3.

Paläobiologische Probleme im pommerschen Malm

mit besonderer Berücksichtigung der biplicaten Terebrateln.

Von Konrad Richter, Greifswald.

Seit Lyells Tagen sind Geologie und Paläontologie ständig bemüht, das Prinzip des Aktualismus in immer stärkerem Maße zur Anwendung zu bringen. Es sind indessen unserer Forschungstendenz in mancher Hinsicht unüberwindliche Schranken gesetzt. Der Zoologe ist in der Lage, den größten Teil der Veränderungen lebender Organismen direkt zu beobachten und experimentell zu beeinflussen, während uns die paläontologischen Dokumente unveränderbar vorliegen. Kann der Zoologe den Gesamtorganismus eines Tieres nach Form und Funktion untersuchen, so liegen dem Paläontologen nur erhaltungsfähige Hartteile vor, die für eine systematische Klassifizierung sehr oft von untergeordneter Bedeutung sind. Selbst diese finden sich zumeist in keinem günstigen Erhaltungszustande, wodurch die Schwierigkeiten der Ausdeutung noch erhöht werden. Eine weitere Komplikation ist die, daß in den fossilen Sedimenten die Fauna in den seltensten Fällen in Form von Biocoenosen erhalten ist, ja nicht einmal in Form von Thanatocoenosen, sondern daß insbesondere die Hartteile der Lebewesen postmortal umgelagert wurden. Es ist in vielen Fällen außerordentlich schwierig, aus diesen Grabesgemeinschaften vollständige Populationen einer Art und die Biocoenosen zu rekonstruieren wie allgemeinbiologisch und systematisch auszuwerten.

Die Malmsedimente von Zarnglaff in Pommern sind in vieler Hinsicht recht geeignet, uns die Schwierigkeiten wie die restierenden Möglichkeiten zu veranschaulichen. Greifen wir zunächst das unkomplizierte Beispiel der Mittelkimmeridge-Korallenriffe sowie der gleichaltrigen Nerineenkalke und mürben Oolithe heraus. In diesen drei Faziesbezirken ein und desselben Zeitabschnittes sind die auffindbaren Fossilien zum größten Teil gleichzeitig Biocoenosen und wie im Falle der *Calamophyllien*, *Asterocoenien* und anderer Korallen

noch in Lebensstellung eingebettet. Rings um derartige Korallenriffe finden wir einen Kranz von Sedimenten mit dickschaligen *Nerineen*, die in der Brandungszone an der Peripherie dieser Riffe gelebt haben müssen. Weiterhin folgt ein Sediment, das von zahlreichen Grabgängen durchzogen ist, die vermutlich von *Echiniden* herrühren dürften. Wir sehen in derselben Zeit ein räumliches Nebeneinander verschiedener Biocoenosen, deren Bild nur durch wenige Reste ehemals pelagisch lebender Tiere in seiner Ursprünglichkeit gestört wird. Im Hangenden wie im Liegenden dieser Zone sind Sedimente, deren Fossilinhalt nach den Prinzipien der Mechanik aufbereitet und sortiert eingebettet wurde, wodurch die ursprünglichen Biocoenosen in einzelne Fraktionen, sogenannte Pleten, zerlegt wurden. Die Stärke dieser aufarbeitenden Vorgänge hat im Laufe oft kleiner Zeitperioden natürlich geschwankt, so daß uns im Zarnglaffer Profil ebenso viele Mannigfaltigkeiten in der Sortierungsart vorliegen, wie wir Schichtpakete haben. Ein zyklischer Rhythmus von Krustenbewegungen schafft selbstverständlich auch eine zyklische Meeressedimentation mit Repetition bestimmter Sedimenttypen, die durch Studien von Klüpfel und H. Frebold weitgehend geklärt wurden. Im pommerschen Malm liegen offenbar mehrere solcher Zyklen vor; man kann bei Vernachlässigung kleiner Unstimmigkeiten die Entwicklung von der *Lambertiz*eit bis einschließlich der Zone des *Perisphinctes involutus* so auffassen, wobei wir dann vom Liegenden zum Hangenden hin eine Aufeinanderfolge von Sand, Tonsand, tonsandigem Oolith, Sandoolith, Mergel und hochprozentigem Kalkstein haben. Das Hangendste dieses Zyklus ist eine angebohrte und mit kleinen Geröllen bedeckte ausgesprochene Emersionsfläche, die eine Schichtlücke repräsentiert, wonach mit der Zone des *Perisphinctes pseudomutabilis* ein neuer Zyklus beginnt. Die konservierten Fossilien können nun je nach benthonischer oder pelagischer Lebensweise mehr oder weniger in Form von Standortsmodifikationen auf die sich ändernden Lebensbedingungen reagiert haben. Die pelagischen wurden von diesem Wechsel nicht so stark beeinflußt; ihre Abänderung im Laufe der Zeitperioden ist daher meist vorwiegend eine erbliche phylogenetische Entwicklung, die als solche leicht erkennbar ist und gute Leitfossilien liefert. Sie sind in jüngster Zeit besonders von Brinkmann auch mit modernem Rüstzeug untersucht worden. Demgegenüber steht eine Fülle von Formen, die benthonisch, aber

