare.
Zustand der Exemplare: Vollständig erhalten 93 (59,2 %), fragmentiert 64 (40,8 %).
99,4 % der Exemplare liegen in Schalenerhaltung vor, 0,6 % sind als Steinkern erhalten. Vor allem Lacunosellen, untergeordnet auch Terebratulida, treten oft in kleinen nestartigen Gemeinschaften auf.

Terebratulida / Rhynchonellida-Verhältnis:

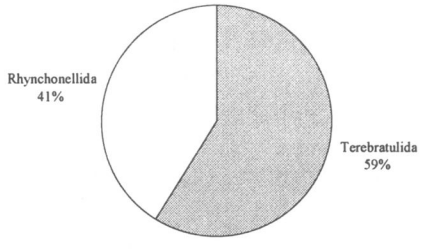


Abbildung 34. Verhältnis von Terebratulida zu Rhynchonellida im Aufschluß Laibarös. N = 157.

Ausprägung der Variablen „Umriß dorsal (UD)", „Umriß lateral (UL)", „Kommissursymmetrie frontal (KSF)", „Kommissurverlauf frontal (KVF)", „Kommissurverlauf lateral (KVL)":
Die Brachiopoden des Aufschlusses Laibarös weisen zu gleichen Teilen von 24,8 % einen triangularen Dorsalumriß mit Frontalsinus (ausschließlich *Nucleata nucleata* und verwandte Formen) und einen pentagonalen dorsalen Umriß (82 % *Lacunosella* sp. und 18% cf. *Loboidothyris*-Formen) auf. Die Ausprägungen subzirkular-elongat und subzirkular sind mit 15,9 % (ausschließlich Terebratulida) bzw. 15,3 % (*Zittelina orbis* und juvenile Terebratulida) vertreten. 9,6 % der Brachiopoden zeigen einen triangularen dorsalen Umriß mit gewellter Front (juvenile *Nucleata nucleata, Zittelina gutta*) und bei jeweils 3,8 % ist er triangular (*Lacunosella* sp.) bzw. triangular-elongat (*Nucleata nucleata*) ausgebildet.
Der Umriß in Lateralsicht weist bei 71,3 % eine zirkular-elongate Form auf und erscheint bei 28,7 % flach.
Eine symmetrische Frontalkommissur besitzen 68,6 % der Brachiopoden. Bei 18,6 % ist sie links asymmetrisch (28 % *Nucleata nucleata* und 72 % *Lacunosella* sp.) und bei 12,8 % rechts asymmetrisch (35 % *Nucleata nucleata* und 65 % *Lacunosella* sp.) ausgebildet.
32,9 % der untersuchten Individuen verfügen über einen sulcaten (80 % *Nucleata nucleata* und 20 % terebratulide Formen) und 32,2 % über einen bi- bis tetralobaten (*Lacunosella* sp.) Verlauf der Frontalkommissur. Bei 14,1 % verläuft die Frontalkommissur tetralobat (*Lacunosella* sp.) und bei 10,9 % rectimarginat (juvenile Terebratulida). Einen polylobaten Verlauf der Frontalkommissur weisen 3,3 % der Brachiopoden auf (*Lacunosella* sp.) und bei 1,9 % verläuft sie intraplicat (terebratulide Formen).
Einen ventral gebogenen Verlauf der Lateralkommissur besitzen 62,8 % der Exemplare. Dorsal gebogen verläuft sie bei 17,9 % und bei 12,8 % ist sie gerade entwickelt. Einen weitständig gewellten Verlauf der lateralen Kommissurlinie besitzen 6,4 % der Individuen.

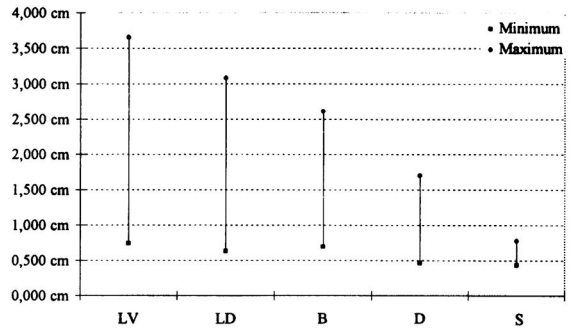


Abbildung 35. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für die terebratuliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Laibarös.

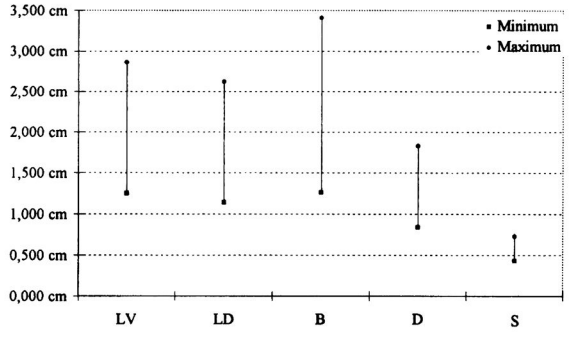


Abbildung 36. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für die rhynchonelliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Laibarös.

9.5 SCHONTER HÖHE (Malm γ_2)

Fazies

Geschichtete Kalk/Mergelfazies einer distalen Moundflanke mit hohem Mergelanteil.

Geographische Lage

Der Straßenanschnitt Schonter Höhe (Blatt Deggingen 7424, 1:25 000, R ^{35} 50 225 H ^{53} 74 005) befindet sich ca. 3 km westlich des Ortes Aufhausen. Die Lokalität ist über die Verbindungsstraße zwischen Aufhausen und Bad Ditzenbach zu erreichen und liegt ca. 400 m WNW des Hofes Schonter Höhe.

Stratigraphie, Fazielle Ausbildung, Begleitende Makrofauna

Das Vorkommen erschließt ein Schichtpaket des Mittel-Kimmeridgium. Die dunkelgrauen Mergel sind flaserig-knollig, die Schichtung ist durch Bioturbation weitgehend verwischt. Stratigraphisch gehört der Aufschluß aufgrund der Biostratigraphie von Ammoniten (*Eurasenia* sp., *Glochiceras crenosum* (QUENSTEDT) und *Streblites* sp.) vermutlich in den Weißjura gamma $_2$. Die zum Teil mit den für die Spongiolithfazies typischen Inkrustationen überzogene, überwiegend doppelklappige Brachiopodenfauna ist einer wenige cm-starken Lage entnommen und weist keine eindeutigen Anzeichen eines Transportereignisses auf. Kantenabrundungen oder Bruchstrukturen wurden an den Klappen nicht beobachtet. Offensichtlich liegt eine zumindest parauthochtone, wenn nicht autochthone Fauna vor.

Brachiopodenfauna

Terebratulida:
cf. *Loboidothyris* sp., *Nucleata nucleata* (SCHLOTHEIM), *Zittelina* sp.

Rhynchonellida:
Lacunosella sp., *Monticlarella* sp.

Verteilung und Ausbildung der externmorphologischen Parameter gemäß Checkliste

Gesamtanzahl: 169 Exemplare.
Zustand der Exemplare: Vollständig erhalten 42 (25 %), fragmentiert 126 Brachiopen (75 %). 166 Exemplare (98,2 %) zeigen Schalenerhaltung, 3 Brachiopoden (1,8 %) sind als Steinkern erhalten.

Terebratulida / Rhynchonellida-Verhältnis:

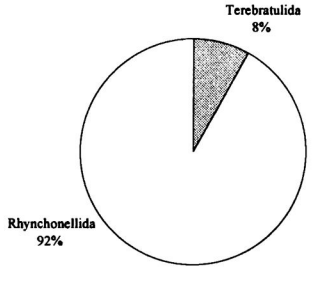


Abbildung 37. Verhältnis von Terebratulida zu Rhynchonellida im Aufschluß Schonter Höhe. N = 169.

Ausprägung der Variablen „Umriß dorsal (UD)", „Umriß lateral (UL)", „Kommissursymmetrie frontal (KSF)", „Kommissurverlauf frontal (KVF)", „Kommissurverlauf lateral (KVL)":
30 % der Brachiopoden vom Aufschluß Schonter Höhe (ausschließlich Rhynchonellida) zeigen einen triangularen dorsalen Umriß mit gewellter Front. Bei jeweils 26,7 % der Exemplare ist er pentagonal (ausschließlich Rhynchonellida) bzw. subzirkular entwickelt (75 % rhynchonellide und 25 % terebratulide Brachiopoden). 10 % zeigen einen triangularen dorsalen Umriß mit einem frontalen Sinus (ausschließlich Exemplare der Art *Nucleata nucleata*). Bei jeweils 3,3 % der Individuen ist der Dorsalumriß triangular bzw. triangular-elongat entwickelt (ausschließlich Rhynchonellida).
Einen zirkular-elongaten lateralen Umriß besitzen 67 %, bei 33 % ist er flach ausgebildet.
75 % aller Brachiopoden zeigen einen symmetrischen Verlauf in der Frontalkommissur. Bei 13,3 % ist sie links asymmetrisch (75 % rhynchonellide Formen, 12,5 % *Nucleata nucleata* und 12,5 % weitere terebratulide Brachiopoden). 11,7 % der Exemplare besitzen eine rechts asymmetrische Frontalkommissur (14,3 % *Nucleata nucleata* und 85,7 % rhynchonellide Formen).
Die Ausbildung der Frontalkommissur verläuft bei 41,7 % bi- bis tetralobat und ist bei 31,7 % polylobat entwickelt (ausschließlich rhynchonellide Formen). 13,3 % weisen einen rectimarginaten (juvenile terebratulide Brachiopoden) und 10 % einen sulcaten Verlauf (*Nucleata nucleata*) der Frontalkommissur auf. Bei jeweils 1,7 % der Brachiopoden verläuft sie gewellt bzw. episulcat.
Einen zick-zack-förmigen lateralen Kommissurverlauf zeigen 56,7 % aller Brachiopoden (ausschließlich rhynchonellide Formen). Bei 21,7 % ist die laterale Kommissurlinie ventral gebogen (ausschließlich Rhynchonellida), 13,3 % zeigen einen dorsal gebogenen Verlauf (*Nucleata nucleata*) und bei 9,3 % verläuft die Lateralkommissur gerade (juvenile Terebratulida).

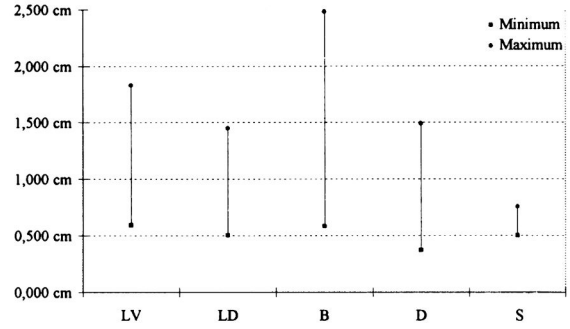


Abbildung 38. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für die terebratuliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Schonter Höhe.

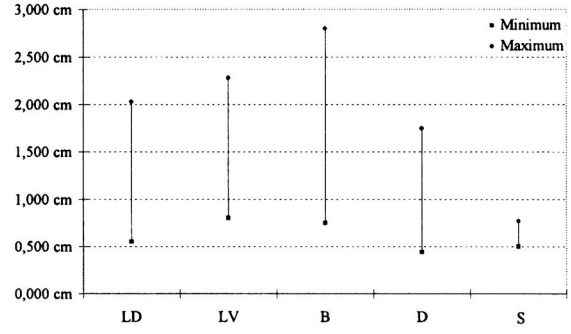


Abbildung 39. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für die rhynchoneliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Schonter Höhe.

9.6 KALKWERK NEUPERT / KAIDER (Malm δ_2)

Fazies
Kalk/Mergelfazies. Moundflankenbereich.

Geographische Lage
Der Steinbruch Neupert (Blatt Ützing 5932, 1 : 25 000, R ^{44} 35 020 H ^{55} 46 380) befindet sich an der Straße von Wattendorf nach Staffelstein ca. 1,3 km südöstlich des Ortes Kaider. Er liegt innerhalb des Staffelsteiner Grabens (V. FREYBERG 1960).

Stratigraphie, Fazielle Ausbildung, Begleitende Makrofauna
Die Ablagerungen des Steinbruchs Neupert, in dessen südöstlichen Teil mehrere sich überlagernde Schwammstotzen aufgeschlossen sind, umfassen den Zeitraum des Mittelkimmeridgiums (KOHRING 1989).

Im nordwestlichen Abschnitt des Steinbruchs treten mehrere mass-flows mit nordöstlicher Schüttungsrichtung auf. Die bearbeiteten Brachiopoden stammen von der mergeligen Flanke eines Mounds im Zentrum des Steinbruchs, dessen Höhenlage mit einem Stotzen außerhalb des Steinbruchs an der östlichen Straßenböschung korreliert (vergleiche KOHRING 1989: Abb.7, Abschnitt 4/5), der durch den Fund eines Fragmentes von *Aulacostephanus* sp. (coll. H. Keupp) in den Malm δ datiert werden konnte.
Neben den Brachiopoden finden sich vor allem Schwämme (54 % Lithistida, 38,5 % Hexactinellida, 7,5 % Calcarea), Polychaeten (*Terebella* sp.), Echinodermenfragmente sowie untergeordnet Mollusken.

Brachiopodenfauna

Terebratulida:
Loboidothyris cf. *bisuffarcinata* (SCHLOTHEIM), *Nucleata nucleata* (SCHLOTHEIM), *Zeilleria* sp., *Zittelina* sp.

Rhynchonellida:
Lacunosella sp.

Verteilung und Ausbildung der externmorphologischen Parameter gemäß Checkliste

Gesamtanzahl: 181 Exemplare.
Zustand der Exemplare: Vollständig erhalten 33 (18,2 %), fragmentiert 148 (81,1 %).
Die dichte Packung der Brachiopoden in den Mergeln und die unmittelbare Nähe zu einem mass-flow ließen erwarten, daß die vorliegende Fauna über geringe Entfernungen transportiert wurde. Jedoch zeigt die grundsätzliche komplette Überlieferung der artikulierten Klappen und die heterogene Größenverteilung, daß keine Transportsortierungen erfolgten. Alle Exemplare liegen in Schalenerhaltung vor.

Terebratulida / Rhynchonellida-Verhältnis:

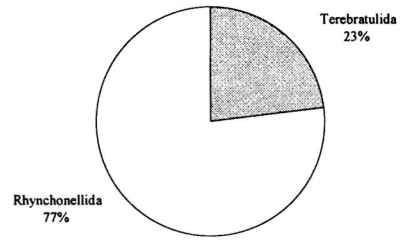


Abbildung 40. Verhältnis von Terebratulida zu Rhynchonellida im Kalkwerk Neupert. N = 181.

Ausprägung der Variablen „Umriß dorsal (UD)", „Umriß lateral (UL)", „Kommissursymmetrie frontal (KSF)", „Kommissurverlauf frontal (KVF)", „Kommissurverlauf lateral (KVL)":
Der dorsale Umriß ist bei 41,3 % der Brachiopoden vom Kalkwerk Neupert tetragonal entwickelt (ausschließlich rhynchonellide Brachiopoden). 25,7 % zeigen einen triangularen dorsalen Umriß (ausschließlich rhynchonellide Brachiopoden). Bei 10,6 % der Individuen verläuft die dorsale Umrißlinie pentagonal (81,8 % terebratulide und 18,2 % rhynchonellide Formen), bei 9,6 % subzirkular (40 % terebratulide und 60 % rhynchonellide Formen), bei 8,7 % subzirkular-elongat und bei 3,8 % triangular.
Einen flachen Umriß in der Lateralsicht besitzen 63,9 % und bei 36,1 % ist er zirkular-elongat ausgeprägt.
62,9 % der Brachiopoden weisen einen symmetrischen Verlauf der frontalen Kommissurlinie auf. 25,7 % zeigen eine links asymmetrische Frontalkommissur und bei 11,4 % ist sie rechts asymmetrisch entwickelt (ausschließlich Rhynchonellida in beiden Gruppen).
Einen bi- bis tetralobaten Verlauf der frontalen Kommissur zeigen 48,6 % aller Individuen und bei 19,4 % verläuft sie polylobat (ausschließlich Rhynchonellida in beiden Gruppen). 18,1 % besitzen eine episulcate (Terebratulida), 11,1 % eine rectimarginate (Terebratulida), und 2,8 % eine sulcate Frontalkommissur.
Bei 68,1 % der Exemplare verläuft die laterale Kommissurlinie zick-zack-förmig (ausschließlich rhynchonellide Exemplare). 19,4 % der Brachiopoden zeigen eine ventral gebogene (ausschließlich

terebratulide Exemplare); 9,7 % eine gerade und 2,8 % eine dorsal gebogene Lateralkommissur.

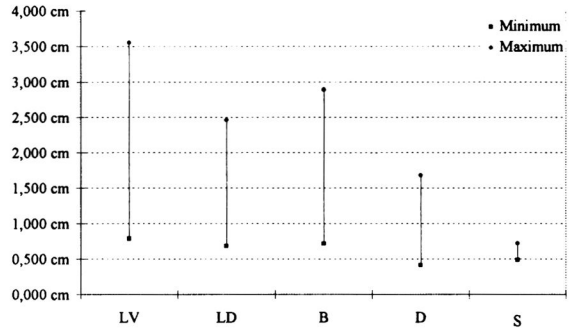


Abbildung 41. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für die terebratuliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Kalkwerk Neupert.

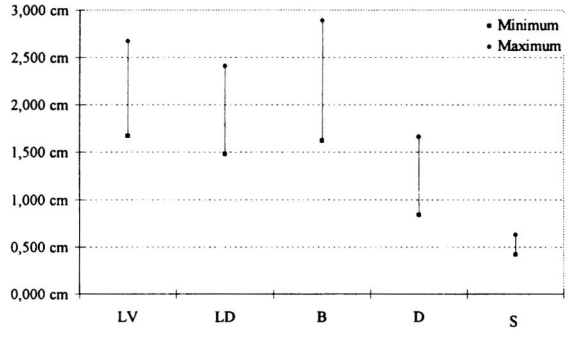


Abbildung 42. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für die rhynchonelliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Kalkwerk Neupert.

9.7 AUFSCHLUSS MAGENTAL (Malm $\delta_{2/3}$)

Fazies

Mikrobialithische Kalkfazies des Intramoundbereiches.

Geographische Lage

Der Aufschluß befindet sich direkt am Eingang des Magentales (Blatt Geislingen an der Steige - Ost 7325, 1 : 25 000, R ^{35} 66 700 H ^{53} 90 675) auf der südlichen Hangseite, ca. 4,5 km NE der Stadt Geislingen an der Steige/Landkreis Göppingen.

Stratigraphie, Fazielle Ausbildung, Begleitende Makrofauna

Die Buildups des Magentales werden von KOCH (1996) in den oberen Malm δ datiert. Die Brachiopodenfauna wurde in der Schuttflanke an der Basis eines Spongioliths unmittelbar unterhalb der Glaukonitbank aufgesammelt. Die Einstufung in den Weißjura $\delta_{2/3}$ wird durch das Fragment eines *Aulacostephanus* cf. *eulepidus* (SCHNEID) gestützt. Das harte, hellgraue, knollige Gestein läßt eine direkte Fossilentnahme aus dem Anstehenden nicht zu. Kernbohrungen im Raum Geislingen, wie sie anläßlich der Planung für die Bundesbahnschnelltrasse niedergebracht wurden, lassen in der zentralen autochthonen Spongiolithfazies erkennen, daß die Terebratuliden dort oft in einer der Lebendstellung nahen Orientierung überliefert sind (Abbildung 43).

Abbildung 43: Kernbohrung Nr. 124 (88 m) aus dem Raum Geislingen mit zwei terebratuliden Brachiopoden in lebensnaher Orientierung (Pfeile). Breite des Bohrkerns: 10 cm.

Die begleitende Makrofauna besteht neben Kieselschwämmen überwiegend aus Ammonitenfragmenten.

Brachiopodenfauna

Terebratulida:
cf. *Loboidothyris* sp., *Zeilleria pentagonalis* (MAND.)

Rhynchonellida:
Lacunosella sp.

Verteilung und Ausbildung der externmorphologischen Parameter gemäß Checkliste
Gesamtanzahl: 222 Exemplare.
Zustand der Exemplare: Vollständig erhalten 9 (4,1 %), fragmentiert 213 (95,9 %). Alle Exemplare liegen in Schalenerhaltung vor.

Terebratulida / Rhynchonellida-Verhältnis:

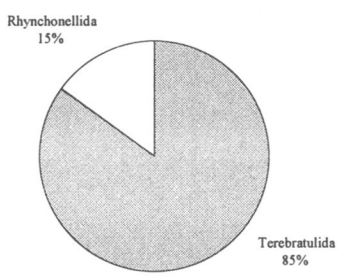


Abbildung 44. Verhältnis von Terebratulida zu Rhynchonellida im Aufschluß Magental. N = 222.

Ausprägung der Variablen „Umriß dorsal (UD)", „Umriß lateral (UL)", „Kommissursymmetrie frontal (KSF)", „Kommissurverlauf frontal (KVF)", „Kommissurverlauf lateral (KVL)":
84,8 % der Brachiopoden im Aufschluß Magental besitzen einen pentagonalen dorsalen Umriß (ausschließlich terebratulide Brachiopoden vom Typ *Loboidothyris* sp.). 6,6 % weisen eine subzirkulare-elongate (Terebratulida), 3,5 % eine tetragonale und jeweils 2,5 % eine subzirkulare sowie eine triangulare Umrißlinie mit gewellter Front auf.
93 % der Individuen zeigen einen flachen lateralen Umriß und bei 7 % ist er zirkular-elongat entwickelt.
Alle untersuchten Brachiopoden sind durch eine symmetrisch verlaufende frontale Kommissurlinie gekennzeichnet.
Die Frontalkommissur ist bei 63,5 % der Exemplare episulcat gewölbt (ausschließlich terebratulide Brachiopoden vom Typ *Loboidothyris* sp.). 30,5 % weisen eine rectimarginate Frontalkommissur (ausschließlich terebratulide Individuen) auf und bei jeweils 3 % verläuft sie bi- bis tetralobat bzw. polylobat.
63,5 % der untersuchten Individuen weisen eine ventral gebogene Lateralkommissur auf (ausschließlich terebratulide Brachiopoden vom Typ *Loboidothyris* sp.) und bei 30 % (ausschließlich terebratulide Individuen) verläuft sie gerade. Eine zickzack-förmig verlaufende laterale Kommissurlinie wurde bei 6,5 % der Brachiopoden festgestellt (ausschließlich rhynchonellide Formen).

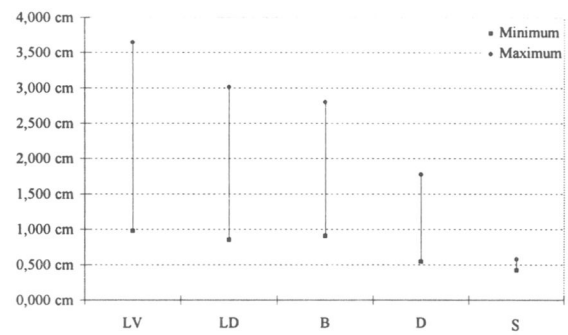


Abbildung 45. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für die terebratuliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Magental.

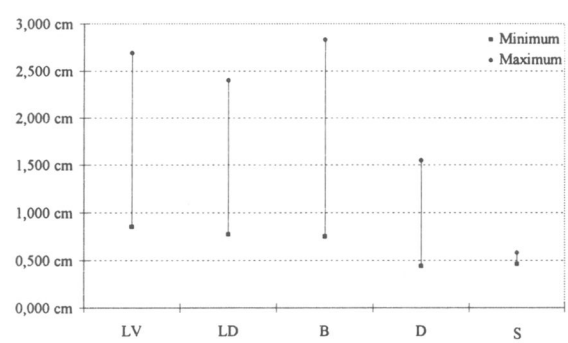


Abbildung 46. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für die rhynchonelliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Magental.

9.8 ENGELHARDTSBERG (Malm ε)

Fazies
Unregelmäßig gebankte Kalk-Schuttfazies des Intermoundbereichs (Restlücke sensu ROLL 1934).

Geographische Lage
Zwischen den oberfränkischen Orten Muggendorf und Gräfenberg treten die Engelhardtsberger Schichten in mehreren linsenförmigen Vorkommen auf (KEUPP 1972). Die hier berücksichtigte Fauna stammt aus einem im Zuge der Flurbereinigung verfüllten ehemaligen Kalk-Abbau unterhalb des Adlersteins S von Engelhardtsberg bzw. den umliegenden Äckern.

Stratigraphie, Fazielle Ausbildung, Begleitende Makrofauna
Die linsenartigen Vorkommen der Engelhardtsberger Schichten werden von massiger, dolomitisierter Schwamm-Fazies begrenzt. DORN (1932) interpretiert die geringmächtigen, weißgelblichen und sehr fossilreichen Kalke als Lagunenbildungen des Weißjura ε. Häufiges Auftreten mikrobieller Krusten, die das Gestein schlierenartig durchziehen, weisen das Vorkommen aber eindeutig als Flankenfazies im Verzahnungsbereich von automikritischen Mounds mit einer arenitischen Schichtfazies aus. Neben großwüchsigen, meist verkieselten Brachiopoden tritt eine reichhaltige Begleitfauna auf, die sich im besonderen aus Kieselschwämmen, bevorzugt Hexactinellida, Echiniden (überwiegend reguläre), Crinoiden und Serpeln zusammensetzt. Eine qualitative Auflistung findet sich bei KEUPP (1972). Da Ammoniten, abgesehen von wenigen *Progeronia*-Fragmenten fehlen, stützt sich die stratigraphische Einstufung zum einen auf die Höhenlage des Vorkommens (MÜLLER (1958) und V.FREYBERG (1960) konnten ca. 15 m unter der Basis der Engelhardtsberger Schichten Malm δ nachweisen) und zum anderen auf das häufige Vorkommen des Seeigels *Glypticus sulcatus* (GOLDFUß), der in Süddeutschland nur aus dem Ober-Kimmeridgium und Unter-Tithonium bekannt ist (KEUPP 1972).

Brachiopodenfauna

Terebratulida:
Loboidothyris cf. *bisuffarcinata* (SCHLOTHEIM), *Juralina* cf. *insignis* (SCHÜBLER), *Megerlia guembeli* (OPPEL), *Megerlia pectunculus* (SCHLOTHEIM), *Ismenia pectuncoloides* (SCHLOTHEIM), *Zeilleria pentagonalis* (MAND.), *Zeilleria moeschi* (MEYER), *Zeilleria pseudolagenalis* (MOESCH), *Zeilleria cataphracta* (SUESS), *Terebratulina substriata* (SCHLOTHEIM), *Dictyothyris coarctata alba* (QUENSTEDT), *Dictyothyris kurri* (OPPEL)

Rhynchonellida:
Lacunosella cf. *lacunosa* (SCHLOTHEIM), *Torquirhynchia speciosa* (MÜNSTER), *Monticlarella strioplicata* (QUENSTEDT), *Acanthorhynchia senticosa* (SCHLOTHEIM).

Verteilung und Ausbildung der externmorphologischen Parameter gemäß Checkliste
Gesamtanzahl: 204 Exemplare.
Zustand der Exemplare: Alle Brachiopoden liegen vollständig und in sekundär verkieselter Schalenerhaltung vor.

Terebratulida / Rhynchonellida-Verhältnis:
Aufgrund selektiv, nicht quantitativ erfolgter Aufsammlungen ist auf die Ermittlung verzichtet worden.

Ausprägung der Variablen „Umriß dorsal (UD)", „Umriß lateral (UL)", „Kommissursymmetrie frontal (KSF)", „Kommissurverlauf frontal (KVF)", „Kommissurverlauf lateral (KVL)":
Ein triangularer dorsaler Umriß mit gewellter Front tritt bei 54,9 % (davon 43,8 % *Megerlia guembeli* und 56,3 % *Ismenia pectuncoloides*) der Brachiopoden vom Aufschluß Engelhardtsberg auf. 26 % besitzen einen subzirkular-elongaten Umriß in Dorsalsicht (94,3 % *Terebratulina substriata*, 3,8 % *Zeilleria pentagonalis* und 1,9 % *Zeilleria* sp.). Bei 12,3 % verläuft der dorsale Umriß tetragonal (68 % *Terebratulina substriata* und 32 % *Zeilleria pentagonalis*), bei 4,9 % ist er pentagonal (80 % terebratulide Formen und 20 % *Zeilleria pentagonalis*) entwickelt und 2 % weisen einen subzirkularen Umriß (*Terebratulina substriata*) auf.

65,2 % aller Brachiopoden zeigen einen zirkular-elongaten lateralen Umriß und bei 34,8% ist er flach entwickelt.
Einen symmetrischen Verlauf der frontalen Kommissurlinie weisen 68,6 % der Exemplare auf. Bei 30 % verläuft die frontale Kommissur links asymmetrisch (ausschließlich *Terebratulina substriata*) und bei 1,4 % rechts (*Megerlia* sp.) asymmetrisch.
Einen uniplicaten Verlauf der Frontalkommissur zeigen 56,9 % aller Brachiopoden (54,3 % *Terebratulina substriata*, 42,2 % *Megerlia guembeli* und 3,4 % *Zeilleria pentagonalis*). Bei 35,3 % ist die Frontalkommissur episulcat (87,5 % *Ismenia pectuncoloides* und 12,5 % andere terebratulide Brachiopoden) entwickelt. 5,9 % zeigen eine rectimarginate (juvenile *Terebratulina* sp. und *Zeilleria* sp.) und 2 % eine sulcate Kommissurlinie (*Zeilleria pentagonalis*).
Die laterale Kommissur verläuft bei 59,3 % der Individuen ventral gebogen (52,1 % *Terebratulina substriata*, 40,5 % *Megerlia guembeli* und 7,4 % weitere terebratulide Brachiopoden) und verläuft bei 30,9 % weitständig gewellt (ausschließlich *Ismenia pectuncoloides*). 9,8 % besitzen eine gerade laterale Kommissurlinie (60 % *Zeilleria pentagonalis* und 40 % *Terebratulina substriata*).

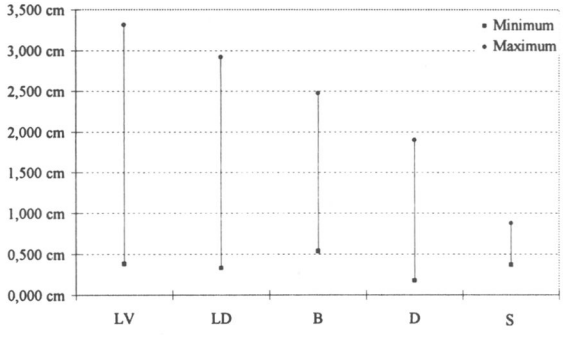


Abbildung 47. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für die terebratuliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Engelhardtsberg.

Von 29 Exemplaren von *Megerlia guembeli* wurden die Volumen der Gehäuse ermittelt und gegen die Längen der Ventralklappe als Punktdiagramm abgetragen (Abbildung 48). Die Verteilung der Meßwerte zeigt, daß das Gehäusevolumen mit zunehmender Klappenlänge nicht linear wächst. Ein positives allometrisches Wachstum des Volumens im Verhältnis zur Klappenlänge liegt vor.

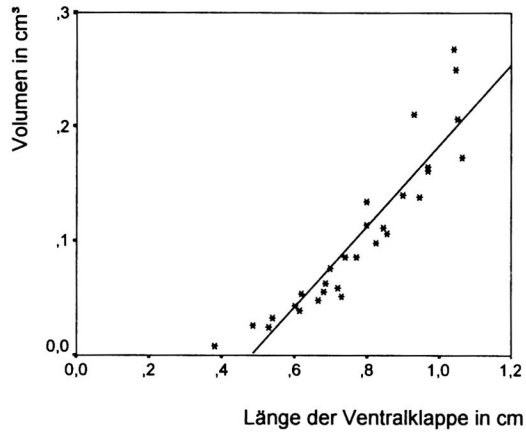


Abbildung 48. Verhältnis von Länge der Ventralklappe zu Volumen für *Megerlia guembeli* aus dem Aufschluß Engelhardtsberg. N = 29.

Von 15 Exemplaren von *Ismenia pectucoloides* wurden die Volumen der Gehäuse ermittelt und gegen die Längen der Ventralklappe als Punktdiagramm abgetragen (Abbildung 49). Die Verteilung der Meßwerte deuten an, daß das Gehäusevolumen mit zunehmender Klappenlänge nicht linear wächst. Ein positives allometrisches Wachstum des Volumens im Verhältnis zur Klappenlänge liegt vor.

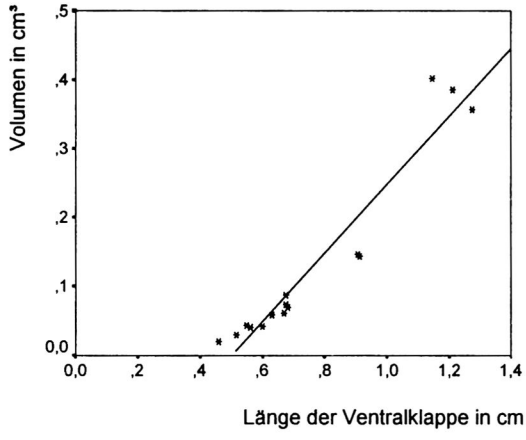


Abbildung 49. Verhältnis von Länge der Ventralklappe zu Volumen für *Ismenia pectuncoloides* aus dem Aufschluß Engelhardtsberg. N = 15

Von 20 Exemplaren von *Terebratulina substriata* wurden die Volumen der Gehäuse ermittelt und gegen die Längen der Ventralklappe als Punktdiagramm abgetragen (Abbildung 50). Das Gehäuse-

volumen wächst mit zunehmender Klappenlänge linear.

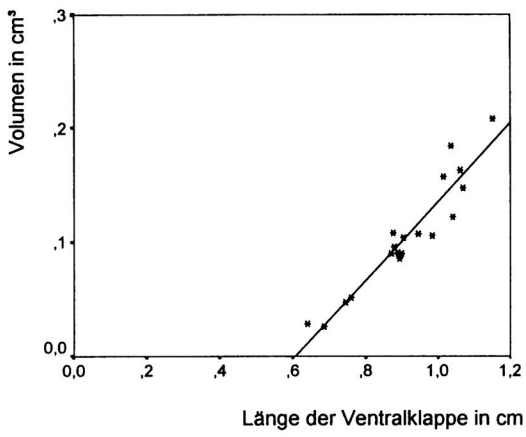


Abbildung 50. Verhältnis von Länge der Ventralklappe zu Volumen für *Terebratulina substriata* aus dem Aufschluß Engelhardtsberg. N = 20

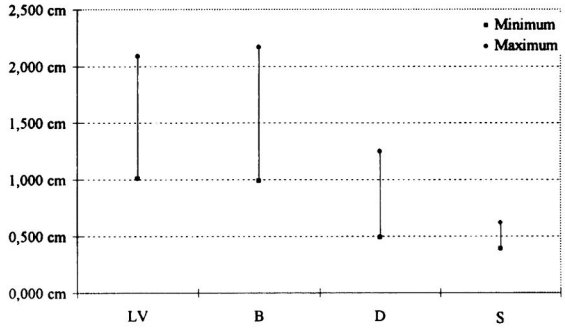


Abbildung 51. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für die rhynchonelliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Engelhardtsberg.

9.9 STEINBRUCH SAAL (Malm ζ_1)

Fazies
Autochthone Korallenfazies.

Geographische Lage
Der Steinbruch der Kalkstickstoffwerke Trostberg liegt ca. 1 km südlich der Ortschaft Saal auf dem geologischen Kartenblatt 7137 Abensberg (R ^{44} 96 075 H ^{54} 17 150).

Stratigraphie, Fazielle Ausbildung, Begleitende Makrofauna
In den unteren Bereichen des über 80 m tiefen Aufschluß verzahnen sich fossilarme spongiolithische Massenkalke mit groben Fossilschuttkalken (MEYER 1978). Die Massenkalke werden vornehmlich von Kieselschwämmen und mikrobiellen Krusten aufgebaut. Die höheren Bereiche des Aufschlusses werden von der korralligenen Kehlheimer Schutt- und Breisteinfazies dominiert, in die autochthone Korallenriffe mit einer sehr diversen Fauna hermatypischer Korallen eingeschaltet sind. Über den einzelnen Riffkörpern, die teilweise im Zuge der Unter-Kreide-Verkarstung freigelegt und die dabei entstandenen Karsthohlformen anschließend mit den cenomanen Schutzfelsschichten wieder plombiert wurden, transgrediert der obercenomane Regensburger Grünsand. In mehreren m^3 großen Taschen, die zwischen den Korallenstotzen und Arealen mit lagunären Zwischenriff-Kalken (Breistein reich an Gastropoden) eingeschaltet sind, sind Massenvorkommen von Brachiopoden erschlossen.
Durch Funde von *Hybonoticeras beckeri* und *H. pressulum* wird das Einsetzen der Korallen-Schuttkalke in den tieferen Malm δ datiert. Die oberste Abbausohle, aus der die hier bearbeiteten Brachiopoden stammen, wird von Massenkalken mit kleinen aufgesetzten Stockkorallenriffen aufgebaut. Die Riffe werden im wesentlichen von dickästigen Korallen vom Typ *Thecosmilia*, *Dermosmilia*, *Ovalastraea* und *Calamophylliopsis* gebildet. Die Korallenkalke mit den zwischengeschalteten Brachiopoden-Nestern können durch Funde von *Hybonoticeras pressulum* und *Neochetoceras steraspis* dem Intervall Oberstes Kimmeridgium / Unteres Tithonium zugeordnet werden (MEYER & SCHMIDT-KALER 1984).

Brachiopodenfauna

Terebratulida:
Juralina cf. *insignis* (SCHÜBLER), *Zeilleridae* div. sp., *Dictyothyris kurri* (OPPEL), *Ismenia pectunculoides* (SCHLOTHEIM), *Megerlia guembeli* (OPPEL), *Terebratulina substriata* (SCHLOTHEIM), *Cheirotyris* sp.

Rhynchonellida:
Torquirhynchia speciosa (MÜNSTER), *Monticlarella strioplicata* (QUENSTEDT)

Verteilung und Ausbildung der externmorphologischen Parameter gemäß Checkliste
Gesamtanzahl: 553 Exemplare.
Zustand der Exemplare: Vollständig erhalten 40 (7,2 %), fragmentiert 513 (92,8 %). Alle Exemplare liegen in Schalenerhaltung vor.

Terebratulida / Rhynchonellida-Verhältnis:

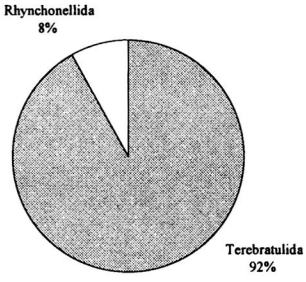


Abbildung 52. Verhältnis von Terebratulida zu Rhynchonellida im Aufschluß Saal. N = 553.

Ausprägung der Variablen „Umriß dorsal (UD)", „Umriß lateral (UL)", „Kommissursymmetrie frontal (KSF)", „Kommissurverlauf frontal (KVF)", „Kommissurverlauf lateral (KVL)":
Der dorsale Umriß ist bei 51,3 % der Brachiopoden vom Aufschluß Saal subzirkular-elongat ausgeprägt (*Juralina* cf. *insignis*) und bei 20,5 % subzirkular (*Juralina* cf. *insignis*) entwickelt. Jeweils 10,3 % zeigen einen einen pentagonalen (terebratulide Brachiopoden vom Typ *Argovithyris* sp.) bzw. tetragonalen Umriß und bei 7,7 % (terebratulide Brachiopoden) ist er triangular (rhynchonellide Exemplare) entwickelt.
57,7 % der Exemplare weisen einen zirkular-elongaten lateralen Umriß auf. Bei 39,7 % ist flach und bei 2,6 % zirkular ausgebildet.
Einen symmetrischen Verlauf der frontalen Kommissurlinie zeigen 96,2 % der Brachiopoden. Bei 2,6 % ist sie links asymmetrisch und bei 1,3 % rechts asymmetrisch entwickelt.
Je 28,2 % aller Individuen besitzen eine rectimarginate (?juvenile terebratulide Brachiopoden) bzw. episulcate Frontalkommissur (*Juralina* cf. *insignis*). Bei 21,8 % der Individuen ist die Frontalkommissur sulcat ausgebildet (Terebratulida). 14,1 % weisen einen uniplicaten Verlauf der Frontalkommissur (Terebratulida) auf und bei 7,7 % ist sie zick-zack-förmig entwickelt (Rhynchonellida, *Ismenia pectunculoides*).
Die laterale Kommissur verläuft bei 41 % der Individuen ventral gebogen. 26,9 % zeigen eine gerade Lateralkommissur und bei 24,4 % ist sie dorsal gebogen. Bei 7,7 % der Brachiopoden ist die laterale Kommissur zick-zack-förmig ausgebildet.

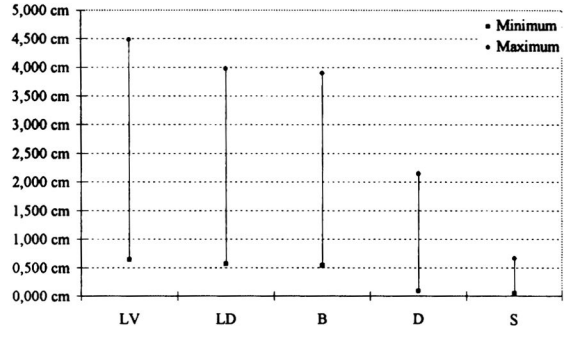


Abbildung 53. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für die terebratuliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Saal.

Aufgrund des schlechten Erhaltungszustandes und der geringen Anzahl kommte für die Gruppe der Rhynchonellida keine Gesamtübersicht der metrische Variablen erstellt werden.

9.10 BOLHEIM (Malm ζ_2)

Fazies
Mergelfazies einer spongiolithischen Moundflanke.

Geographische Lage
Der Straßenaufschluß (Blatt Heidenheim an der Brenz 7326, 1:25.000, R ^{35} 84 100 H ^{53} 89 300) befindet sich an der westlichen Ortsgrenze im Ortsteil Bolheim der Stadt Heidenheim an der Brenz / Baden-Württemberg.

Stratigraphie, Fazielle Ausbildung, Begleitende Makrofauna
Die Straßenböschung erschließt den oberen Weißjuramergel (Zementmergel). Die stratigraphische Einordnung der Lokalität erfolgte durch den Vergleich der Höhenlage der Ablagerungen mit dem in der unmittelbaren Nähe befindlichen Kalkwerk

Mergelstetten. Das Gestein besteht aus hellbraunen Mergelkalken. Die Makrofossilien sind teilweise verkieselt. Die Begleitfauna der Brachiopoden besteht im wesentlichen aus Lamellibranchiaten, Crinoiden (*Millericrinus*) und Serpuliden.

Brachiopodenfauna

Terebratulida:
Juralina sp., *Megerlia* cf. *pectunculus*

Rhynchonellida:
Lacunosella sp.

Verteilung und Ausbildung der externmorphologischen Parameter gemäß Checkliste
Gesamtanzahl: 67 Exemplare in Schalenerhaltung.
Zustand der Exemplare: Nur 1 Brachiopode liegt vollständig vor, 66 Exemplare sind fragmentiert.

Terebratulida / Rhynchonellida-Verhältnis:

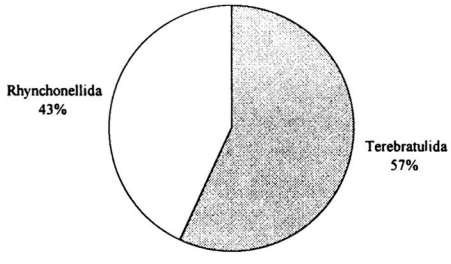


Abbildung 54. Verhältnis von Terebratulida zu Rhynchonellida im Aufschluß Bolheim. N = 67.

Ausprägung der Variablen „Umriß dorsal (UD)", „Umriß lateral (UL)", „Kommissursymmetrie frontal (KSF)", „Kommissurverlauf frontal (KVF)", „Kommissurverlauf lateral (KVL)":
Die dorsale Umrißlinie ist bei 40,3 % der Brachiopoden des Aufschlusses Bolheim triangular mit gewellter Front (Rhynchonellida) entwickelt. 38,8 % zeigen einen pentagonalen Umriß (Terebratulida). Bei 16,4 % ist der dorsale Umriß triangular-elongat (Terebratulida) und bei 4,5 % tetragonal entwickelt (Rhynchonellida).
82,1 % aller Brachiopoden besitzen einen zirkular-elongaten lateralen Umriß und bei 17,9 % ist er flach ausgebildet.
Die frontale Kommissur verläuft bei 74,6 % der Individuen symmetrisch. 25,4 % besitzen eine rechts asymmetrische Frontalkommissur (Rhynchonellida).
Einen polylobaten Verlauf der Frontalkommissur zeigen 43,3 % der Brachiopoden (rhynchonellide Exemplare). Bei 40,3 % ist die frontale Kommissurlinie episulcat und bei 16,4 % rectimarginat entwickelt (alles terebratulide Formen).
43,3 % der Exemplare weisen eine zickzack-förmige Lateralkommissur auf (rhynchonellide Brachiopoden). Ventral gebogen ist die laterale Kommissurlinie bei 38,8 % der Brachiopoden und bei 17,9 % verläuft sie gerade (ausschließlich terebratulide Formen).

Metrische Variablen
Lediglich ein Exemplar liegt vollständig erhalten vor, so daß die metrischen Werte nicht statistisch ausgewertet werden konnten.

9.11 DADESTAL (MAROKKO) („Außengruppenvergleich"; Bajocium)

Fazies
Mergelkalke des flachen Subtidal. Oolithische und biodetritische Kalke aus flachen, hochenergetischen Gewässern des Küstenbereichs.

Geographische Lage
Die Fauna stammt aus einem Straßenaufschluß im südlichen Dadestal (Marokko) aus der Mulde von Msemrir. Die genaue geographische Position der Lokalität ist in MILHI (1992) beschrieben.

Stratigraphie, Fazielle Ausbildung, Begleitende Makrofauna
Der Straßenaufschluß erschließt Mergelkalke des mittleren Bajocium. Aufgrund von Ammonitenfunden (*Otoites* sp.) konnte MILHI (1992) die Ablagerungen in die Sauzei-Biozone datieren.
Neben Boundstones tritt Biomikrit und gut sortierter Oosparit auf. Die Sedimente sind von terrigenem Detritus durchsetzt. Die Formation wurde im Verlauf der letzten Regression des Jura-Meeres im Gebiet des Hohen Atlas unter Flachwasserbedingungen abgelagert. MILHI (1992) beob-

achtet Rinnenfüllungen mit Zweiklapper-Anreicherungen und stellt diese mit Gezeiten-Kanälen in Verbindung. ROLLEY (1978) datierte die Ablagerungen von Bin-el-Ouidane mit Hilfe von Brachiopoden („barre à Rhynchonelles") der Art *Zeilleria cuneata* ROLLIER auf das mittlere bis obere Bajocium.
Die Makrobegleitfauna setzt sich aus einem breiten Spektrum aus riffbildenden und riffbewohnenden Organismen zusammen. Neben Lamellibranchiaten treten Korallen häufig auf.

Brachiopodenfauna (coll. R. Kohring)

Terebratulida:
Wattonithyris sp., untergeordnet *Rugitela* cf. *prebullata*.

Rhynchonellida:
Burmirhynchia sp.

Verteilung und Ausbildung der externmorphologischen Parameter gemäß Checkliste
Gesamtanzahl: 166 Exemplare.
Zustand der Exemplare: Vollständig erhalten 128 (77,1 %), fragmentiert 38 (22,9 %).

Terebratulida / Rhynchonellida-Verhältnis:

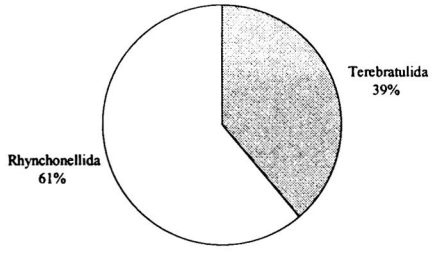


Abbildung 55. Verhältnis von Terebratulida zu Rhynchonellida im Aufschluß Dadestal. N = 166.

Ausprägung der Variablen „Umriß dorsal (UD)", „Umriß lateral (UL)", „Kommissursymmetrie frontal (KSF)", „Kommissurverlauf frontal (KVF)", „Kommissurverlauf lateral (KVL)":
47 % der Brachiopodenpopulation weist einen tetragonalen dorsalen Umriß auf. Diese Gruppe setzt sich ausnahmslos aus rhynchonelliden Brachiopoden (*Burmirhynchia* sp.) zusammen. Bei 19,9 % ist der dorsale Umriß subzirkular-elongat ausgebildet. Einen solchen Umriß besitzt besonders *Wattonithyris* sp. (untergeordnet *Rugitela* cf. *prebullata*).
14,5 % der Brachiopoden zeigen einen triangularen dorsalen Umriß, der typisch für kleinwüchsige Exemplare von *Burmirhynchia* sp. ist.
Einen pentagonalen dorsalen Umriß zeigen 9,6 % der Brachiopoden (große Exemplare von *Wattonithyris* sp.).
Der Verlauf der frontalen Kommissurlinie ist bei 98,9 % der Individuen symmetrisch. Jeweils 0,6 % der Brachiopoden besitzen eine links - bzw. rechts asymmetrische Frontalkommissur.
Die Frontalkommissur verläuft bei 60,8 % der untersuchten Brachiopoden trilobat (ausschließlich Rhynchonellida). Bei 21,7 % der Individuen ist die Frontalkommissur uniplicat ausgebildet (*Wattonithyris* sp.) 9 % der Individuen - überwiegend kleinwüchsige und juvenile Terebratulida - zeigen einen rectimarginaten Verlauf der frontalen Kommissur. Eine episulcate Frontalkommissur wiesen 7,8 % auf (adulte *Wattonithyris* sp. und *Rugitela* cf. *prebullata*). Untergeordnet verläuft die frontale Kommissur bei 6,7 % uniplicat (Terebratulida) und bei 6,3 % bi- bis tetralobat (Rhynchonellida).
61,4 % der Individuen besitzen eine zickzack-förmige Lateralkommissur (*Burmirhynchia* sp.), bei 38 % verläuft sie ventral gebogen (alle adulten Terebratulida) und 0,6 % weisen einen geraden Verlauf der Lateralkommissur auf (juvenile Terebratulida).

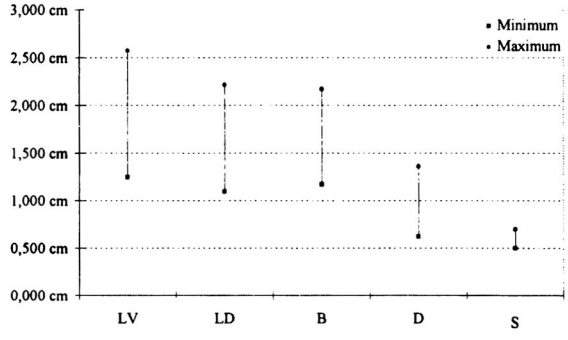


Abbildung 56. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für die terebratuliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Dadestal (Marokko).

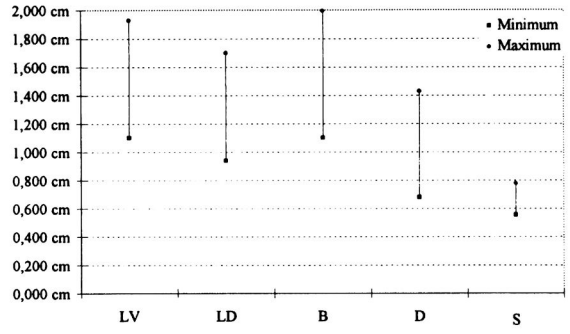


Abbildung 57. Vergleich der Spannweiten der Variablen LV = Länge der Ventralklappe in cm, LD = Länge der Dorsalklappe in cm, B = Breite in cm, D = Dicke in cm und S = Sphärizitätsindex (dimensionslos) für die rhynchonelliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Dadestal (Marokko).

10 Darstellung der Checklistendaten

Die Basis der ersten Clusteranalyse bilden die Daten der Checkliste (Abbildung 3, Seite 13). Im ersten Analysedurchgang wurden möglichst viele Variablen in die Berechnung einbezogen. In der Auswertung der Listen wurden die Variablen „Umriß dorsal (UD)", „Umriß lateral (UL)", „Kommissursymmetrie frontal (KSF)", „Kommissurverlauf frontal (KVF)", „Kommissurverlauf lateral (KVL)", „Stiellochdurchmesser (SD)", „Stiellochform (SF)" und „Foramenposition (FP)" zunächst auf ihre Korrelation untersucht. Dabei zeigten die beiden separat analysierten Gruppen (Rhynchonellida und Terebratulida) ähnlich hohe Korrelationen zwischen den Variablen „UL", „KSF", „KVL", „SD". Diese Variablen wurden aus der Untersuchung entfernt, da es bei hochkorrelierten Variablen zu einer Verzerrung der Ergebnisse der Clusteranalyse kommen kann. Neben der Ermittlung korrelierter Variablen war die Verfügbarkeit der Variablen ein zusätzliches Kriterium zur Aufnahme in die nachfolgende Gruppenbildung durch die Clusteranalyse. Bedingt durch den oftmals unvollständigen Zustand der Individuen mußten besonders die Variablen „SD" (Fehlende Werte Rhynchonellida: 240, Terebratulida: 210) SF (Fehlende Werte Rhynchonellida: 240, Terebratulida: 210) und „FP" (Fehlende Werte Rhynchonellida: 538, Terebratulida: 680) aus der Analyse entfernt werden.

In vergleichbaren Analysen wird oftmals die Anzahl hochkorrelierter Variablen durch Vorschaltung einer Faktorenanalyse reduziert und in eine geringere Anzahl unabhängiger Faktoren überführt (siehe auch GOURVENNEC 1994, WÖRHEIDE 1995). Von dieser Möglichkeit wurde jedoch in der vorliegenden Untersuchung kein Gebrauch gemacht, da die Fusionierung der Variablen in der Regel mit einem Informationsverlust einhergeht und die Interpretation der Faktoren zumeist keine eindeutigen Aussagen zuläßt (BACKHAUS et al. 1994).

Die Clusteranalyse wurde mit den niedrig korrelierten Variablen „Umriß dorsal (UD)" und „Kommissurverlauf frontal (KVF)" durchgeführt. 797 rhynchonellide und 1592 terebratulide Brachiopoden wurden in die Analyse aufgenommen. Für jede Gruppe wurde eine vollständige Clusteranalyse durchgeführt. Das agglomerative Clusterverfahren nach WARD in Verbindung mit der quadrierten Euklidischen Distanz als Proximitätsmaß bildeten die Basis der Untersuchung. Die graphische Auswertung der ersten 20 Fusionierungsschritte zeigte bei beiden untersuchten Gruppen einen deutlichen Sprung vom vierten zum fünften Schritt. Dieser sprunghafte Übergang wird als Ellbow-Kriterium bezeichnet (BACKHAUS et al. 1994) und gibt einen Hinweis auf die Anzahl der zu bildenden Cluster (Abbildung 58 ff.).

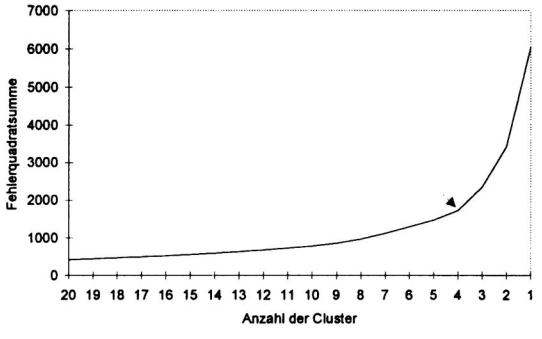


Abbildung 58. Graphische Darstellung des Ellbowkriteriums zur Ermittlung der geeigneten Clusterzahl für die Mitglieder der Gruppe Rhynchonellida. Die Anzahl der Cluster ist aus Gründen der Darstellung auf 20 begrenzt. Der Pfeil verweist auf den „Ellbow". Es werden 4 Gruppen in die weitere Analyse aufgenommen.

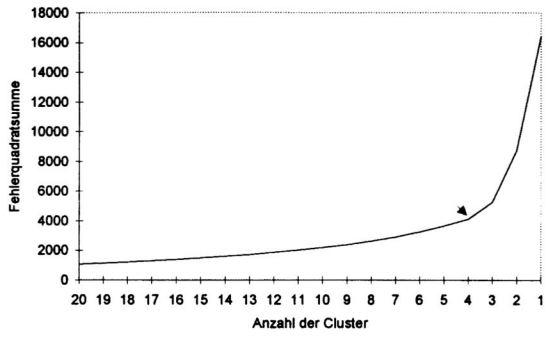


Abbildung 59. Graphische Darstellung des Ellbowkriteriums zur Ermittlung der geeigneten Clusterzahl für die Mitglieder der Gruppe Terebratulida. Die Anzahl der Cluster ist aus Gründen der Darstellung auf 20 begrenzt. Der Pfeil verweist auf den „Ellbow". Es werden 4 Gruppen in die weitere Analyse aufgenommen.

Nach der Durchführung der Analyse mit der zuvor ermittelten Clusteranzahl wurde jedes Cluster auf dessen Homogenität geprüft. Verwendet wurde eine Methode zur Berechnung der sogenannten F- und T-Werte. Nach BACKHAUS et al. (1994) ist die Streuung der Variablen in einer Gruppe geringer, je kleiner der F-Wert ist. Dabei sollte der F-Wert 1 nicht übersteigen, da die entsprechende Variable in diesem Fall eine größere Streuung aufweist als die Erhebungsgesamtheit. Sind alle F-Werte eines Clusters kleiner als 1, kann es als vollkommen homogen angesehen werden. Die Berechnung des F-Wertes erfolgt nach der Formel:

$$F = \frac{V(J,G)}{V(J)}$$

V(J,G) Varianz der Variablen J in der Gruppe G

V(J) Varianz der Variablen J in der Erhebungsgesamtheit (aus BACKHAUS et al. 1994)

Erste Anhaltspunkte zur Interpretation eines Clusters soll der T-Wert geben. Negative T-Werte deuten an, daß eine Variable in der untersuchten Gruppe im Vergleich zur Erhebungsgesamtheit unterrepräsentiert ist. Positive T-Werte signalisieren, daß die Variable dieser Gruppe im Vergleich mit der Erhebungsgesamtheit überrepräsentiert ist. Die Berechnung des T-Wertes erfolgt nach der Formel:

$$T = \frac{\overline{X}(J,G) - \overline{X}(J)}{S(J)}$$

$\overline{X}(J,G)$ Mittelwert der Variablen J über die Gruppe G

$\overline{X}(J)$ Gesamtmittelwert der Variablen J in der Erhebungsgesamtheit

S(J) Standardabweichung der der Variablen J in der Erhebungsgesamtheit (aus BACKHAUS et al. 1994)

F- und T-Werte für die Gruppen Rhynchonellida und Terebratulida

F-Werte (Rhynchonellida)

	Cluster 1	Cluster 2	Cluster 3	Cluster 4
KVF	0,154294125	0,985466864	0,548092751	0,198794963
UD	0,025560853	0,392614581	0,355103838	0,90922814

Tabelle 7. F-Werte der Cluster 1 bis 4 für die Gruppe Rhynchonellida.

Die Variable KVF (Kommissurverfauf frontal) weist besonders in den Clustern 1 und 4 eine geringe Streuung (kleiner F-Wert) auf. Der F-Wert für die Variable UD (Umriß dorsal) ist im ersten Cluster sehr klein. Aufgrund der F-Werte ist das erste und dritte Cluster sehr homogen zusammengesetzt. Im Cluster 2 zeigt die Variable KVF eine hohe Streuung und im Cluster 4 die Variable UD.

T-Werte (Rhynchonellida)

	Cluster 1	Cluster 2	Cluster 3	Cluster 4
KVF	0,167337008	-3,849879157	0,316015612	-0,086869064
UD	0,679977668	-1,263188041	-1,347586969	-0,469912596

Tabelle 8. T-Werte der Cluster 1 bis 4 für die Gruppe Rhynchonellida.

Beide Variablen des ersten Clusters weisen positive T-Werte auf. Dies bedeutet, daß der Verlauf der Frontalkommissur und der dorsale Umriß in diesem Cluster im Vergleich zur Erhebungsgesamtheit überrepräsentiert ist. In den Clustern zwei und vier sind beide Variablen im Vergleich mit der Gesamtheit unterrepräsentiert (negative T-Werte). Cluster drei zeigt eine Gewichtung auf dem Verlauf der Frontalkommissur, während der dorsale Umriß unterrepräsentiert ist.

F-Werte (Terebratulida)

	Cluster 1	Cluster 2	Cluster 3	Cluster 4
KVF	0,479740256	0,133546064	0,308158252	0,841447277
UD	0,001269375	0,063801629	0,108392064	0,111641305

Tabelle 9. F-Werte der Cluster 1 bis 4 für die Gruppe Terebratulida.

Fast alle F-Werte in den vier Clustern zeigen geringe Streuungen der Variablen an. Lediglich die Variable KVF im Cluster 4 ist stark gestreut.
Im Vergleich der beiden Analysen besitzt die Gruppe Terebratulida eine homogenere Verteilung der beiden Variablen in den Clustern als die Gruppe Rhynchonellida.
Neben den F-Werten wurden die T-Werte für jedes Cluster in der Gruppe ermittelt.

T-Werte (Terebratulida)

	Cluster 1	Cluster 2	Cluster 3	Cluster 4
KVF	-0,840834426	0,827463228	-0,990534028	0,111541265
UD	-1,872360677	0,352823087	0,945113314	-0,531558305

Tabelle 10. T-Werte der Cluster 1 bis 4 für die Gruppe Terebratulida.

Die Variablen des ersten Clusters weisen negative T-Werte auf. Sie sind im Vergleich mit der Erhebungsgesamtheit unterrepräsentiert. Die Variablen des zweiten Clusters besitzen positive Werte. Beide Variablen sind im Vergleich mit der Gesamtheit überrepräsentiert. In dritten Cluster ist die Variable Verlauf der Frontalkommissur und im vierten Cluster die Variable Umriß dorsal unterrepräsentiert.

Die Zusammensetzung der Cluster und Bestimmung der Morphotypen für die Gruppen Rhynchonellida und Terebratulida

Lokalität	Fazies	Cluster 1	Cluster 2	Cluster 3	Cluster 4
Bolheim	Mergelige Moundflanke	2	---	27	---
Saal	Autochthone Korallenfazies	---	---	6	---
Engelhardtsberg	Kalkschutt Intermoundbereich	---	---	---	---
Magental	Kalkiger Intramoundbereich	7	1	5	---
Neupert	Kalk/Mergelfazies Moundflanke	28	---	21	---
Schonter Höhe	Geschichtete Kalk/Mergelfazies	13	4	21	10
Laibarös	Mergelige, verschwammte Moundflanke	9	---	1	42
Biburg	Kalkige Spongiolith-Randfazies	262	11	62	15
Schlüpfelberg	Verschwammte Kalk/Mergelfazies	101	20	27	---
Schönberg	Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies	---	---	---	---
Marokko	Mergelkalke, oolithische Kalke	78	---	24	---
	Summe	500	36	194	67

Tabelle 11. Quantitative Zusammensetzung der Cluster für die Gruppe Rhynchonellida.

Aus Tabelle 11 wird deutlich, daß die vier Cluster der Gruppe Rhynchonellida unterschiedliche quantitative Zusammensetzungen aufweisen. Aufgrund des monospezifischen Charakters der Fauna des Aufschlusses Schönberg (ausschließlich *Aulacothyris impressa*) ist diese Lokalität nicht in der Tabelle vertreten. Für eine

hinreichend präzise Klassifizierung der Rhynchonelliden aus der Lokalität Engelhardtsberg lagen zum Zeitpunkt der Untersuchung zu wenige Exemplare vor. Die in KEUPP (1972) aus der Lokalität aufgeführten Arten (*Rhynchonella triloboides*, *Rhynchonella strioplicata*, *Rhynchonella senticosa*, *Rhynchonella lacunosa*, *Rhynchonella inconstans*) lassen sich jedoch anhand ihrer externen Morphologie in die Cluster 1 (überwiegend *Lacunosella* sp.) und Cluster 2 (überwiegend *Monticlarella strioplicata*) eingliedern.
Die Zusammensetzung der einzelnen Cluster und die Distanz zwischen den Clustern wurde mit Hilfe einer Diskriminanzanalyse ermittelt und wird anhand der folgenden Darstellungen erläutert.
In Abbildung 60 werden die relativen Positionen der Cluster 1 bis 4 für die Gruppe Rhynchonellida dargestellt. Aufgrund der geringen Distanz der Gruppenzentroide der Cluster 1, 3 und 4 und der damit verbundenen großen Ähnlichkeit der Individuen, liegt es Nahe, diese drei Gruppen in einer Sammelgruppe zusammenzufassen. Diese Gruppe wird nachfolgend vorläufig als Morphotyp „R1" bezeichnet. Morphotyp „R1" beinhaltet 761 (95,4 %) rhynchonellide Exemplare. Das zweite Cluster enthält 36 Exemplare (4,6 %) und erhält die vorläufige Bezeichnung „R2".

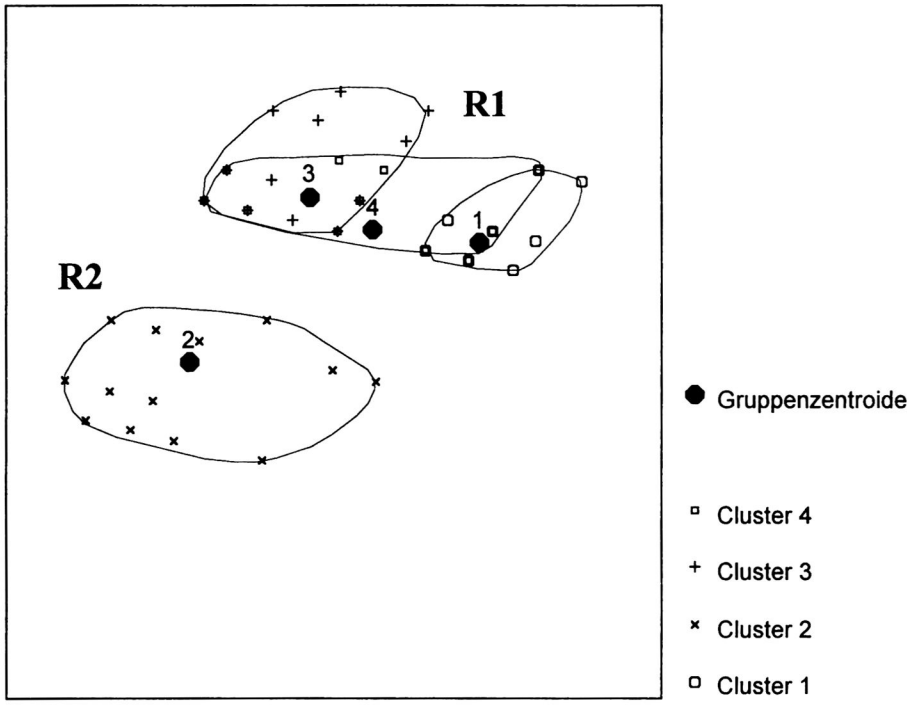


Abbildung 60. Die Darstellung zeigt die Distanz zwischen den vier Clustern der Rhynchonellida. Zusätzlich sind die Gruppenmittelpunkte (Zentroide) und zur besseren Übersicht die Clustergrenzen eingetragen. N = 979.

In einem weiteren Analysedurchgang wurden die terebratuliden Brachiopoden mit Hilfe der Clustermethode nach WARD in vier Gruppen unterteilt. Die Zusammensetzung der Cluster ist Tabelle 12 zu entnehmen. Abbildung 61 zeigt die relative Position der vier Gruppen. Alle vier Cluster bilden weitgehend eigenständige Gruppen und werden mit den vorläufigen Bezeichnungen „T1" bis „T4" versehen. Jede Gruppe repräsentiert einen weitgehend eigenständigen terebratuliden Morphotyp auf der Basis der Externmorphologie der Individuen.

Lokalität	Fazies	Cluster 1	Cluster 2	Cluster 3	Cluster 4
Bolheim	Mergelige Moundflanke	---	26	1	11
Saal	Autochthone Korallenfazies	16	15	40	1
Engelhardtsberg	Kalkschutt Intermoundbereich	4	9	79	112
Magental	Kalkiger Intramoundbereich	5	117	64	2
Neupert	Kalk/Mergelfazies Moundflanke	4	13	4	2
Schonter Höhe	Geschichtete Kalk/Mergelfazies	---	1	---	7
Laibarös	Mergelige, verschwammte Moundflanke	20	15	17	49
Biburg	Kalkige Spongiolith-Randfazies	138	470	137	2
Schlüpfelberg	Verschwammte Kalk/Mergelfazies	57	14	48	3
Schönberg	Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies	25	---	---	---
Marokko	Mergelkalke, oolithische Kalke	15	10	39	---
	Summe	284	690	429	189

Tabelle 12. Quantitative Zusammensetzung der Cluster für die Gruppe Terebratulida.

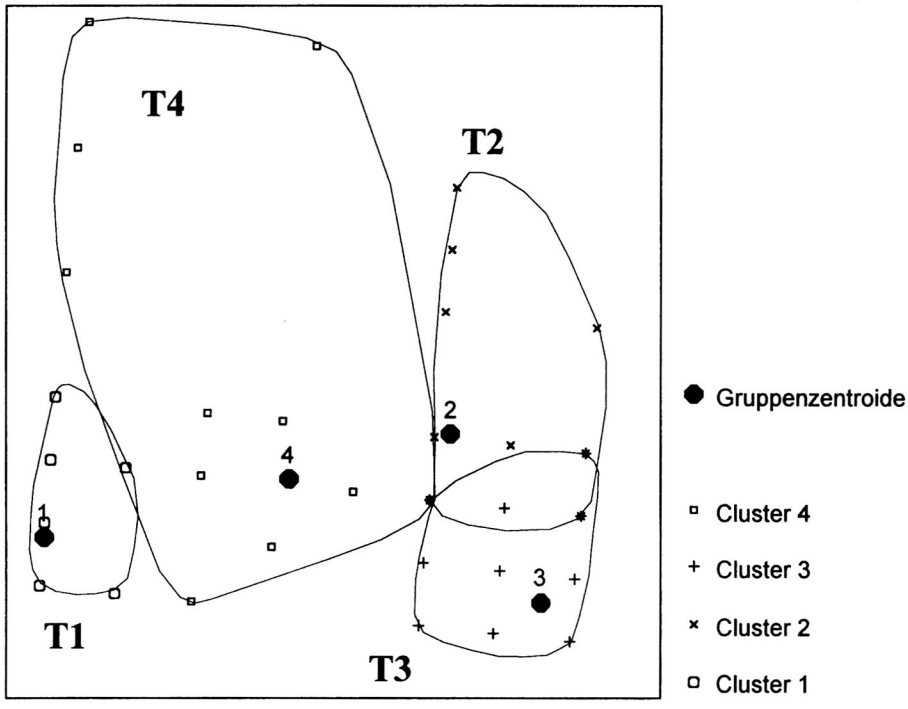


Abbildung 61. Die Darstellung zeigt die Distanz zwischen den einzelnen Clustern der Terebratulida. Zusätzlich sind die Gruppenmittelpunkte (Zentroide) eingetragen. N = 1592.

Zusammensetzung des Morphotyps R1

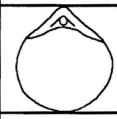
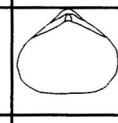
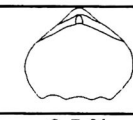
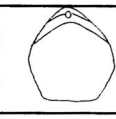
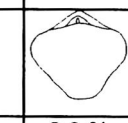
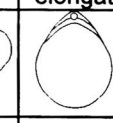
UD (Umriß dorsal) **Morphotyp R1**	subzirkular	triangular	triangular-elongat	triangular mit gewellter Front	pentagonal	tetra-gonal	sub-zirkular-elongat
							
Bolheim (Mergelige Moundflanke)				3,5 %		0,3 %	
Saal (Autochthone Korallenfazies)		0,8 %					
Engelhardtsberg (Kalkschutt Intermoundbereich)							
Magental (Kalkiger Intramoundbereich)		0,3 %		0,4 %		0,9 %	
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)	0,8 %	0,5 %		1,4 %	0,3 %	3,4 %	
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)	1,6 %	0,1 %	0,3 %	2,0 %	1,8 %		
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)	0,1 %	0,8 %		1,7 %	4,1 %	0,1 %	
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)	0,8 %	3,3 %	0,1 %	4,1 %	3,8 %	32,1 %	0,4 %
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)	0,7 %	0,3 %		2,6 %	0,1 %	12,5 %	0,7 %
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)							
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)		3,2 %				10,2 %	
Summe	3,9 %	9,2 %	0,4 %	15,8 %	10,1 %	59,5 %	1,1 %

Tabelle 13. Prozentuale Verteilung der Variablen UD (Umriß dorsal) im Sammelcluster R1 (Rhynchonellida). N = 761.

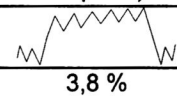
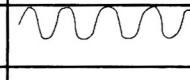
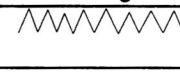
KVF (Kommissurverlauf frontal) **Morphotyp R1**	trilobat (abstrakt parasulcat)	polylobat (abstrakt uniplicat)	gewellt	zick-zack-rectimarginat
				
Bolheim (Mergelige Moundflanke)		3,8 %		
Saal (Autochthone Korallenfazies)				0,8 %
Engelhardtsberg (Kalkschutt Intermoundbereich)				
Magental (Kalkiger Intramoundbereich)	0,8 %	0,8 %		
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)	4,6 %	1,8 %		
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)	3,3 %	2,5 %		
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)	6,0 %	0,7 %	0,4 %	
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)	15,9 %	26,4 %	0,6 %	1,3 %
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)	2,1 %	14,7 %		
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)				
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)	13,3 %	0,1 %		
Summe	46,0 %	50,9 %	1,0 %	2,1 %

Tabelle 14. Prozentuale Verteilung der Variablen KVF (Kommissurverlauf frontal) im Sammelcluster R1 (Rhynchonellida). N = 761.

Zusammensetzung des Morphotyps R2

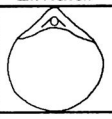
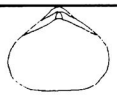
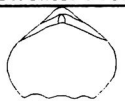
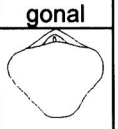
UD (Umriß dorsal) **Morphotyp R2**	sub-zirkular	triangular	triangular-elongat	triangular mit gewellter Front	penta-gonal	tetra-gonal
						
Bolheim (Mergelige Moundflanke)						
Saal (Autochthone Korallenfazies)						
Engelhardtsberg (Kalkschutt Intermoundbereich)						
Magental (Kalkiger Intramoundbereich)				2,8 %		
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)						
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)		2,8 %		5,6 %	2,8 %	
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)						
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)			25,0 %	5,6 %		
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)	5,6 %	13,9 %	30,6 %		2,8 %	2,8 %
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)						
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)						
Summe	5,6 %	16,7 %	55,6 %	13,9 %	5,6 %	2,8 %

Tabelle 15. Prozentuale Verteilung der Variablen UD (Umriß dorsal) im Cluster R2 (Rhynchonellida). N = 36.

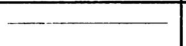
KVF (Kommissurverlauf frontal) **Morphotyp R2**	rectimarginat	uniplicat	episulcat	parasulcat
				
Bolheim (Mergelige Moundflanke)				
Saal (Autochthone Korallenfazies)				
Engelhardtsberg (Kalkschutt Intermoundbereich)				
Magental (Kalkiger Intramoundbereich)	2,8 %			
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)				
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)	11,1 %			
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)				
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)			25,0 %	5,6 %
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)	5,6 %	8,3 %	41,7 %	
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)				
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)				
Summe	19,4 %	8,3 %	66,7 %	5,6 %

Tabelle 16. Prozentuale Verteilung der Variablen KVF (Kommissurverlauf frontal) im Cluster R2 (Rhynchonellida). N = 36.

Zusammensetzung des Morphotyps T1

UD (Umriß dorsal) / **Morphotyp T1**	subzirkular	triangular
Bolheim (Mergelige Moundflanke)		
Saal (Autochthone Korallenfazies)	5,6 %	
Engelhardtsberg (Kalkschutt Intermoundbereich)	1,4 %	
Magental (Kalkiger Intramoundbereich)	1,7 %	
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)	1,4 %	
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)	1,4 %	
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)	6,9 %	
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)	47,6 %	0,3 %
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)	19,4 %	0,3 %
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)	8,7 %	
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)	5,2 %	
Summe	99,3 %	0,7 %

Tabelle 17. Prozentuale Verteilung der Variablen UD (Umriß dorsal) im Cluster T1 (Terebratulida). N =288.

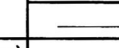
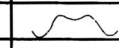
KVF (Kommissurverlauf frontal) / **Morphotyp T1**	rectimarginat 	uniplicat	sulcat	episulcat 
Bolheim (Mergelige Moundflanke)				
Saal (Autochthone Korallenfazies)	0,7 %	1,7 %	1,4 %	1,7 %
Engelhardtsberg (Kalkschutt Intermoundbereich)	0,3 %	1,0 %		
Magental (Kalkiger Intramoundbereich)	1,4 %		0,3 %	
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)	1,4 %			
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)	1,4 %			
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)	4,2 %	1,4 %	1,0 %	0,3 %
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)	35,8 %	2,1 %	10,1 %	
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)	8,3 %	2,4 %	9,0 %	
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)			8,7 %	
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)	4,5 %	0,7 %		
Summe	58,0 %	9,4 %	30,6 %	2,1 %

Tabelle 18. Prozentuale Verteilung der Variablen KVF (Kommissurverlauf frontal) im Cluster T1 (Terebratulida). N = 288.

Zusammensetzung des Morphotyps T2

UD (Umriß dorsal) / **Morphotyp T2**	pentagonal	tetragonal	subzirkular-elongat
Bolheim (Mergelige Moundflanke)	3,6 %	0,1 %	
Saal (Autochthone Korallenfazies)	1,0 %	1,0 %	1,9 %
Engelhardtsberg (Kalkschutt Intermoundbereich)	1,1 %		0,1 %
Magental (Kalkiger Intramoundbereich)	16,2 %		1,1 %
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)	1,0 %		0,8 %
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)	0,1 %		
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)	0,8 %	0,1 %	1,8 %
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)	61,9 %		3,5 %
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)	1,9 %	0,4 %	
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)			
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)	1,4 %		
Summe	89,0 %	1,7 %	9,3 %

Tabelle 19. Prozentuale Verteilung der Variablen UD (Umriß dorsal) im Cluster T2 (Terebratulida). N =721.

KVF (Kommissurverlauf frontal) Morphotyp T2	sulcat	episulcat	intraplicat	antiplicat
Bolheim (Mergelige Moundflanke)		3,7 %		
Saal (Autochthone Korallenfazies)	1,5 %	2,4 %		
Engelhardtsberg (Kalkschutt Intermoundbereich)		1,2 %		
Magental (Kalkiger Intramoundbereich)		17,3 %		
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)		1,8 %		
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)		0,1 %		
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)		2,5 %	0,1 %	
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)		62,3 %	1,2 %	1,9 %
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)		2,2 %	0,1 %	
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)				
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)		1,4 %		
Summe	1,5 %	95,0 %	1,5 %	1,9 %

Tabelle 20. Prozentuale Verteilung der Variablen KVF (Kommissurverlauf frontal) im Cluster T2 (Terebratulida). N = 721.

Zusammensetzung des Morphotyps T3

UD (Umriß dorsal) Morphotyp T3	pentagonal	tetragonal	subzirkular-elongat
Bolheim (Mergelige Moundflanke)			
Saal (Autochthone Korallenfazies)		0,3 %	6,5 %
Engelhardtsberg (Kalkschutt Intermoundbereich)	0,5 %	6,3 %	13,1 %
Magental (Kalkiger Intramoundbereich)	12,8 %		1,3 %
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)	0,3 %		0,8 %
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)			
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)	0,3 %	0,3 %	2,5 %
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)	1,0 %		33,2 %
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)	1,0 %		10,3 %
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)			
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)	1,5 %		8,3 %
Summe	17,3 %	6,8 %	75,9 %

Tabelle 21. Prozentuale Verteilung der Variablen UD (Umriß dorsal) im Cluster T3 (Terebratulida). N =398.

KVF (Kommissurverlauf frontal) Morphotyp T3	rectimarginat	uniplicat	sulcat	episulcat
Bolheim (Mergelige Moundflanke)				
Saal (Autochthone Korallenfazies)	5,0 %	1,5 %	0,3 %	
Engelhardtsberg (Kalkschutt Intermoundbereich)	2,8 %	16,1 %	1,0 %	
Magental (Kalkiger Intramoundbereich)	13,8 %	0,3 %		
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)	1,0 %			
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)				
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)	1,0 %	0,8 %	1,0 %	0,3 %
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)	30,7 %	1,0 %	0,8 %	1,8 %
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)	3,5 %	2,0 %	5,8 %	
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)				
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)	0,5 %	8,5 %		0,8 %
Summe	58,3 %	30,2 %	8,8 %	2,8 %

Tabelle 22. Prozentuale Verteilung der Variablen KVF (Kommissurverlauf frontal) im Cluster T3 (Terebratulida). N = 398.

Zusammensetzung des Morphotyps T4

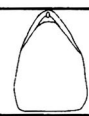
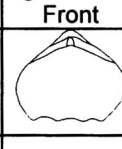
UD (Umriß dorsal) / **Morphotyp T4**	sub-zirkular	triangular-elongat	triangular mit gewellter Front	triangular mit frontaler Vertiefung	penta-gonal
					
Bolheim (Mergelige Moundflanke)		5,8 %			
Saal (Autochthone Korallenfazies)					0,5 %
Engelhardtsberg (Kalkschutt Intermoundbereich)			59,3 %		
Magental (Kalkiger Intramoundbereich)			0,5 %	0,5 %	
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)				0,5 %	0,5 %
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)			0,5 %	3,2 %	
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)	1,6 %	3,2 %	0,5 %	20,6 %	
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)	0,5 %			0,5 %	
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)		0,5 %			1,1 %
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)					
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)					
Summe	2,1 %	9,5 %	60,8 %	25,4 %	2,1 %

Tabelle 23. Prozentuale Verteilung der Variablen UD (Umriß dorsal) im Cluster T4 (Terebratulida). N =189.

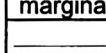
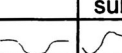
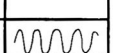
KVF (Kommissurverlauf frontal) / **Morphotyp T4**	recti-marginat	uni-plicat	sulcat	epi-sulcat	intra-plicat	gewellt
						
Bolheim (Mergelige Moundflanke)	5,8 %					
Saal (Autochthone Korallenfazies)			0,5 %			
Engelhardtsberg (Kalkschutt Intermoundbereich)		25,9 %		33,3 %		
Magental (Kalkiger Intramoundbereich)		0,5 %	0,5 %			
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)			1,1 %			
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)			3,2 %			0,5 %
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)	0,5 %		23,3 %	0,5 %	1,6 %	
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)			0,5 %			0,5 %
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)			1,1 %	0,5 %		
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)						
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)						
Summe	6,3 %	26,5 %	30,2 %	34,4 %	1,6 %	1,1 %

Tabelle 24. Prozentuale Verteilung der Variablen KVF (Kommissurverlauf frontal) im Cluster T4 (Terebratulida). N = 189.

Kennzeichnung der Morphotypen R1 und R2

Die Mitglieder des Sammelclusters R1 bilden den ersten Morphotyp (**Morphotyp R1**) aus der Gruppe Rhynchonellida. Im Morphotyp R1 sind 95,4 % der untersuchten Rhynchonelliden vertreten.

Morphotyp R1 UD / KVF		*sub-zirkular*	*tri-angular*	*triangular-elongat*	*triangular mit gewellter Front*	*penta-gonal*	*tetragonal*	*subzirkular-elongat*
Bolheim (Mergelige Moundflanke)	*polylobat*				93,1 %		6,9 %	
Saal (Autochthone Korallenfazies)	*zick-zack*		100,0 %					
Engelhardtsberg (Kalkschutt Inter-moundbereich)								
Magental (Kalkiger Intra-moundbereich)	*trilobat*		16,7 %		16,7 %		16,7 %	
	polylobat				8,3 %		41,7 %	
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)	*trilobat*	10,2 %	8,2 %		16,3 %	4,1 %	32,7 %	
	polylobat	2,0 %			6,1 %		20,4 %	
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)	*trilobat*	15,9 %	2,3 %	4,5 %	20,5 %	13,6 %		
	polylobat	11,4 %			13,6 %	18,2 %		
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)	*trilobat*		11,5 %		19,2 %	55,8 %	1,9 %	
	polylobat	1,9 %			3,8 %	3,8 %		
	gewellt				1,9 %			
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)	*trilobat*		6,2 %		0,9 %	3,2 %	24,8 %	0,6 %
	polylobat				7,4 %	5,3 %	46,6 %	
	gewellt			0,3 %				
	zick-zack	1,8 %	1,2 %		0,9 %		0,6 %	0,3 %
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)	*trilobat*				0,8 %		9,4 %	2,3 %
	polylobat	3,9 %	1,6 %		14,8 %	0,8 %	64,8 %	1,6 %
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)								
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)	*trilobat*		22,5 %				76,5 %	
	polylobat		1,0 %					

Tabelle 25. Kreuztabelle mit den prozentualen Häufigkeiten der Variablen Umriß dorsal (Spalten) und Kommissurverlauf frontal (Zeilen) im Morphotyp R1. Die Maximalwerte sind grau unterlegt.

Morphotyp R1 wird vornehmlich durch die homogene Verteilung der Variablen KVF (Kommissurverlauf frontal) gekennzeichnet (vergleiche Tabelle 7, Seite 43). 96,9 % der Brachiopoden dieses Morphotyps zeigen einen trilobaten bzw. poly-

lobaten Verlauf der Frontalkommissur. Diese Ausbildung ist typisch für die häufig auftretenden *Lacunosella*-Formen. Entsprechend eindeutig ist die Zusammensetzung des Morphotyps R1 in Bezug auf die Variable UD (Umriß dorsal). 59,5 % der rhynchonelliden Brachiopoden besitzen einen tetragonalen Umriß, 15,8 % einen triangularen Umriß und 10,1 % einen pentagonalen Umriß in der Dorsalansicht (verschiedene *Lacunosella*-Varianten). In der Kreuztabelle (Tabelle 25) werden die prozentualen Häufigkeiten der Umrißlinie-Frontalkommissur-Kombinationen des Morphotyps R1 für jeden Aufschluß dargestellt. Die Verteilung der am meisten auftretenden Merkmalskombinationen in jedem Aufschluß lassen einen Trend von tetragonalen Umrissen in Verbindung mit polylobaten Frontalkommissuren zu triangularen Umrissen mit trilobaten Kommissuren erkennen. In den mergeldominierten Aufschlüssen (Marokko, Schlüpfelberg, Laibarös, Kalkwerk Neupert) treten bevorzugt kantige Formen mit tetragonalen oder pentagonalen Umrissen auf. In den kalkdominierten Aufschlüssen (Biburg und Magental) ist die Morphologie diverser als in den mergeligen Faziesbereichen. Einen bevorzugten Morphotyp gibt es dort nicht. Die Morphologie der Rhynchonelliden des Aufschlusses Saal (Korallenfazies) hebt sich durch die Kombination triangularer Umriß und (gerade) zick-zack-förmige Frontalkommissur deutlich von den restlichen Formen ab.

Das Cluster R2 bildet mit 4,6 % Mengenanteil den zweiten **Morphotyp R2** aus der Gruppe Rhynchonellida.

Morphotyp R2 UD / KVF		*sub-zirkular*	*tri-angular*	*tri-angular-elongat*	*triangular mit gewellter Front*	*penta-gonal*	*tetra-gonal*
Bolheim (Mergelige Moundflanke)							
Saal (Autochthone Korallenfazies)							
Engelhardtsberg (Kalkschutt Intermoundbereich)							
Magental (Kalkiger Intramoundbereich)	*recti-marginat*				100,0 %		
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)							
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)	*recti-marginat*		25,0 %		50,0 %	25,0 %	
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)							
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)	*episulcat*			81,8 %			
	parasulcat				18,2 %		
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)	*recti-marginat*		5,0 %	5,0 %			
	uniplicat	5,0 %	5,0 %	5,0 %			
	episulcat	5,0 %	15,0 %	45,0 %		5,0 %	5,0 %
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)							
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)							

Tabelle 26. Kreuztabelle mit den prozentualen Häufigkeiten der Variablen Umriß dorsal (Spalten) und Kommissurverlauf frontal (Zeilen) im Morphotyp R2. Die Maximalwerte sind grau unterlegt.

Morphotyp R2 wird vor allem durch die Variable UD (Umriß dorsal) gekennzeichnet (vergleiche Tabelle 7, Seite 43). Die in diesem Cluster auftretenden Merkmalskombinationen rhynchonellider Wuchsformen sind durch die Kombinaton triangularer Umriß mit gewellter Front in Verbindung mit einer rectimarginaten Frontalkommissur gekennzeichnet. Es werden damit kleinwüchsige, juvenile (*?Lacunosella*) rhynchonellide Brachiopoden erfaßt. Die zweite häufig auftretende Merkmalskombination in diesem Cluster lautet „triangularer Umriß mit episulcater Frontalkommissur". Eine solche Kombination ist kennzeichnend für *Monticlarella strioplicata*. Die vorläufigen Bezeichnungen für die beiden rhynchonelliden Morphotypen R1 und R2 werden beibehalten.

Kennzeichnung der Morphotypen T1, T2, T3 und T4

Die Vertreter der Terebratulida werden nach Durchführung der Clusteranalyse in vier Gruppen mit ungleicher Belegungsstärke untergliedert (vergleiche Tabelle 12, Seite 46).

Morphotyp T1 (Tabelle 27) steht quantitativ mit 284 (17,8 %) Exemplaren an der vorletzten Stelle der vier Gruppen.
Die Vertreter dieses Morphotyps zeichnen sich durch die Merkmalskombination von gut gerundeten, subzirkularen Umrissen in Verbindung mit geraden oder einfach gefalteten frontalen Kommissurlinien aus. Mit Ausnahme des Aufschlusses Bolheim tritt Morphotyp T1 in allen Lokalitäten auf. Die Kombination subzirkularer Umriß und rectimarginate Kommissur ist typisch für juvenile terebratulide Brachiopoden. Dies trifft für die Aufschlüsse Saal (*Juralina* cf. *insignis*), Engelhardtsberg (*Terebratulina substriata*), Magental (*?Juralina* sp.), Schonter Höhe (*?Loboidothyris* sp.) und Biburg (*Loboidothyris* cf. *bisuffarcinata*) zu. Morphotyp T1 ist jedoch durch eine zweite häufig vertretene Merkmalskombination ausgezeichnet. Die Verknüpfung subzirkularer Umriß in Verbindung mit uniplicater bis episulcater oder sulcater Frontalkommissur bezeichnet adulte terebratulide Brachiopoden in den Aufschlüssen Saal (*Juralina* cf. *insignis*), Engelhardtsberg (häufig *Terebratulina substriata*, untergeordnet *Juralina* cf. *insignis* und *Loboidothyris* cf. *bisuffarcinata*), Laibarös (*Zittelina gutta* und *Zittelina orbis*, wenige Exemplare von *?Loboidothyris* sp.), Schlüpfelberg (*Zittelina gutta* und *Zittelina orbis*), Biburg (*Zittelina gutta*) und Schönberg (*Aulacothyris impressa*). Morphotyp T1 erhält die Bezeichnung „Subzirkular - rectimarginat/einfach gefaltet", da der überwiegende Teil der Brachiopoden dieser Wuchsform entspricht.

Morphotyp T1 (Subzirkular - rectimarginat/einfach gefaltet) KVF	UD	*subzirkular*	*triangular*
Bolheim (Mergelige Moundflanke)			
Saal (Autochthone Korallenfazies)	*rectimarginat*	12,5 %	
	uniplicat	31,3 %	
	sulcat	25,0 %	
	episulcat	31,3 %	
Engelhardtsberg (Kalkschutt Intermoundbereich)	*rectimarginat*	25,0 %	
	uniplicat	75,0 %	
Magental (Kalkiger Intramoundbereich)	*rectimarginat*	80,0 %	
	sulcat	20,0 %	
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)	*rectimarginat*	100,0 %	
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)	*rectimarginat*	100,0 %	
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)	*rectimarginat*	60,0 %	
	uniplicat	20,0 %	
	sulcat	15,0 %	
	episulcat	5,0 %	
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)	*rectimarginat*	73,9 %	0,7 %
	uniplicat	4,3 %	
	sulcat	21,0 %	
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)	*rectimarginat*	42,1 %	
	uniplicat	12,3 %	
	sulcat	43,9 %	1,8 %
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)	*sulcat*	100,0 %	
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)	*rectimarginat*	86,7 %	
	uniplicat	13,3 %	

Tabelle 27. Kreuztabelle mit den prozentualen Häufigkeiten der Variablen Umriß dorsal (Spalten) und Kommissurverlauf frontal (Zeilen) im Morphotyp T1 (Subzirkular - rectimarginat/einfach gefaltet). Die Maximalwerte sind grau unterlegt.

Die quantitav größte Gruppe mit 690 (43,4 %) terebratuliden Brachiopoden bildet **Morphotyp T2** (Tabelle 28). Die bevorzugte Merkmalskombination dieses Typs ist der pentagonale Umriß in Verbindung mit einer stark gefalteten Frontalkommissur. Untergeordnet treten subzirkular-elongate und tetragonale dorsale Umrißlinien (besonders im Aufschluß Saal) in diesem Morphotyp auf. Die adulten Vertreter sind die Taxa ?*Juralina* sp. (Aufschlüsse Bolheim und Saal), *Loboidothyris* cf. *bisuffarcinata*, *Loboidothyris* sp., *Juralina* cf. *insignis*, *Argovithyris birmensdorffensis* und *Wattonithyris* sp. (Aufschlüsse Engelhardtsberg, Magental, Kalkwerk Neupert, Schonter Höhe, Laibarös, Biburg, Marokko). Bedingt durch den monospezifischen Charakter der Fauna des Aufschlusses Schönberg, ist dieser nicht im Morphotyp T2 vertreten. Die Merkmalskombination subzirkular-elongater Umriß mit einfach gefalteter (sulcater) Frontalkommissur tritt nur im

Aufschluß Saal auf. Morphotyp T2 erhält nach der vorherrschenden externen Morphologie die Bezeichnung „Pentagonal - stark verfaltet"

Morphotyp T3 ist quantitativ mit 429 (25,9 %) Exemplaren nach Morphotyp T2 an zweiter Stelle in den Aufschlüssen vertreten. Dieser Formentyp wird durch einen gut gerundeten (subzirkular-elongaten) dorsalen Umriß in Verbindung mit meist geraden oder einfach gefalteten (sulcaten) Kommissurlinien gekennzeichnet. Morphotyp T3 tritt nicht in den Aufschlüssen Bolheim, Schonter Höhe und Marokko auf. *Terebratulina substriata* (ein juveniles Exemplar mit gerader Kommissur und adulte Exemplare mit uniplicater Kommissur) ist Stellvertreter des Morphotyps T3 in den Aufschlüssen Saal und Engelhardtsberg. In den Aufschlüssen Neupert, Laibarös, Schlüpfelberg und Biburg bezeichnet die subzirkular-elongate Umrißform in Verbindung mit einer geraden oder sulcaten Frontalkommissur Vertreter von *Zittelina gutta* und *Zittelina orbis*. Die terebratuliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Magental unterscheiden sich durch den pentagonalen Umriß (*Zeilleria pentagonalis*) von den übrigen Formen. Der Morphotyp T3 enthält gemäß der dominierenden externen Ausbildung der Brachiopoden die Bezeichnung „Subzirkular-elongat - rectimarginat/einfach gefaltet").

Morphotyp T2 (Pentagonal - stark verfaltet) KVF	UD	*pentagonal*	*tetragonal*	*subzirkular-elongat*
Bolheim (Mergelige Moundflanke)	*episulcat*	96,3 %	3,7 %	
Saal (Autochthone Korallenfazies)	*sulcat*	3,6 %		35,7 %
	episulcat	21,4 %	25,0 %	14,3 %
Engelhardtsberg (Kalkschutt Intermoundbereich)	*episulcat*	88,9 %		11,1 %
Magental (Kalkiger Intramoundbereich)	*episulcat*	93,6 %		6,4 %
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)	*episulcat*	53,8 %		46,2 %
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)	*episulcat*	100,0 %		
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)	*episulcat*	20,0 %	5,0 %	65,0 %
	intraplicat	10,0 %		
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)	*episulcat*	91,7 %		3,6 %
	intraplicat	0,2 %		1,7 %
	antiplicat	2,8 %		
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)	*episulcat*	76,5 %	17,6 %	
	intraplicat	5,9 %		
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)				
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)	*episulcat*	100,0 %		

Tabelle 28. Kreuztabelle mit den prozentualen Häufigkeiten der Variablen Umriß dorsal (Spalten) und Kommissurverlauf frontal (Zeilen) im Morphotyp T2 (Pentagonal - stark verfaltet). Die Maximalwerte sind grau unterlegt.

Morphotyp T3 Subzirkular-elongat - rectimarginat/einfach gefaltet KVF	UD	*pentagonal*	*tetra-gonal*	*subzirkular-elongat*
Bolheim (Mergelige Moundflanke)				
Saal (Autochthone Korallenfazies)	*rectimarginat*			74,1 %
	uniplicat		3,7 %	18,5 %
	sulcat			3,7 %
Engelhardtsberg (Kalkschutt Intermoundbereich)	*rectimarginat*		5,1 %	8,9 %
	uniplicat		26,6 %	54,4 %
	sulcat	2,5 %		2,5 %
Magental (Kalkiger Intramoundbereich)	*rectimarginat*	91,1 %		7,1 %
	uniplicat			1,8 %
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)	*rectimarginat*	25,0 %		75,0 %
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)				
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)	*rectimarginat*			33,3 %
	uniplicat	8,3 %		16,7 %
	sulcat		8,3 %	25,0 %
	episulcat			8,3 %
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)	*rectimarginat*	1,5 %		88,2 %
	uniplicat	1,5 %		1,5 %
	sulcat			2,2 %
	episulcat			5,1 %
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)	*rectimarginat*	4,4 %		26,7 %
	uniplicat			17,8 %
	sulcat	4,4 %		46,7 %
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)				
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)	*rectimarginat*	2,6 %		2,6 %
	uniplicat	12,8 %		74,4 %
	episulcat			7,7 %

Tabelle 29. Kreuztabelle mit den prozentualen Häufigkeiten der Variablen Umriß dorsal (Spalten) und Kommissurverlauf frontal (Zeilen) im Morphotyp T3 (Subzirkular-elongat - rectimarginat/einfach gefaltet). Die Maximalwerte sind grau unterlegt.

Mit 189 (11,9 %) Exemplaren der untersuchten terebratuliden Brachiopoden stehen die Vertreter des **Morphotyp T4** quantitativ an der letzten Stelle. Mit fünf unterschiedlichen Umrißformen ist dieser Morphotyp im Vergleich zu den anderen Gruppen weniger homogen aufgebaut. Die dominierende Merkmalskombination ist der triangulare Umriß mit frontaler Vertiefung, der immer in Verbindung mit einer einfach gefalteten sulcaten Frontalkommissur auftritt. Diese Ausprägung ist typisch für *Nucleata nucleata* (Aufschlüsse Magental, Neupert, Schonter Höhe und Laibarös). Daneben treten subzirkulare und triangulare Umrisse mit gewellter Front auf. Solche Ausprägungen besitzen *Megerlia guembeli* und *Megerlia pectun-*

culus. Morphotyp T4 enthält die Bezeichnung „Triangular - einfach gefaltet").

Morphotyp T4 Triangular - einfach gefaltet	UD / KVF	*sub-zirkular*	*triangular-elongat*	*triangular mit gewellter Front*	*triangular mit frontaler Vertiefung*	*pentagonal*
Bolheim (Mergelige Moundflanke)	*rectimarginat*		100,0 %			
Saal (Autochthone Korallenfazies)	*sulcat*					100,0 %
Engelhardtsberg (Kalkschutt Intermoundbereich)	*uniplicat*			43,8 %		
	episulcat			56,3 %		
Magental (Kalkiger Intramoundbereich)	*uniplicat*			50,0 %		
	sulcat				50,0 %	
Neupert (Kalk/Mergelfazies Moundflanke)	*sulcat*				50,0 %	50,0 %
Schonter Höhe (Geschichtete Kalk/Mergelfazies)	*sulcat*				85,7 %	
	gewellt			14,3 %		
Laibarös (Mergelige, verschwammte Moundflanke)	*rectimarginat*		2,0 %			
	sulcat		10,2 %		79,6 %	
	episulcat			2,0 %		
	intraplicat	4,1 %				
	trilobat	2,0 %				
Biburg (Kalkige Spongiolith-Randfazies)	*sulcat*				50,0 %	
	gewellt	50,0 %				
Schlüpfelberg (Verschwammte Kalk/Mergelfazies)	*sulcat*					66,7 %
	episulcat		33,3 %			
Schönberg (Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies)						
Marokko (Mergelkalke, oolithische Kalke)						

Tabelle 30. Kreuztabelle mit den prozentualen Häufigkeiten der Variablen Umriß dorsal (Spalten) und Kommissurverlauf frontal (Zeilen) im Morphotyp T4 (Triangular - einfach gefaltet). Die Maximalwerte sind grau unterlegt.

11 Zusammenfassung der Checklistendaten

Die 2389 mit Hilfe der Checkliste aufgenommenen Brachiopoden lassen sich in 6 Morphotypen basierend auf dem Umriß in der Dorsalansicht und dem Verlauf der frontalen Kommissurlinie untergliedern. In Tabelle 31 sind alle Ausprägungen der sechs Morpotypen mit ihren prozentualen Häufigkeiten an der Brachiopoden-Gesamtfauna und den jeweils typischen Taxa dargestellt. Drei der insgesamt sechs Morphotypen decken 80 % aller in den Aufschlüssen vorherrschenden Formen ab. Da morphologische Übergänge existieren, können einige Gattungen auch

in mehreren Morphotypen vertreten sein (z.B. *Zittelina*).

Cluster-Nummer	Morphotyp	Häufigkeit	Typische Taxa
R1 (Rhynchonellida)	**Lacunosella-Typ**	31,8 %	*Lacunosella* sp.
R2 (Rhynchonellida)	**Monticlarella-Typ**	1,5 %	*Monticlarella strioplicata*
T1 (Terebratulida)	**Aulacothyris-(Zittelina)-Typ** (überwiegend: Subzirkular - rectimarginat/einfach gefaltet)	11,9 %	juvenile Taxa: *Juralina* sp., *Juralina* cf. *insignis*, *Loboidothyris* cf. *bisuffarcinata* adulte Taxa: *Terebrtulina substriata*, *Zittelina gutta*, *Zittelina orbis*, *Aulacothyris impressa*
T2 (Terebratulida)	**Juralina-(Loboidothyris)-Typ** (überwiegend: Pentagonal - stark verfaltet)	28,9 %	adulte Taxa: *Juralina* sp., *Loboidothyris* sp., *Loboidothyris* cf. *bisuffarcinata*, *Argovithyris birmensdorffensis*, *Wattonithyris* sp.
T3 (Terebratulida)	**Zittelina-Typ** (überwiegend: Subzirkular-elongat - rectimarginat/einfach gefaltet)	18,9 %	juvenile Taxa: *Terebratulina substriata* adulte Taxa: *Zittelina gutta*, *Zittelina orbis*, (*Zeilleria pentagonalis*)
T4 (Terebratulida)	**Nucleata-Typ** (überwiegend: Triangular - einfach gefaltet)	7,9 %	*Nucleata nucleata*, *Megerlia guembeli*, *Megerlia pectunculus*

Tabelle 31. Alle sechs Morphotypen nach Auswertung der Checklistendaten in der Übersicht mit den prozentualen Häufigkeiten in Bezug auf die Gesamtmenge der untersuchten Brachiopoden.

12 Bildanalyse

12.1 Einleitung - Problemstellung

Aus der in den vorangegangenen Abschnitten vorgenommenen Analyse der Checklistendaten wird deutlich, daß es mit den „statischen" Vorgaben der Checkliste nicht möglich ist, eine hinreichende Trennung zwischen den Faziestypen Moundflanke, Intermoundbereich und Intramoundbereich durchzuführen. Die Auswertung hat jedoch aufgezeigt, daß es mit den beiden Variblen Umriß in Dorsalansicht und Verlauf der frontalen Kommissurlinie prinzipiell möglich ist, unterschiedliche Morphotypen zu definieren und damit bestimmte Faziesbereiche voneinander zu trennen. Die Parameter der Checkliste erzwingen naturgemäß die Klassifizierung eines Objekts in eine bestimmte Merkmalsgruppe. Ist diese Gruppe in der Liste nicht aufgeführt, muß die zu klassifizierende Morphologie dem Merkmal mit der ähnlichsten Form zugeordnet werden. Besonders asymmetrische (Aufschluß Schlüpfelberg: *Lacunosella* sp.) oder pathologische (Aufschluß Saal: *Juralina insignis*) Formen können ebenso wie Taxa mit sehr geringen morphologischen Differenzen (Aufschluß Schlüpfelberg: *Zittelina gutta*, *Zittelina orbis*) nicht mit diesem Verfahren herausgearbeitet werden.

Für die Untersuchung kleiner Differenzen kam eine andere Methode der Datenerfassung und Aufbereitung zur Anwendung: Zunächst wurden alle vollständig erhaltenen Exemplare in einheitlicher Dorsal- und Frontalansicht fotographisch abgebildet. Besonders die Abbildung der Frontalkommissur erfordert ein präzises Ausrichten des Brachiopoden. Wird der Brachiopode in Schräglage (dorsal oder ventral überkippt) abgebildet, erscheint die Frontalkommissur wesentlich flacher. Alle Brachiopoden wurden zu diesem Zweck mit senkrecht zur Fixierungsoberfläche verlaufender Lateralkommissur in Knetgummimasse gesichert. Die Abzüge wur-

den mit einem unter dem Betriebssystem MICROSOFT WINDOWS 95 installierten Flachbettscanner (Mustek 600 II CD) eingelesen und zur weiteren Bearbeitung gespeichert. Mit Hilfe des von JAMES ROHLF entwickelten und im Internet frei verfügbaren Digitalisierungsprogrammes TPSDIG 1.02 konnten nun die Umrisslinien und der Verlauf der frontalen Kommissur digitalisiert werden. Bei der Durchführung dieser Arbeiten wurde darauf geachtet, die Linien mit möglichst hoher Genauigkeit (bis zu 125 Meßpunkte pro Linie) abzutasten. Die Koordinaten der digitalisierten Objekte bildeten die Basis für die von ROHLF & FERSON (1983) entwickelte Anwendung zur Durchführung der „Elliptischen Fourieranalyse". Mit Hilfe der von ISAEV (1995)[1] entwickelten Programmoberfläche konnte die Berechnung der Fourierkoeffizienten bequem unter MS WINDOWS 95 durchgeführt und unter MS ACCESS 2.0 ausgewertet werden (BRUGGER 1997).

Wie in der vorangegangenen Analyse der Checkliste wurden die zu untersuchenden Brachiopoden zunächst in die beiden Großgruppen Rhychonellida und Terebratulida eingeteilt. 631 Brachiopoden wurden digitalisiert. Dabei stammen nicht alle Exemplare aus einer der elf oben beschriebenen Lokalitäten. Aufgrund des schlechten Erhaltungszustandes der Individuen konnten aus den Lokalitäten Magental und Bolheim keine Brachiopoden digitalisiert werden. Von geeigneten Literaturabbildungen wurden zusätzlich 68 Individuen aufgenommen und in die Analyse eingebracht. Die ermittelten Daten aus den Literaturabbildungen sollen als „Eichfauna" dazu dienen, einen ökomorphologischen Vergleich mit der vorliegenden Fauna zu ermöglichen.

12.2 Literaturdaten

PROSSER (1993) untersuchte im südenglischen mittleren Jura zwei Faunenprovinzen mit morphologisch und taxonomisch unterschiedlichen Individuen und gelangt zu der Erkenntnis, daß es sich um biologisch bedingte Differenzen handelt. Die rhynchonellide Art *Stolmorhynchia stolidota* entstammt aus einem Milieu mit einer sehr geringen Ablagerungsrate, in der vorwiegend Hartgründe als Substrat dominieren und die Energie des Wassers sehr gering ist (unterhalb der Wellenbasis). Das Erscheinungsbild dieser Art ist durch eine kräftige Berippung und oft asymmetrischer Klappenform gekennzeichnet. Die Vertreter der beiden rhynchonelliden Gattungen *Flabellirhynchia* und *Globirhynchia* stammen aus einer niedrigdiversen Faunenvergesellschaftung, deren Exemplare sich durch rundliche und gedrungene Formen mit teilweise stark gefalteten Brachialklappen auszeichnen. Die Brachiopoden besitzen einen kräftigen Schnabel, gut ausgebildete Rippen und stammen aus lagunären Milieus mit sehr geringer Wasserenergie.

Die rezenten Brachiopoden aus dem Gebiet des Ross Meeres (FOSTER 1974) stammen aus einer weitläufigen Bucht am Rand des antarktischen Kontinents. Der Boden des Ross Meeres ist im Durchschnitt 550 m tief und bestitzt ein unregelmäßiges Relief. Das Bodensediment ist überwiegend grobkörnig und daher gut für die Besiedlung durch Brachiopoden geeignet. Generell lassen sich zwei Bodenwassertypen im Ross Meer unterscheiden. Das Schelfwasser, das den größten Teil des Areals bedeckt, ist mit -1,8 bis -2,05 °C am kältesten. Das Wasser am Schelfrand ist mit 0,5 bis 1,5 °C am wärmsten. Brachiopoden treten in fast allen Regionen auf. Hohe Besiedlungsdichten gibt es in den Bereichen der Eisgrenze und nahe des Kontinentalhanges, an dem auch die größten Exemplare auftreten. FOSTER (1974) gelang die Unterscheidung zweier unterschiedlicher Tiefwasserfaunen: Eine Kontinentalhangfauna mit überwiegend dünnschaligen *Liothyrella blochmanni*, die meist an Geröllen oder Spongien festgehaftet lebten und eine Schelffauna, die sich vorwiegend aus kleinwüchsigen *Liothyrella uva antarctica* und verschiedenen *Magellania*-Arten zusammensetzt.

RADULOVIC et al. (1992) beschreiben eine Brachiopodenfauna aus den unteren Norium und oberen Karnium der jugosla-

[1] Die Programme, die zur Durchführung der Elliptischen Fourieranalyse verwendet wurden (TPSDIG 1.02 und die von ISAEV 1995 hierfür entwickelte Programmoberfläche), befinden sich auf dem Server der Forschungseinrichtung Stony Brook.
Internetadresse: http://life.bio.sunysb.edu/morph/

wischen Strata Planina-Berge. Die Art *Fissirhynchia vidlicensis* tritt bevorzugt in flachen und küstennahen Habitaten auf. Die Externmorphologie von *Coenothyris acuta* ist durch eine extreme Kugelform mit stark geschwungener Frontalkommissur gekennzeichnet. Über die hydrodynamischen Verhältnisse liegen keine Angaben vor.

ALMÉRAS (1987 b) beschreibt u.a. die zeilleride Gattung *Eudesia* aus dem oberen Bajocium des südlichen Tethysrandes (Ägypten, Israel, Sinai, Saudiarabien). Die kräftig berippten Formen sind aus vormals glatten Brachiopoden hervorgegangen und geben Anzeichen auf ein hochenergetisches, sauerstoffreiches Milieu.

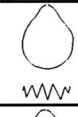
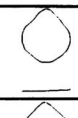
ALMÉRAS & MOULAN (1985) beschreiben die terebratulide Art *Loboidothyris hypocistis* aus dem unteren Aalenium der Provence (Frankreich), die hier in gemäßigten Wassertiefen mit periodischen hydrodynamischen Aktivitäten auftritt (ALMÉRAS & ELMI 1993).

Die Vertreter der Gattung *Kingena* sind im Oberjura und in der Kreide weltweit verbreitet. OWEN (1970) beschreibt verschiedene Exemplare aus unterschiedlichen Regionen und Zeiten, ohne auf das paläökologische Umfeld einzugehen. Verschiedene *Kingena*-Arten wurden in die Bildanalyse aufgenommen, um im Vergleich mit den sehr häufig im Aufschluß Schlüpfelberg auftretenden *Zittelina*-Arten die „Trennkraft" der Fourieranalyse zu testen.

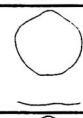
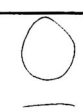
In der folgenden Tabelle sind die aus der Literatur verwendeten Taxa aufgelistet.

Gattung	**Art**	**Autor**	**Tafel**	**Zeit / Ort**	**Umriß/ Kommissur**	**Code**
Falbellirhynchia	*lycetti*	PROSSER (1993)	Taf.1/1	Aalenium *murchisonae*-Zone Mergel		4 Lit
Globirhynchia	*subobsoleta*	s.o.	Taf.1/3	Aalenium *murchisonae*-Zone Mergel		5 Lit
Stolmorhynchia	*stolidota*	s.o.	Taf.1/6	Bajocium *humphriesianum* Irony Bed		6 Lit
Neorhynchia	*strebeli*	FOSTER (1974)	Taf.2/8	rezent Südöstlicher Pazifik		21 Lit
Compsothyris	*ballenyi*	s.o.	Taf.3/7	rezent Balleny Inseln		23 Lit
Manithyris	*rossi*	s.o.	Taf.4/2	rezent Ross Meer		24 Lit
Liothyrella	*blochmanni*	s.o.	Taf.4/22	rezent Ross Meer		27 Lit
Liothyrella	*uva cancerderma*	s.o.	Taf.5/6	rezent Kap Horn		30 Lit
Liothyrella	*uva notorcadensis*	s.o.	Taf.5/17	rezent Antarktis		32 Lit
Liothyrella	*scotti*	s.o.	Taf.6/2	rezent Scott Island Bank		35 Lit

Gattung	Art	Autor	Tafel	Zeit / Ort	Umriß/ Kommissur	Code
Liothyrella	sp.	s.o.	Taf.6/9	rezent Südöstlicher Pazifik		38 Lit
Liothyrella	sp.	s.o.	Taf.6/17	reznet Weddell Meer		39 Lit
Eucalathis	*macrorhynchus*	s.o.	Taf.7/1	rezent Pazifisch-Antarktischer Rücken		41 Lit
Macandrevia	*diamantina*	s.o.	Taf.8/1	rezent Südöstlicher Pazifik		45 Lit
Macandrevia	*americana*	s.o.	Taf.8/5	rezent Südlicher Pazifik		46 Lit
Macandrevia	*vanhoeffeni*	s.o.	Taf.8/12	rezent Ross Meer		47 Lit
Terebratella	*dorsata*	s.o.	Taf.18/1	rezent Magellan-Straße		48 Lit
Terebratella	*sanguinea*	s.o.	Taf.18/3	rezent Neuseeland		49 Lit
Gyrothyris	*mawsoni mawsoni*	s.o.	Taf.18/14	rezent Macquarie Inseln		50 Lit
Gyrothyris	*mawsoni antipodesensis*	s.o.	Taf.18/28	rezent Antipodes Inseln		54 Lit
Magellania?	*spinosa*	s.o.	Taf.19/7	rezent Ross Meer		56 Lit
Magellania	*fragilis*	s.o.	Taf.20/5	rezent Ross Meer		60 Lit
Magellania	*joubini*	s.o.	Taf.20/14	rezent Ross Meer		61 Lit
Magellania	*venosa*	s.o.	Taf.21/6	rezent Südliches Südamerika		64 Lit
Magellania	*wyvillei*	s.o.	Taf.21/8	rezent ?		65 Lit
Fissirhynchia	*vidlicis*	RADULOVIC el al (1992)	Taf.1/1			66 Lit
Fissirhynchia	*vidlicis*	s.o.	Taf.1/2	?		67 Lit

Gattung	Art	Autor	Tafel	Zeit / Ort	Umriß/ Kommissur	Code
Fissirhynchia	*vidlicis*	s.o.	Taf.1/3	juvenil		68 Lit
Coenothyris	*acuta*	s.o.	Taf.1/4	?		69 Lit
Coenothyris	*acuta*	s.o.	Taf.1/5	?		70 Lit
Coenothyris	*acuta*	s.o.	Taf.2/8	Ober-Karnium		71 Lit
Coenothyris	*radulovici*	s.o.	Taf.2/9	Ober-Norium		72 Lit
Coenothyris	*radulovici*	s.o.	Taf.2/10	Ober-Norium		73 Lit
Eudesia	*magharensis*	ALMÉRAS (1987)	Taf.1/1	Ober-Bajocium *subfurcatum*-Z.		84 Lit
Eudesia	*cardioides*	s.o.	Taf.1/2	Mittel - Ober-Bathonium		85 Lit
Eudesia	cf. *multicostata*	s.o.	Taf.1/3	Mittel - Ober-Bathonium		86 Lit
Eudesia	*infrabathonica*	s.o.	Taf.1/5	Ober-Bajocium		88 Lit
Eudesia	*infrabathonica*	s.o.	Taf.1/6	Ober-Bajocium		89 Lit
Eudesia	*cardium*	s.o.	Taf.1/7	Ober-Bajocium		90 Lit
Eudesia	*multicostata*	s.o.	Taf.1/8	Ober-Bathonium		92 Lit
Zeilleria	*sarthacensis*	s.o.	Taf.1/13	Ober-Bathonium		93 Lit
Loboidothyris	*hypocistis*	ALMÉRAS & MOULAN (1985)	Taf.1/1	Unter-Aalenium		96 Lit
Loboidothyris	*hypocistis*	s.o.	Taf.1/2	Unter-Aalenium		97 Lit
Loboidothyris	*hypocistis*	s.o.	Taf.1/3	Unter-Aalenium		98 Lit

Gattung	Art	Autor	Tafel	Zeit / Ort	Umriß/ Kommissur	Code
Loboidothyris	*hypocistis*	s.o.	Taf.1/4	Unter-Aalenium		99 Lit
Kingena	*lemaniensis*	OWEN (1970)	Taf.1/1	Unter-Albium		kle1
Kingena	*lemaniensis*	s.o.	Taf.1/3	Unter-Albium		kle2
Kingena	*convexiformis*	s.o.	Taf.1/5	Unter-Albium		kc1
Kingena	*convexiformis*	s.o.	Taf.1/6	Unter-Albium		kc2
Kingena	*spinulosa*	s.o.	Taf.2/1	Ober-Albium		ks1
Kingena	*spinulosa*	s.o.	Taf.2/2	Ober-Albium		ks2
Kingena	*spinulosa*	s.o.	Taf.3/1	Ober-Albium		ks4
Kingena	*spinulosa*	s.o.	Taf.3/2	Ober-Albium		ks5
Kingena	*spinulosa*	s.o.	Taf.3/5	Ober-Albium		ks6
Kingena	*arenosa*	s.o.	Taf.4/1	Upper Greensand		ka1
Kingena	*arenosa*	s.o.	Taf.4/3	Tourtium		ka2
Kingena	*arenosa*	s.o.	Taf.4/4	Mittel-Cenomanium		ka3
Kingena	*arenosa*	s.o.	Taf.5/2	Mittel-Cenomanium		ka4
Kingena	*arenosa*	s.o.	Taf.5/3	Tourtium		ka5
Kingena	*elegens*	s.o.	Taf.6/2	Turonium		ke1
Kingena	*elegens*	s.o.	Taf.6/3	Turonium		ke2
Kingena	*lima*	s.o.	Taf.6/7	*coranguinum*-Zone		kl1

Gattung	Art	Autor	Tafel	Zeit / Ort	Umriß/ Kommissur	Code
Kingena	*blackmorei*	s.o.	Taf.7/1	Ober-Kreide		kb1
Kingena	*blackmorei*	s.o.	Taf.7/3	*quadratus*-Zone		kb2
Kingena	*pentagulata*	s.o.	Taf.8/2	Craie de Nouvelles		kp1
Kingena	*pentagulata*	s.o.	Taf.8/3	Craie d'Obourg		kp2
Kingena	*pentagulata*	s.o.	Taf.8/4	Ober-Senonium		kp3
Zittelina	*orbis*	s.o.	Taf.10/1	Ober-Jura		zo1

12.3 Interpretation der Bildanalyse

Wie zuvor in der Analyse der Checklistendaten wurden die Taxa mit Hilfe einer Clusteranalyse in Gruppen aufgeteilt. Hierbei ist jedoch zu beachten, daß nur vollständig erhaltene Brachiopoden in die Bildanalyse aufgenommen wurden. Dies bedeutet, daß nicht alle Lokaltitäten bearbeitet werden konnten.

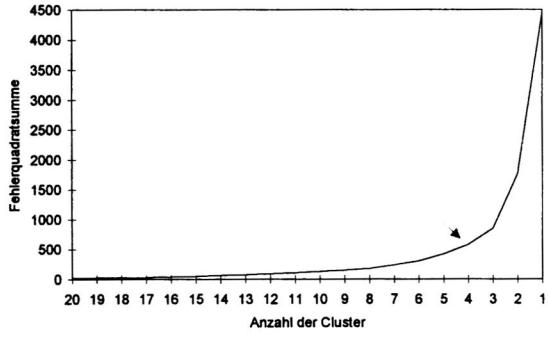


Abbildung 62. Graphische Darstellung des Ellbowkriteriums zur Ermittlung der geeigneten Clusterzahl für die Mitglieder der Gruppe Rhynchonellida. Die Anzahl der Cluster ist aus Gründen der Darstellung auf 20 begrenzt. Der Pfeil verweist auf den „Ellbow". Es werden 4 Cluster in die weitere Analyse aufgenommen. N = 797.

In den Aufschlüssen Magental und Bolheim liegen die Taxa entweder überwiegend in fragmentiertem Zustand oder in Schalenerhaltung vor, so daß sie nicht digitalisiert werden konnten. In den nachfolgenden Grafiken (Abbildung 62 und Abbildung 63) werden die Kriterien, die zur Ermittlung der Clusteranzahl verwendet wurden, erläutert.

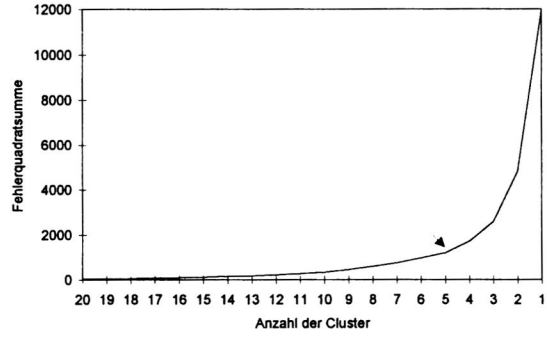


Abbildung 63. Graphische Darstellung des Ellbowkriteriums zur Ermittlung der geeigneten Clusterzahl für die Mitglieder der Gruppe Terebratulida. Die Anzahl der Cluster ist aus Gründen der Darstellung auf 20 begrenzt. Der Pfeil verweist auf den „Ellbow". Es werden 5 Cluster in die weitere Analyse aufgenommen. N = 1596.

Auf eine detaillierte Darstellung der F- und T-Werte wird an dieser Stelle verzichtet, da die Koeffizienten nur sehr schwer zu interpretieren sind.

Ergebnisse der Clusteranalyse für die Gruppe der Rhynchonellida

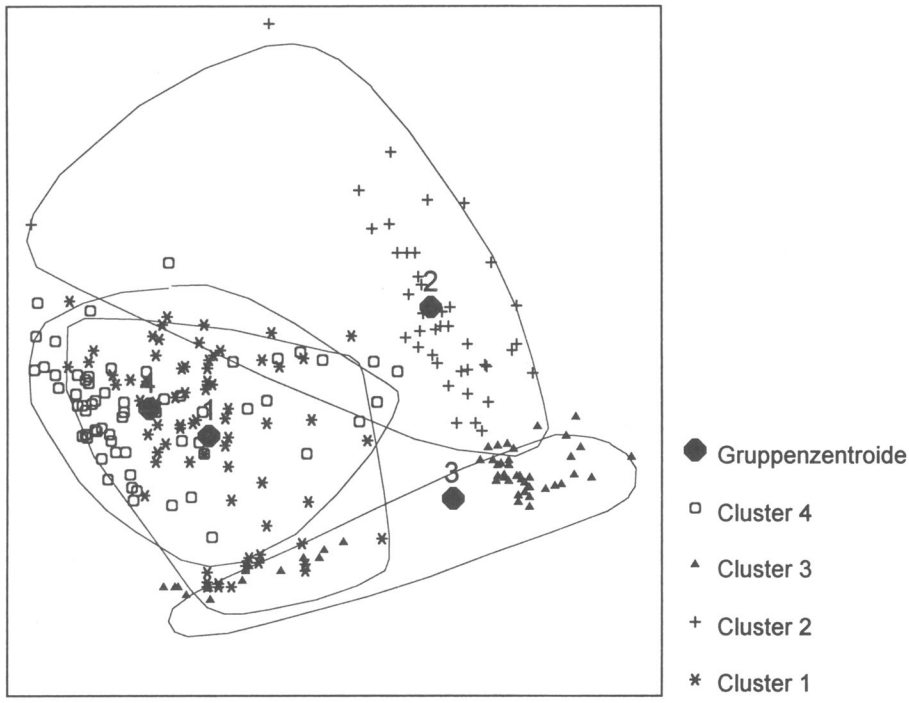


Abbildung 64. Relative Lage der vier Cluster für die Gruppe der Rhynchonellida.

Die Gruppe der digitalisierten Rhynchonellida umfaßt 230 Exemplare. Davon stammen 226 Brachiopoden aus den untersuchten Aufschlüssen und sechs Individuen aus den Literaturdaten.

a) Sammelcluster R4&1

Aus der oben abgebildeten Grafik läßt sich erkennen, daß sich die beiden Cluster 4 und 1 sehr ähnlich sind. Die Gruppenzentroide der beiden Cluster liegen sehr dicht beieinander. Aufgrund des hohen Grades der Übereinstimmung werden diese beiden Gruppen im Sammelcluster „R4&1" zusammengefaßt. Die Gruppe vereinigt damit 136 (59,1 %) rhynchonellide Brachiopoden. Von den sechs aus Literaturdaten aufgenommenen Individuen sind fünf in dieser Gruppe vertreten (*Flabellirhynchia lycetti*, *Fissirhynchia vidlicis* (3x), *Stolmorhynchia stolidota*). Die weitere Zusammensetzung wird aus Tabelle 32 deutlich.

	Sammelcluster R4&1	
Lokalität	**Fazies**	**Anzahl**
Bolheim	Mergelige Moundflanke	---
Saal	Autochthone Korallenfazies	---
Engelhardtsberg	Kalkschutt Intermoundbereich	---
Magental	Kalkiger Intramoundbereich	---
Neupert	Kalk/Mergelfazies Moundflanke	5
Schonter Höhe	Geschichtete Kalk/Mergelfazies	10
Laibarös	Mergelige, verschwammte Moundflanke	9
Biburg	Kalkige Spongiolith-Randfazies	23
Schlüpfelberg	Verschwammte Kalk/Mergelfazies	75
Schönberg	Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies	---
Marokko	Mergelkalke, oolithische Kalke	9
	Summe	132

Tabelle 32. Zusammensetzung des Sammelclusters R4&1.

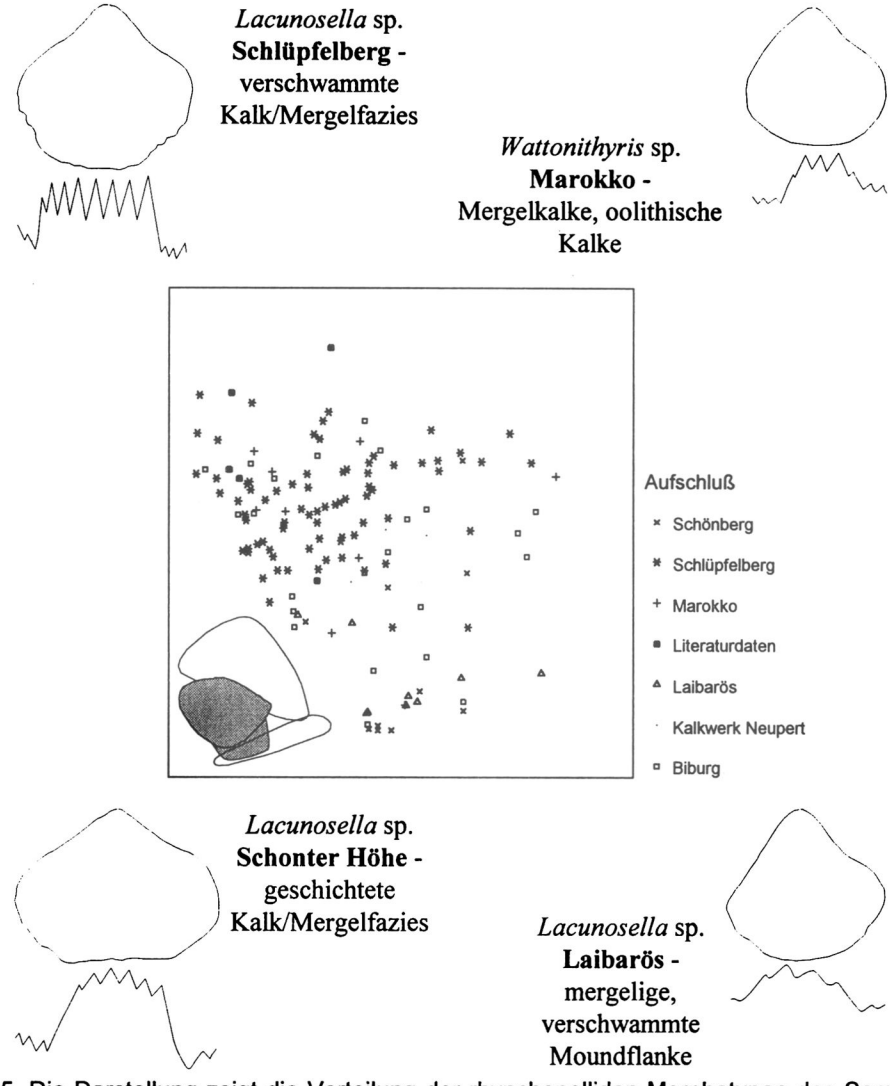


Abbildung 65. Die Darstellung zeigt die Verteilung der rhynchonelliden Morphotypen des Sammelclusters R4&1 im Diskriminanzraum, der durch die beiden Diskriminanzfunktionen gebildet wird. Die im Sammelcluster R4&1 vertretenen Aufschlüsse können mit Hilfe der Legende unterschieden werden. Ergänzend dargestellt ist die Ausbildung der dorsalen Umrißlinie, der Verlauf der Frontalkommissur sowie die Lokalität mit dem dominierenden Faziestyp derjenigen Taxa, die die periphere Begrenzung des Sammelclusters R4&1 bilden. Die grafischen Darstellungen der einzelnen Taxa sind nicht maßstabgetreu abgebildet. Die relative Position des Sammelclusters R4&1 im Vergleich mit den restlichen Clustern ist in der unteren linken Ecke abgebildet. N = 132.

Taxon	Anzahl
Flabellirhynchia lycetti	1
Fissirhynchia vidlicis	3
Stolmorhynchia stolidota	1
Lacunosella sp.	121
Burmirhynchia sp.	9

Tabelle 33. Taxonomische Zusammensetzung des Sammelclusters R4&1.

b) Cluster R2

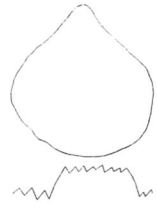
Die beiden Cluster 2 und 3 überlappen sich nicht. Die Zentroide der Cluster sind weiter von einander entfernt als diejenigen der Cluster 4 und 1.

Cluster 2 (Gruppe „R2“) bildet mit 42 (18,3 %) der untersuchten Rhynchonellida die kleinste Gruppe. Ein Exemplar (*Globirhynchia subobsoleta*) stammt aus Literaturdaten. Das Cluster weist zwei Ausreißer auf. Im Norden *Globirhynchia subobsoleta* und im Westen ein Exemplar aus den Aufschluß Laibarös (*Lacunosella* sp.).

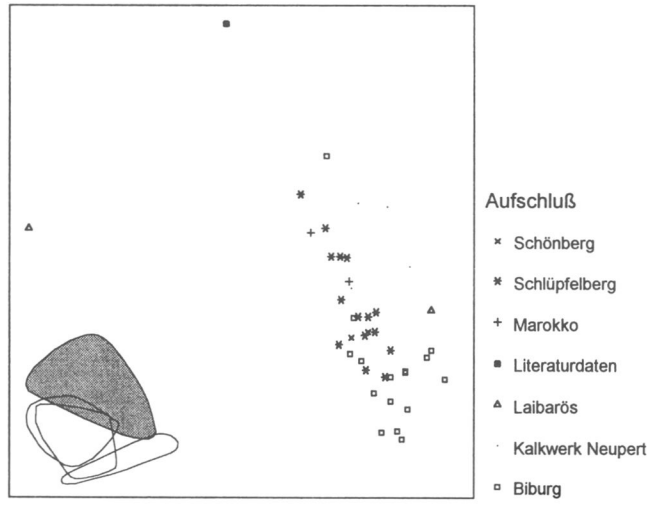
	Cluster R2	
Lokalität	**Fazies**	**Anzahl**
Bolheim	Mergelige Moundflanke	---
Saal	Autochthone Korallenfazies	---
Engelhardtsberg	Kalkschutt Intermoundbereich	---
Magental	Kalkiger Intramoundbereich	---
Neupert	Kalk/Mergelfazies Moundflanke	4
Schonter Höhe	Geschichtete Kalk/Mergelfazies	2
Laibarös	Mergelige, verschwammte Moundflanke	2
Biburg	Kalkige Spongiolith-Randfazies	16
Schlüpfelberg	Verschwammte Kalk/Mergelfazies	15
Schönberg	Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies	---
Marokko	Mergelkalke, oolithische Kalke	2
	Summe	41

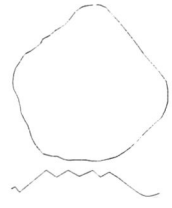
Tabelle 34. Zusammensetzung des Clusters R2.

Lacunosella sp. **Laibarös** - mergelige, verschwammte Moundflanke



Lacunosella sp. **Biburg** - kalkige Spongiolith-Randfazies





Lacunosella sp. **Biburg** - kalkige Spongiolith-Randfazies

Abbildung 66. Die Darstellung zeigt die Verteilung der rhynchonelliden Morphotypen des Clusters R2 im Diskriminanzraum, der durch die beiden Diskriminanzfunktionen gebildet wird. Die im Cluster R2 vertretenen Aufschlüsse können mit Hilfe der Legende unterschieden werden. Ergänzend dargestellt ist die Ausbildung der dorsalen Umrißlinie, der Verlauf der Frontalkommissur sowie die Lokalität mit dem dominierenden Faziestyp derjenigen Taxa, die die periphere Begrenzung des Clusters R2 bilden. Die grafischen Darstellungen der einzelnen Taxa sind nicht maßstabgetreu abgebildet. Die relative Position des Clusters R2 im Vergleich mit den restlichen Clustern ist in der unteren linken Ecke abgebildet. N = 42.

Taxon	Anzahl
Globirhynchia subobsoleta	1
Lacunosella sp.	39
Burmirhynchia sp.	2

Tabelle 35. Taxonomische Zusammensetzung des Clusters R2.

c) Cluster R3

Das dritte Cluster (52 Exemplare = 22,6 %) weist eine extrem längliche Form auf und ist in zwei sich deutlich unterscheidende Teilgruppen gegliedert. Der größte Teil des Clusters bildet eine eigenständige Gruppe und wird als Gruppe „ R3a" bezeichnet. Ein geringer Teil des Clusters 3 überlappt mit dem südlichen Rand der Sammelgruppe R4&1. Diese Gruppe wird mit „R3b" bezeichnet. Die Individuen in dieser Gruppe sind denen der Sammelgruppe R4&1 morphologisch sehr ähnlich (vergleiche Abbildung 64). Sie werden in den folgenden Betrachtungen in die Gruppe R4&1 integriert.

	Cluster R3		
Lokalität	**Fazies**	**Anzahl R3a**	**Anzahl R3b**
Bolheim	Mergelige Moundflanke	---	---
Saal	Autochthone Korallenfazies	---	---
Engelhardtsberg	Kalkschutt Intermoundbereich	---	---
Magental	Kalkiger Intramoundbereich	---	---
Neupert	Kalk/Mergelfazies Moundflanke	---	---
Schonter Höhe	Geschichtete Kalk/Mergelfazies	3	4
Laibarös	Mergelige, verschwammte Moundflanke	4	6
Biburg	Kalkige Spongiolith-Randfazies	22	2
Schlüpfelberg	Verschwammte Kalk/Mergelfazies	11	---
Schönberg	Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies	---	---
Marokko	Mergelkalke, oolithische Kalke	---	---
	Summe	40	12

Tabelle 36. Zusammensetzung des Clusters R3 mit den beiden Teilgruppen R3a und R3b.

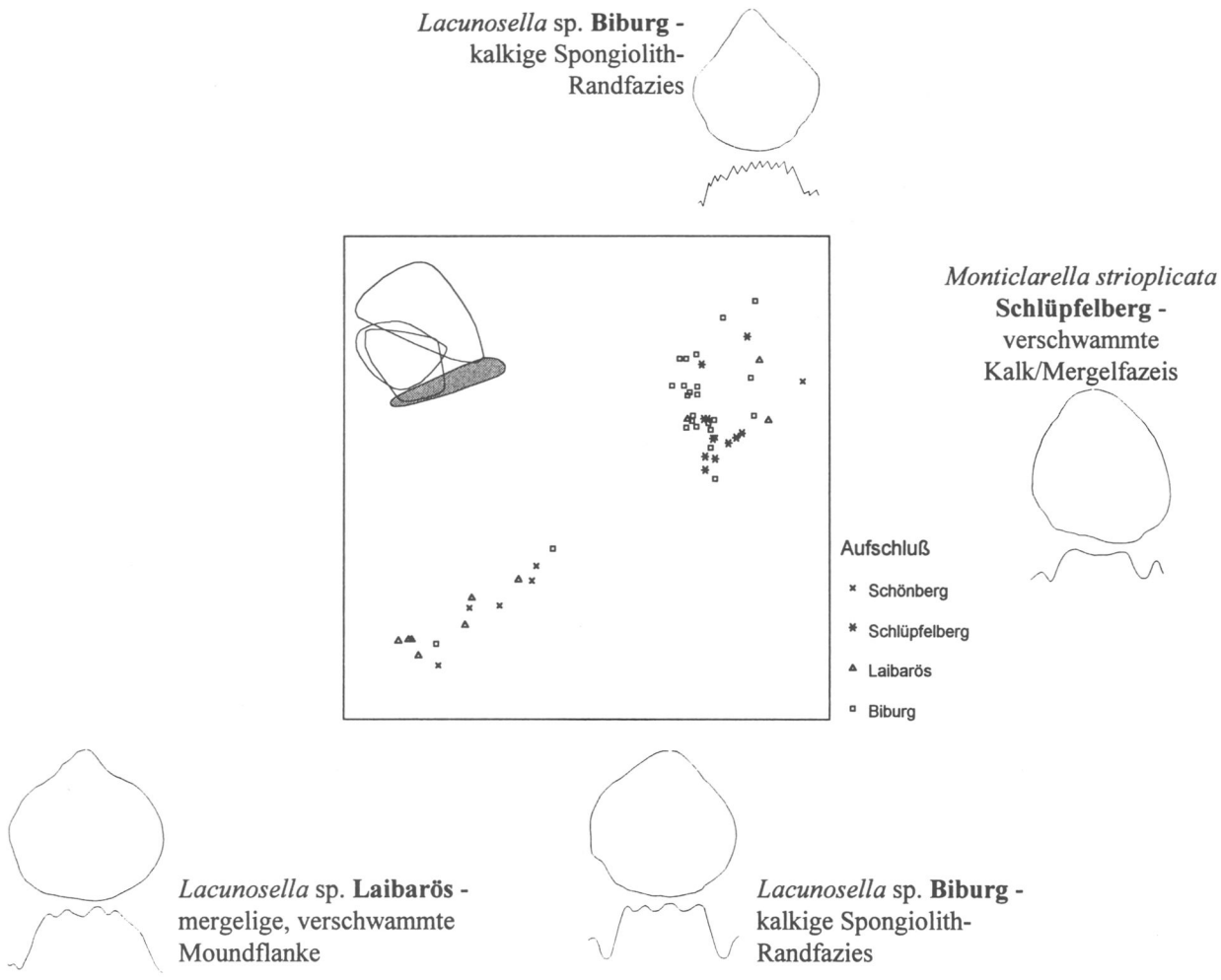


Abbildung 67. Die Darstellung zeigt die Verteilung der rhynchonelliden Morphotypen des Clusters R3 im Diskriminanzraum, der durch die beiden Diskriminanzfunktionen gebildet wird. Die im Cluster R3 vertretenen Aufschlüsse können mit Hilfe der Legende unterschieden werden. Ergänzend dargestellt ist die Ausbildung der dorsalen Umrißlinie, der Verlauf der Frontalkommissur sowie die Lokalität mit dem dominierenden Faziestyp derjenigen Taxa, die die periphere Begrenzung der Teilcluster R3a (oben rechts) und R3b (unten links) bilden. Die grafischen Darstellungen der einzelnen Taxa sind nicht maßstabgetreu abgebildet. Die relative Position des Clusters R3 im Vergleich mit den restlichen Clustern ist in der oberen linken Ecke abgebildet. N = 52.

Taxon	Anzahl 3a	Anzahl 3b
Lacunosella sp.	---	14
Monticlarella strioplicata	38	---

Tabelle 37. Taxonomische Zusammensetzung des Clusters R3.

Ergebnisse der Clusteranalyse für die Gruppe der Terebratulida

Die Gruppe der digitalisierten terebratuliden Brachiopoden beinhaltet 399 Individuen. Aus einem Teil der in dieser Arbeit beschriebenen Lokalitäten stammen 335 Exemplare, 64 Individuen stammen aus Literaturdaten. Abbildung 68 verdeutlicht die relative Position der Gruppen.

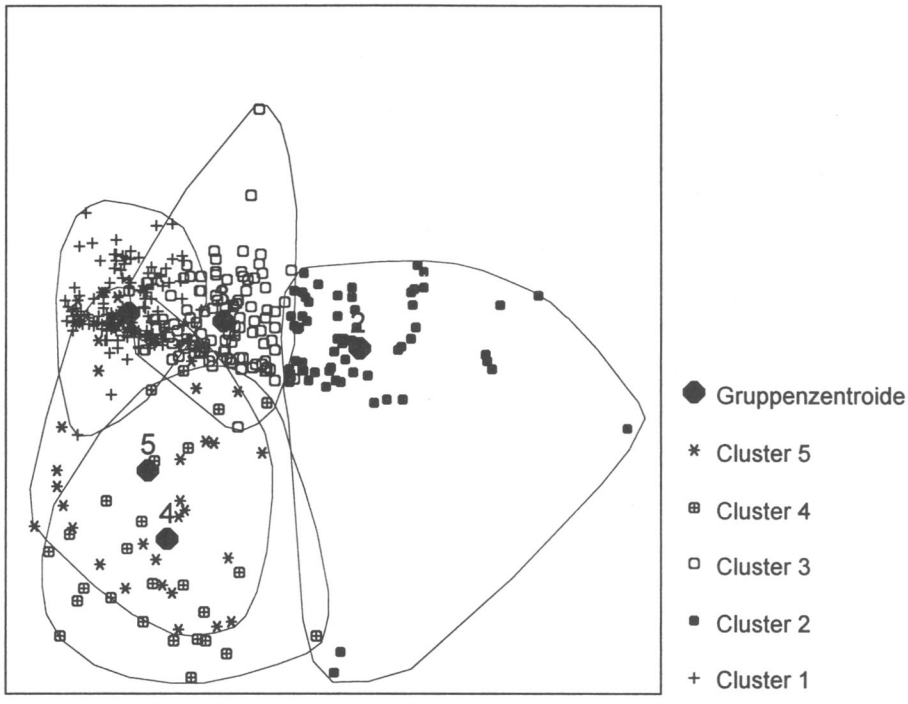


Abbildung 68. Relative Lage der fünf Cluster für die Gruppe der Terebratulida.

In die Clusteranalyse wurden verschiedene terebratulide Brachiopoden aus unterschiedlichen Literaturangaben einbezogen (Tabelle 38). Aus technischen Gründen können sie jedoch nicht in Abbildung 68 hervorgehoben werden, da die hohe Punktdichte in der Darstellung dies nicht zuläßt.

Kingeninae	**„andere" Terebratulida**	**„andere" Terebratulida**
K. convexiformis (2)	*Coenothyris radulovici* (3)	*Zeilleria sarthacensis*
K. blackmorei (2)	*Eudesia magharensis*	*Compsothyris ballenyi*
K. concinna (1)	*Eudesia* cf. *multicostata* (2)	*Liothyrella blochmanni*
K. elegens (2)	*Loboidothyris hypocistis* (3)	*Liothyrella uva cancerderma*
K. lima (1)	*Neorhynchia strebeli*	*Liothyrella uva notorcadensis*
K. orbis (1)	*Manithyris rossi*	*Eucalathis macrorhynchus*
K. pentagulata (2)	*Liothyrella* sp. (2)	*Macandrevia vanhoeffeni*
K. spinulosa (4)	*Macanderevia americana*	*Gyrothyris mawsoni mawsoni*
K. arenosa (5)	*Magellania? spinosa*	*Magellania fragilis*
K. lemaniensis (2)	*Magellania venosa*	*Magellania joubini*
Terebratella dorsata (2)	*Magellania wyvillei*	*Eudesia infrabathonica* (2)
Coenothyris acuta (3)	*Eudesia cardioides*	*Liothyrella scotti*
	Eudesia cardium	*Gyrothyris mawsoni antipodesensis*

Tabelle 38. Zusätzlich in die Clusteranalyse der digitalisierten Bilddaten aufgenommenen Brachiopoden aus unterschiedlichen Literaturquellen. In Klammern steht die Anzahl der Arten.

In den folgenden Darstellungen werden die quantitativen Zusammensetzungen der Cluster und Sammelcluster erläutert.

	Sammelcluster T4&5	
Lokalität	**Fazies**	**Anzahl**
LITERATUR	verschiedene Faziestypen	10
Bolheim	Mergelige Moundflanke	---
Saal	Autochthone Korallenfazies	---
Engelhardtsberg	Kalkschutt Intermoundbereich	2
Magental	Kalkiger Intramoundbereich	---
Neupert	Kalk/Mergelfazies Moundflanke	1
Schonter Höhe	Geschichtete Kalk/Mergelfazies	---
Laibarös	Mergelige, verschwammte Moundflanke	11
Biburg	Kalkige Spongiolith-Randfazies	1
Schlüpfelberg	Verschwammte Kalk/Mergelfazies	25
Schönberg	Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies	11
Marokko	Mergelkalke, oolithische Kalke	---
	Summe	61

Tabelle 39. Zusammensetzung des Sammelclusters T4&5.

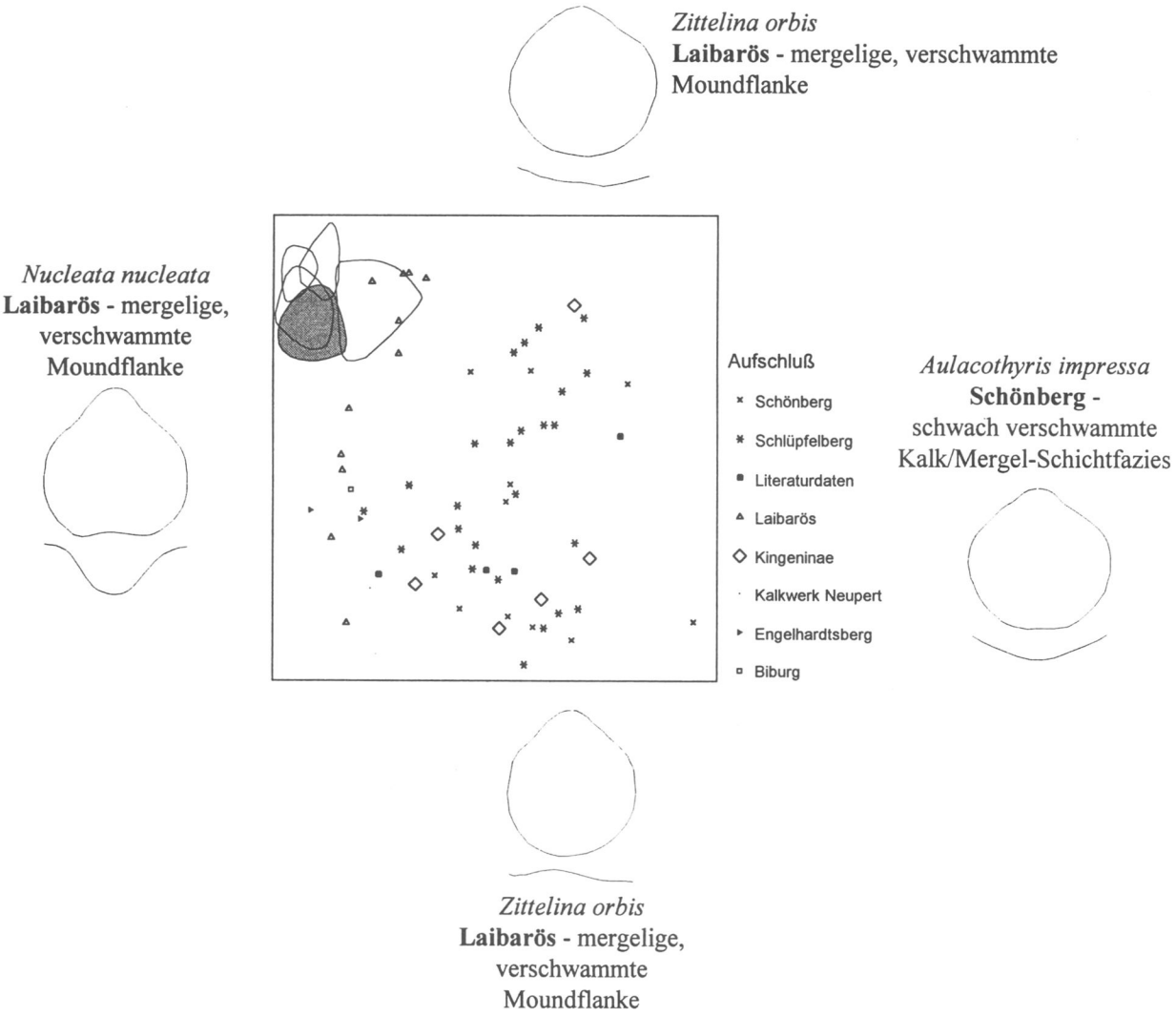


Abbildung 69. Die Darstellung zeigt die Verteilung der terebratuliden Morphotypen des Sammelclusters T4&5 im Diskriminanzraum, der durch die beiden Diskriminanzfunktionen gebildet wird. Die im Sammelcluster T4&5 vertretenen Aufschlüsse können mit Hilfe der Legende unterschieden werden. Ergänzend dargestellt ist die Ausbildung der dorsalen Umrißlinie, der Verlauf der Frontalkommissur sowie die Lokalität mit dem dominierenden Faziestyp derjenigen Taxa, die die periphere Begrenzung des Sammelclusters T4&5 bilden. Die grafischen Darstellungen der einzelnen Taxa sind nicht maßstabgetreu abgebildet. Die relative Position des Sammelclusters T4&5 im Vergleich mit den restlichen Clustern ist in der oberen linken Ecke abgebildet. N = 61.

a) Cluster T4&5

In der Gesamtdarstellung der Cluster ist zu beobachten, daß die Zentroide der beiden Cluster 4 und 5 sehr eng beieinander liegen. Die Mitglieder dieser beiden Cluster weisen daher eine hohe morphologische Ähnlichkeit auf, die eine optisch eindeutige Trennung nicht zuläßt. Die Cluster 4 und 5 werden daher im Sammelcluster T4&5 zusammengefaßt.

Taxa	Anzahl	Taxa	Anzahl
Liothyrella scotti	1	*Kingena spinulosa*	1
Terebratella dorsata	3	*Megerlia pectunculus*	2
Gyrothyris mawsoni antipodesensis	1	*Zittelina orbis*	25
Eudesia infrabathonica	1	*Aulacothsris impressa*	11
Kingena arenosa	4	*Loboidothyris* sp.	1
Kingena blackmorei	1	*Nucleata nucleata*	10

Tabelle 40. Taxonomische Zusammensetzung des Sammelclusters T4&5.

b) Cluster T1

Die Cluster 1 und 3 überlappen sich horizontal hantelförmig. Die Gruppenzentroide der Cluster liegen nahe beieinander, aber der Grad der Überlappung ist nicht so hoch, daß dies eine Zusammenfassung rechtfertigen würde. Beide Cluster werden zu einem geringen Teil vom Sammelcluster T4&5 überdeckt.

	Cluster T1	
Lokalität	**Fazies**	**Anzahl**
LITERATUR	verschiedene Faziestypen	12
Bolheim	Mergelige Moundflanke	---
Saal	Autochthone Korallenfazies	8
Engelhardtsberg	Kalkschutt Intermoundbereich	5
Magental	Kalkiger Intramoundbereich	---
Neupert	Kalk/Mergelfazies Moundflanke	5
Schonter Höhe	Geschichtete Kalk/Mergelfazies	---
Laibarös	Mergelige, verschwammte Moundflanke	23
Biburg	Kalkige Spongiolith-Randfazies	18
Schlüpfelberg	Verschwammte Kalk/Mergelfazies	74
Schönberg	Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies	2
Marokko	Mergelkalke, oolithische Kalke	24
	Summe	171

Tabelle 41. Zusammensetzung des Clusters T1.

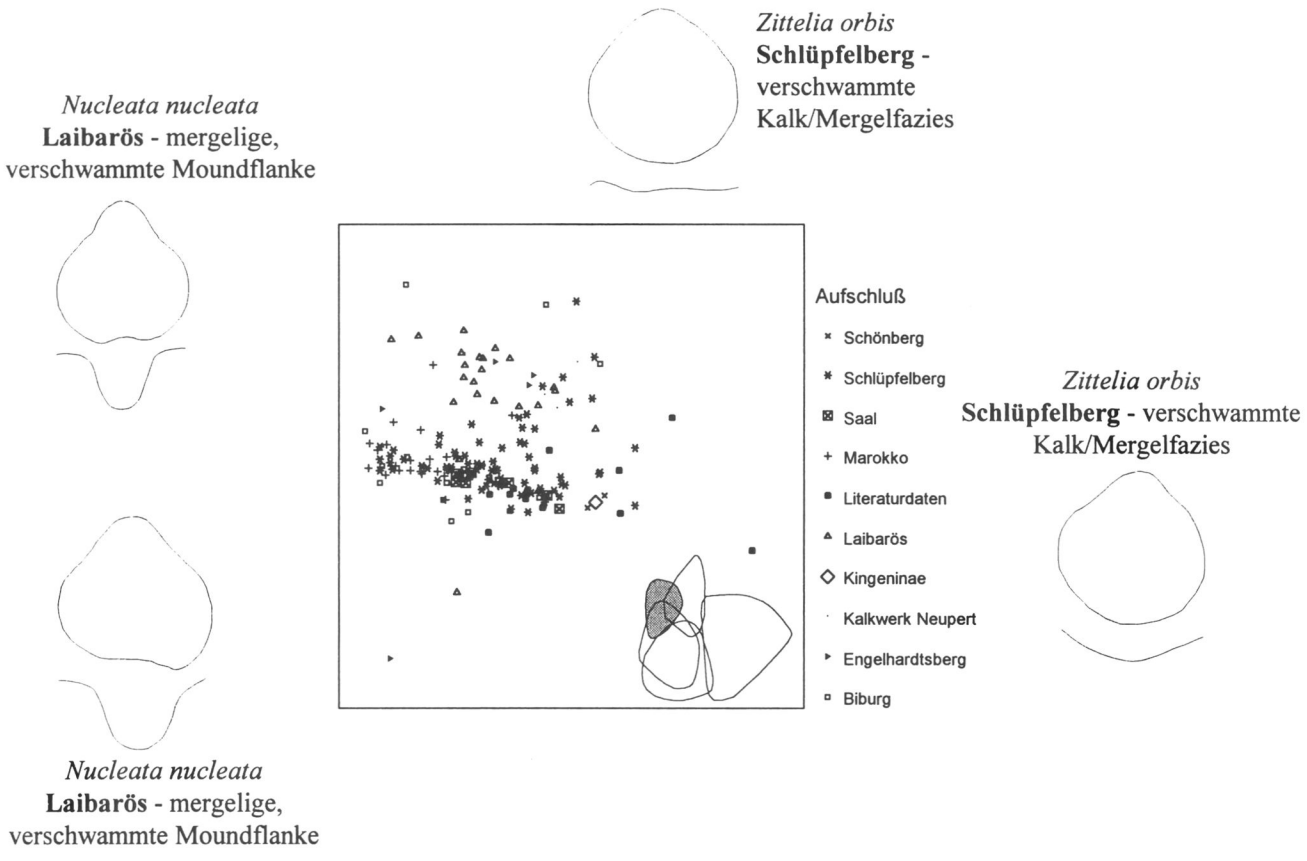


Abbildung 70. Die Darstellung zeigt die Verteilung der terebratuliden Morphotypen des Clusters T1 im Diskriminanzraum, der durch die beiden Diskriminanzfunktionen gebildet wird. Die im Cluster T1 vertretenen Aufschlüsse können mit Hilfe der Legende unterschieden werden. Ergänzend dargestellt ist die Ausbildung der dorsalen Umrißlinie, der Verlauf der Frontalkommissur sowie die Lokalität mit dem dominierenden Faziestyp derjenigen Taxa, die die periphere Begrenzung des Clusters T1 bilden. Die grafischen Darstellungen der einzelnen Taxa sind nicht maßstabgetreu abgebildet. Die relative Position des Clusters T1 im Vergleich mit den restlichen Clustern ist in der unteren rechten Ecke abgebildet. N = 171.

Taxa	Anzahl	Taxa	Anzahl
Terebratella sanguinea	1	*Aulacothyris impressa*	2
Coenothyris acuta	3	*Zittelina orbis*	17
Coenothyris radulovici	1	*Zittelina gutta*	48
Eudesia magharensis	1	*Argovithyris birmesdorffensis*	11
Eudesia multicostata	2	*Juralina* cf. *insignis*	8
Loboidothyris hypocistis	3	*Zittelina* sp.	7
Kingena convexiformis	1	*Wattonithyris* sp.	24
Megerlia pectunculus	2	*Loboidothyris* sp.	24
Terebratuina substriata	3	*Nucleata nucleata*	16

Tabelle 42. Taxonomische Zusammensetzung des Clusters T1.

c) Cluster T3

	Cluster T3	
Lokalität	**Fazies**	**Anzahl**
LITERATUR	verschiedene Faziestypen	22
Bolheim	Mergelige Moundflanke	---
Saal	Autochthone Korallenfazies	10
Engelhardtsberg	Kalkschutt Intermoundbereich	6
Magental	Kalkiger Intramoundbereich	---
Neupert	Kalk/Mergelfazies Moundflanke	1
Schonter Höhe	Geschichtete Kalk/Mergelfazies	---
Laibarös	Mergelige, verschwammte Moundflanke	3
Biburg	Kalkige Spongiolith-Randfazies	2
Schlüpfelberg	Verschwammte Kalk/Mergelfazies	52
Schönberg	Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies	7
Marokko	Mergelkalke, oolithische Kalke	2
	Summe	105

Tabelle 43. Zusammensetzung des Cluster T3.

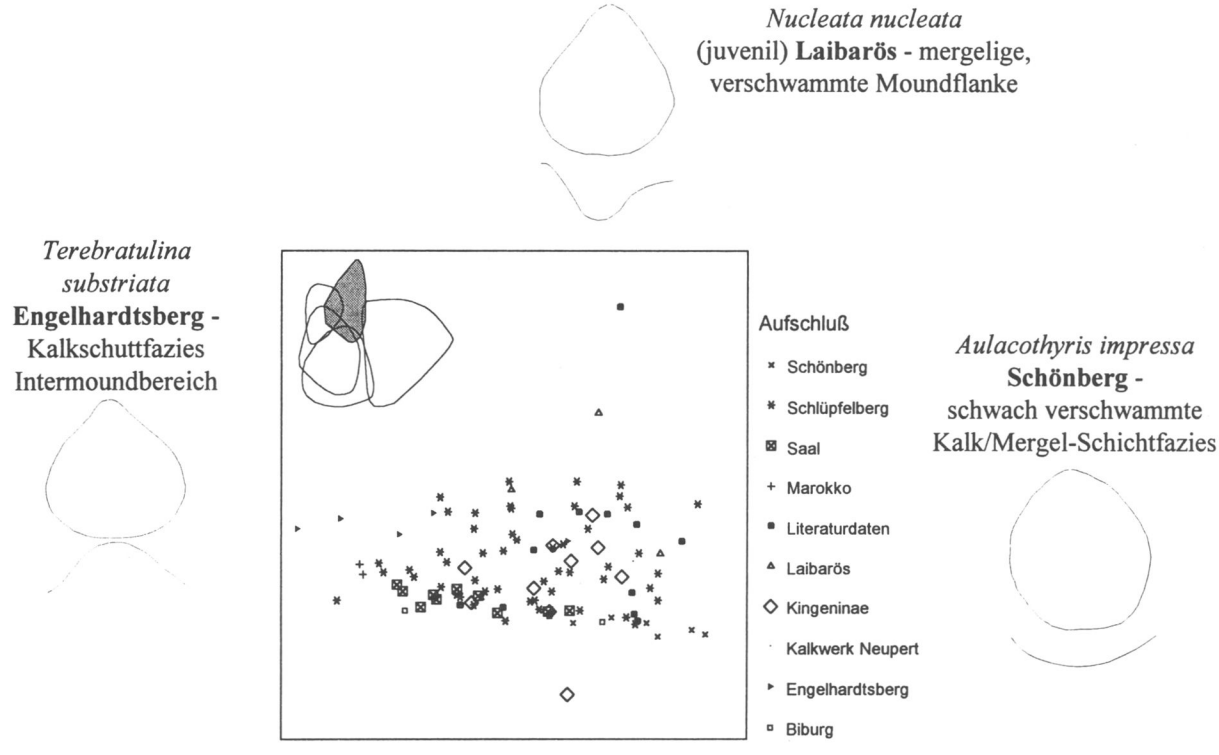


Abbildung 71. Die Darstellung zeigt die Verteilung der terebratuliden Morphotypen des Clusters T3 im Diskriminanzraum, der durch die beiden Diskriminanzfunktionen gebildet wird. Die im Cluster T3 vertretenen Aufschlüsse können mit Hilfe der Legende unterschieden werden. Ergänzend dargestellt ist die Ausbildung der dorsalen Umrißlinie, der Verlauf der Frontalkommissur sowie die Lokalität mit dem dominierenden Faziestyp derjenigen Taxa, die die periphere Begrenzung des Clusters T3 bilden. Die grafischen Darstellungen der einzelnen Taxa sind nicht maßstabgetreu abgebildet. Die relative Position des Clusters T3 im Vergleich mit den restlichen Clustern ist in der oberen linken Ecke abgebildet. N = 105.

Taxa	Anzahl	Taxa	Anzahl
Compsothyris ballenyi	1	*Terebratulina substriata*	6
Liothyrella blochmanni	1	*Kingena arenosa*	1
Liothyrella uva cancerderma	1	*Kingena convexiformis*	1
Liothyrella uva notorcadensis	1	*Kingena elegens*	1
Eucalathis macrorhynchus	1	*Kingena lemaniensis*	2
Macandrevia diamantina	1	*Kingena pentagulata*	2
Macandrevia vanhoeffeni	1	*Kingena spinulosa*	3
Gyrothyris mawsoni mawsoni	1	*Loboidothyris* sp.	4
Magellania fragilis	1	*Wattonithyris* sp.	2
Magellania joubini	1	*Zittelina gutta*	11
Coenothyris radulovici	1	*Zittelina orbis*	41
Eudesia infrabathonica	1	*Aulacothyris impressa*	7
Juralina insignis	10	*Nucleata nucleata*	1

Tabelle 44. Taxonomische Zusammensetzung des Clusters T3.

d) Cluster T2

Eine weitgehend eigenständige Gruppe bildet Cluster T2.

	Cluster T2	
Lokalität	**Fazies**	**Anzahl**
LITERATUR	verschiedene Faziestypen	20
Bolheim	Mergelige Moundflanke	---
Saal	Autochthone Korallenfazies	---
Engelhardtsberg	Kalkschutt Intermoundbereich	---
Magental	Kalkiger Intramoundbereich	---
Neupert	Kalk/Mergelfazies Moundflanke	1
Schonter Höhe	Geschichtete Kalk/Mergelfazies	---
Laibarös	Mergelige, verschwammte Moundflanke	4
Biburg	Kalkige Spongiolith-Randfazies	---
Schlüpfelberg	Verschwammte Kalk/Mergelfazies	34
Schönberg	Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies	3
Marokko	Mergelkalke, oolithische Kalke	---
	Summe	62

Tabelle 45. Zusammensetzung des Clusters T2.

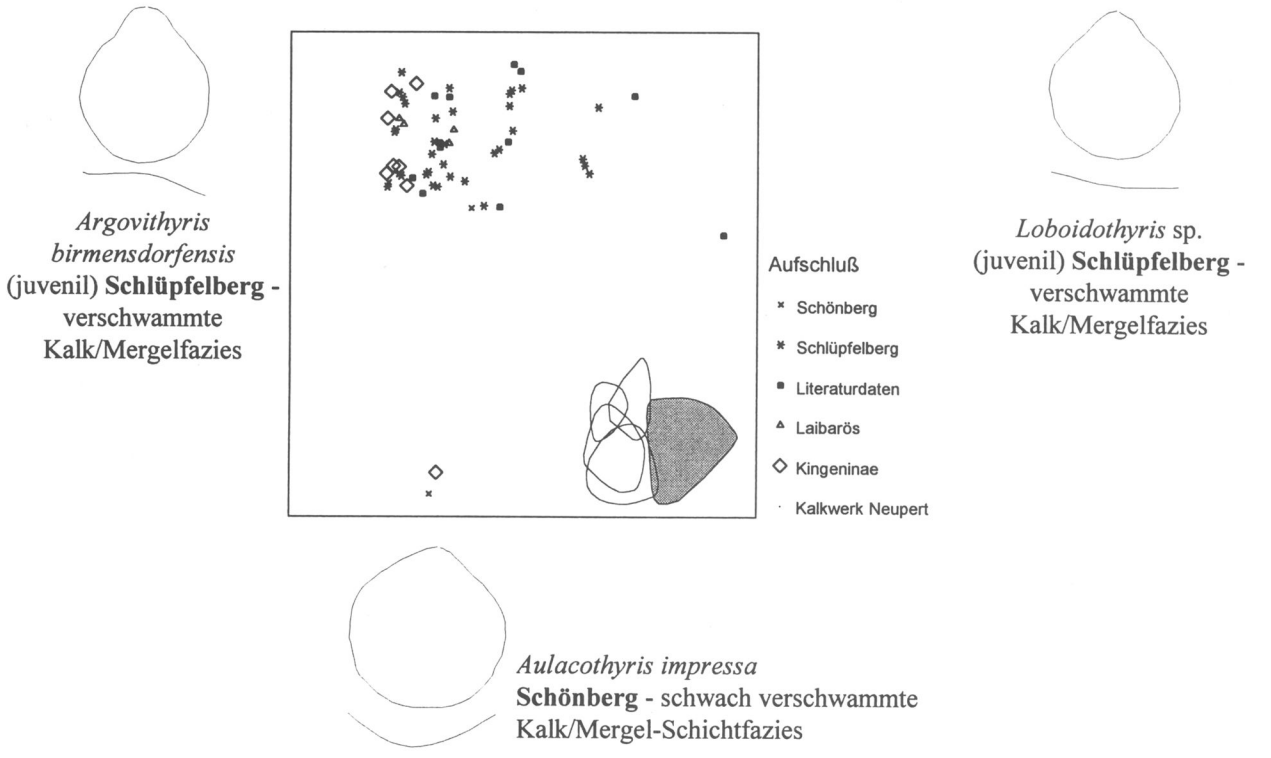


Abbildung 72. Die Darstellung zeigt die Verteilung der terebratuliden Morphotypen des Clusters T2 im Diskriminanzraum, der durch die beiden Diskriminanzfunktionen gebildet wird. Die im Cluster T2 vertretenen Aufschlüsse können mit Hilfe der Legende unterschieden werden. Ergänzend dargestellt ist die Ausbildung der dorsalen Umrißlinie, der Verlauf der Frontalkommissur sowie die Lokalität mit dem dominierenden Faziestyp derjenigen Taxa, die die periphere Begrenzung des Clusters T2 bilden. Die grafischen Darstellungen der einzelnen Taxa sind nicht maßstabgetreu abgebildet. Die relative Position des Clusters T2 im Vergleich mit den restlichen Clustern ist in der unteren rechten Ecke abgebildet. N = 62.

Taxa	Anzahl	Taxa	Anzahl
Neorhynchia strebeli	1	*Loboidothyris hypocistis*	1
Manithyris rossi	1	*Kingena blackmorei*	1
Liothyrella sp.	2	*Kingena elegens*	1
Macandrevia americana	1	*Kingena lima*	1
Magellania? spinosa	1	*Kingena orbis*	1
Magellania venosa	1	*Kingena pentagulata*	1
Magellania wyvillei	1	*Kingena spinulosa*	2
Eudesia cardioides	1	*Loboidothyris* sp.	22
Eudesia cardium	1	*Zittelina orbis*	17
Zeilleria sarthacensis	1	*Aulacothyris impressa*	3

Tabelle 46. Taxonomische Zusammensetzung des Clusters T2.

12.4 Ergebnisse der Bildanalyse

Im folgenden werden die Zusammensetzungen der Cluster mit den jeweils typischen Taxa beschrieben. Im Text werden die Begriffe Morphotyp und Cluster synonym verwendet. Zur Abgrenzung gegen die zuvor beschriebenen Ergebnisse der Checklistendaten werden die durch die Bildanalyse ermittelten Morphotypen zunächst nicht mit deskriptiven Bezeichnungen versehen. Die quantitative Verteilung der drei rhynchonelliden Morphotypen ist in Tabelle 47 dargestellt. Neben den unterschiedlichen Häufigkeitsverteilungen der drei Morphotypen fällt auf, daß Morphotyp R3 nicht in den Lokalitäten Kalkwerk Neupert und Marokko auftritt.

Lokalität	Fazies	R4&1	R2	R3
Bolheim	Mergelige Moundflanke	---	---	---
Saal	Autochthone Korallenfazies	---	---	---
Engelhardtsberg	Kalkschutt Intermoundbereich	---	---	---
Magental	Kalkiger Intramoundbereich	---	---	---
Neupert	Kalk/Mergelfazies Moundflanke	**55,6 %**	44,4 %	---
Schonter Höhe	Geschichtete Kalk/Mergelfazies	**60,9 %**	8,7 %	30,4 %
Laibarös	Mergelige, verschwammte Moundflanke	**55,6 %**	7,4 %	37,0 %
Biburg	Kalkige Spongiolith-Randfazies	**38,5 %**	24,6 %	36,9 %
Schlüpfelberg	Verschwammte Kalk/Mergelfazies	**74,3 %**	14,9 %	10,9 %
Schönberg	Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies	---	---	---
Marokko	Mergelkalke, oolithische Kalke	**81,8 %**	18,2 %	---

Tabelle 47. Prozentuale Zusammensetzung der Rhynchonellida-Cluster im Vergleich ohne Literaturdaten.

In der Sammelgruppe **Morphotyp R4&1** sind 136 (59,1 %) der digitalisierten rhynchonelliden Brachiopoden enthalten. Davon entstammen vier Exemplare aus Literaturdaten (1 x *Flabellirhynchia lycetti*, 3 x *Fissirhynchia vidlicis*, 1 x *Stolmorhynchia stolidota*). Den größten Anteil belegt die Gattung *Lacunosella*. Aus dem marokkanischen Aufschluß Dadestal ist der größte Teil der Gattung *Burmirhynchia* in Morphotyp R4&1 enthalten.
Die Vertreter dieses Morphotyps sind durch einen breiten triangularen bis tetragonalen Umriß in Verbindung mit einer stark polylobat ausgebildeten Frontalkommissur gekennzeichnet. Alle Individuen besitzen einen kräftigen und gut entwickelten Schnabel. Die Klappen weisen eine gut ausgebildete Berippung auf (besonders im Aufschluß Biburg). Diese externe Morphologie ist unabhängig von der individuellen Größe des Brachiopoden. Da ausschließlich vollständige Exemplare in die Bildanalyse einbezogen wurden, liegen ergänzend Messungen der Klappenlängen (Ventral- und Dorsalklappe), Breite, Dicke, Apikalwinkel und Sphärizitätsindex vor. Das Verhältnis von Länge der Ventralklappe zu Breite beträgt im Mittelwert 0,939. D.h., die Exemplare des Morphotyps R4&1 sind meist breiter als lang. Erwartungsgemäß ist der Sphärizitätsindex mit einem Wert von 0,661 sehr niedrig. Der Apikalwinkel beträgt im Mittel 92 Grad.

Morphotyp R3 ist mit 22,6 % (52 Exemplare) an der Gesamtheit der rhynchonelliden Brachiopoden beteiligt. Die Vertreter dieses Morphotyps treten nur im unteren und mittleren Weißjura Süddeutschlands auf (Schlüpfelberg, Biburg, Laibarös, Schonter Höhe). Digitalisierte Brachiopoden aus den Literaturdaten sind in dieser Gruppe nicht vertreten. Die Art *Monticlarella strioplicata* stellt mit 38 Exemplaren den Hauptteil in dieser Gruppe. Daneben sind kleinwüchsige Vertreter von *Lacunosella* sp. (14 Exemplare) im Morphotyp R3 enthalten. Die mittlere Ventralklappenlänge beträgt 1,329 cm (1,196 cm für die Länge der Dorsalklappe). 1,253 cm beträgt die mittlere Breite und 0,834 cm die mittlere Dicke des Gehäuses. Aufgrund des ausgewogenen von Längen-Breiten-Verhältnisses von 1,061 liegt der Sphärizitätsindex mit 0,702 höher als in den beiden anderen rhynchonelliden Gruppen. Der mittlere Apikalwinkel beträgt 90,7 Grad.

Die kleinste Gruppe der drei rhynchonelliden Cluster bildet mit 42 Brachiopoden (18,2 %) **Morphotyp R2**. Diese Gruppe setzt sich fast ausschließlich aus Vertretern von *Lacunosella* sp. zusammen. Ein Exemplar stammt aus den Literaturdaten (*Globirhynchia subobsoleta*) und zwei Brachiopoden (*Burmirhynchia* sp.) aus dem Aufschluß Marokko. Die Mittelwerte für die Länge der Ventralklappe (1,929 cm) und die Länge der Dorsalklappe (1,709 cm) weichen nur geringfügig von den Werten der Sammelgruppe R4&1 ab. Die Mittelwerte von Breite (1,833 cm) und Dicke (1,227 cm) sind geringer als diejenigen des Morphotyps R4&1. Aufgrund der niedrigeren Werte der Klappenbreite ist der Apikalwinkel mit 84,2 Grad der kleinste der drei Gruppen. Der mittlere

Sphärizitätsindex hat mit 0,656 einen ähnlich niedrigen Wert wie in der Sammelgruppe R4&1.
Werden die durchschnittlichen Werte der Variablen LV, B, D, S und A (Apikalwinkel) nach der Länge der Ventralklappe sortiert und in einem Diagramm abgetragen (Abbildung 73), fällt eine Zunahme der Werte der Gehäuseparameter auf, die mit der taxonomischen Zusammensetzung korreliert. Die Werte des Sphärizitätsindex bleiben dabei nahezu konstant. Nicht interpretierbar sind hingegen die Meßwerte des Apikalwinkels.

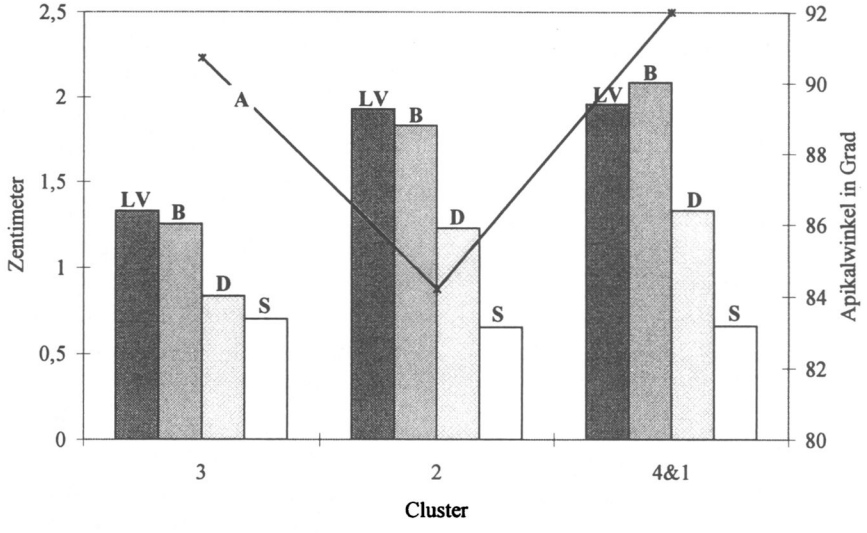


Abbildung 73. Vergleichende Darstellung der metrischen Variablen LV, B, D, S für die Gruppe der Rhynchonellida (auf der linken Ordinate skaliert) und des Apikalwinkels A (auf der rechten Ordinate skaliert) in Abhängigkeit der Cluster. Die Daten wurden zuvor nach der Länge der Ventralklappe sortiert.

Das **Sammelcluster T4&5** bildet mit 51 (14,2 %) Brachiopoden die kleinste der vier terebratuliden Morphotypen. 12 Brachiopoden stammen aus digitalisierten Literaturdaten. Die Vertreter dieser Formengruppe setzen sich vornehmlich aus Exemplaren mit triangularen oder subzirkularen dorsalen Umrißen in Verbindung mit gut ausgeprägten suclaten oder uniplicaten Frontalkommissuren zusammen. Besonders häufig tritt dieser Morphotyp im Aufschluß Schönberg auf. Im Aufschluß Marokko fehlt diese Formengruppe gänzlich. In den restlichen Lokalitäten ist Morphotyp T4&5 nur untergeordnet vertreten. Die Länge der Ventralklappe beträgt im Mittel 1,011 cm, die der Dorsalklappe 0,89 cm. Die mittlere Breite der Klappen beträgt 1,001 cm und die Dicke liegt im Mittelwert bei 0,599. Der Rundungsindex liegt bei einem Wert von durchschnittlich 0,602. Der mittlere Apikalwinkel beträgt 81,8 Grad. Das Verhältnis von Ventralklappenlänge zu Klappenbreite beträgt 1,010. Typische Vertreter dieser Formengruppe sind *Nucleata nucleata* und Individuen von *Zittelina orbis* mit gut ausgeprägter uniplicater Frontalkommissur.

Cluster T1 umfaßt mit 159 (47,5 %) Mitgliedern den Hauptteil der in die Bildanalyse eingegangenen terebratuliden Brachiopoden. 12 Exemplare stammen aus digitalisierten Literaturdaten (vergleiche Tabelle 42, Seite 74). Die Gruppe zeichnet sich durch subzirkulare bis triangulare Umrisse in Verbindung mit einfach bis episulcat gebogenen Frontalkommissuren aus. Morphotyp T1 tritt nicht gleichmäßig verteilt in allen Aufschlüssen auf. Die Lokalitäten Marokko (92,3 %), Schlüpfelberg (40,0 %), Biburg (85,7 %) und Kalkwerk Neupert (62,5 %) sind typisch für Individuen des Morphotyps T1. Die Mittelwerte von Länge der Ventralklappe (1,416 cm), Länge der Dorsalklappe (1,297 cm), Breite (1,254 cm) und Dicke (0,806 cm) liegen deutlich über den Mittelwerten der restlichen drei Cluster. Der mittlere Sphärizitätsindex beträgt 0,679 und weist damit die beste Rundung im Vergleich mit den anderen Gruppen auf. Mit einem Längen-Breiten-Verhältnis von 1,129 unterscheidet sich Morphotyp T1 nur geringfügig von den restlichen Morphotypen (T2 = 1,118, T3 = 1,116,

T4&5 = 1,010). Der mittlere Apikalwinkel beträgt 86,6 Grad. *Zittelina gutta*, *Nucleata nucleata*, *Loboidothyris* sp. und *Wattonithyris* sp. bestimmen die taxonomische Zusammensetzung des Morphotyps T1.

Cluster T3 ist mit 83 (23,8 %) Exemplaren besetzt. 22 Brachiopoden stammen aus digitalisierten Literaturdaten. Subzirkulare dorsale Umrißlinien in Verbindung mit einfach gefalteten (uniplicaten und sulcaten) Frontalkommissuren sind kennzeichnend für die Brachiopoden dieses Morphotyps. Besonders häufig sind die Lokalitäten Engelhardtsberg (46,2 %) und Saal (55,6 %) in diesem Morphotyp vertreten. Der Mittelwert der Länge der Ventralklappe beträgt 0,855 cm, der Dorsalklappe 0,760 cm, der Breite 0,766 cm, der Dicke 0,473. Der mittlere Sphärizitätsindex beträgt 0,595. Das Verhältnis von Länge zu Breite der Ventralklappe beträgt 1,116. Der mittlere Wert des Apikalwinkels liegt bei 78,4 Grad. *Juralina* cf. *insignis* und *Terebratulina substriata* sind die typischen Vertreter des Morphotyps T3.

Cluster T2 bildet mit 52 (14,5 %) Brachiopoden einen weitgehend eigenständigen Morphotyp. Diese Formengruppe ist untergeordnet nur in den Aufschlüssen Schönberg, Schlüpfelberg, Laibarös und Kalkwerk Neupert vertreten. 20 Exemplare stammen aus Literaturdaten. Ein subzirkularer dorsaler Umriß in Verbindung mit rectimarginaten oder sehr schwach gebogenen (sulcaten oder uniplicaten) Frontalkommissuren kennzeichnen die äußere Erscheinung der Vertreter des Morphotyps T2. Die Länge der Ventralklappe beträgt im Mittelwert 0,874 cm, der Dorsalklappe 0,807 cm. Die mittlere Breite liegt bei 0,782 und die Dicke bei 0,474 cm. Der Sphärizitätsindex hat den geringsten Wert (0,513) der vier Morphotypen. Der Apikalwinkel beträgt im Mittel 94,1 Grad. Das mittlere Verhältnis von Ventralklappenlänge zu Breite liegt bei 1,118.

Ebenso wie zuvor für die drei Cluster der Rhnychonelliden wurden die durchschnittlichen Werte der Variablen LV, B, D, S und A (Apikalwinkel) nach der Länge der Ventralklappe sortiert und in einem Diagramm abgetragen (Abbildung 74). In der Darstellung fällt eine Zunahme der Werte der Gehäuseparameter auf, die nicht immer mit der taxonomischen Zusammensetzung korreliert. Die Werte des Sphärizitätsindex sind inkonstant und lassen sich nicht den Standardmorphotypen der Checklistendaten zuordnen. Nicht interpretierbar sind die Meßwerte des Apikalwinkels.

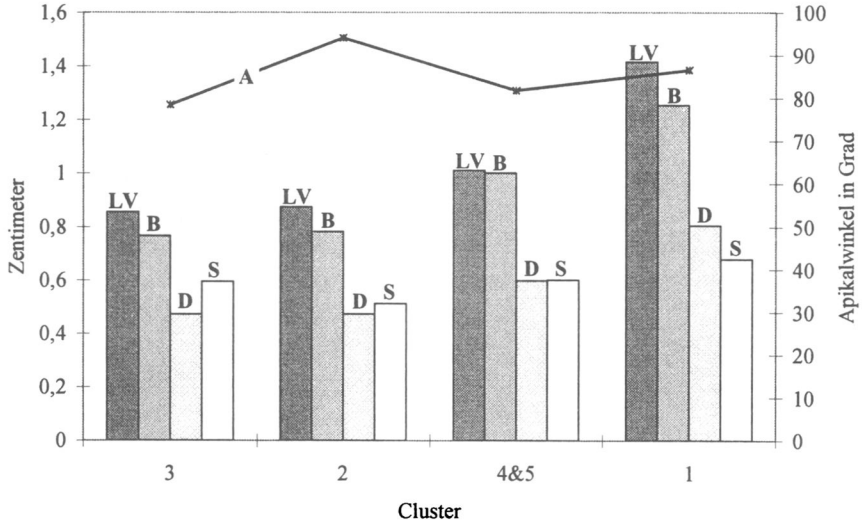


Abbildung 74. Vergleichende Darstellung der metrischen Variablen LV, B, D, S für die Gruppe der Terebratulida (auf der linken Ordinate skaliert) und des Apikalwinkels A (auf der rechten Ordinate skaliert) in Abhängigkeit der Cluster. Die Daten wurden zuvor nach der Länge der Ventralklappe sortiert.

Lokalität	Fazies	T1	T2	T3	T4&5
Bolheim	Mergelige Moundflanke	---	---	---	---
Saal	Autochthone Korallenfazies	44,4 %	---	**55,6 %**	---
Engelhardtsberg	Kalkschutt Intermoundbereich	38,5 %	---	**46,2 %**	15,4 %
Magental	Kalkiger Intramoundbereich	---	---	---	---
Neupert	Kalk/Mergelfazies Moundflanke	**62,5 %**	12,5 %	12,5 %	12,5 %
Schonter Höhe	Geschichtete Kalk/Mergelfazies	---	---	---	---
Laibarös	Mergelige, verschwammte Moundflanke	**56,1 %**	9,8 %	7,3 %	26,8 %
Biburg	Kalkige Spongiolith-Randfazies	**85,7 %**	---	9,5 %	4,8 %
Schlüpfelberg	Verschwammte Kalk/Mergelfazies	**40,0 %**	18,4 %	28,1 %	13,5 %
Schönberg	Schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies	8,7 %	13,0 %	30,4 %	**47,8 %**
Marokko	Mergelkalke, oolithische Kalke	**92,3 %**	---	7,7 %	---

Tabelle 48. Prozentuale Häufigkeiten der Morphotypen T1, T2, T3 und T4&5. Die Maximalwerte sind fett gedruckt.

13 Environmentinterpretation

Aufschluß Schönberg

71,3 % der Brachiopodenfauna liegt in fragmentiertem Zustand vor, was wahrscheinlich auf den Kompaktionsdruck des Sediments zurückzuführen ist. Die Bruchstrukturen an den Klappen verlaufen häufig entlang der Symmetrieebene im Bereich der Wölbungsmaxima. Indizien, die auf stärkere Wasserturbulenzen, die für die Fragmentierung der Klappen verantwortlich sein könnten, fehlen. Atrypide, strophomenide und terebratulide Gehäuse besitzen nach ALEXANDER & GIBSON (1993) hydrodynamisch stabile Klappen, an denen wegen der Einbettung in Lebendstellung häufig Deformationen auftreten. Diese Aussage unterstützend besteht zusätzlich die Möglichkeit, daß die Fragmentierung der Gehäuse durch eine postmortale Strukturminderung der Klappen hervorgerufen wurde. An verschiedenen toten Exemplaren von *Terebratalia transversa* konnte DALEY (1993) feststellen, daß sich die benötigte Energie, die Klappen zu fragmentieren, nur acht bis zwölf Tage nach dem Absterben erheblich verringert hat.

Der größte Teil der vorliegenden Fauna besitzt einen subzirkularen dorsalen Umriß mit einer einfach gefalteten (sulcaten) Frontalkommissur [Aulacothyris-(Zittelina)-Morphotyp]. Der mittlere Sphärizitätsindex liegt bei einem Wert von 0,59. Eine derartig ausgeprägte Externmorphologie ermöglicht dem Individuum eine optimale Wasserfüllung des Klappeninnenraumes. Dies erscheint besonders im Stillwassermilieu sinnvoll, da hierdurch dem Lophophor eine genügend große Menge der im Wasser gelösten Nährstoffe zugeführt werden kann. Volumenerweiterungen des Gehäuses im Zusammenhang mit dem bei Brachiopoden selten auftretenden Sexualdimorphismus (RUDWICK 1968, 1974 beobachtet an dem thecideiden Brachiopoden *Lacazella* im Mantel eine kleine Bruttasche, die sich durch kleine Knoten in der Schale bemerkbar macht) kann aufgrund der Normalverteilung der Gehäusegestalt ausgeschlossen werden.

Die mit Hilfe der Bildanalyse untersuchten Individuen treten mit abnehmender Häufigkeit in allen vier terebratuliden Clustern auf. Die durchschnittliche Individuenlänge, die mittlere Gehäusedicke, die Krümmung der Frontalkommissur und die Zahl der Anwachslinien nimmt mit der prozentualen Häufigkeit pro Cluster ab. Diese Indizien sprechen ebenfalls gegen eine strömungsbedingte Selektion der Brachiopoden und für eine normalverteilte monospezifische Population mit wenigen juvenilen und vielen adulten Individuen.

Die teilweise extrem dorsal gebogene Lateralkommissur der adulten Exemplare mündet in eine einfach gefaltete (sulcate) Frontalkommissur. Durch die damit verbundene deutliche Trennung von Inhalations- und Exhalationsöffnung wird eine störungsfreie Defäkation ermöglicht. Dies ist wiederum in einem Stillwassermilieu vorteilhaft.

Die morphologische Analyse von *Aulacothyris impressa* weist in Übereinstimmung mit fehlender Größenselektion der Gehäuse und den lithologischen Merkmalen des Aufschlusses auf ein Stillwasser-Mi-

lieu hin. BOULLIER (1993) wertet die Gattung *Aulacothyris* als Indikator für äußere Schelfregionen. Ob sich *Aulacothyris* mit einem Stiel im Substrat verankert hat bleibt fraglich. CURRY (1983) beschreibt den Stiel des rezenten Brachiopoden *Cryptopora gnomon*, der in Tiefen von 2900 m im Nordatlantik beobachtet werden konnte, als extrem dünn, sehr lang und mit wurzelartigen Fortsätzen an seinem Ende. Der Stiel dient dem auf dem Kalkschlamm liegenden Brachiopoden als Anker. *Aulacothyris* könnte mit seiner flacheren Dorsalklappe auf dem weichen Sediment aufliegend und sich mit einem dünnen, rhizoiden Stiel verankernd, eine ähnliche Lebensweise besessen haben. Möglich wäre aber auch eine mit dem reduzierten Stiel frei auf dem Substrat liegende Lebensweise. Der in Richtung Apex verlagerte Schwerpunkt der Klappen in Verbindung mit dem stark gekrümmten, spitzen Umbo könnte ein Verankern im Weichboden durch ein leichtes Einsinken des Gehäuses im Substrat erlauben. Durch die geringe Kippbewegung entlang der Medianachse würde sich der vordere Teil des Brachiopoden von der Unterlage abheben und in Kombination mit der gut ausgebildeten sulcaten Frontalkommissur eine optimale Filterstellung erreichen.

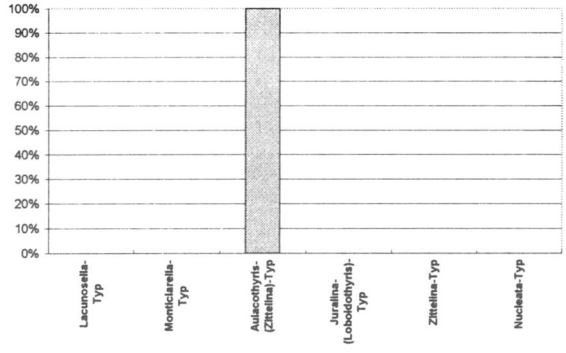


Abbildung 75. Prozentuale Verteilung der Standardmorphotypen (Checkliste) im Aufschluß Schönberg

Aufschluß Schlüpfelberg

Gemäß dem überwiegenden Mergelanteil ist der Prozentsatz an Rhynchonelliden mit 54,8 % deutlich hoch (BRUGGER & KEUPP 1994). Das hier ermittelte Mengenverhältnis spiegelt einen reellen Mittelwert wider, der durch jahrelanges Absammeln des Aufschlusses erzielt werden konnte. Das meist nestartig angereicherte Vorkommen von *Lacunosella* kann aber auf engstem Raum zu starken Abweichungen von diesem Mittelwert führen. Bereichsweise stellt *Lacunosella* bis über 90 % der Brachiopodenfauna (KUSSIUS 1995). Die teilweise hohe Besiedlungsdichte (vergleiche auch die Aufschlüsse Laibarös und Saal) kann mit der vermutlich kurzen planktonischen Phase der Larve in Zusammenhang gebracht werden (LAURIN & GASPARD 1987). Die artikulaten Brachiopoden heften sich in Abhängigkeit mindestens von der Wassertemperatur spätestens 250-300 Stunden nach der Befruchtung fest und beginnen mit der Metamorphose (schriftliche Mitteilung C. LÜTER 1998).

Die dominierende externe Morphologie sowohl der Terebratuliden als auch der Rhynchonelliden ist bei subzirkularem bis subzirkular-elongatem dorsalen Umriß und biconvexem lateralen Umriß die Kugelform. Die Frontalkommissuren zeigen bei den adulten Individuen generell eine deutliche Trennung von Ein- und Ausströmöffnung an. Die Morphotypen Lacunosella-Typ, Aulacothyris-(Zittelina)-Typ und Zittelina-Typ sind die typischen Externmorphologien des Aufschlusses Schlüpfelberg. Da es sich bei den Standardmorphotypen Aulacothyris-(Zittelina)-Typ und Zittelina-Typ nicht um taxonomische Einheiten handelt, sind in ihnen auch juvenile Exemplare von *Argovithyris birmensdorffensis* und *Loboidothyris* cf. *bisuffarcinata* sowie adulte *Zittelina* mit gerader Frontalkommissur enthalten. Die dominierenden Morphotypen spiegeln ein Stillwasser-Milieu wider. Die extrem geringe Rate an Schalenverletzungen unterstützt diese Interpretation. In Habitaten mit hoher Hydrodynamik (vergleiche Aufschluß Saal) liegt die Verletzungsrate teilweise bei Werten über 50 % und wird dort durch eine erhöhte Wasserbewegung erklärbar. Moderne terebratulide Assoziationen des tiefen Stillwassers sind besonders durch ihre Dünnschaligkeit charakterisiert (FOSTER 1974). Mit Ausnahme der quantitativ irrelevanten *Megerlia*-Arten sind auch die dominierenden Terebratuliden (besonders *Zittelina orbis* und *Zittelina gutta*) auffallend dünnschalig. Bei einer Environmentanalyse verschiedener Brachiopodengesellschaften aus dem französischen mittleren und oberen Oxfordium kommen DELANCE & MENOT (1968) zu dem Ergebnis, daß Taxa mit kleinen Foramina, ge-

ringer Schalendicke und langem dünnen „Schnabel" dem Stillwassermilieu zuzuordnen sind.

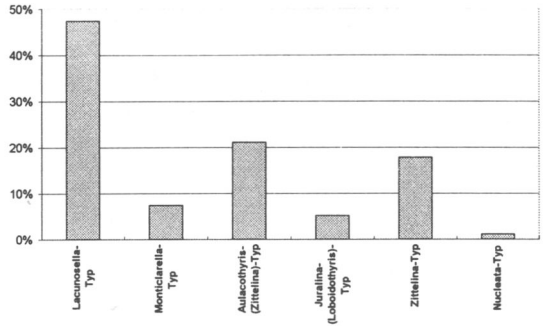


Abbildung 76. Prozentuale Verteilung der Standardmorphotypen (Checkliste) im Aufschluß Schlüpfelberg

Im Vergleich mit den digitalisierten Bilddaten aus den Literaturvorlagen zeigt sich, daß sich die Mehrheit der terebratuliden Brachiopoden (40 %) im Cluster T1 befindet. Diese Gruppe beinhaltet besonders *Coenothyris acuta*, eine Art aus dem unteren Karnium der jugoslawischen Strata Planina Berge, die von RADULOVIC et al. (1992) in Sedimenten gefunden wurden, die Anzeichen für gemäßigte Wasserbewegung und größere Wassertiefe geben. Diese Interpretation wird damit unterstützt, daß der aus den Abbildungen ermittelte Sphärizitätsindex mit einem Wert von 0,7 sehr hoch liegt und die externe Morphologie der Brachiopoden einen überwiegend kugeligen Habitus mit stark geschwungenen (episulcaten) Frontalkommissuren aufweist.

Aufschluß Biburg

Die beiden Profile im Aufschluß Biburg erfassen die progradierende (Profil B) und die regradierende Phase (Profil A) eines kleindimensionierten Kieselschwamm-Buildups (Abbildung 78). Die Brachiopoden-Vergesellschaftungen der Moundflanken zeichnen diese Entwicklung vor allem durch das wechselnde Verhältnis von Terebratulida zu Rhynchonellida und dem charakteristischen Trend der mittleren Sphärizitätsindizes nach.

Im Bereich der initialen Schwammbesiedlung der progradierenden Phase (Profil B) treten bevorzugt pentagonale terebratulide Brachiopoden mit deutlich gefalteten frontalen Kommissurlinien sowie großen, mesothyrididen Foramina auf, die auf ein Weichsubstrat und geringe Wasserbewegung hinweisen. Die unverschwammte Fazies unterhalb des Stotzens ist nur unzureichend mit Brachiopoden belegt. Die wenigen vorhandenen terebratuliden Bruchstücke lassen jedoch einen subzirkular-elongaten dorsalen Umriß mit geraden bis einfach gefalteten Frontalkommissuren erkennen, was auf erhöhte Hydrodynamik und vermutlich härteres Substrat hinweist. Mit zunehmender Profilhöhe nehmen bikonvexe Formen mit stark gefalteten Frontalkommissuren zu. Im gleichen Verhältnis nimmt der mittlere Sphärizitätsindex der terebratuliden Brachiopoden zu (Abbildung 77). Dies deutet eine zunehmende Verminderung der Hydrodynamik an. Mit ansteigender Besiedlung des Buildups entstehen energiegeschützte Kleinhabitate, in denen bikonvexe Brachiopoden mit kräftig geschwungenen Frontalkommissuren einen günstigen Lebensraum finden. An exponierten Stellen der Moundflanke mit leicht erhöhter Wasserenergie und hartem Substrat können nun flache Individuen mit subzirkular-elongaten Umrissen und geraden bis einfach gefalteten Kommissuren siedeln.

Die regradierende Phase (Profil A), in der ein geringfügig höherer Mergelanteil erkennbar ist, wird von zunehmend biconvexen Morphotypen mit subzirkularen Umrissen dominiert. Die Bankfazies ist durch subzirkulare Brachiopoden mit geraden bis einfach gefalteten Frontalkommissuren gekennzeichnet. Der Übergang von Bank- zu Stotzenbereich wird durch einen Wechsel von subzirkularen terebratuliden Brachiopoden zu pentagonalen und subzirkularen Exemplaren mit stärker gefalteten Frontalkommissuren gekennzeichnet, was eine Verminderung der Wasserenergie mit dem Übergang anzeigt. In den höheren Bereichen des Profils überwiegen subzirkulare Terebratulida mit geraden Frontalkommissuren als Anzeiger erhöhter Hydrodynamik. Im Übergangsbereich von Bank- zu Stotzenfazies ist bei beiden Großgruppen eine Abnahme der Morphotypendiversität zu erkennen.

Innerhalb der ökologischen Verteilung von Brachiopoden in seamounds aus dem Pliensbachium von Ungarn beobachtet VÖRÖS (1986), daß die seamound-top-Bereiche durch eine niedrigdiverse Fauna gekennzeichnet sind und die seamound-

slope-Fauna hinsichtlich der Dichte und der Diversität sehr reichhaltig ist. Mit zunehmender Profilhöhe im Aufschluß Biburg nimmt der mittlere Sphärizitätsindex innerhalb der terebratuliden Brachiopoden als Anzeiger erhöhter Hydrodynamik im progradierenden Teil (Profil B) ab (Abbildung 77). Die dargestellten Trends sind jedoch nur an den terebratuliden Brachiopoden in der beschriebenen Deutlichkeit abzulesen. Offenbar reagieren hier rhynchonellide Brachiopoden weniger sensibel auf wechselnde Umweltverhältnisse. Abbildung 78 zeigt ein stark vereinfachtes Schema der beiden Profile aus dem Aufschluß Biburg. Die Standardmorphotypen Lacunosella-Typ und Juralina-(Loboidothyris)-Typ sind die am meisten auftretenden Morphotypen in den Profilen (Abbildung 79).

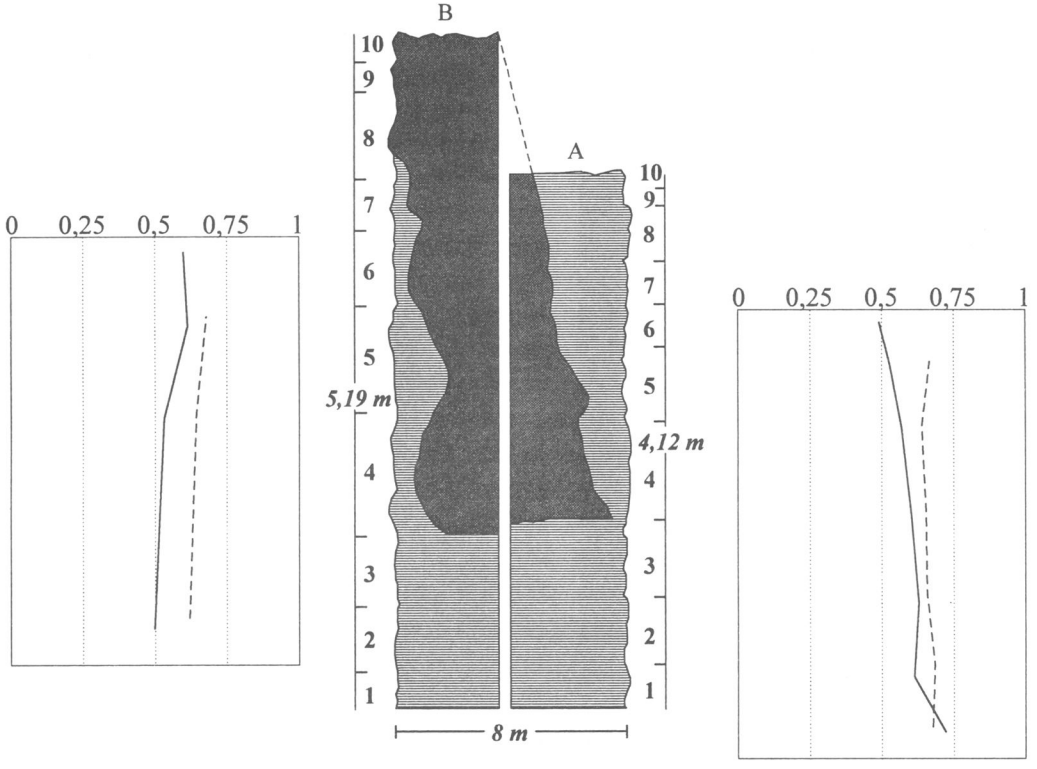


Abbildung 77. Verlauf der Sphärizitätsindizes im Aufschluß Biburg. Durchgezogene Linie: Terebratulida. Unterbrochene Linie: Rhynchonellida.

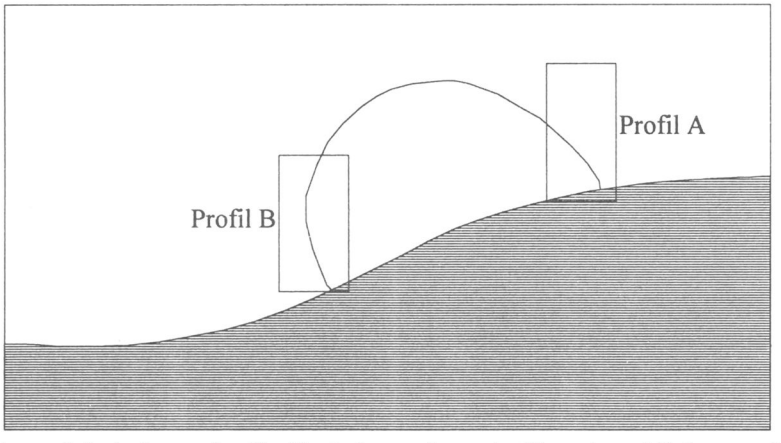


Abbildung 78. Schematisierte Lage der Profile A (regradierende Phase) und B (progradierende Phase) an den Flanken des Kieselschwamm-Buildups der Lokalität Biburg.

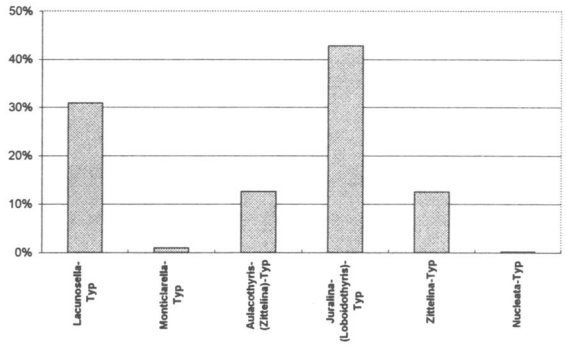


Abbildung 79. Prozentuale Verteilung der Standardmorphotypen (Checkliste) im Aufschluß Biburg.

Die Mehrzahl der terebratuliden Brachiopoden (85,7 %) aus dem Aufschluß Biburg befinden sich in Cluster T1 der Bilddaten. Neben *Coenothyris* tritt sehr häufig *Loboidothyris hypocistis* auf, die von ALMÉRAS & ELMI (1992) aus dem unteren Aalenium der Provence beschrieben wird. Der Lebensraum von *Loboidothyris hypocistis* befand sich in gemäßigten Tiefen mit periodisch auftretenden hydrodynamischen Aktivitäten und könnte mit Habitaten des äußeren Buildup-Bereichs von Biburg verglichen werden.

Aufschluß Laibarös

Der hohe Anteil von Lacunosellen mit einem mittleren Sphärizitätsindex von 0,58 charakterisiert die Mergelfazies. Die stark ausgeprägten Amplituden der Frontalkommissuren der im Aufschluß dominierenden terebratuliden Gattung *Nucleata* und der allgemein hohe mittlere terebratulide Sphärizitätsindex von 0,6 belegen die grundsätzlichen Stillwasser-Verhältnisse. Sulcate Brachiopoden - besonders *Nucleata*-Formen - werden aufgrund ihrer Morphologie als Tiefwasserformen betrachtet (MANCENIDO 1993). Sie bedingen die Etablierung ähnlicher Morphotypen wie in der unverschwammten Mergelfazies von Schönberg (*Aulacothyris impressa*). Das nestartige Auftreten von *Lacunosella* sp. bezeichnet die allomikritischen Schlamm-Areale des Ablagerungsraumes, während die Terebratulida, hauptsächlich *Nucleata nucleata*, die durch große, mesothyridide Foramina gekennzeichnet sind, eher an eine Besiedlung von Hartgrundinseln, wie sie durch die früh-lithifizierten und mit mikrobialithischen Krusten versehenen Kieselschwämme und diversem Schalenmaterial zur Verfügung stand, denken läßt. Die mit *Nucleata* nahe verwandten und morphologisch daraus abzuleitenden jurassisch-kretazischen pygopiden Brachiopoden *Pygope* und *Pygites* besitzen eine zentrale Schalenperforation (AGER 1986) und waren in der Lage unter Niedrigsauerstoffbedingungen zu leben, indem sie wahrscheinlich ihre Nahrung sehr effektiv ausnutzten und und ihre Jungen sehr weit verbreiteten (MICHALIK 1996). Die Schalen der beiden Gattungen waren wahrscheinlich durch einen sehr starken Stielmuskel am Hartsubstrat festgehaftet. Im Gegensatz zu den Beobachtungen an der Fauna von Laibarös beobachtet GEORGESCU (1996) an Flachwasser-Brachiopodenpopulationen aus dem Ober-Valangium des südöstlichen Rumäniens an Terebratuliden, die auf schlammigen Boden lebten, stark gefaltete Schalen mit einem reduzierten Dicken-Breiten-Verhältnis und großen Foramina. In den nördlicheren Arealen Rumäniens mit vorwiegend kalkigem (?harten) Untergrund siedelten bevorzugt Formen mit einfach gefalteten bis rectimarginaten Frontalkommissuren. Die empirisch ermittelten Verhältniswerte von Gehäusebreite zu -dicke aus zehn Lokalitäten (wegen des schlechten Erhaltungszustandes der Gehäuse ohne den Aufschluß Bolheim) weisen eine Spannweite von 0,59 (Kalkwerk Neupert) bis 0,7 (Aufschluß Schlüpfelberg) auf. In Einklang mit den Beobachtungen von GEORGESCU (1996) zeigen die typischen Hartsubstrat-Lokalitäten Saal (0,63), Magental (0,62) und Engelhardtsberg (0,65) gerade relativ hohe Verhältniswerte. Der typische Weichboden-Aufschluß Schönberg ist durch das zweitniedrigste Dicken / Breiten-Verhältnis (0,61) gekennzeichnet.

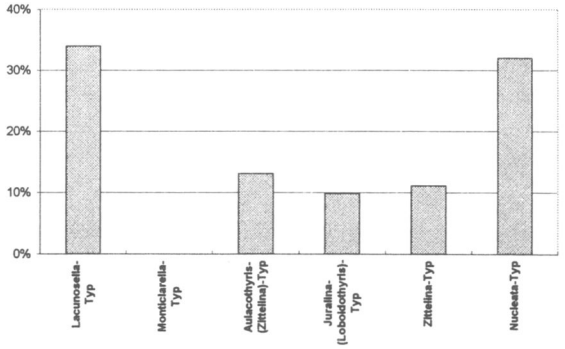


Abbildung 80. Prozentuale Verteilung der Standardmorphotypen (Checkliste) im Aufschluß Laibarös.

Gemäß der dominierenden Gruppen sind die Standardmorphotypen Lacunosella-Typ und der Stillwasser anzeigende Nucleata-Typ am meisten in der Fauna von Laibarös vertreten. Die Kombination Lacunosella- / Nucleata-Typ kann als typische Niedrigenergie-Assoziation angesehen werden.
56,1 % der terebratuliden Brachiopoden befinden sich im Cluster T1 der Bildanalyse. In Cluster T1 treten überwiegend Morphotypen auf, die als Stillwasseranzeiger interpretiert werden können.

Aufschluß Schonter Höhe

Die Fauna erfüllt aufgrund des hohen Anteils der Lacunosellen und der morphologischen Charaktere die Kriterien einer mergeldominierten Stillwasser-Fazies mit entsprechend hohen allomikritischen Substrat-Anteilen. Ähnlich der Fauna von Laibarös sind hier - jedoch mit abweichender Verteilung - die beiden Stillwasser-Standardmorphotypen Lacunosella-Typ und Nucleata-Typ mit über 90 % enthalten. Entscheidend für die Einstufung der Lokalität als hydrodynamisch ruhig ist aber nicht der hohe Anteil an Lacunosellen, sondern der Nucleata-Typ, da rhynchonellide Brachiopoden möglicherweise toleranter gegenüber Umwelteinflüssen reagieren als terebratulide Brachiopoden (vergleiche Aufschluß Biburg).

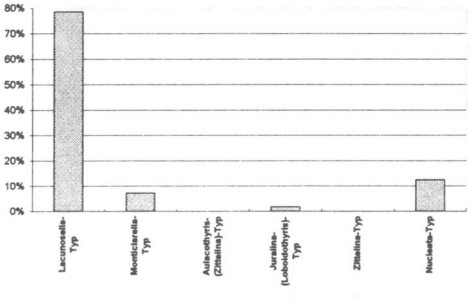


Abbildung 81. Prozentuale Verteilung der Standardmorphotypen (Checkliste) im Aufschluß Schonter Höhe.

Aufschluß Kalkwerk Neupert

Entsprechend der Weichboden-Anzeiger in der Mergelfazies dominieren Lacunosellen. Die Faziesabfolge des Kimmeridgiums in Süddeutschland belegt auf der homoclinal geneigten Karbonatplattform (LEINFELDER 1993) eine Verflachungstendenz, die sich auch in dem Wechsel der dominierenden Kieselschwämme von Hexactinelliden zu lithistiden Demospongiae widerspiegelt. Die generelle Abnahme der Sphärizitätsindizes sowohl der Terebratuliden (0,57) als auch der Rhynchonelliden (0,55) korreliert mit der Verringerung der Wassertiefe. Dies steht im Einklang mit den beiden quantitativ am meisten auftretenden Standardmorphotypen Lacunosella-Typ (als potentieller Weichbodenindikator) und dem Juralina-(Loboidothyris)-Typ als Anzeiger stärkerer Wasserbewegung.

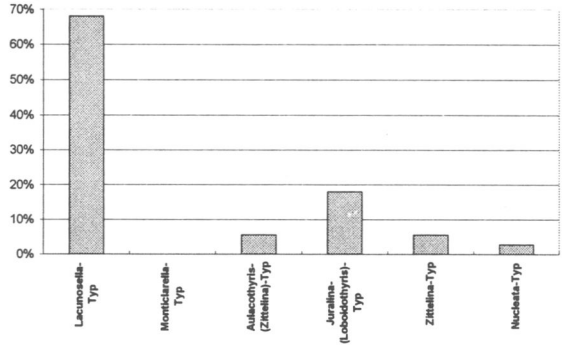


Abbildung 82. Prozentuale Verteilung der Standardmorphotypen (Checkliste) im Aufschluß Kalkwerk Neupert.

62,5 % der terebratuliden Brachiopoden befinden sich in Cluster T1 der Bilddaten. Cluster T1 kann als Anzeiger für typische Stillwasserformen interpretiert werden.

Aufschluß Magental

Die Terebratuliden-Dominanz steht im Einklang mit dem überwiegenden mutmaßlichen Festsubstrat des mikrobialithischen Mounds. Die geringen mittleren Sphärizitätsindizes von Terebratuliden (0,51) und Rhynchonelliden (0,52) können möglicherweise als Hinweis auf ein mäßig bewegtes, flacheres Milieu gegenüber den Verhältnissen im Oxfordium und Unter-Kimmeridgium gewertet werden. Der typische Weichbodenanzeiger Lacunosella-Typ ist im Aufschluß nur rudimentär vertreten. Gemäß der Interpretation der Lokalität als Intramoundfazies stand der Brachiopodenfauna überwiegend Hartsubstrat (? frühlithifizierte Bakterienkrusten) als Besiedlungsgrundlage zur Verfügung. Die Standardmorphotypen Juralina-(Loboidothyris)-Typ und Zittelina-Typ geben Indizien auf eine erhöhte Partikelbewegung im Moundbereich.

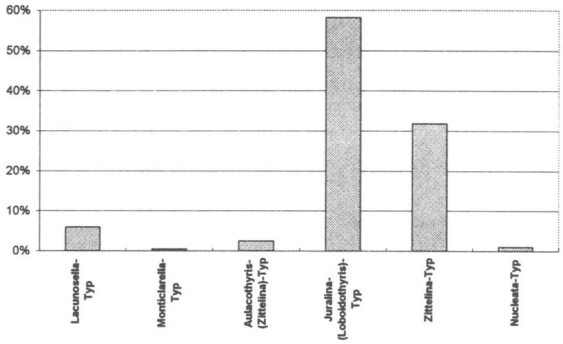


Abbildung 83. Prozentuale Verteilung der Standardmorphotypen (Checkliste) im Aufschluß Magental.

Aufgrund des verwitterungsbedingt schlechten Zustandes der Brachiopoden aus dem Aufschluß Magental wurden keine Individuen in die Bildanalyse aufgenommen.

Aufschluß Engelhardtsberg

Die Sphärizitätsindizes weisen in Übereinstimmung mit einer schuttreichen Kalkfazies auf zumindest zeitweise auftretende mäßige hydrodynamische Ereignisse hin. Die Dominanz gefalteter Schalen bei den Terebratuliden mit entsprechend gewellten Stirnkommissuren können als Reusensystem im Zusammenhang mit dem Partikeltransport gesehen werden (RUDWICK 1974). Das weitgehende Fehlen von Schalenverletzungen, insbesondere bei den dünnschaligeren Terebratuliden (*Terebratulina, Loboidothyris / Zeilleria*) macht aber wahrscheinlich, daß nicht mit größeren Turbulenzen gerechnet werden kann. Möglicherweise erlaubt auch das häufige Vorkommen von *Terebratulina substriata*, dessen feine Längsberippung auf einen Setae-besetzten Stirnrand hinweist, auf episodische Sedimentbelastung zu schließen. FABER et al. (1977) kommen in einer ökomorphologischen Untersuchung feinberippter, mitteldevonischer Brachiopoden aus der Eifelregion und Südmarokkos zu der Erkenntnis, daß die feine Berippung auf ein setaebesetztes Frühwarnsystem zurückzuführen ist, das bei erhöhter Schwebstoffbelastung des Wassers den Schnappreflex der Klappen auslöst. Das deutliche Zurücktreten der Rhynchonelliden wird mit dem fehlenden Mergelanteil korreliert. Große, mesothyridide Foramina der meisten Brachiopoden-Taxa sprechen für ein dominierendes Festsubstrat. Der dominierende Standardmorphotyp ist der Nucleata-Typ, der in dem vorliegenden Environment ein Stillwasser-Milieu andeutet. Bedingt durch die Tatsache, daß dieser Morphotyp vornehmlich bikonvexe Formen mit extrem geschwungenen Frontalkommissuren - *Nucleata* aber auch *Megerlia* - beinhaltet, erscheint zunächst eine Interpretation als Stillwassermilieu angebracht. Wird jedoch der zweite Standardmorphotyp (Zittelina-Typ mit *Terebratulina substriata*) mit hinzugezogen, entsteht ein Verhältnis, das eine Deutung des Environments als temporär hydrodynamisch aktiv rechtfertigt.

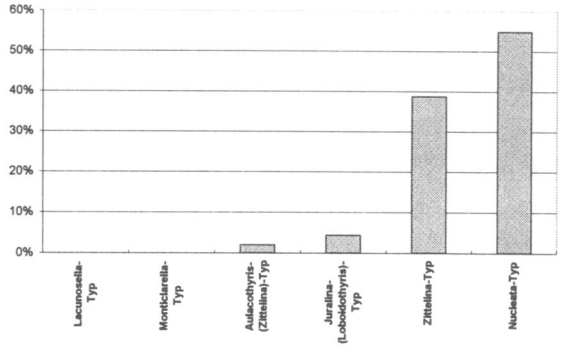


Abbildung 84. Prozentuale Verteilung der Standardmorphotypen (Checkliste) im Aufschluß Engelhardtsberg.

Aus der Analyse der Bilddaten geht hervor, daß sich der Hauptteil der terebratuliden Brachiopoden (46,2 %) in Cluster T3 befindet. Die meisten Formen aus den Literaturdaten sind rezente, dünnschalige Exemplare mit subzirkularem Umriß und sulcaten oder stärker geschwungenen Frontalkommissuren. Der größte Teil dieser Brachiopoden stammt aus großen Tiefen mit sehr geringer Wasserbewegung. Der sedimentäre Befund (Kalkschuttfazies) in Verbindung mit den bevorzugten Externmorphologien (Terebratuliden mit gewellten oder mäßig geschwungenen Frontalkommissuren) lassen eher eine Interpretation mit gemäßigten Tiefen und temporär erhöhter Hydrodynamik zu. Die Gegenüberstellung der Fossildaten mit den Rezentdaten zeigt auf, daß hier ein Vergleich der Lebensräume - wenn überhaupt - nur bedingt möglich ist. Rezente Brachiopodenpopulationen besiedeln tiefere und stillere Lebensräume als dies in der Vergangenheit der Fall war. Eine ähnliche Situation erfuhren z.B. die hexactinelliden Spongien. Formen, die im Oberjura in relativ war-

men, flachen und teilweise bewegten Gewässern lebten, besiedeln heute ruhige, tiefe Meeresbereiche (TABACHNIK 1994).

Aufschluß Saal

Die Bewegtwasser-Situation wird durch die morphologischen Charaktere Dominanz flacher Gehäuse mit einem mittleren Sphärizitätsindex von 0,47 (Terebratulida) und überwiegend rectimarginater bis flachsulcater Stirnkommissur sowie einer extrem hohen Rate von Verletzungen des Stirnrandes angezeigt. Ebenso ist der hohe Anteil fragmentierter Gehäuse auf Wasserturbulenzen zurückführbar. Gerade die Juralinen fallen durch ihre häufigen, nicht genetisch verankerten Asymmetrien des Gehäuses auf, die wohl auf eine gegenseitige Wachstums-Behinderung bei besonders dichter Besiedlung zurückzuführen ist. Verschiedene Arten von *Juralina* werden von BOULLIER (1993) der „Domaine périrécifal" zugeordnet, also als typische Bewohner von Riffstrukturen erachtet. Innerhalb des riffbeeinflußten Faziesbereichs treten immer wieder rhynchonellide Brachiopoden mit asymmetrischen Frontalkommissuren auf („*Rhynchonella*" *inconstans*). Weshalb die frontale Kommissurlinie teils rechts- und teils linksasymmetrisch verläuft, ist schwierig zu begründen. Eine mögliche Erklärung wäre, daß die besonderen Verhältnisse des Moundbiotops ein Inhalationssystem haben verkümmern lassen. AGER (1965) sieht eine Parallele zur Lebensweise der Riesenmuschel *Tridacna* in modernen Riffen, bei der die vorderen Klappenränder extrem verkürzt sind und sich der Weichkörper um 180° gedreht hat.

Die Brachiopoden-Vergesellschaftung unterscheidet sich dadurch deutlich von allen Assoziationen der Spongiolith-Fazies, in der rundlichere Gehäuse mit deutlicher Trennung von Ein- und Ausströmrichtung dominieren, die nur äußerst selten mechanische Beschädigungen erkennen lassen. Die geringe Anzahl rhynchonellider Individuen und die auffallend großen Foramina in mesothyridider Stellung sind typisch für Besiedler fester Substrate. Als ein Indiz für turbulente Lebensräume sehen FÜRSICH & HURST (1974) das Vorhandensein von großen Foramina in Verbindung mit dickschaligen Gehäusen an. Die Brachiopoden des Aufschlusses Saal zeichnen sich im Vergleich mit den restlichen Lokalitäten durch ihre Größe aus. Dies ist ein Anzeichen für optimale Lebensbedingungen im Aufschluß Saal, die auch die Besiedlung mit anderen Filterorganismen (hauptsächlich Korallen) begünstigt. Neben den Brachiopoden treten häufig hermatypische Korallen auf, die grundsätzlich klares (nicht Schwebstoff belastetes), warmes und sauerstoffreiches Meerwasser für eine optimale Entwicklung benötigen. Viele Brachiopoden besitzen massive „Schnäbel" mit einem großen Foramen für einen guten Halt im bewegten Wasser. Der beherrschende Standardmorphotyp aufgrund des subzirkularelongaten Umrisses und der geraden bis einfach gefalteten Frontalkommissur ist der Zittelina-Typ. Diese Typenklasse belegen die meisten Exemplare von *Juralina insignis*, hier jedoch mit atypisch verlaufender gerader bis leicht sulcater Frontalkommissur. Offenbar liegt in diesem Fall eine ökophänotypische Variation der Externmorphologie vor.

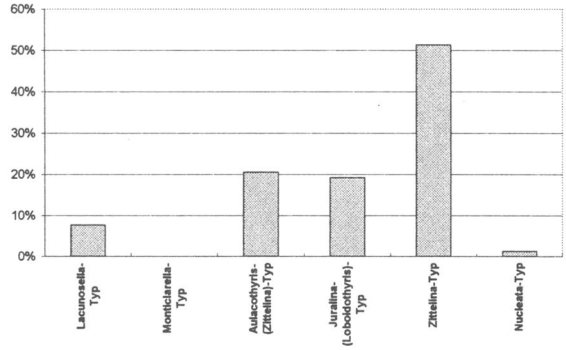


Abbildung 85. Prozentuale Verteilung der Standardmorphotypen (Checkliste) im Aufschluß Saal.

Zu einer ähnlichen Schlußfolgerung gelangen SCHÜLKE et al. (1993) bei paläökologischen Studien an dem *Juralina insignis* externmorphologisch sehr ähnlichen Brachiopoden *Epithyris subsella* aus dem nordwestdeutschen Mittelkimmeridgium. Sie vermuten allerdings, entgegen der in dieser Arbeit vertretenen morphotypisch bedingten Standortdifferenzierung, daß insbesondere flache Formen mit gerader oder leicht gewellter Frontalkommissur in geschützten, der Strömung abgewandten Bereichen siedeln, hingegen die bikonvexen, länglichen Exemplare mit gut ausgeprägten

sulciplicaten Frontalkommissuren aufgrund ihrer strömungsgünstigeren Formen in (episodisch) hydrodynamisch aktiveren Bereichen lebten.
Vergleichbar mit der Fauna aus dem Aufschluß Engelhardtsberg belegt der größte Teil der digitalisierten terebratuliden Brachiopoden (55,6 %) das Cluster T3. Aufgrund ihrer externmorphologischen Ähnlichkeit treten besonders juvenile Terebratuliden sowie die großwüchsige, dickschalige *Juralina insignis* auf.

Aufschluß Bolheim

Die geringe Individuenzahl und der mäßige Erhaltungszustand der Fauna lassen keine differenzierte Interpretation zu. An verschiedenen fragmentiert vorliegenden terebratuliden Individuen wurden die äußeren Abmessungen extrapoliert und ein durchschnittlicher Sphärizitätsindex von 0,57 ermittelt. An den rhynchonelliden Individuen konnte wegen der starken Deformationen und des fragmentierten Zustandes der Klappen keine Extrapolation der externen Werte erfolgen. Der hohe Anteil an Rhynchonelliden, die subzirkular-elongat entwickelten Umrisse der bikonvexen terebratuliden Brachiopoden, die stark gefalteten Stirnkommissuren und der vergleichbar hohe mittlere Sphärizitätsindex lassen auf Stillwasserverhältnisse im Moundbereich schließen. Demgemäß sind die am meisten auftretenden Standardmorphotypen der Lacunosella-Typ und der Juralina-(Loboidothyris)-Typ.

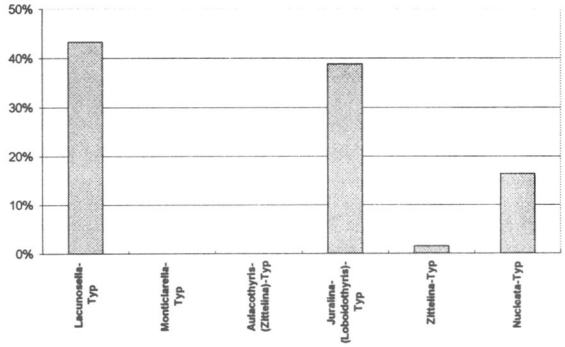


Abbildung 86. Prozentuale Verteilung der Standardmorphotypen (Checkliste) im Aufschluß Bolheim.

Aufschluß Dadestal (Marokko)

Die mitteljurassische Brachiopodenfauna aus dem Dadestal nimmt bezüglich der mittleren Sphärizitätsindizes (0,54 für terebratulide Brachiopoden und 0,6 für rhynchonellide Exemplare) vergleichbar niedrigere Rundungswerte an wie aus dem hochenergetischen Milieu des Aufschlusses Saal. Die oolithischen Sedimente weisen jedoch auf höhere Wasserenergien hin (MILHI 1992). An den Brachiopoden sind jedoch keine regenerierten Schalenverletzungen zu erkennen, die auf hohe Partikelbewegung zurückzuführen wären. Asymmetrien im dorsalen Umriß oder an den Frontalkommissuren treten nicht auf. Es wäre denkbar, daß die Individuendichte niedriger war als im Aufschluß Saal, so daß eine Behinderung des Wuchses nicht stattfand. Arten von *Burmirhynchia* werden von LAURIN (1984) und BOULLIER (1993) internen (küstennahen) Karbonatplattformen zugeordnet. Bedingt durch die höheren Rundungswerte besitzen die Brachiopoden einen kugeligen Habitus, der trotz vermuteter mäßiger Wasserbewegung ein verletzungsfreies Abrollen toter Individuen erlaubt. In Bezug auf die Wasserenergie nimmt der Aufschluß Dadestal eine intermediäre Stellung zwischen den ruhigen Environments der Lokalitäten Laibarös und Schönberg und dem hochenergetischen Milieu des Aufschlusses Saal ein. Der am meisten vorkommende Morphotyp ist der Lacunosella-Typ, der auch in diesem Fall als Weichbodenanzeiger (oolithische Matrix) interpretiert werden kann. Der Zittelina-Typ kann hier als Anzeiger gemäßigter Wasserenergien gedeutet werden.

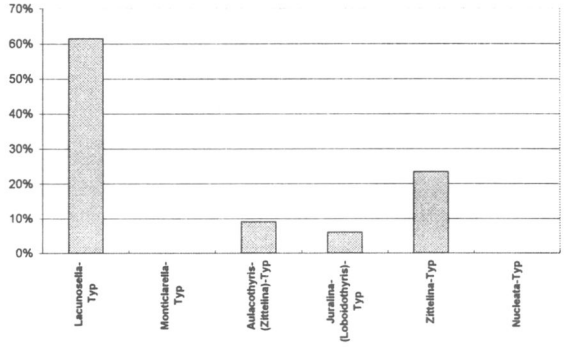


Abbildung 87. Prozentuale Verteilung der Standardmorphotypen (Checkliste) im Aufschluß Dadestal (Marokko).

92,3 % der digitalisierten terebratuliden Brachiopoden aus dem Aufschluß Dadestal sind in Cluster T1 zusammengefaßt. Die Interpretation des Clusters als „Stillwasserfauna" trifft in diesem Fall nicht zu.

14 Zusammenfassung der Analysen

Die mit Hilfe der Checkliste ermittelten Daten sowie die digitalisierten Umrisse und Frontalkommissuren von diversen fossilen und rezenten Brachiopoden bildeten die Basis der Fourier-, Cluster- und Diskriminanzanalysen. Die Verfahren der Cluster- und der Diskriminanzanalyse wurden verwendet, um die für die ökologische Interpretation relevanten Variablen von den irrelevanten zu unterscheiden und auszuschließen.

Beide Analysen resultieren in einer überschaubaren Anzahl von Morphotypen, die mit wechselnder Häufigkeit in den Lokalitäten vertreten sind und eine Interpretation des Environments zulassen. Die Auswertung der Checklistendaten ergaben für die rhynchonelliden Brachiopoden zwei grundlegende Morphotypen (Lacunosella-Typ, Monticlarella-Typ) und für die terebratuliden Formen vier Morphotypen [Aulacothyris-(Zittelina)-Typ, Juralina-(Loboidothyris)-Typ, Zittelina-Typ, Nucleata-Typ]. Es sei an dieser Stelle nochmals ausdrücklich darauf hingewiesen, daß es sich bei diesen Morphotypen um Standardmorphotypen basierend auf externmorphologischen Kriterien handelt und nicht um eine taxonomische Klassifikation. Innerhalb des Lacunosella-Morphotyps stellt *Lacunosella* sp. zwar den größten Teil der Taxa, daneben tritt aber z.B. auch *Burmirhynchia* sp., auf. Innerhalb der terebratuliden Standardmorphotypen ist die taxonomische Vielfalt naturgemäß noch höher. Der Juralina-(Loboidothyris)-Typ umfaßt z.B. neben *Loboidothyris* cf. *bisuffarcinata* und *Juralina insignis* auch *Argovithyris birmensdorffensis* und *Wattonithyris* sp. (vergleiche Tabelle 31, Seite 59). In die Bildanalyse sind aufgrund der unterschiedlichen Erhaltungszustände nicht alle Brachiopoden eingegangen. Aus den Lokalitäten Magental und Bolheim wurden keine Umrisse und Frontalkommissuren aufgenommen.

Mit Hilfe einer weiteren Kombination aus Cluster- und Diskriminanzanalyse wurden die in jedem der sechs Standardmorphotypen der Checkliste am meisten auftretenden Merkmale aus jedem Aufschluß ermittelt und und in Verbindung mit dem Terebratulida / Rhynchonellida-Verhältnis graphisch dargestellt. In der Darstellung (Abbildung 88) ist besonders die exponierte Stellung der drei von der Moundfazies abweichenden Lokalitäten Saal (Korallenfazies), Marokko (Mergelkalke und ollithische Kalke des flachen Subtidal) und Schönberg (schwach verschwammte Kalk/Mergel-Schichtfazies) zu erkennen. Eine deutliche Trennung zwischen den Faziesbereichen Intermound, Intramound und Moundflanke ist nicht möglich.

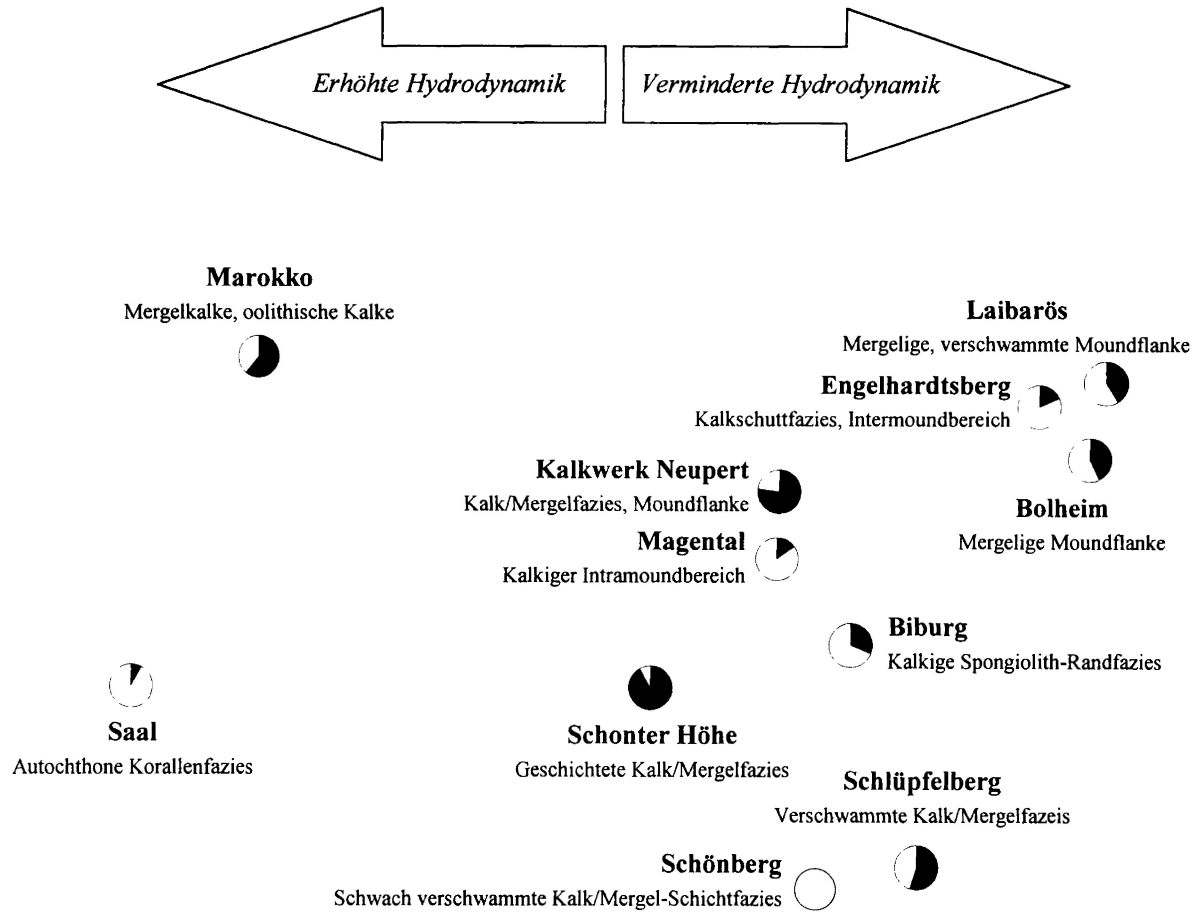


Abbildung 88. Die Darstellung zeigt ein Abbild des Diskriminanzraumes, so daß zugunsten der Lesbarkeit auf die exakte Achsenbeschriftung verzichtet wurde. Die Distanz (Nähe respektive Entfernung) spiegelt die Ähnlichkeit bzw. Unähnlichkeit der in den jeweiligen Aufschlüssen dominierenden Morphotypen wider und ergibt sich aus den Werten der beiden Diskriminanzfunktionen. Deutlich heben sich die beiden nicht spongiolithischen Lokalitäten (Saal und Dadestal) von den übrigen Fundpunkten ab. Innerhalb derer die schwach verschwammte Lokalität Schönberg eine periphäre Stellung einnimmt. Für jede Lokalität ist zusätzlich das Terebratulida / Rhynchonellida-Verhältnis dargestellt. Terebratulida = weiß, Rhynchonellida = dunkel.

Werden die elf Lokalitäten nach dem absteigenden durchschnittlichen Sphärizitätsindex der terebratuliden Gehäuse sortiert, ist es möglich die Verteilung der in jedem Aufschluß generell vorherrschenden Morphotypen graphisch darzustellen. In Abbildung 89 sind ergänzend zum absteigenden mittleren Sphärizitätsindex (S) das Verhältnis von rhynchonelliden zu terebratuliden Brachiopoden, der Umriß und der Verlauf der frontalen Kommissurlinie des dominierenden Standardmorphotyps, die Hydrodynamik, der bestimmende Substrattyp, die Bathymetrie und die mittlere terebratulide Gehäuselänge in Bezug zur Lokalität abgetragen. In der mergelführenden Spongiolithfazies (Schlüpfelberg, Schonter Höhe, Laibarös und Kalkwerk Neupert) ist der Anteil an rhynchonelliden Brachiopoden hoch, die Wasserenergie niedrig, das Substrat überwiegend weich und die paläobathymetrischen Indikatoren deuten auf tiefere Verhältnisse hin. Analog zu diesen Beobachtungen zeigen die Frontalkommissuren der Terebratulida und Rhynchonellida hohe Amplituden. Innerhalb der kalkdominierten Lokalitäten (Biburg, Magental, Engelhardtsberg) verändert sich das Terebratulida / Rhynchonellida - Verhältnis zu Gunsten der terebratuliden Formen. Die Fauna aus Biburg ist durch typische Stillwasserformen gekennzeichnet (bikonvexe terebratulide Gehäuse mit stark geschwungenen Frontalkommissuren und grob berippten symmetrischen Rhynchonelliden). Im Aufschluß Engelhardtsberg wird eine episodisch höhere Hydrodynamik in geringeren Wassertiefen und hartem Substrat postuliert, was sich durch allgemein flachere laterale Gehäusekonturen und zunehmend abgerundete

dorsale Umrißlinien mit mäßig gefalteten bis gerade verlaufenden Frontalkommissuren ausdrückt. Der Intramoundbereich des Aufschlusses Magental ist durch Morphotypen gekennzeichnet, die eine intermediäre Position zwischen Still- und Bewegtwassermilieu einnehmen. Hier herrschen pentagonale bikonvexe Terebratulida mit stark geschwungenen Frontalkommissuren neben flachen gut gerundeten Individuen mit geraden Kommissurlinien vor. Sehr deutlich hebt sich die Flachwasserfauna aus Saal von den restlichen Brachiopodenassoziationen durch asymmetrische dorsale Umrisse, sehr flache laterale Silhouetten und gerade verlaufende oder asymmetrische Frontalkommissuren ab. Die Brachiopoden siedelten auf hartem Substrat in einem Milieu mit hoher Wasserbewegung. Gemäßigte bis hohe hydrodynamische Energiewerte werden auch für das nicht verschwammte Environment in der Lokalität Dadestal (Marokko) angenommen. Innerhalb der Terebratulida sind die Amplituden der Frontalkommissuren ähnlich gering entwickelt wie bei den Brachiopoden aus Engelhardtsberg. Die monospezifische Fauna des schwach verschwammten Milieus von Schönberg kann aufgrund des hohen mittleren Sphärizitätsindex, der bikonvexen Gehäuse und der extrem ausgelenkten Frontalkommissuren exemplarisch als Weichboden-Tiefwasserfauna mit sehr geringen Wasserbewegungen interpretiert werden. In Abbildung 89 sind ausschließlich adulte Brachiopoden berücksichtigt.

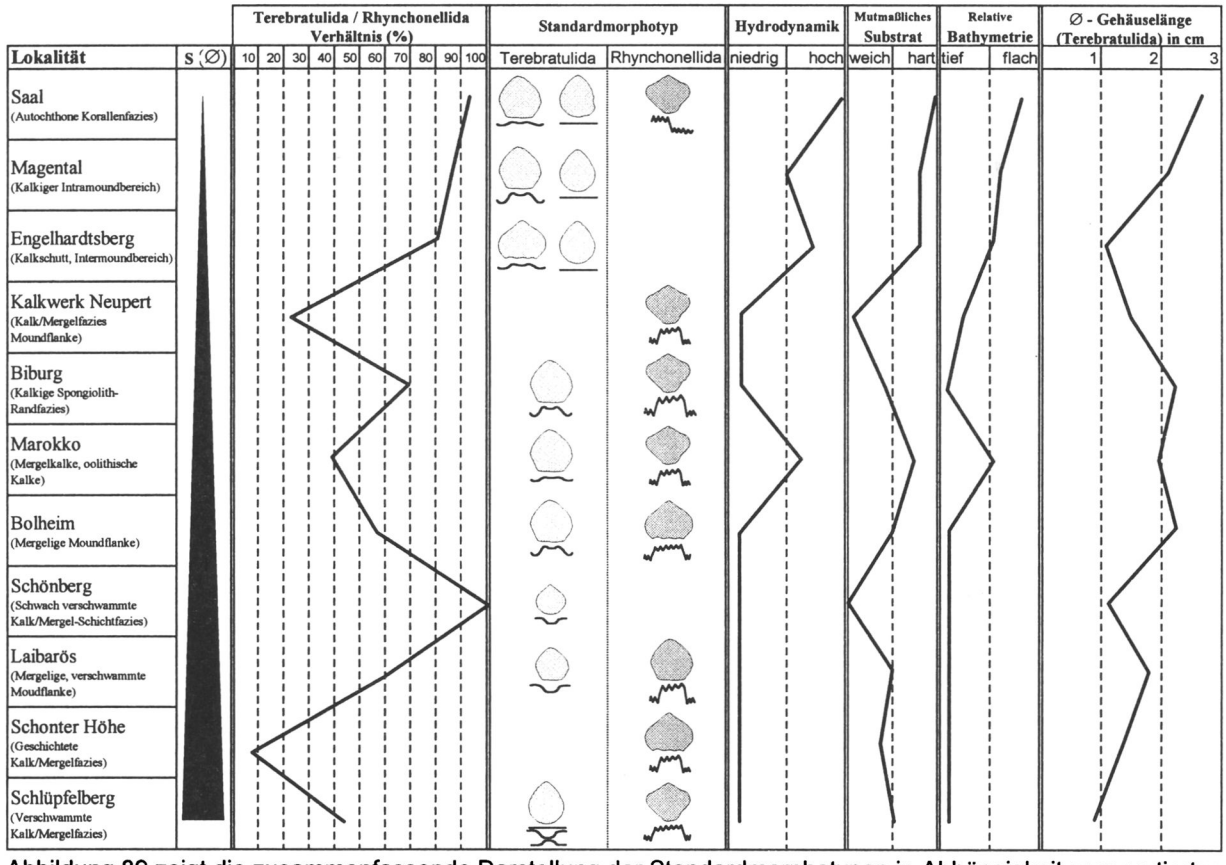


Abbildung 89 zeigt die zusammenfassende Darstellung der Standardmorphotypen in Abhängigkeit vom sortierten durchschnittlichen Sphärizitätsindex (S). Zusätzlich ist das Terebratulida / Rhynchonellida-Verhältnis, die hydrodynamische Intensität, die vermutete Substratbeschaffenheit, die relative Bathymetrie und die mittleren Gehäuselängen (Terebratulida) aus den elf Lokalitäten in die Grafik eingetragen.

15 Anmerkungen zur Paläopathologie

An verschiedenen Individuen lassen sich Deformationen der Klappen beobachten. Diese Deformationen sind nicht in jedem Fall auf Wachstumsanomalien zurückzuführen. Viele Exemplare aus dem Aufschluß Schönberg weisen eindeutig postmortale Deformationen auf. Die Verformungen sind meist Vertiefungen in den Wölbungsmaxima der Klappen begleitet

von Bruchstrukturen oder es fand eine Verschiebung der Dorsal- gegen die Ventralklappe entlang der Kommissurebene statt. Derartige Verformungen sind postmortal durch Setzungen im Sediment entstanden. Davon ausgehend, daß die Masse der Brachiopoden des süddeutschen Oberjura einen grundsätzlich bilateral-symmetrischen Gehäuseaufbau aufweist, können die ermittelten Wachstumsanomalien in drei Gruppen unterschieden werden:

1. Generelle intraspezifische Wachstumsasymmetrien. Dies bezieht sich im besonderen auf die asymmetrisch verlaufenden Frontalkommissuren rhynchonellider Brachiopoden. In keiner der Lokalitäten ist jedoch eine Präferenz zu eindeutiger Links- oder Rechtsasymmetrie der rhynchonelliden Frontalkommissuren zu erkennen, was auf eine stetige und gerichtete Strömung schließen ließe (vergleiche SCHUMANN 1991).
2. Mechanisch bedingte Gehäuseasymmetrien (syn vivo), die auf Wachstumsbehinderungen durch eine hohe Individuendichte zurückzuführen sind.
3. Schalenverletzungen, hervorgerufen durch Wasserturbulenzen oder Prädatoren (syn vivo).
   * Aus dem Aufschluß Schlüpfelberg wurde je eine repräsentative Menge von großwüchsigen, gut erhaltenen Terebratuliden (*Argovithyris birmensdorfensis* und *Loboidothyris* sp.) und von Rhynchonelliden (*Lacunosella* sp.) unter Berücksichtigung unterschiedlicher ontogenetischer Stadien auf regenerierte Schalenverletzungen untersucht. Dabei ergab sich: An 150 Terebratuliden konnte 1 Exemplar (0,6 %) mit Schalenverletzung beobachtet werden. Von 90 rhynchonelliden Brachiopoden zeigten 2 Exemplare (2,2 %) Schalenverletzungen.
   * Die Brachiopoden des Aufschlusses Biburg lassen keine Schalenverletzungen erkennen. Dies liegt vor allem daran, daß der größte Teil der Assoziation in Steinkernerhaltung vorliegt und daher nur extrem tiefgreifende Verletzungen dokumentiert werden könnten. An 70 gut erhaltenen Terebratuliden (davon 38 *Nucleata nucleata*) konnten keine Verletzungen der Klappen beobachtet werden. Von 40 rhynchonelliden Exemplaren (*Lacunosella* sp.) trat ein Fall von *syn vivo*-Schalenverletzungen auf.
   * An 60 gut erhaltenen Brachiopoden aus der Lokalität Schonter Höhe konnten keine Schalenverletzungen festgestellt werden. 52 gut erhaltene Schalenexemplare von *Lacunosella* ließen keine regenerierten Schalenverletzungen erkennen. Die häufig auftretenden Verquetschungen der Klappen sind postmortaler Natur und auf den Kompaktionsdruck der Ablagerungen zurückzuführen.
   * Der durchweg schlechte Erhaltungszustand der Brachiopodenfauna aus dem Aufschluß Magental ließ keine detaillierten Beobachtungen an den Klappen zu.
   * Von 154 Terebratuliden aus dem Aufschluß Engelhardtsberg (68 *Terebratulina substriata*, 34 *Zeilleria* und *Loboidothyris*, 27 *Megerlia guembeli* und 25 *Ismenia pectunculoides*) konnte nur 1 Exemplar mit Schalenverletzungen erkannt werden.
   * An 214 hervorragend erhaltenen Individuen unterschiedlicher ontogenetischer Stadien des terebratuliden *Juralina insignis* aus dem Aufschluß Saal konnten 102 (47,6 %), von 76 *Torquirhynchia speciosa* 29 (38,1 %) mit Schalenverletzungen registriert werden. Die Brachiopoden weisen dabei oftmals mehrfach regenerierte Schalenverletzungen auf. Der überwiegende Teil der beobachteten Schalendeformationen dürfte jedoch durch Wachstumsbehinderungen - bedingt durch eine hohe Individuendichte - entstanden sein. Nach HENGSBACH (1991) besteht zudem die Möglichkeit eines genetisch bedingten asymmetrischen Klappenwuchses sowie eine durch Bakterien oder Viren hervorgerufene Wachstumsanomalie. FÜRSICH & PALMER (1984) erscheint es fragwürdig, daß Asymmetrien der Frontalkommissur durch bestimmte Faktoren des Environments ausgelöst werden, da in

den selben Vergesellschaftungen auch symmetrische Formen neben asymmetrischen auftreten. Sie vermuten eher einen genetisch bedingten asymmetrischen Wuchs der Gehäuse und schließen die Möglichkeit des Sexualdimorphismus nicht aus.

* Die Brachiopoden von Bolheim weisen keine Verletzungen an den Klappen auf. Hervorgerufen durch Setzungen des Sediments sind die Gehäuse der Brachiopoden zum Teil stark deformiert.
* Regenerierte Schalenverletzungen treten an den Brachiopoden des Aufschlusses Dadestal (Marokko) - trotz relativ hoher Hydrodynamik - nicht auf. Verschiedene Brachiopoden weisen rundliche Vertiefungen der Klappen auf, die eine ähnliche Form wie die Deformationen an den Klappen der Schönberg-Fauna zeigen und nach der Einbettung entstanden sind.

16 Paläobiologische Diskussion

Anhand der errechneten Mittelwerte für die Längen der Ventralklappen kann eine Größenzunahme der Brachiopodengehäuse im Verlauf des Oberjura dargestellt werden wie sie bereits WAGENPLAST (1972) postuliert hatte. Abbildung 90 und Abbildung 91 verdeutlichen diesen allgemeinen Trend. In einigen Lokalitäten weichen die Mittelwerte der Klappenlängen jedoch stark von der Trendlinie ab. Die Aufschlüsse Biburg und Saal sind durch sehr große Individuen gekennzeichnet. Dies gibt allgemein einen Hinweis auf optimale Lebensbedingungen. Die Fauna von Schlüpfelberg zeichnet sich jedoch durch kleinwüchsige Brachiopoden mit geringen Werten der mittleren Spannweiten der Klappenlängen, -breiten, -dicken und des mittleren Sphärizitätsindex aus (vergleiche Abbildung 11 und Abbildung 19). Folgende paläobiologisch relevante Fragen ergeben sich:

Handelt es sich bei der Fauna aus Schlüpfelberg um überwiegend juvenile Exemplare oder sind es kleinwüchsige adulte Individuen?

Das genaue Alter eines Brachiopoden ist in der Regel schwierig zu bestimmen. Für gewöhnlich wird das biologische Alter in linearem Zusammenhang mit der Größe gesetzt (DOMMERGUES et al. 1986, MCNAMARA 1986). Präzisere Ergebnisse können erzielt werden, indem man die Anwachsstreifen auf den Klappenoberflächen vergleicht (CURRY 1984 a&b) und mit der Klappenlänge in Verbindung setzt. Diese Beobachtungen können indes nicht immer an allen Brachiopoden durchgeführt werden, da die Anwachslinien oftmals nicht mehr zu erkennen sind (z.B. bei Steinkernerhaltung). Für gewöhnlich wird die Größe einer Klappe durch ihre längste Ausdehnung beschrieben (LAURIN & GARCIA-JORAL 1990). Es liegt daher nahe, die Länge der Klappen anhand der für die Digitalisierung erstellten Fotovorlagen zu ermitteln. Demgegenüber steht jedoch die Tatsache, daß besonders rhynchonellide Klappen an ihren vorderen Enden mehr oder weniger gebogen sind, so daß die längste Ausdehnung nicht der wirklichen Individuenlänge entspricht. Neben der Problematik der Bestimmung der exakten Länge des Gehäuses steht die Beobachtung von RUGGIERO (1996), der lebende Brachiopoden in einer untermeerischen Höhle einer Insel vor der italienischen Stadt Sorrent über mehrere Jahre hinweg beobachten konnte. Außer an verschiedenen artikulaten Arten wurde die Entwicklung der inartikulaten Art *Neocrania anomala* mittels fotographischer Überwachung dokumentiert. In der geschützten Umgebung der Höhle blieben die *Neocrania anomala*-Populationen über einen Zeitraum von fünf Jahren unverändert. Ihr Wachstum stagnierte oder ging nur sehr langsam voran. Untersuchungen zeigten, daß diese Brachiopoden bis zu 40 Jahre benötigten, um ihre maximal beobachteten Dimensionen zu erreichen. Im Aufschluß Schlüpfelberg weisen *Zittelina gutta* und *Zittelina orbis* im Vergleich zur Gehäuselänge nur eine geringe Anzahl von Anwachslinien auf (*Zittelina gutta*: 1,7 Linien pro Millimeter, *Zittelina orbis*: 1,6 Linien pro Millimeter). Außerdem beginnen die ersten sichtbaren Linien erst nach unge-

fähr der Hälfte der realen Gehäuselänge. Die mittlere Anzahl der Anwachslinien beträgt bei *Juralina insignis* (Aufschluß Saal) 1,3 Linien pro Millimeter. Die ersten sichtbaren Linien bei *Juralina insignis* beginnen bereits nach 22 - 30 % der realen Klappenlänge (entlang der Medianebene gemessen). Es kann daher für das Environment der Lokalität Schlüpfelberg im Vergleich mit dem Milieu von Saal die Möglichkeit von generell schlechteren Umweltbedingungen - wie z.B. mangelnde Nährstoffversorgung oder höhere Schwebstoffbelastung des Wassers - angenommen werden, die eine hohe Sterberate sowie eine gehemmte Individualentwicklung der Brachiopoden zur Folge hatten. Im Fall einer kryptischen Lebensweise der beiden *Zittelina*-Arten (z.B. zwischen mazarierten Spongien) könnten sie dennoch ein hohes Lebensalter erreicht haben. Dies wiederum spricht für langanhaltende Stillwasserbedingungen innerhalb der Mikrohabitate. Das gehäufte Auftreten kleinwüchsiger „quasiadulter" Brachiopoden könnte aber auch in Zusammenhang mit einer durch Nahrungskonkurrenz bedingt hohen Sterberate stehen (SURLYK 1974). Für das Auftreten von rezenten, kleinwüchsigen und adulten Brachiopoden in Riffen vor der Küste von Barbados machen ASGAARD & STENTOFT (1984) in erster Linie die kryptische Lebensweise der verschiedenen Gattungen verantwortlich.

Aus der Faunenanalyse ergibt sich eine Korrelation, die mit der Formulierung: „Hoher Mergelanteil (Weichsubstrat) = Rhynchonellidendominanz" umschrieben werden kann. Die daraus resultierende Fragestellung lautet:

Bedeutet ein häufiges Auftreten rhynchonellider Brachiopoden in der Regel das primäre Vorhandensein von Weichsubstrat?

BARNES & PECK (1996) konnten das primäre Anhaftungssubstrat der meisten neuseeländischen Brachiopoden nicht eindeutig bestimmen. Sie vermuten, daß die in diesen Gewässern häufig auftretende Art *Neothyris lenticularis* ihren Stiel im Verlauf der Ontogenese degeneriert und im Adultstadium frei auf dem Sediment liegend lebt. Studien an neuseeländischen Brachiopodenpopulationen zeigten, daß die Larven der meisten Arten ein Hartsubstrat zur Festsetzung benötigten, jedoch im Verlauf ihrer Entwicklung eine dem Substrat angepasste Lebensweise vollziehen. Dies hat zur Folge, daß Exemplare der selben Art z.T. auf Weichsubstrat mit reduziertem Stiel leben, während andere sich mit einem festen Stiel an harte Grundlagen verankert haben (RICHARDSON 1981 a&c). Auch CURRY (1981) hat bei vielen Exemplaren des rezenten artikulaten Brachiopoden *Terebratulina septentrionalis* eine hohe morphologische Variabilität des Stiels beobachtet. In Ermangelung eines geeigneten Hartsubstrates bildeten einige Individuen wurzelförmige Stiele aus, um sich z.B. an abgestorbenen Scaphopoden-Gehäusen festzuhaften. Andere Exemplare entwikkelten einen „bürstenartigen" Stiel, der ihnen eine frei auf dem Sediment liegende Lebensweise erlaubte. Es ist denkbar, daß die häufig anzutreffenden Lacunosellen aus den Aufschlüssen Schlüpfelberg und Laibarös - wenn sie nicht in Hartsubstrat bietenden „Nestern" auftraten - einen derartigen Wandel in der Lebensweise vollzogen haben. Die environmentbedingte Aussagekraft der rhynchonelliden Formen würde dadurch erheblich gemindert werden. Zumal PROSOROVSKAYA (1996) in einer Untersuchung brachiopodenführender jurassischer Sedimente von Zentralasien feststellt, daß eine deutliche Beschränkung der Brachiopoden auf einen bestimmten Faziestyp nicht in jedem Fall beobachtet werden kann. Sie beobachtete jedoch eine hohe Affinität „geflügelter" Brachiopoden zu Riffarealen. Diese Beobachtung deckt sich wiederum mit den Externmorphologien der rhynchonelliden Brachiopoden aus den spongiolithischen Moundbereichen von Laibarös und Biburg.

Ein Großteil der heute lebenden Brachiopoden besiedeln die kalten, tiefen und ruhigen Gewässer nahe der Polarregionen (FOSTER 1974). Die meisten der mesozoischen Brachiopoden lebten in flachen, teilweise hochenergetischen und warmen Meeresregionen. Dies erschwert einen aktualistischen Vergleich der Lebensräume.

Welche Gründe gibt es für die Verlagerung rezenter Brachiopodenpopulationen in tiefere und kältere Regionen seit dem Mesozoikum?

Eine mögliche Erklärung wäre die Verdrängung der Populationen durch die Konkurenz mit anderen Filterorganismen. In direkter Nahrungskonkurrenz zu Brachiopoden stehen Lamellibranchiaten (STEELE-PETROVIC 1979). Der Verdrängungsvorgang wurde durch das Aussterbeereignis an der Perm / Trias-Grenze, an der die Brachiopoden wesentlich größere Verluste erlitten als die Muscheln initiiert (GOULD & CALLOWAY 1980) und konnte sich nun relativ ungehindert bis in die heutige Zeit fortsetzen, obwohl einige Brachiopodenspezies besondere Strategien des Nahrungserwerbs durch Ausfahren des Lophophors über die Klappenränder hinaus (ATKINS 1959, RUDWICK 1961) entwickelten. HOVERD 1985 (in AGER 1987) beobachtete an dem rezenten rhynchonelliden Brachiopoden *Notosaria nigricans* die Fähigkeit seinen Lophophor über das Vierfache der Klappenlänge aus dem Gehäuse zu strecken und damit eine breite Fangfläche für Nahrungspartikel zu bilden. Eine derartige Befähigung ist in stillen und tiefen Gewässern mit einem begrenzten Nahrungsangebot von Vorteil und könnte auch im Bereich des süddeutschen Oberjura den rhynchonelliden Brachiopoden die Eroberung unterschiedlicher Stillwasserhabitate ermöglicht haben. THAYER (1986a) konnte den Nachweis erbringen, daß Brachiopoden in Extremsituationen unerwünschte Partikel mit dem Cilienschlag des Lophophors - nicht nur durch die Ausström- sondern auch durch die Einströmöffnung (!) - ausstoßen und damit eine weitere Fähigkeit besaßen, sedimentbelastete Areale zu besiedeln. Der inarticulate Brachiopode *Glottidia pyramidata* verfügt sogar über ein dem Mantelhöhlenbereich[2] vorgelagertes Tentakelsystem, daß das Eindringen von Fremdpartikeln im Vorfeld abwehrt und damit die eigentliche Aufgabe des Lophophors - die Nahrungsversorgung - entlastet (GILMOUR 1981). Die Lebensweise vieler Brachiopoden ist somit nicht mit einem „starren" Raster von Definitionen zu beschreiben, vielmehr resultieren die unterschiedlichen Lebensweisen und Strategien des Nahrungserwerbs aus den speziellen environmentbedingten Einflüssen. Diese These unterstützt COWEN (1971) mit der Beobachtung, daß Brachiopoden variabel auf das Nahrungsangebot reagieren. Die Mageninhalte von rezenten Individuen aus höheren Breiten wiesen im Sommer und Winter einen hohen Anteil an Phytoplankton auf. In den restlichen Jahreszeiten, in denen nur wenig Phytoplankton zur Verfügung stand, ernährten sich die Brachiopoden von im Meerwasser gelösten Nährstoffen. Vor der schottischen Küste konnte CURRY (1982) eine große Anzahl des dort in einer Tiefe von ca. 200 m häufig autretenden artikulaten Brachiopoden *Terebratulina retusa* unter ökologischen Gesichtspunkten untersuchen. Die Bearbeitung macht deutlich, daß besonders das Fehlen von Prädatoren und Nahrungskonkurrenten, die hohe Reproduktionsrate und das bemerkenswerte Adaptationspotential des Stiels an unterschiedliche Substrate den Erfolg dieser Population ausmachen. Dennoch besitzen nach STEELE-PETROVIC (1979) Lamellibranchiaten eine größere Anpassungsfähigkeit an verschiedene Umweltbedingungen als Brachiopoden und konnten sich u.a. durch ihr besser entwickeltes Filtersystem und der länger währenden planktonischen Larvenphase schneller und effektiver verbreiten als die Brachiopoden. TUNNICLIFFE & WILSON (1988) gelang in Fjorden von Britsh Colombia die Untersuchung rezenter, in Tiefen bis zu 700 m lebender - vermutlich hoch spezialisierter - Brachiopodengemeinschaften der Nachweis, daß in diesen Gebieten mit einer hohen Sedimentationsrate und niedrigem Sauerstoffgehalt die Brachiopoden gegenüber den Lamellibranchiaten deutlich überlegen sind. Alle bisher aufgeführten Argumente spiegeln den allgemeinen Trend der Verdrängung der Brachiopoden aus ihren angestammten Habitaten und den Zwang der Besetzung zunehmend extremer ökologischer Nischen wieder. Ein Umstand, der den Vergleich der Environments rezenter Populationen mit denen des Mesozoikum erschwert oder gänzlich unmöglich macht.

[2] Der Mantel der Brachiopoden ist nicht homolog dem Molluskenmantel, wird aber aufgrund seiner Ähnlichkeit mit diesem so bezeichnet.

Teile der Brachiopodenassoziationen aus den Lokalitäten Schonter Höhe, Kalkwerk Neupert und Dadestal (Marokko) sind vermutlich aus unterschiedlichen Gründen verdriftet worden. Dies begründet sich vor allem durch den auf eine Partikelbewegung hinweisenden sedimentologischen Befund (Massflows in den Aufschlüssen Schonter Höhe und Kalkwerk Neupert, oolithische Mergelkalke in der Lokalität Dadestal) und die enge Spannweite der mittleren externen Größenparameter (Länge, Dicke, Breite), die eine Sortierung der Klappen anzeigt.

Wie weit können abgestorbene Brachiopodengehäuse (oder einzelne Klappen) transportiert werden? Geben allochtone Brachiopoden-Thanatocoenosen Indizien auf die Strömungsgeschwindigkeit?
Zunächst lässt der unfragmentierte Zustand der Gehäuse vermuten, daß das Transportereignis zum einen nur über eine kurze Distanz mit hoher Energie in einer dichten, schützenden Kalkschlamm-Matrix erfolgte. Dies trifft sicherlich auf die Lokalitäten Schonter Höhe (distale Moundflanke!) und Kalkwerk Neupert zu und läßt den Rückschluß auf ein temporär begrenztes Ereignis zu. Zum anderen besteht die Möglichkeit des Transportes über eine größere Distanz (Dadestal). MENARD & BOUCOT (1951) ermittelten in Laborexperimenten, daß bereits ein Zehntel der Strömungsgeschwindigkeit, die benötigt wird um Kiesel am Meeresboden zu bewegen, für den Transport von terebratuliden Gehäusen ausreicht. Allerdings hängt dieser Wert extrem von der Form der Gehäuse ab. Bikonvexe und skulpturlose Klappen werden erheblich leichter bewegt als flache und strukturierte. ELLIOTT (1956) bemerkt in diesem Zusammenhang, daß Wasserströmungen von 11,7 bis 15,1 m/sec genügen, um Individuen des rezenten Brachiopoden *Terebratulina septentrionalis* auf sandigen Sedimenten (Korngröße 0,36 mm) zu bewegen. Häufig zeigen dabei die bewegten Klappen nicht die typischen Anzeichen eines Transports (feine Bruchstrukturen, Größensortierung, Ausrichtung nach der Strömung). Daher ist in vielen Lokalitäten mit gut erhaltenem Material eine Anhäufung der Klappen durch die Strömung verantwortlich. Dies gilt nach ELLIOTT (1956) im wesentlichen für die mesozoischen und tertiären Formen.
Die vorliegende Analyse unterstreicht die auffällige Korrelation zwischen dem Auftreten von Spongien und Brachiopoden. In Lokalitäten mit spongiolithischen Sedimenten treten fast immer auch viele Brachiopoden auf (z.B. Laibarös). Daraus ergibt sich folgende Frage:

Bieten lebende, mazerierte oder frühdiagenetisch lithifizierte Spongien ein geeignetes Substrat für die Ansiedlung von Brachiopoden?
Es wäre denkbar, daß die Initialbesiedlung sandiger Meeresböden durch Schwämme ein ideales Umfeld für die Ansiedlung von Brachiopoden geboten hat. Nach KRAUTTER (1997) siedeln die meisten rezenten Demospongiae auf sandigem Untergrund, indem sie sich mit wurzelartigen Nadelbüschen rhizophyt im Sediment verankern und es damit festigen. Die Larven der meisten Brachiopoden benötigen für die Ansiedlung generell hartes Substrat (JAMES et al. 1992). WITMAN & COOPER (1983) vermuten überdies, daß die Larven der meisten Brachiopoden negativ phototaktisch reagieren und sich daher bevorzugt in kryptischen Hartsubstratarealen - wie sie durch die Schwämme zur Verfügung gestellt werden - anhaften. Schon AGER (1967) beobachtete an Lacunosellen aus dem südfranzösischen Jura, daß sie sehr häufig in der Gemeinschaft mit Schwämmen auftreten. IJIMA (1901) beschrieb einen lebenden hexactinelliden Schwamm vor der japanischen Küste, an dem wenigstens 79 lebende Brachiopoden festgehaftet waren. Es erscheint in diesem Fall denkbar, daß die Brachiopoden eine kommensalistische Lebensweise bestritten haben. Der Schwamm fungiert dabei als Träger- oder Wirtsorganismus und die angehefteten Brachiopoden profitieren von dem Nährstoffgehalt des Inhalationsstromes des Schwammes, ohne ihn dabei zu schädigen. MIDDLEMISS (1962) und REID (persönliche Mitteilung in AGER 1967) korrelieren das gehäufte Auftreten articulater Brachiopoden in der Kreide ebenfalls mit dem lokalen Vorkommen von Schwämmen. Die Dominanz von Brachiopoden in oberjurassischen Spongiolithen könnte also mit dem evolutiven Erfolg moundbildender Schwämme verknüpft gewesen

sein. Die Mineralogie des Substrates war wahrscheinlich für das Anheften der Brachiopoden-Larve nicht von Bedeutung, da die Larven über keine Substratdetektoren verfügen, zumal der Meeresboden meist von gelöstem organischen Material oder einem Biofilm bedeckt wird, was ein Detektieren des Untergrundes unmöglich macht (JAMES et al. 1992).

Gestattet das Vermessen externmorphologischer Parameter von Brachiopodengehäusen, ohne die Berücksichtigung ontogenetischer Stadien, Aussagen über das Environment zu treffen?

Die vorliegende Studie zeigt, daß adulte Individuen der selben Art in anderen Morphotypen wie ihre juvenilen Vertreter vorkommen. Es treten z.B. juvenile Exemplare von *Juralina insignis* (Aufschluß Saal) vornehmlich im Aulacothyris-(Zittelina)-Morphotyp auf, da sie aufgrund ihrer äußeren Gestalt (subzirkularer Umriß in Dorsalansicht mit rectimarginater Frontalkommissur) in diese Gruppe eingegliedert wurden. Die adulten Formen von *Juralina insignis* sind jedoch auf den Juralina-(Loboidothyris)-Morphotyp beschränkt, dessen Vertreter einen pentagonalen dorsalen Umriß in Verbindung mit einer stark verfalteten Frontalkommissur besitzen (vergleiche Tabelle 31). Juvenile Exemplare von *Nucleata nucleata* sind aufgrund der erst im Adultstadium gut ausgeprägten extremen Amplituden der Frontalkommissur in Verbindung mit dem charakteristisch verlaufenden dorsalen Umriß mit frontaler Vertiefung nur sehr unsicher einzuordnen.

Dem in dieser Untersuchung verwendeten Verfahren sind daher natürliche Grenzen gesetzt. Daß es dennoch zur Anwendung kam, liegt an dem geringen Prozentsatz juveniler Taxa an der Gesamtfauna. Dies ergab eine der Untersuchung vorangegangene Sichtung des Materials, obwohl es nicht immer möglich ist, juvenile Taxa eindeutig zu identifizieren. VOGEL (1959) verwendet in erster Linie als Indiz für das Adultstadium eines Brachiopoden die Drängung der Anwachslinien an den Klappenrändern. Die Brachiopoden der vorliegenden Arbeit wurden nach dieser Methode untersucht. Dabei ergab sich, daß die Populationen der meisten Lokalitäten nur sehr wenige juvenile Exemplare enthielten. Die monospezifische Brachiopodenfauna aus dem Aufschluß Schönberg zeigt, obwohl nur 28 vollständige Exemplare zur Vermessung vorlagen, typische Verteilungskurven mit positiver Skewness. Dies bedeutet, daß in dieser Population nur wenige juvenile (< 10 %), aber viele adulte Brachiopoden vorhanden sind.

Das standortentscheidende externmorphologische Merkmal des Brachiopodengehäuses liegt vermutlich nicht in der Entwicklung des dorsalen Umrisses, sondern in der Ausbildung der frontalen Kommissurlinie. Der juvenile artikulate Brachiopode besitzt im allgemeinen ein flaches, subzirkulares Gehäuse mit einer rectimarginaten Frontalkommissur. Dies ergaben die Beobachtungen an den Proteguli bzw. dem Verlauf der ersten sichtbaren Anwachslinie der Dorsal- oder Ventralklappen. Im Verlauf der Ontogenie erfährt die Linienführung der Frontalkommissur die größten Veränderungen, während der dorsale Umriß nur einem geringen Wandel unterliegen kann. KLIEBER (1986) konnte bei dem Versuch einer ontogenetischen Untersuchung an Gehäusen von *Monticlarella striocincta* aus den Schwamm-Mergeln des Dillbergs / Opf. (Malm α) keine Aussagen zum Problem der Trennung von Juvenil- und Adultstadien treffen und kam zu dem Schluß, daß es in diesem Fall gerechtfertigt wäre, alle Exemplare unabhängig von der Ontogenie statistisch zu erfassen und auszuwerten.

17 Ergebnisse

Die Lebensgemeinschaften articulater Brachiopoden von acht spongiolithischen Ober-Jura-Vorkommen Süddeutschlands (Schlüpfelberg, Biburg, Laibarös, Schonter Höhe, Kalkwerk Neupert, Magental, Engelhardtsberg, Bolheim) werden quantitativ erfaßt und ihre externen morphometrischen Charakteristika statistisch ausgewertet. Im Vergleich mit je einer Fauna aus der schwach verschwammten mergeligen Schichtfazies (Schönberg), der autochthonen Korallenriff-Entwicklung (Saal) und einem unverschwammten oolithischen Flachwasserenvironment (Dadestal - Marokko) werden die Unterschiede in den Brachiopodenassoziationen in Bezug auf Hydrodynamik, Substratbeschaffenheit und Bathymetrie erarbeitet. Zusätzlich

findet ein Vergleich der mesozoischen Assoziationen mit Morphotypen rezenter Populationen unterschiedlicher Habitate und Bathymetrien statt. Die funktionale Interpretation der morphologischen Attribute gestattet es, environmentspezifische Aussagen zu formulieren, die insbesondere klärende Beiträge zu den Steuerungsfaktoren der Spongiolithbildung, Hydrodynamik, Bathymetrie, Sedimentationsrate und Substratbeschaffenheit liefern. Im einzelnen können folgende Ergebnisse der Untersuchung abstrahiert werden:

1. Die externe Morphologie artikulater Brachiopoden zeigt trotz wechselnder spezifischer Zusammensetzung in der Spongiolithfazies des süddeutschen Oberjura charakteristische Unterschiede im Vergleich mit einer Fauna aus der schwach verschwammten Schichtfazies (Schönberg), der Korallenfazies (Saal) und der oolithischen Flachwasserfazies (Dadestal - Marokko).
2. Die Sphärizitätsindizes der Gehäuse liegen in den mergeldominierten Lokalitäten der Spongiolithfazies deutlich über 0,5 während die Sphärizitätsindizes in der Korallenfazies Werte um 0,45 aufweisen. Grundsätzlich läßt sich aus dieser Differenz ein Trend von gut gerundeten bikonvexen Gehäusen in der Moundfazies zu flacheren externen Gehäuse-Morphologien in der Korallenfazies ablesen.
3. In Anlehnung an den Sphärizitätsindex verändert sich das Breiten / Dicken - Verhältnis und der Verlauf der Frontalkommissur der terebratuliden Gehäuse mit der Substratbeschaffenheit. Reduzierte Verhältniswerte können einen Hinweis auf Weichsubstrat geben (Schönberg = 0,6; hohe Amplitude der Frontalkommissur), während hohe Werte ein Indiz für Hartsubstrat sind (z.B. Engelhardtsberg = 0,67; geringe Auslenkungen des vorderen Kommissurverlaufs).
4. Im Verlauf der stratigraphischen Abfolge nehmen die Sphärizitätsindizes innerhalb der Spongiolithfazies (vergleiche Abbildung 90 und Abbildung 91) kontinuierlich ab.
5. Der Verlauf der frontalen Kommissurlinie adulter terebratulider Brachiopoden zeigt in der Moundfazies generell stärkere Amplituden als in der Korallen- und der oolithischen Flachwasserfazies. Gut ausgeprägte Frontalkommissuren mit großen Amplituden können somit als Stillwasserindex verwendet werden. Die gut entwikkelten und stark gefalteten Frontalkommissuren der rhynchonelliden Brachiopoden hatten die Aufgabe, größere Partikel nach dem Reusenprinzip aus dem Inhalationsstrom auszufiltern.
6. Innerhalb der Spongiolith-Fazies werden allomikritische (Schlamm-) Areale bevorzugt von Lacunosellen besiedelt, automikritische Hartsubstrate meist durch terebratulide Brachiopoden. Das Mengenverhältnis von Rhynchonelliden zu Terebratuliden spiegelt deshalb sowohl den stratigraphisch bedingten Wechsel von einer mergeldominierten Tieferwasserfazies im Oxfordium zu einer kalkdominierten Flacherwasserfazies im Kimmeridgium wider, als auch den synchronen lateralen Wechsel vom spongiolithischen Mound, der durch die Dominanz von Automikriten charakterisiert ist, zu den Verzahnungsbereichen (Flanken) der Mounds mit der Schichtfazies.
7. Das wechselnde Substrat wird untergeordnet auch durch Größe und Position der Foramina angezeigt. So dominieren auf Festsubstrat (i.w. Automikrite) Taxa mit großen mesothyrididen Stiellöchern, während die Gehäuse der Allomikrit-Areale durch eher kleinere teilweise hypothyridide Foramina gekennzeichnet sind.
8. In Bereichen mit episodisch auftretender Sedimentbelastung reagieren terebratulide Brachiopoden durch verstärkte Skulpturierung der Schalen (*Megerlia guembeli*, *Megerlia pectunculus*, *Ismenia pectuncoloides* in der Lokalität Engelhardtsberg).
9. Die koralligene Vergleichsfauna (Aufschluß Saal) unterscheidet sich grundsätzlich durch asymmetrische Gehäuse mit einem hohen Potential

an Schalenverletzungen und geringen Amplituden der terebratuliden Frontalkommissuren von den individuumspezifischen Morphologien der anderen Brachiopodenassoziationen.

10. Ein ökomorphologischer Vergleich moderner Brachiopoden-Vergesellschaftungen mit jurassischen Populationen aus verschwammten und nicht verschwammten Faziesbereichen ist nur bedingt möglich. Im Verlauf der Erdgeschichte haben sich die meisten Brachiopoden-Assoziationen von flachen und teilweise hydrodynamisch aktiven Environments in zumeist kalte und tiefe Stillwasserregionen der Meere zurückgezogen. Die Gesetzmäßigkeiten des Aktualismus sind in diesem Fall nur sehr vorsichtig anwendbar.

11. Die deutliche Reaktion der Gehäusemorphologie auf die pro- bzw. regradierende Spongiolith-Entwicklung (Aufschluß Biburg) zeigt, daß die Morphologie der auftretenden Brachiopoden auch als sensibler Environment-Index brauchbar ist.

12. Die Mittelwerte der Gehäuse-Längen, -Breiten und -Dicken sind mit der stratigraphischen Succession (vergleiche WAGENPLAST 1972) korreliert (Abbildung 90 und Abbildung 91). Obwohl die Größenmittelwerte der beiden in den Aufschlüssen überwiegend vertretenen Ordnungen Terebratulida und Rhynchonellida einen faziesbedingten Wechsel im Kurvenverlauf für den Zeitraum (Mittleres Bajocium) Oxfordium bis Unter-Tithonium darstellen, zeigt sich bei beiden Ordnungen ein allgemeiner Trend der Größenzunahme der Gehäuse in der zeitlichen Abfolge, der mit der zunehmenden Verflachung des Jurameeres korreliert.

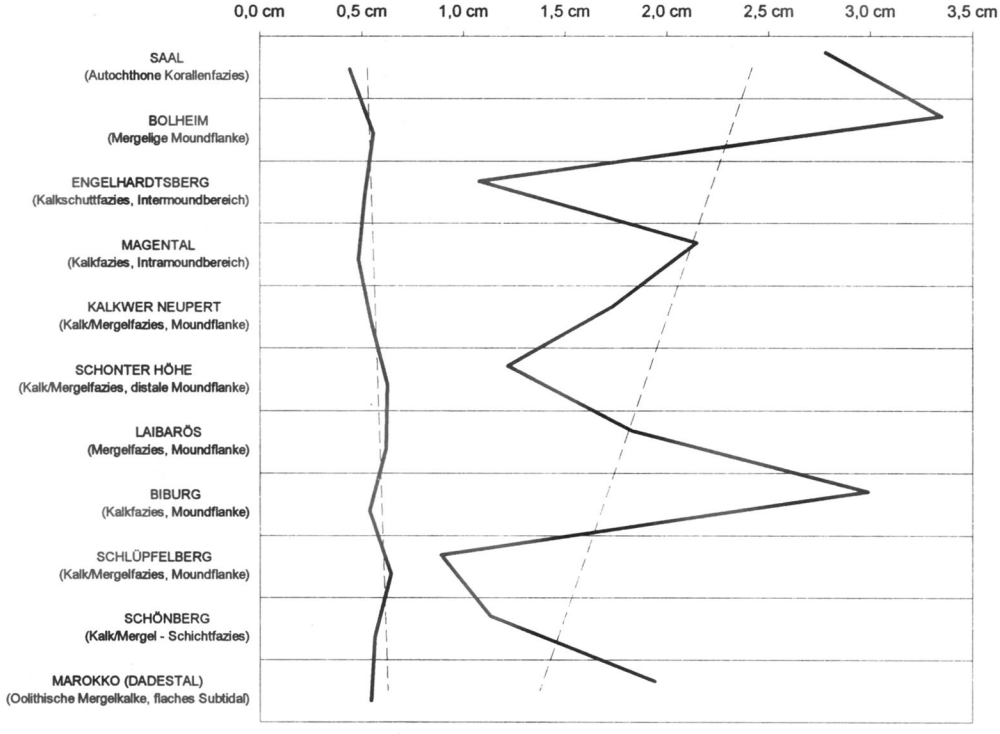


Abbildung 90. Graphische Darstellung der Mittelwerte der Variablen „Länge der Ventralklappe" (rechts) und „Sphärizitätsindex" (links) für die Gruppe der Terebratulida. Bei beiden Kurven ist zusätzlich der lineare Trend abgebildet. Die Skalierung der Abzisse erfolgt für die rechte Kurve in Zentimeter und ist für die linke Grafik dimensionslos. Die Mittelwerte für die Gehäusebreite und -dicke verhalten sich analog der Längenwerte sind jedoch zugunsten der Lesbarkeit im Diagramm nicht abgetragen.

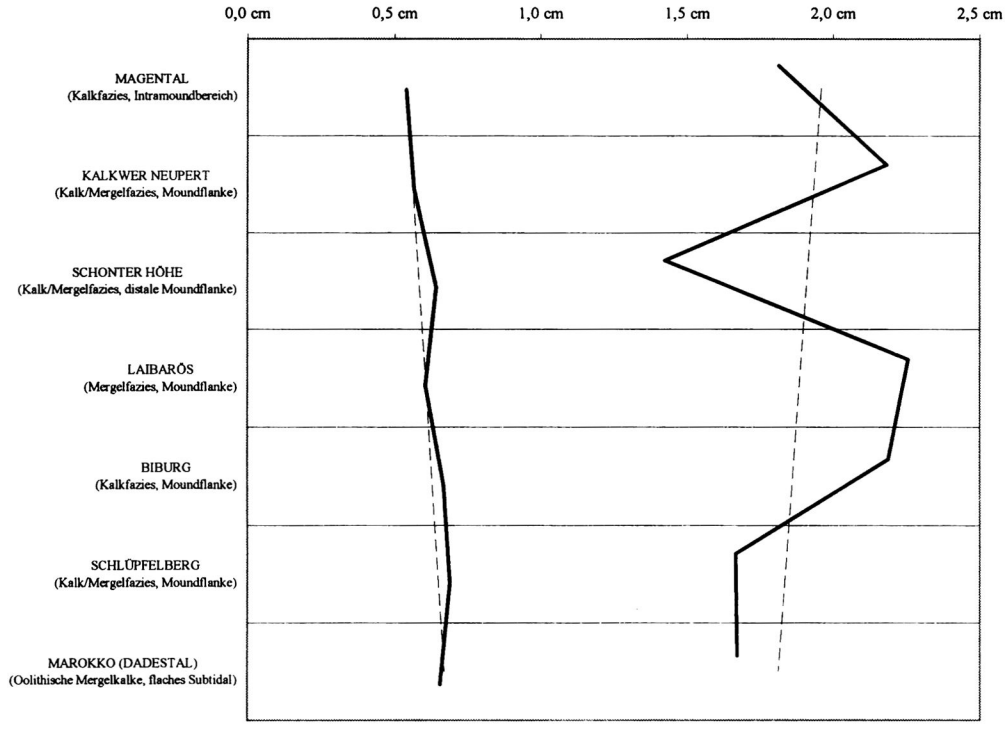


Abbildung 91. Graphische Darstellung der Mittelwerte der Variablen „Länge der Ventralklappe" (rechts) und „Sphärizitätsindex" (links) für die Gruppe der Rhynchonellida. Bei beiden Kurven ist zusätzlich der lineare Trend abgebildet. Die Skalierung der Abzisse erfolgt für die rechte Kurve in Zentimeter und ist für die linke Grafik dimensionslos. Die Mittelwerte für die Gehäusebreite und -dicke verhalten sich analog der Längenwerte sind jedoch zugunsten der Lesbarkeit im Diagramm nicht abgetragen.

13. Die Erfassung der externmorphologischen Parameter unter Zuhilfenahme einer Checkliste hat sich als vorteilhaft erwiesen und es erscheint sinnvoll, aus einer erweiterten Aufstellung einen ökomorphologischen Schlüssel zu definieren, der wiederum im Gelände zum Einsatz kommen könnte. Es muß jedoch bedacht werden, daß bei der Verwendung einer Checkliste:
    a) Die Anzahl der Listen-Variablen immer zwingend vorgegeben ist und bei nachträglichen Änderungen die komplette Datenerfassung eventuell wiederholt werden muß.
    b) Klappenfragmente nicht immer eindeutig zugeordnet werden können.

18 Steuerungsfaktoren oberjurassischer spongiolithischer Ablagerungen: Brachiopoden als Spiegel der Bildungsbedingungen

Die grundlegenden kontrollierenden Faktoren für die Riffentwicklung im Oberjura (sowohl Schwamm- als auch Korallen-Assoziationen) werden u.a. von LEINFELDER (1993) und LEINFELDER et al. (1994) diskutiert. Als wesentliche steuernde Faktoren, die z.T. miteinander korreliert sind, werden Salinität, Sedimentationsraten, Substratbeschaffenheit, Karbonatproduktion, Wasserenergie, Bathymetrie, Durchlichtung des Meerwassers, Schwankungen des Nährstoff- und Sauerstoffgehaltes aufgezählt. Nach diesen Untersuchungen lassen sich die oberjurassischen „Riffe" hinsichtlich ihrer Zusammensetzung in drei Basistypen unterscheiden:

- Korallenriffe (wie z.B. im Aufschluß Saal) mit mergeligen und kalkigen Korallenwiesen und Korallen-Mikrobenriffen,
- Kieselschwammriffe (alle weiteren Aufschlüsse außer Dadestal / Marokko und Schönberg) mit Kieselschwammrasen, Kieselschwamm-Mikroben-Mounds und Kieselschwämme beherbergenden

Thrombolithen.
- Reine Thrombolithe, die sich durch den Mangel an Makrofaunenelementen auszeichnen und meist ausschließlich aus Mikrobenkrusten bestehen.

Die beschriebenen Riffeinheiten bilden jedoch keine eigenständigen Komplexe, vielmehr gibt es zwischen diesen Typen fließende Übergänge.

- Korallenrasen entwickelten sich bevorzugt in niedrigenergetischen Gewässern oder in sehr flachen und geschützten (nur selten in mehr tiefer gelegenen) Environments. Für gewöhnlich wuchsen sie in einem feinsiliziklastischen Regime. Schuttreiche Korallenriffe sind dagegen auf hochenergetische Flachwasserbereiche, auf Rampen und Schelfrandareale begrenzt. Für den Aufschluß Saal (Gebankter Riffschuttkalk (MEYER 1978) mit dem dominierenden Zittelina-Morphotyp) wird eine geringe Wassertiefe mit vermutlich episodisch erhöhter Hydrodynamik und erhöhter Sedimentationsrate angenommen. Der Zittelina-Morphotyp tritt u.a. ebenfalls im Aufschluß Engelhardtsberg auf. Auch in dieser Lokalität wird ein Environment mit episodisch erhöhter Hydrodynamik postuliert.
- Die süddeutschen Kieselschwammriffe wuchsen auf der schwach geneigten Schelframpe unter normalsalinen Bedingungen. Die meisten Schwämme bevorzugten härtere Substrate, Weichböden wurden gemieden (KRAUTTER 1997). Das Wachstum von Mikrobenkrusten war gering. Dies korreliert mit den niedrigenergetischen Environments größerer Tiefen der Lokalitäten Laibarös (Nucleata-Typ) und Kalkwerk Neupert (Lacunosella-Typ), in denen eine intensive Krustenbildung zu beobachten ist. In den flachmarinen Aufschlüssen Saal und Dadestal tritt hingegen keine Krustenbildung auf.

Spongiolithische Riffe entwickelten sich jeweils nur dann, wenn die Sedimentationsraten sehr gering waren. Die stark gefalteten Stirnkommissuren („Reusenprinzip" sensu RUDWICK 1961, 1974) vieler rhynchonellider Brachiopoden aus den Aufschlüssen Schlüpfelberg und Kalkwerk Neupert (beide Lacunosella-Typ) könnten einen Hinweis auf lokal begrenzte Abweichungen der Sedimentationsintensität geben.

Kieselschwammrasen waren nach LEINFELDER (1993) vermutlich tolerant gegenüber einer leicht erhöhten Hintergrundsedimentation, während die Riffe mit vielen mikrobiellen Krusten keine erhöhte Sedimentation tolerierten (KEUPP et al. 1993). Im niedrigenergetischen Milieu von Laibarös (Nucleata-Typ) kommen viele Krusten vor. Die dominierende Brachiopodenart *Nucleata nucleata* ist durch extreme Amplituden der Frontalkommissur gekennzeichnet, die den niedrigenergetischen Charakter der Lokalität untermauern.

Die übergeordneten Kontrollfaktoren für die Etablierung von Spongienmounds sind nach LEINFELDER (1993) die evolutionäre Stufe der Schwämme, die Beschaffenheit des Schelfareals und das vorherrschende Klima.

In einer Bearbeitung einer oberjurassischen Rampe der Zentralen Dobrogea (E-Rumänien) stellt HERRMANN (1996) ideale Lebensbedingungen für die Ansiedlung von Kieselschwamm-Mikrobialith-Assoziationen aufgrund der oligotrophen Verhältnisse und des sehr geringen terrigenen Eintrags fest. Die Kontrollfaktoren sind:
- Der Salzgehalt des Meerwassers. Das Wasser war während der Riffentwicklung generell stenohalin.
- Die Sedimentationsrate und die Wasserenergie waren die hauptsächlichen Steuerungsfaktoren für die Verbreitung der benthischen Mikrobenassoziationen. Kieselschwämme benötigen für optimale Lebensbedingungen geringe Sedimentationsraten und mäßige bis

geringe Wasserenergie (KRAUTTER 1997).

- Die Qualität des Meerwassers. Hermatype Korallen benötigen generell klares Meerwasser. Oligotrophe Verhältnisse aufgrund eines erhöhten Nährstoffgehalts können das Wasser trüben und somit die Entwicklung der Korallen behindern. Kieselschwämme scheinen anpassungsfähiger gegen erhöhte Wassertrübe zu sein. Mikroben sind als heterotrophe Organismen lichtunabhängig und daher tolerant gegenüber wechselnden Wassertrübungen und Nährstoffverhältnissen.
- Relative Meeresspiegelschwankungen waren der übergeordnete Kontrollfaktor für die Etablierung von korallendominierten, kieselschwammdominierten oder mikroben-dominierten Faziestypen.
- Durch Verminderung der Wassertransparenz (Planktonblüte, induziert durch erhöhte Nährstoffzufuhr) kann die photische Zone stark eingeschränkt werden. Die Folge ist eine Besiedlungshinderung der Korallenpionier-Assoziationen und durch die ausbleibende „Habitatkonkurrenz" sowie dem erhöhten Nahrungsangebot eine Begünstigung der toleranteren Kieselschwamm-Assoziationen.

Insgesamt scheinen die terebratuliden und rhynchonelliden Brachiopoden in den oberjurassischen „Riff"-Ablagerungen hinsichtlich ihrer Morphologie und Faunenzusammensetzung von den kontrollierenden Bildungsfaktoren der Schwämme oder Korallen, hier vor allem von Sedimentationsraten, Substratbeschaffenheit und Hydrodynamik beeinflusst worden zu sein. Während in den meisten der in der vorliegenden Arbeit bearbeiteten Lokalitäten die Brachiopoden jeweils nur aus einer eng begrenzten vertikalen Abfolge, oft nur einem Horizont angehören, erlaubt die horizontiert entnommene Fauna des Aufschlusses Biburg die Erfassung von morphologischen Trends innerhalb einer Schwammstotzen-Entwicklung. Begünstigt durch den Umstand, daß in diesem Vorkommen zwei Phasen des Moundwachstums mit gegenläufiger Entwicklung beobachtet werden können, läßt sich abstrahierend feststellen, daß die Brachiopodenpopulationen hinsichtlich ihrer Zusammensetzung und der individuellen Externmorphologie auf Geoprozesse reagieren.
Die in den jeweiligen Aufschlüssen dominierenden Morphotypen lassen sich wenigstens statistisch als Spiegel der Bildungsbedingungen nutzen.

19 Schlußbetrachtung

Variationsstatistische Untersuchungen an Brachiopodenpopulationen können unterstützende Beiträge zum Verständnis des Paläoenvironments hinsichtlich der Umweltkontrollfaktoren Bathymetrie, Substrat, Hydrodynamik und Wasserqualität liefern.
Weniger geeignet scheinen multivariate Analyseverfahren zu sein, wenn es darum geht, auf externmorphologisch begrenzte Kriterien Exemplare taxonomisch zu klassifizieren (vergleiche u.a. JONES 1983), da gerade das Variabilitätspotential vieler Gehäuse eine taxonomische Zuordnung nicht erlaubt. Dies wird aber häufig in paläontologischen Untersuchungen durchgeführt, was zwangsläufig in einer unrealistisch hohen Artenfülle resultiert. Viele auf externen und internen Kriterien basierende neu aufgestellte Arten gehören höchstwahrscheinlich der selben Art an (SCHÜLKE et al. 1993).
Die Vergleichbarkeit der Daten mit anderen Arbeiten zum Thema sollte ein zentrales Element in den Untersuchungen sein. KUSSIUS (1995) ermittelt z.B. durch Wiegen das Gewicht einzelner Brachiopodengruppen. Ein derartiges Verfahren schließt jeden Vergleich mit anderen Bearbeitungen aus, da volumenmäßig völlig identische Individuen natürlich erhebliche Gewichtsunterschiede, bedingt durch diagenetische Veränderungen (Engelhardtsberg: Silizifizierung, Saal: Hohlraumbildung, Biburg: Steinkernerhaltung) aufweisen können. Die Vergleichbarkeit von Indizesdarstellungen führt oftmals zur

Fehlinterpretation (ZORN 1972), da nicht immer geklärt werden kann, in welchem Verhältnis die Basisparameter gestellt wurden (Länge / Breite oder Breite / Länge). In Rezentuntersuchungen liegt naturgemäß ein wesentlich höheres Erhaltungspotential des Materials vor. Oftmals können Ultrastrukturen (z.B. Punctaedichte und Schalenaufbau) ermittelt werden, die an fossilen Exemplaren nicht immer zu beobachten sind. An einigen Brachiopoden aus den Aufschlüssen Schönberg und Schlüpfelberg wurden versuchsweise REM-Aufnahmen zur Ermittlung der Punctae-Dichte angefertigt. Aufgrund diagenetischer Umwandlungen konnte jedoch nur bei wenigen Exemplaren die vermutliche Punctaedichte ermittelt werden. Nach FOSTER (1974) besteht die Möglichkeit, daß *Magellania fragilis* (ein rezenter Terebratulide aus dem Ross Meer) mit ihrer geringeren Punctae-Dichte und auch generell kleineren Punctae besser an die Lebensbedingungen der „Tiefsee" angepaßt sein könnte, als die in flacheren Bereichen lebende *M joubini.* Die Meßdaten aus den in dieser Arbeit ermittelten Lokalitäten sind jedoch nicht eindeutig zu interpretieren. Eine Untersuchung dieses ökointerpretatorisch wertvollen Merkmals wird in der Zukunft - nach methodischer Verfeinerung - der Gegenstand weiterführender Analysen sein müssen.

20 Literatur

AGER, D.V. (1959): The classification of the Mesozoic Rhynchonelloidea. - Journal of Paleontology, **33**, 324-332, Lawrence, Kansas.

AGER, D.V. (1965): The adaptation of Mesozoic brachiopods to different environments. - Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology, **1**, 143-172, Amsterdam.

AGER, D.V. (1967): Brachiopod Palaeoecology. - Earth-Science Reviews, **3**, 157-179, Amsterdam.

AGER, D.V. (1986): Evolutionary patterns in the Mesozoic brachiopoda. - in: RACHEBOEF, P.R. & EMIG, C.C. (Eds.): Les Brachiopodes fossiles et actuels. - Biostratigraphie du Paléozoique, **4**, 35-41, Paris.

AGER, D.V. (1987): Why the Rhynchonellid Brachiopods survived and the Spiriferids did not: a Suggestion. - Palaeontology, **30** (4), 853-857, London.

ALEXANDER, R.R. & GIBSON, M.A. (1993): Paleozoic brachiopod autecology based on taphonomy: example from the Devonian Ross Formation of Tennessee. - Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology, **100**, 25-35, Amsterdam.

ALMÉRAS, Y. & ELMI, S. (1985): Le controle des peuplements de brachiopodes: comparison des données du Jurassique et de l'Actuel. - Ann. Soc. Géol. Nord, **104**, 127-140, Villeneuve.

ALMÉRAS, Y. & ELMI, S. (1993): Palaeogeography, physiograpgy, palaeoenvironments and brachiopod communities. Example of the Liassic brachiopods in the Western Tethys. - Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology, **100,** 95-108, Amsterdam.

ALMÉRAS, Y. & MOULAN, G. (1983): Influence des paléoenvironments sur la phylogénie des brachiopodes: Exemple des Térébratulidés du Lias Provencal (France). - Géobios, **16** (2), 243-248, Lyon.

ALMÉRAS, Y. & MOULAN, G. (1985): Un nouveau *Loboidothyris* (Terebratulidae, Brachiopoda) dans l'Aalénien Inférieur de Provence (France). - Géobios, **18** (4), 533-539, Lyon.

ALMÉRAS, Y. (1987): Les brachiopods du Lias - Dogger: Paléontologie et biostratigraphie. - Géobios, Mém. spécial, **9**, 161-219, Lyon.

ALMÉRAS, Y.(1987): Origin and evolution of the Jurassic multicostate Zeilleriid Brachiopods *Eudesia* KING and *Flabellothyris* DESLONGCHAMPS. - Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology, **59**, 261-268, Amsterdam.

ASGAARD, U. & STENTOFT, N. (1984): Recent micromorph brachiopods from Barbados: Palaeoecological and evolutionary implications. - Géobios, Mém. spécial, **8**, 29-33, Lyon.

ATKINS, D. (1959): A new species of *Platidina* (Brachiopoda) from the La Chapelle Bank region. - Journal of the Marine Biological Association U. K., **38** (1), 133-142, Cambridge.

BACKHAUS, K, ERICHSON, B., PLINKE, W. & WEIBER, R. (1994): Multivariate Analysemethoden. - Springer-Verlag, 416 S., Berlin.

BARNES, D.K.A. & PECK, L.S. (1996): Epibiota and attachment substrate of deep-water brachiopods from Antarctica and New Zealand. - Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences, **351** (1340), 677-687, London.

BIERNAT, G. & SZULCZEWSKI, M. (1993): The Famennian brachiopod *Zilimia polonica* (GÜRICH) and its palaeoenvironmental significance. - Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology, **100,** 37-46, Amsterdam.

BOOKSTEIN, F.L. (1991): Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. - Cambridge University Press, 435 S., Cambridge.

BOULLIER, A. (1976): Les Terebratulides de l'Oxfordien du Jura et de la bordure sud du bassin de Paris. - Annales Scientifiques de l'Université de Besançon, Séries 3 (Géologie), **27**, 457 S., Besançon.

BOULLIER, A. (1993): Intérêt des Brachiopodes jurassiques en paléobathymétrie. - Association Geologique Auboise, **15**, 15-24.

BROOKFIELD, M.E. (1973): The life and death of *Torquirhynchia inconstans* (Brachiopoda, Upper Jurassic) in England. - Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology, **13**, 241-259, Amsterdam.

BRUGGER, F.-H. & KEUPP, H. (1994): Environmental factors reflected by morphometry of reef brachiopods. - in: LEINFELDER, R.R., KRAUTTER, M., LATERNSER, R., NOSE, M., SCHMID, D.U., SCHWEIGERT, G., WERNER, W., KEUPP, H., BRUGGER, H., HERRMANN, R., REHFELD-KIEFER, U., SCHROEDER, J.H., REINHOLD, C., KOCH, R., ZEISS, A., SCHWEIZER, V., CHRISTMANN, H., MENGES, C. & LUTTERBACHER, H. (Eds.): The Origin of Jurassic Reefs: Current Research Developments and Results. - Fazies, **31**, 1-56, Erlangen.

BRUGGER, F.-H. (1990): Paläontologisch-biofazielle Analyse eines Spongioliths an der Oxford-Kimmeridge-Grenze bei Laibarös (Nördliche Frankenalb). - Unveröffentlichte Diplomarbeit, 52 S., FU - Berlin.

BRUGGER, F.-H. (1997): Anwendung von Datenbanksoftware in der betrieblichen Praxis: eine Einführung in Microsoft Access Version 2.0. - Schriftenreihe Wissenschafispraxis, Band 2, P-und-H-Verlag, 66 S., Berlin.

CHAPMAN, B.E. & RICHARDSON, J.R. (1981): Recent species of *Neothyris* (Brachiopoda: Terebratellinae). - New Zealand Journal of Zoology, **8**, 157-161, Wellington, New Zealand.

COOPER, A.G. (1972): Homeomorphy in Recent Deep Sea Brachiopods. - Smithsonian Contributions to Paleobiology, **11**, 25 S., Washington.

COOPER, A.G. (1979): Tertiary and Cretaceous Brachiopods from Cuba and the Caribbean. - Smithsonian Contributions to Paleobiology, **37**, 45 S., Washington.

COOPER, A.G. (1981): Brachiopoda from the Gulf of Gascogne, France (Recent). - Smithsonian Contributions to Paleobiology, **44**, 1-34, Washington.

COOPER, A.G. (1981): Brachiopoda from the Southern Indian Ocean (Recent). - Smithsonian Contributions to Paleobiology, **43**, 1-93, Washington.

COOPER, A.G. (1982): New Brachiopods from the Southern Hemisphere and *Cryptopora* from Oregon (Recent). - Smithsonian Contributions to Paleobiology, **41**, 28 S., Washington.

COWEN, R. (1971): The food of articulate brachiopods - a discussion. - Journal of Paleontology, **45** (1), 137-139, Lawrence, Kansas.

CURRY, G.B. (1981): Varible pedicle morphology in a population of the Recent brachiopod *Terebratulina septentrionalis*. - Lethaia, **14**, 9-20, Oslo.

CURRY, G.B. (1982): Ecology and population structure of the Recent brachiopod *Terebratulina* from Scotland. - Palaeontology, **25** (2), 227-246, London.

CURRY, G.B. (1983): Ecology of the Recent deep-water Rhynchonellid brachiopod *Cryptopora* from the Rockall Trough. - Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology, **44**, 93-102, Amsterdam.

CURRY, G.B. (1984a): Brachiopod growth and climate. - in: BRENCHLEY, P.J. (Ed.): Fossils and Climate. - Geological J. spec. Issue, **11**, 75-83.

CURRY, G.B. (1984b): Growth variability in the Tertiary brachiopod from Antarctica; the significance for palaeoenvironmental reconstruction. - Géobios, Mém. spécial, **8**, 47-51, Lyon.

DALEY, G.M. (1993): Passive Deterioration of Shelly Material: A Study ofthe Recent Eastern Pacific Articulate Brachiopod *Terebratalia transversa* SOWERBY. - Palaios, **8**, 226-232, Lawrence, Kansas.

DEICHSEL, G. & TRAMPISCH, H.J. (1985): Clusteranalyse und Diskriminanzanalyse. - Gustav Fischer Verlag, 135 S., Stuttgart.

DELANCE, J.-H. & MENOT, J.-C. (1968): Observatios sur l'écologie des Brachiopods dans le complexe récifal de la vallée de l'Yonne. - Bulletin de la Société géologique de France, **7** (10), 336-340, Paris.

DELANCE, J.H. (1969): Etude de quelques brachiopodes Liasiques du nord-est de l'Espagne. - Annales de Paléontologie (Invertébrés), **55** (1), 3-43, Paris.

DOMMERGUES, J.L., DAVID, B. & MARCHAND, D. (1986): Les relations onthogenèse-phylogenèse: applications paléontologiques. - Géobios, **19**, 335-356, Lyon.

DORN, P. (1932): Untersuchungen über fränkische Riffe. - Abhandlungen der Geologischen Landesuntersuchung am Bayerischen Oberbergamt, **6**, 13-44, München.

DZIK, J. (1979): Some terebratulid populations from the Lower Kimmeridgian of Poland and their relations to the biotic environment. - Acta Palaeontologica Polonica, **24**, (4), 473-492, Warschau.

ELLIOTT, G.F. (1956): Post-Palaeozoic Brachiopod Ecology: a Re-assessment. - Geological Magazine, **93** (3), 196-200, Hertford.

EMIG, C.C. (1985): Distribution et synécologie des fonds à *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) en Corse. - Marine Biology, **90**, 139-146, Berlin.

EMIG, C.C. (1988): Les Brachiopods actuels sont-ils des indicateurs (paléo) bathymétriques? Géologie Mediterranéenne, **15**, (1), 65-71, Marseille.

EMIG, C.C. (1989): Distribution bathymétrique et spatiale des populations de *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) sur la marge continentale (Nord-Ouest Méditerranée). - Oceanologica acta, **12** (2), 205-209, Paris.

FABER, P., VOGEL, K. & WINTER, J. (1977): Beziehungen zwischen morphologischen Merkmalen der Brachiopoden und Fazies, dargestellt an Beispielen des Mitteldevons der Eifel und Südmarokkos. - Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, **154** (1), 21-60, Stuttgart.

FOSTER, M.W. (1974): Recent Antarctic and Subantarctic Brachiopods. - Antarctic Research Series, **21**, 189S.

FOSTER, M.W. (1989): Brachiopods from the extreme South Pacific and Adjacent Waters. - Journal of Paleontology, **63** (3), 268-301, Lawrence, Kansas.

FREYBERG, B. VON (1960): Der Staffelsteiner Graben östlich vom Main. - Geologische Blätter von NO-Bayern, **12**, 133-140, Erlangen.

FREYBERG, B. VON (1966): Der Faziesverband im unteren Malm Frankens. - Erlanger geologische Abhandlungen, **62**, 81 S., Erlangen.

FÜRSICH, F.T. & HURST, J.M. (1974): Environmental factors determinig the disribution of brachiopods. - Palaeontology, **17** (4), 879-900, London.

FÜRSICH, F.T. & PALMER, T. (1984): Commissural asymmetry in brachiopods. - Lethaia, **17**, 251-265, Oslo.

GEORGESCU, M.-D. (1996): Brachiopod paleoecology and paleobiogeographical affinities in the early cretaceous of southeastern Romania. - in: COPPER, P. & JIN, J. (Eds.): Brachiopods. - Proceedings of the third International Brachiopod Congress Sudbury, Ontario, Canada, 2-5 September 1995, 103-105, A.A. Balkema, Rotterdam.

GIARDINA, C.R. & KUHL, F.P. (1977): Accuracy of curve approximation by harmonically related vectors with elliptical loci. - Computer Graphics and Image Processing, **6**, 277- 285.

GILMOUR, T.H.J. (1981): Food-collecting and waste-rejecting mechanisms in *Glottidia pyramidata* and the persistence of lingulacean inarticulate brachiopods in the fossil record. - Canadian Journal of Zoology, **59**, 1539-1547, Ottawa.

GOULD, S.J. & CALLOWAY, C.B. (1980): Clams and brachiopods - ships that pass in the night. - Paleobiology, **6** (4), 383-396, Chicago.

GOURVENNEC, R. (1994): Une Analyse multivarieé appliqueé au genre *Vandercammenina* BOUCOT, 1975 (Brachiopoda, Spiriferida) du Dévonien inférieur. - Géobios, **27** (4), 467-475, Lyon.

GRANGE, K.R., SINGLETON, R.J., RICHARDSON, J.R., HILL, P.J. & MAIN, W. DEL (1981): Shallow rock-wall biological associations of some southern fiords of New Zealand. - New Zealand Journal of Zoology, **8**, 209-227, Wellington, New Zealand.

HAAS, H.J. (1889-93): Kritische Beiträge zur Kenntnis der jurassischen Brachiopodenfauna des schweizerischen Juragebirges und seiner angrenzenden Landestheile. - Schweiz. Paläont. Gesell. Abhandl., **16,** 1-147, Zürich.

HANGER, R.A. (1996): Permian brachiopod paleobiogeography of South America. - in: COPPER, P. & JIN, J. (Eds.): Brachiopods. - Proceedings of the third International Brachiopod Congress Sudbury, Ontario, Canada, *2-5* September 1995, 107-109, A.A.

HELIASZ, Z. & RACKI, G. (1980): Ecology of the Upper Jurassic brachiopod bed from Julianka, Polish Jura Cham. - Acta Geologica Polonica, **30** (2), 175-197, Warschau.

HENGSBACH, R. (1991): Die Symmetropathie, ein Beitrag zur Erforschung sogenannter Anomalien. - Senckenbergiana lethaea, **71** (3/4), 339-366, Frankfurt.

HÖFLING, O. (Ed.) (1981): Physik Band 2 Teil 1. - Dümmlers Verlag, 400 S., Bonn.

HOLMER, L.E. & POPOV, L.E. (1996): Early paleozoic radiation and classification of organophosphatic brachiopods. - in: COPPER, P. & JIN, J. (Eds.): Brachiopods. - Proceedings of the third International Brachiopod Congress Sudbury, Ontario, Canada, 2-5 September 1995, 117-121, A.A. Balkema, Rotterdam.

IJIMA, I. (1901): Studies on the Hexactinellida. Contribution 1 (Euplectellidae). - J. Colloid Sci. Tokyo, **15**, 1-299, Tokyo.

JAMES, M.A, ANSELL, A.D., COLLINS, M.J., CURRY, G.B., PECK, L.S & RHODES, M.C. (1992): Biology of Living Brachiopods. - Advances in Marine Biology, **28**, 175-387, London.

JONES, B. (1983): Analysis of growth patterns in brachiopods and its potential use for the identification of species. - Journal of Paleontology, **57** (4), 662-685, Lawrence, Kansas.

KEUPP, H. (1972): Die Makrofossilien des Malm-Epsilon der Engelhardtsberger Schichten in Oberfranken. - Der Aufschluss, **23** (2), 79-83, Nürnberg.

KEUPP, H., BRUGGER, H., GALLING, U., HEFTER, J., HERRMANN, R., JENISCH, A., KEMPE, S., MICHAELIS, W., SEIFERT R., & THIEL, V. (1996): Paleobiological Control of Jurassic Spongiolithes. - Gött. Arb. Geol. Paläont., Sb **2**, 209-214, Göttingen.

KEUPP, H., JENISCH, A, HERRMANN, R. NEUWEILER, F. & REITNER, J. (1993): Microbial carbonate crusts - a key to the environmental analysis of fossil spongiolithes?. - Fazies, **29**, 41-54, Erlangen.

KEUPP, H., KOCH, R. & LEINFELDER, R. (1990): Steuerungsprozesse der Entwicklung von Oberjura-Spongiolithen Süddeutschlands: Kenntnisstand, Probleme und Perspektiven. - Facies, **23**, 141-174, Erlangen.

KIRCHNER, H. (1931): Modell zur Veranschaulichung variationsstatistischer Untersuchungsergebnisse. - Paläontologische Zeitschrift, **13**, (1/2), München.

KLIEBER, D. (1986): Die Zwergfaunen der Schwammergel im Malm des Dillbergs / Opf. (Mittlere Frankenalb). - Geol. Bl. NO-Bayern, **36**, 57-82, Erlangen.

KOCH, R. (1996): Paleogeography, Microfacies and Diagenesis of Upper Jurassic (Malm) "Reef" - Limestones in the Geislingen - Eybtal Area (Swabian Alb). - Gött. Arb. Geol. Paläont., Sb **2**, 2 15-220, Göttingen.

KOHRING, R. (1989): Mikro- und Biofazies der Kimmeridgium-Schwammkalke entlang der Straße Kaider - Kümmersreuth (Nördliche Frankenalb). - Unveröffentlichte Diplomarbeit, 39 S., Berlin.

KRAUTTER, M. (1997): Aspekte zur Paläökologie postpaläozoischer Kieselschwämme. - Profil, **11**, 199-324, Stuttgart.

KUHL, F.P. & GIARDINA, C.R. (1982): Elliptic Fourier features of a closed contour. - Computer Graphics and Image Processing, **18**, 236-258.

KUSSIUS, K. (1995): Biofazielle Analyse eines Spongiolith-Vorkommens am Schlüpfelberg bei Neumarkt 1 Opf. - Unveröffentlichte Diplomarbeit, 79 S., FU - Berlin.

LAURIN, B. & GARCIA-JORAL, F. (1990): Miniaturization and heterochrony in *Homoeorhynchia meridionalis* and *H cynocephala* (Brachiopoda, Rhynchonellidae) from the Jurassic of the Iberian Range, Spain. - Paleobiology, **16** (1), 62-76, Washington.

LAURIN, B. & GASPARD, D. (1987): Variations morphologiques et croissance du brachiopode abyssal *Macandrevia africana* COOPER. - Oceanologica Acta, **10** (4), 445-454, Paris.

LAURIN, B. (1979): Convergence morphologique entre les Brachiopodes sulqué: *Septocturella sanctaeclarae* (ROEMER) - Rhynchonellacea, Erymnariidae - et *Nucleata nucleata* (SCHLOTHEIM) - Terebratulacea, Pygopidae - dans l'Oxfordien de la région d'Aiglun (Alpes-Maritimes). - Géologie Méditerranéenne, **6**, (3), 417-422.

LAURIN, B. (1984): Les Rhynchonellidés des plates-formes du Jurassique moyen en Europe occidentale. Dynamique des populations-évolution-systematique. - Cahiers paléont., CNRS édit, 465 S., Paris.

LEE, D.E. (1991): Aspects of the ecology and distribution on the living Brachiopoda of New Zealand. - in: MACKINNON, D.I., LEE, D.E. & CAMPBELL, J.D. (Eds): Brachiopods Trough Time A.A. Balkema, 447 S., Rotterdam.

LEINFELDER, R. (1993): Upper Jurassic reef types and controlling factors. - Profil, **5**, 1-45, Stuttgart.

LEINFELDER, R.R., KRAUTTER, M., LATERNSER, R., NOSE, M., SCHMID, D.U., SCHWEIGERT, G., WERNER, W., KEUPP, H., BRUGGER, H., HERRMANN, R., REHFELD-KIEFER, U., SCHROEDER, J.H., REINHOLD, C., KOCH, R., ZEISS, A., SCHWEIZER, V., CHRISTMANN, H., MENGES, G. & LUTTERBACHER, H. (1994): The Origin of Jurassic Reefs: Current Research Developments and Results. - Fazies, **31**, 1-56, Erlangen.

LESPÉRANCE, P.J. (1990): Cluster analysis of previously described communities from the Ludlow ofthe Welsh Borderland. - Palaeontology, **33** (1), 209-224, London.

LORENZ, R.J. (1988): Grundbegriffe der Biometrie. - Gustav Fischer Verlag, 241 S., Stuttgart.

LÜTER, C. (1997): Zur Ultrastruktur, Ontogenese und Phylogenie der Brachiopoda. - Cuvillier Verlag, 184 S., Göttingen.

MANCENIDO, M.O. (1993): First record of Jurassic nucleatid brachiopods from the southwest Pacific with comments on the global distribution of the group. - Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology, **100,** 189-207, Amsterdam.

MCNAMARA, K.J. (1986): A guide to the nomenclature of heterochrony. - Journal of Paleontology, **60**, 4-13, Lawrence, Kansas.

MENARD, H.W. & BOUCOT, A.J. (1951): Experiments on the movement of shells by water. - American Journal of Science, **249** (2), 131-151, New Haven.

MEYER, R.K.F. & SCHMIDT-KALER, H. (1984): Erdgeschichte sichtbar gemacht. Ein geologischer Führer durch die Altmühlalb. - Bayerisches Geologisches Landesamt, 260 S., München.

MEYER, R.K.F. (1978): Massenkalkfazies. - in: WEBER, K et al.: Geologische Karte von Bayern, 1: 25 000, Erläuterungen zum Blatt Nr. 7137 Abensberg, 26-37, Bayerisches Geologisches Landesamt, München.

MEYER, R.K.F. (1981): Der Jura nördlich der Alpen. - in: Geologische Karte von Bayern 1 50000, 62-68, Bayerisches Geologisches Landesamt, München.

MICHALIK, J. (1996): Functional morphology - paleoecology ofpygopid brachiopods from the Western Carpathian Mesozoic. - in: COPPER, P. & JIN, J. (Eds.): Brachiopods. - Proceedings of the third International Brachiopod Congress Sudbury, Ontario, Canada, 2-5 September 1995, 175-178, A.A. Balkema, Rotterdam.

MIDDLEMISS, F.A. (1962): Brachiopod ecology and Lower Greensand palaeogeography. - Palaeontology, **5** (2), 253-267, London.

MILHI, A. (1992): Stratigraphie, Fazies und Paläogeographie des Jura am Südrand des zentralen Hohen Atlas (Marokko). - Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen, A, **144,** 93 S., Berlin.

MINEUR, R.J. & RICHARDSON, J.R. (1984): Free and mobile brachiopods from New Zealand Oligocene deposits and Australian waters. - Alcheringa, **8**, 327-334.

MOESCH, C. (1867): Der Aargauer Jura und die nördlichen Gebiete des Kantons Zürich, geologisch untersucht. - Beitr. geol. Kte. Schweiz, **4**, 319 S., Bern.

MOORE, R.C. (1965) (Ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology. - Part H, The Geological Society of America, 927 S., New York.

MUIR-WOOD, H.M. (1936): A monograph of the Brachiopoda of the British Great Oolith Series. - Palaeontograph. Soc. Mon., 144 S.

MÜLLER, K.W. (1958): Stratigraphische und tektonische Spezialaufnahmen im Jura südlich Ebermannstadt. - Erlanger geologische Abhandlungen, **25**, Erlangen.

MÜLLER, W. (1972): Beobachtungen an der hexactinelliden Juraspongie *Pachyteichisma lamellosum* (GOLDF.). - Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, (B), **2**, 1-10, Stuttgart.

OWEN, E.F. (1970): A revision of the brachiopod subfamily *Kingeninae* ELLIOTT. - Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology, **19** (2), 29-83, London.

PARKS, J.M. (1966): Cluster analysis applied to multivariate geological problems. - Journal of Geology, **74** (5), 703-715, Chicago.

PECK, L.S., CLARKE, A. & HOLMES, L.J. (1987a): Size, shape and the distribution of organic matter in the Recent Antarctic brachiopod *Liothyrella uva*. - Lethaia, **20**, 33-40, Oslo.

PECK, L.S., CLARKE, A. & HOLMES, L.J. (1987b): Summer metabolism and seasonal changes in biochemical composition of the Antarctic brachiopod *Liothyrella uva* (BRODERIP, 1833). - Journal of Exprimental Marine Biology and Ecology, **114,** 85-97, Amsterdam.

POPOV, L.I., BASSETT, M.G., HOLMER, L.E. & LAURIE, J. (1993): Phylogenetic analysis of higher taxa of Brachiopoda. - Lethaia, **26**, 1-5, Oslo.

POPOV, L.I., HOLMER, L.E. & BASSETT, M.G. (1996): Radiation of the earliest calcareous brachiopods. - in: COPPER, P. & JIN, J. (Eds.): Brachiopods. - Proceedings of the third International Brachiopod Congress Sudbury, Ontario, Canada, 2-5 September 1995, 209-213, A.A. Balkema, Rotterdam.

PROSOROVSKAYA, E.L. (1996): Facies control ofjurassic brachiopods: examples from central Asia. - in: COPPER, P. & JIN, J. (Eds.): Brachiopods. - Proceedings of the third International Brachiopod Congress Sudbury, Ontario, Canada, 2-5 September 1995, 215-220, A.A. Balkema, Rotterdam.

PROSSER, C.D. (1993): Aalenian and Bajocian (Middle Jurassic) rhynchonellid biogeography in southern England. - Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology, **100**, 147-158, Amsterdam.

QUENSTEDT, F.A. (1849-75): Atlas zu den Cephalopoden, Brachiopoden und Echinodermen, Tab. 1-89, Ludwig Friedrich Fues, Tübingen.

QUENSTEDT, F.A. (1868-71): Petrefactenkunde Deutschlands, 2 (Brachiopoden), 748 S., Leipzig.

RADULOVIC, V., UROSEVIC, D. & BANJAC, N. (1992): Upper Triassic brachiopods from the Yugoslavian Carpatho-Balkanides (Strata Planina Mountain). - Senckenbergiana lethaea, **72**, (6), 1-76, Frankfurt am Main.

RICHARDSON, J.R. & MINEUR, R.J. (1981): Differentiation of species of *Terebratella* (Brachiopoda: Terebratellinae). - New Zealand Journal of Zoology, **8**, 163-167, Wellington, New Zealand.

RICHARDSON, J.R. (1981a): Brachiopods and pedicles. - Paleobiology, **7** (1), 87-95, Chicago.

RICHARDSON, J.R. (1981b): Brachiopods in Mud: Resolution of a Dilemma. - Science, **211**, 1161-1163, New York.

RICHARDSON, J.R. (1981c): Distribution and orientation of six articulate brachiopod species from New Zealand. - New Zealand Journal of Zoology, **8**, 189-196, Wellington, New Zealand.

RICHARDSON, J.R. (1981d): Recent brachiopods from New Zealand - background to the study of cruises of 1977-79. - New Zealand Journal of Zoology, **8**, 133-143, Wellington, New Zealand.

RICHARDSON, J.R. (1987): Brachiopods from the sands ofthe Australian shelf. - Proc. R. Soc. Vict., **99** (1), 37-50, Melbourne.

ROHLF, F.J. & ARCHIE, J.W. (1984): A comparison on fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (Diptera: *Culicidae).* - Systematic Zoology, **33** (3), 302-317, Baltimore.

ROHLF, F.J. & FERSON, S. (1983): Image analysis. - in: Numerical taxonomy, NATO ASI Series G, Ecological Sciences, **1**, 583-599, Springer-Verlag, New York.

ROLL, A. (1934): Form, Bau und Entstehung der Schwammstotzen im süddeutschen Malm. - Pläontologische Zeitschrift, **16,** 198-243, Berlin.

ROLLET, A. (1964a): Etude des Térébratules des marnes dites à Rhynchonella varians du Jura septentrional. - Annales scientifiques de l'Université de Besançon, Serie 2 (Géologie), **19,** 27-44, Besançon.

ROLLET, A. (1964b): Sur des méthodes modernes de détermination générique et spécifique des Brachiopodes jurassique. - Annales scientifiques de l'Université de Besançon, Serie 2 (Géologie), **19,** 19-26, Besançon.

ROLLET, A. (1964c): Utilisation de la commissure antérieure dans la détermination de quelques Térébratules jurassiques (Brachiopodes). - Bulletin de la Société d'Histoire naturelle du Doubs, **66**, (2), 33-40, Besançon.

ROLLET, A. (1972): *Argovithyris* nov. gen. et *A. birmensdorfensis* (Brachiopoda) des couches à spongiaires de l'Oxfordien Moyien du Jura. - Géobios, **5** (1), 91-118, Lyon.

ROLLEY, J.-P. (1978): Carte géologique du Maroc au 1/100.000, Feuille Afourer (Haut Atlas central). Notice éxplicative. - Notes et Mém. Serv. géol. Maroc, **247**, 1-82, Rabat.

ROUSSELLE, L. (1965): Rhynchonellidae, Terebratulidae et Zeilleridae du Dogger marocain (Moyen-Atlas septentrional, Hauts-Plateaux, Haut-Atlas). - Editions du Service Géologique du Maroc, Notes et Mémoires, **187**, 168 S., Rabat.

ROUSSELLE, L. (1985): Révision des espèces et diagnoses génériques (examples pris chez les Brachiopodes du Jurassiques). - Bull. Soc. géol. France, **26**, (4), 621-623, Paris.

RUDWICK, M.J.S. (1961): Filter-feeding mechanisms in some Brachiopods from New Zealand. - Journal of the Linnean Society of Zoology, **44**, 592-615.

RUDWICK, M.J.S. (1968): The feeding mechanisms and affinities of the Triassic brachiopods *Thecospira* ZUGMAYER and *Bactrynium* EMMRICH. - Palaeontology, **11** (3), 329-360, London.

RUDWICK, M.J.S. (1974): Living and fossil Brachiopods. - Hutchinson & Co, 199 S., London.

RUGGIERO, E.T. (1996): Notes on living brachiopod ecology in a submarine cave off the Campania cost, Italy. - in: COPPER, P. & JIN, J. (Eds.): Brachiopods. - Proceedings of the third International Brachiopod Congress Sudbury, Ontario, Canada, *2-5* September 1995, 227-231, A.A. Balkema, Rotterdam.

SCHAIRER, G. & YAMANI, S.-A. (1982): Die Schwammkalke von Biburg bei Weißenburg/Bayern (Oberoxford, Südliche Frankenalb). - Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, **22**, 9-17, München.

SCHMIDT-KALER, H. (1981): Geologische Karte von Bayern 1 : 25000, Blatt Nr. 6834 Berching, mit Erläuterungen. - Bayerisches Geologisches Landesamt, München.

SCHRÖTER, W., LAUTENSCHLÄGER, K.-H. & BIBRACK, H. (Eds.) (1985): Chemie. Fakten und Gesetze. - VEB Fachbuchverlag Leipzig, 424 S., Leipzig.

SCHÜLKE, J., EBERT, J., MELLOR, M., EBERT, J. & LUBOLDT, K. (1993): Ökophänotypische Variation von *Epithyris subsella* (Terebratulida; Malm). - Göttinger Arb. Geol. Paläontol., **58**, 123-134, Göttingen.

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 A.A. Balkema, 447 S., Rotterdam.

SCHWEIGERT, G. & CALLOMON, J.H. (1997): Der *bauhini* - Faunenhorizont und seine Bedeutung für die Korrelation zwischen tethyalem und subborealem Oberjura. - Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie), **247**, 69 S., Stuttgart.

SPRINGER, D.A. & BAMBACH, R.K. (1985): Gradient versus cluster analysis of fossil assemblages: a comparison from the Ordovician of southwestern Virginia. - Lethaia, **18**, 181-198, Oslo.

STEELE-PETROVIC, H.M. (1979): The physiological differences between Articulate brachiopods and filter-feeding bivalves as a factor in the evolution of marine level-bottom communities. - Palaeontology, **22** (1), 101-134, London.

SURLYK, F. (1974): Life habitat, feeding mechanism and population structure of the Cretaceous brachiopod genus *Aemula*. - Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology, **15**, 185-203, Amsterdam.

TABACHNIK, K.R. (1994): Distribution of recent Hexactinellida. - in: VAN SOEST, R. et al. (Eds.): Sponges in Time and Space, A.A. Balkema, 225-232, Rotterdam.

TCHOUMATCHENCO, P. (1972): Thanatocoenoses and Biotopes of Lower Jurassic Brachiopods in central and western Bulgaria. - Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology, **12**, 227-242, Amsterdam.

THAYER, C.W. (1986a): Are brachiopods better than bivalves? Mechanisms of turbidity tolerance and their interaction with feeding in articulates. - Paleobiology, **12** (2), 161-174, Chicago.

THAYER, C.W. (1986b): Respiration and the function ofthe brachiopod punctae. - Lethaia, **19**, 23-31, Oslo.

TUNNICLIFFE, V. & WILSON, K. (1988): Brachiopod populations: distribution in fjords of British Columbia (Canada) and tolerance of low oxygen concentrations. - Marine Ecology Progress Series, **47**, 117-128.

VOGEL, K. (1959): Wachstumsunterbrechungen bei Lamellibranchiaten und Brachiopoden. - Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, **109** (1), 109-129, Stuttgart.

VÖRÖS, A. (1986): Brachiopod palaeoecology on a tethyan Jurassic seamount (Pliensbachian, Bakony Mountains, Hungary). - Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology, **57**, 241-271, Amsterdam.

WAGENPLAST, P. (1972): Ökologische Untersuchung der Fauna aus Bank- und Schwammfazies des Weißen Jura der Schwäbischen Alb. - Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart, NF, **67**, 1-99, Stuttgart.

WILLIAMS & BRUNTON (1993): Role of shell structure in the classification of the orthotetidine brachiopods. - Palaeontology, **22**, 721-736, London.

WITMAN, J.D. & COOPER, R.A. (1983): Disturbance and contrasting patterns of population structure in the brachiopod *Terebratulina septentrionalis* (COUTHOUY) from two subtidal habitats. - Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, **73**, 57-79, Amsterdam.

WÖRHEIDE, G. (1995): Bio- und multivariate Analyse borealer und mediterraner Populationen der *Echinocardium cordatum* - Gruppe (Echnoidea; Spatangoida). - Berliner geowiss. Abh., E, **16,** 731-763, Berlin.

ZORN, H. (1972): Sind morphologische Merkmale von Organismen durch Verhältniszahlen quantitativ zu erfassen?. - Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, **140** (3), 345-377, Stuttgart.

TAFEL I

Fig. 1 *Torquirhynchia speciosa* (MÜNSTER). Aufschluß Saal (Malm ζ_1). Länge der Ventralklappe: 2,8 cm, Breite: 3,6 cm, Dicke: 1,3 cm. Lacunosella-Typ.

Fig. 2 *Lacunosella* sp. Aufschluß Schlüpfelberg (Malm α). Länge der Ventralklappe: 2,2 cm, Breite: 2,3 cm, Dicke: 1,4 cm. Lacunosella-Typ.

Fig. 3 *Monticlarella strioplicata* (QUENSTEDT). Aufschluß Schlüpfelberg (Malm α). Länge der Ventralklappe: 0,85 cm, Breite: 0,7 cm, Dicke: 0,6 cm. Monticlarella-Typ.

Fig. 4 *Zittelina gutta* (QUENSTEDT). Aufschluß Schlüpfelberg (Malm α). Länge der Ventralklappe: 0,8 cm, Breite: 0,7 cm, Dicke: 0,55 cm. Aulacothyris-(Zittelina)-Typ.

Fig. 5 *Juralina* cf. *insignis* (SCHÜBLER) mit gut zu erkennender lateraler syn vivo Schalendeformation. Aufschluß Saal (Malm ζ_1). Länge der Ventralklappe: 3,5 cm, Breite: 2,95 cm, Dicke: 1,6 cm. Juralina-(Loboidothyris)-Typ.

Fig. 6 *Zittelina orbis* (QUENSTEDT). Aufschluß Schlüpfelberg (Malm α). Länge der Ventralklappe: 0,75 cm, Breite: 0,65 cm, Dicke: 0,3 cm. Aulacothyris-(Zittelina)-Typ.

Fig. 7 *Argovithyris birmensdorffensis* (MOESCH). Aufschluß Schlüpfelberg (Malm α). Länge der Ventralklappe: 2,5 cm, Breite: 2,15 cm, Dicke: 1,35 cm. Juralina-(Loboidothyris)-Typ.

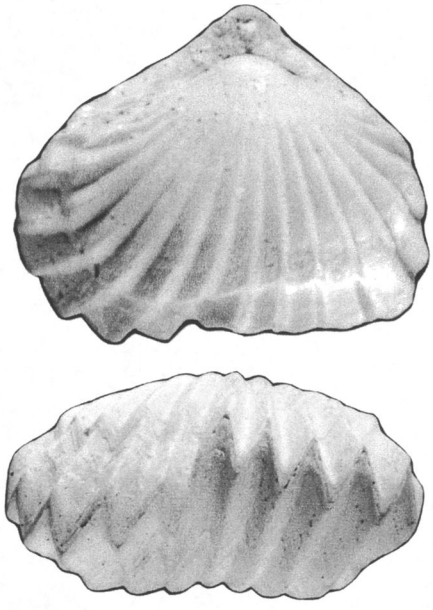
Fig. 8 *Aulacothyris impressa* (ZIETEN). Aufschluß Schönberg (Malm α). Länge der Ventralklappe: 1,15 cm, Breite: 1,05 cm, Dicke: 0,65 cm. Aulacothyris-(Zittelina)-Typ.

Fig. 9 *Megerlia guembeli* (OPPEL). Aufschluß Engelhardtsberg (Malm ε). Länge der Ventralklappe: 1,2 cm, Breite: 1,2 cm, Dicke: 0,7 cm. Nucleata-Typ.

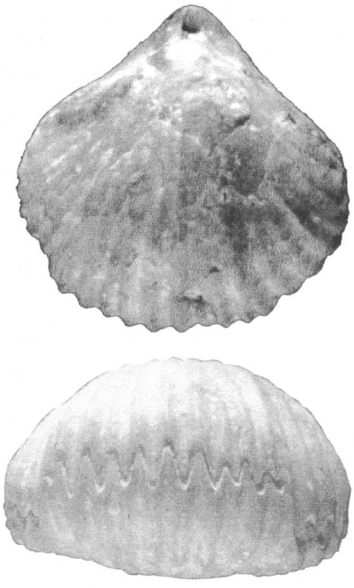
Fig. 10 *Nucleata nucleata* (SCHLOTHEIM). Aufschluß Laibarös (Malm γ). Länge der Ventralklappe: 1,6 cm, Breite: 1,5 cm, Dicke: 1,3 cm. Nucleata-Typ.

Fig. 11 *Zeilleria pentagonalis* (MAND.). Aufschluß Engelhardtsberg (Malm ε). Länge der Ventralklappe: 1,4 cm, Breite: 1,3 cm, Dicke: 1,1 cm. Zittelina-Typ.

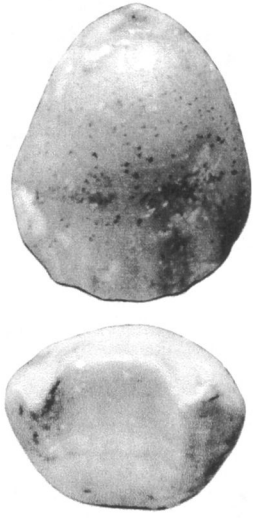
Fig. 12 *Megerlia pectunculus* (QUENSTEDT). Aufschluß Schlüpfelberg (Malm α). Länge der Ventralklappe: 0,7 cm, Breite: 0,6 cm, Dicke: 0,5 cm. Nucleata-Typ.



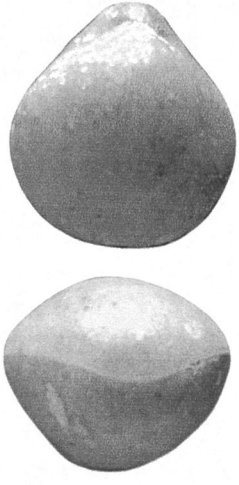
1



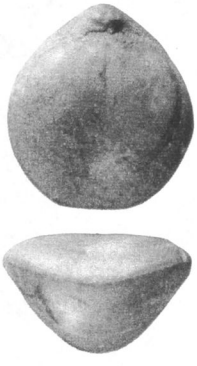
2



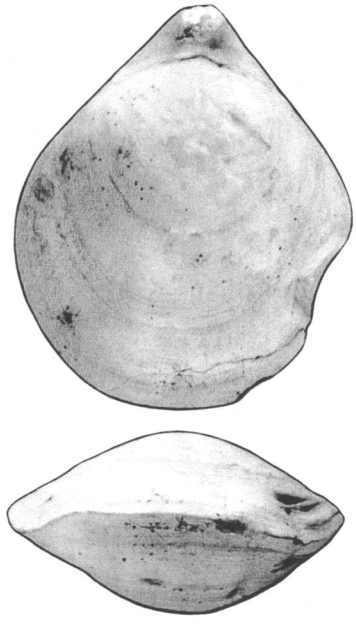
3



4

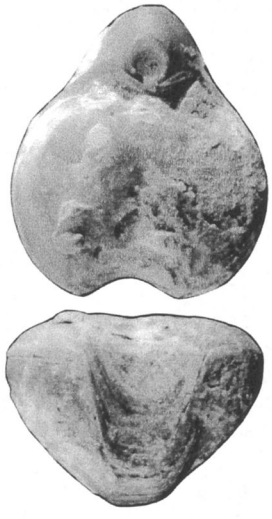


8



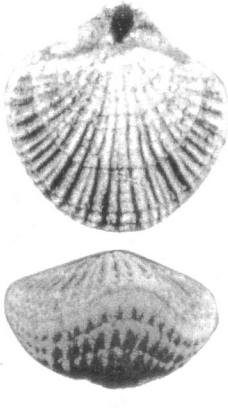
5

6



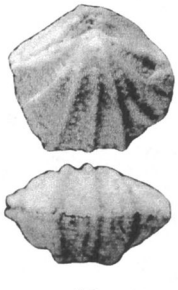
10

7



9

11



12

BERLINER GEOWISSENSCHAFTLICHE ABHANDLUNGEN
Freie Universität Berlin · Technische Universität Berlin · Technische Fachhochschule Berlin

Reihe E: Paläobiologie

Band 1 / Joachim Reitner: »Coralline Spongien« – Der Versuch einer phylogenetisch-taxonomischen Analyse. 352 S., 90 Abb., 62 Taf., 1992. DM 158,–.

Band 2 / Dorte Mehl: Die Entwicklung der Hexactinellida seit dem Mesozoikum – Paläobiologie, Phylogenie und Evolutionsökologie. 164 S., 35 Abb., 22 Taf., 1992. DM 69,–.

Band 3 / Michael E. Schudack (Hrsg.): Miscellanea Palaeontologica 1. 325 S., 47 Abb., 54 Taf., 4 Tab., 1992. DM 168,–.

Band 4 / Dorothea Janofske: Kalkiges Nannoplankton, insbesondere Kalkige Dinoflagellaten-Zysten der alpinen Ober-Trias: Taxonomie, Biostratigraphie und Bedeutung für die Phylogenie der Peridiniales. 53 S., 16 Text-Abb., 20 Taf., 1992. DM 74,–.

Band 5 / Winand Brinkmann: Die Krokodilier-Fauna aus der Unter-Kreide (Ober-Barremium) von Uña (Provinz Cuenca, Spanien). 123 S., 48 Text-Abb., 10 Taf., 1992. DM 69,–.

Band 6 / Rolf Kohring: Kalkdinoflagellaten aus dem Mittel- und Obereozän von Jütland (Dänemark) und dem Pariser Becken (Frankreich) im Vergleich mit anderen Tertiär-Vorkommen. 164 S., 39 Text-Abb., 44 Taf., 1993. DM 140,–.

Band 7 / Birgit Monnet: Wechselseitige Beziehungen organischer und kazitischer Komponenten beim Wandungsaufbau orthopithonelloider und obliquipithonelloider Calciodinellaceae DEFLANDRE 1947. 73 S., 24 Text-Abb., 16 Taf., 1993. DM 69,–.

Band 8 / Michael E. Schudack: Die Charophyten in Oberjura und Unterkreide Westeuropas. Mit einer phylogenetischen Analyse der Gesamtgruppe. 209 S., 70 Abb., 20 Taf., 1993. DM 98,–.

Band 9 / Rolf Kohring (Hrsg.): Miscellanea Palaeontologica 2. 334 S., 75 Abb., 46 Taf., 1993. DM 149,–.

Band 10 / Gabriele Gruber: Mesozoische und rezente desmentragende Demospongiae (Porifera, „Lithistidae") (Paläobiologie, Phylogenie und Taxonomie), 73 S., 21 Abb., 27 Taf., 1993. DM 74,–.

Band 11 / Ulla Schudack: Revision, Dokumentation und Stratigraphie der Ostracoden des nordwestdeutschen Oberjura und Unter-Berriasium. 193 S., 24 Abb., 17 Taf., 1994. DM 78,–.

Band 12 / Ulrike Kienel: Die Entwicklung der kalkigen Nannofossilien und der kalkigen Dinoflagellaten-Zysten an der Kreide/Tertiär-Grenze in Westbrandenburg im Vergleich mit Profilen in Nordjütland und Seeland (Dänemark), 87 S., 27 Abb., 15 Taf., 1994. DM 68,–.

Band 13 / Rolf Kohring & Thomas Martin (Hrsg.): Miscellanea Palaeontologica 3. 531 S., 67 Taf., 1994. DM 248,–.

Band 14 / Annette Richter: Lacertilia aus der Unteren Kreide von Uña und Galve (Spanien) und Anoual (Marokko). 147 S., 65 Abb., 6 Taf., 1994. DM 48,–.

Band 15 / Michael Steiner: Die neoproterozoischen Megaalgen Südchinas. 146 S., 86 Abb., 20 Taf., 1994. DM 72,–.

Band 16.1 / Rolf Kohring & Markus Wilmsen (Hrsg.): Miscellanea Palaeontologica 4. 384 S., 56 Taf., 1995. DM 139,–.

Band 16.2 / Rolf Kohring & Markus Wilmsen (Hrsg.): Miscellanea Palaeontologica 4. 406 S., 44 Taf., 1995. DM 158,–.

Band 17 / Fritz Neuweiler: Dynamische Sedimentationsvorgänge, Diagenese und Biofazies unterkretazischer Plattformränder (Abt/Alb; Soba-Region, Prov. Cantabria, N-Spanien). 235 S., 95 Abb., 61 Taf., 1995. DM 179,–.

Band 18 / Rolf Kohring (Hrsg.): Miscellanea Palaeontologica 5. 378 S., 59 Taf., 1996. DM 159,–.

Band 19 / Regina Herrmann: Entwicklung einer oberjurassischen Karbonatplattform: Biofazies, Riffe und Sedimentologie im Oxfordium der Zentralen Dobrogea (Ost-Rumänien). 101 S., 47 Abb., 16 Taf., 1996. DM 58,–.

BERLINER GEOWISSENSCHAFTLICHE ABHANDLUNGEN
Freie Universität Berlin Technische Universität Berlin · Technische Fachhochschule Berlin

Reihe E: Paläobiologie

Band 20 / Alexander V. Ereskovsky, Helmut Keupp & Rolf Kohring (Hrsg.): „Modern Problems of Poriferan Biology", Proceedings of the first All-Russia meeting of spongiologists St. Petersburg, February 1996. 157 S., 26 Taf., 1997. DM 116,–.

Band 21 / Jacek Matyszkiewicz: Microfacies, sedimentation and some aspects of diagenesis of Upper Jurassic sediments from the elevated part of the Northern peri-Tethyan Shelf: a comparative study on the Lochen area (Schwäbische Alb) and the Cracow area (Cracow-Wielun Upland, Polen). 111 S., 18 Abb., 15 Taf., 1997. DM 54,–.

Band 22 / Spyridon M. Bellas: Calcareous nannofossils of the Tertiary Flysch (Post Eocene to Early Miocene) of the Ionian Zone in Epirus, NW Greece: Taxonomy and biostratigraphic correlations. 190 S., 42 Abb., 9 Taf., 1997. DM 78,–.

Band 23 / Markus Wilmsen: Das Oberalb und Cenoman im Nordkantabrischen Becken (Provinz Kantabrien, Nordspanien): Faziesentwicklung, Bio- und Sequenzstratigraphie. 167 S., 68 Abb., 6 Tab., 47 Taf., 1997. DM 145,–.

Band 24 / Frank Wiese: Das Turon und Unter-Coniac im Nordkantabrischen Becken (Provinz Kantabrien), Nordspanien): Faziesentwicklung, Bio-, Event- und Sequenzstratigraphie. 131 S., 58 Abb., 19 Taf., 1997. DM 99,–.

Band 25 / Rolf Kohring (Hrsg.): Miscellanea Palaeontologica 6. 318 S., 45 Taf., 1997. DM 174,–.

Band 26 / Alexander Nützel: Über die Stammesgeschichte der Ptenoglossa (Gastropoda). 229 S., 40 Abb., 3 Tab., 35 Taf., 1998. DM 138,–.

Band 27 / Thorsten Kowalke: Bewertung protoconchmorphologischer Daten basaler Caenogastropoda (Cerithiimorpha und Littorinimorpha) hinsichtlich ihrer Systematik und Evolution von der Kreide bis rezent. 121 S., 13 Abb., 11 Taf., 1998. DM 60,–.

Band 28 / Uwe Gloy & Rolf Kohring (Hrsg.): Beiträge zur Wirbeltier-Paläontologie. 156 S., 102 Abb., 12 Taf., 1998. DM 79,–.

Band 29 / Frank-Hartmut Brugger: Ökomorphologische Variationen oberjurassischer Brachiopodenassoziationen Süddeutschlands. 111 S., 91 Abb., 1 Taf., 1999. DM 39,–.

Das vollständige Verzeichnis der lieferbaren Titel der Reihen A, B, C, D und E ist erhältlich bei:

Selbstverlag Fachbereich Geowissenschaften, Freie Universität Berlin
Malteserstraße 74–100 · D-12249 Berlin
Tel.: (0) 30-779 23 60 · Fax: (0) 30-776 20 34