zum Teil auch planktonisch, nur im Bereich der Epikontinentalmeere vorkommen. Es wird niemandem einfallen, bei der Betrachtung solcher Formen etwa das Auftreten von *Mesodon* im Oxford und Unterkimmeridge Zarnglaffs und die Ablösung durch *Microdon Hugi* im Mittelkimmeridge als phylogenetische Entwicklung von einer breiten zur schmalen Form deuten zu wollen, da die schmalere Form besser an das Leben in Korallenriffen angepaßt ist und hier nur ein Vikariieren verschiedener Anpassungstypen vorliegt. Natürlich wandeln sich auch benthonische Formen im Laufe der Erdperioden, aber die phylogenetischen Abänderungen werden bei ihnen sehr leicht durch eine Fülle von Standortmodifikationen überdeckt, so daß es mir außerordentlich gewagt erscheint, aus einer gerichteten Abänderung einer benthonisch lebenden Art ohne gleichzeitige Berücksichtigung der Änderung der Biocoenosen und des Sedimentes phylogenetische Schlüsse ziehen zu wollen, wie das etwa Trueman im Falle liasischer Gryphaeen oder Teichert am Beispiel silurischer Porambositen getan haben.

Von dieser Perspektive aus habe ich versucht, in Zarnglaff das Artproblem der biplikaten Terebrateln exakter zu untersuchen. Gerade die Biplicaten, jenes Heer glatter Formen, die im Alter auf der Stirn zwei markierte Falten nach der Bauchseite hinaufschlagen, sind wegen ihrer außerordentlichen Variabilität von jeher in Paläontologenkreisen recht unbeliebt. Haas hat in mehreren Arbeiten versucht, in die Fülle der Artbeschreibungen dieser Gruppe Ordnung zu bringen, schließt aber mit dem resignierten Satz: „So mögen sie denn unter den erwähnten Namen weiterlaufen, bis einmal der paläontologische Herkules kommen und den gewaltigen Augiasstall mit dem Besen erbarmungsloser Kritik ausfegen und Ordnung schaffen wird.“ Niemand hat sich seitdem ernsthaft an diese Gruppe herangewagt, und man hat unbekümmert im alten Stile auf Grund oft nur weniger Individuen neue Arten beschrieben. Selbst der sehr vorsichtige Martin Schmidt schafft in seiner monographischen Bearbeitung des pommerschen Malm zwei neue Speziesbeschreibungen. Es ist in der Tat sehr schwierig, in dieser Gruppe artkonstante Merkmale ausfindig zu machen. Von den älteren Bearbeitern war Quenstedt ziemlich großzügig, während Douvillé auf das Vorhandensein oder Fehlen einer Faltung am Stirnrande Wert legt. Die

anderen Konfigurationsmerkmale der Schale wurden auch schon früher als systematisch nicht stark verwendbar festgestellt. Selbst der Brachialapparat ist keineswegs geeignet, die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser formenreichen Gruppe zu klären, zumal das Armgerüst in verschiedenen Wachstumsperioden einer und derselben Spezies unterschiedliche Ausbildungsweisen zeigen kann. Allerdings hat Sahni in letzter Zeit gerade das Armgerüst wieder sehr stark zur systematischen Bewertung herangezogen. Erschwert wird die Untersuchung noch durch die Fülle der Verdrückungsmöglichkeiten des recht zarten Brachialapparates, von dem wir außerdem beim Abschleifen der Formen in der Mehrzahl der Fälle überhaupt nichts mehr vorfinden. Haas hat sich bemüht, eine möglichst große Menge von Individuen jeder beschriebenen Art zusammenzubringen und kommt dabei zu der Auffassung, daß möglicherweise eine große Zahl, zum Teil sehr häufigen Terebrateln als Synonyma aufzufassen wären.

Schmidt äußert hiergegen allerdings gewisse Bedenken, besonders, da Haas es sogar wagt, die *Humeralis*-Reihe eventuell als Variation der Biplicaten deuten zu können. Auch Schöndorf streicht die Reihe nicht vollständig, sondern hält sie als *Ter. ventroplana* A. Rmr. aufrecht, selbst *Ter. orbiculata* A. Roem. wird von ihm beibehalten, während in Suiten aus dem Unterkimmeridge von Zarnglaff derartige Formen, wie *orbiculata*, durch viele Übergänge mit *subsella* verbunden scheinen. Ferner hat Dacqué im mittleren Malm des Somalilandes eine Suite von Terebratuliden gesammelt, und die außerordentliche fluktuierende Variabilität dieser Gruppe betont, obwohl es sich bei ihnen nicht eigentlich um völlig festsitzende Tiere handelt, die nach Döderlein am variabelsten sind, sondern um Formen, die schließlich nur mit einem weichen Stiel an der Unterlage befestigt sind. Dacqué schränkt dieses Döderleinsche Gesetz schon dahingehend ein, daß es nur dann gilt, wenn für sessile und beweglichere Formen Ernährungs- und Temperaturbedingungen dieselben sind. Sind sie verschieden, so bekommen wir schon bei kriechenden Formen eine außerordentliche Variabilität, wie sie kürzlich von Brockmeier für *Limnaea palustris* nachgewiesen wurde.

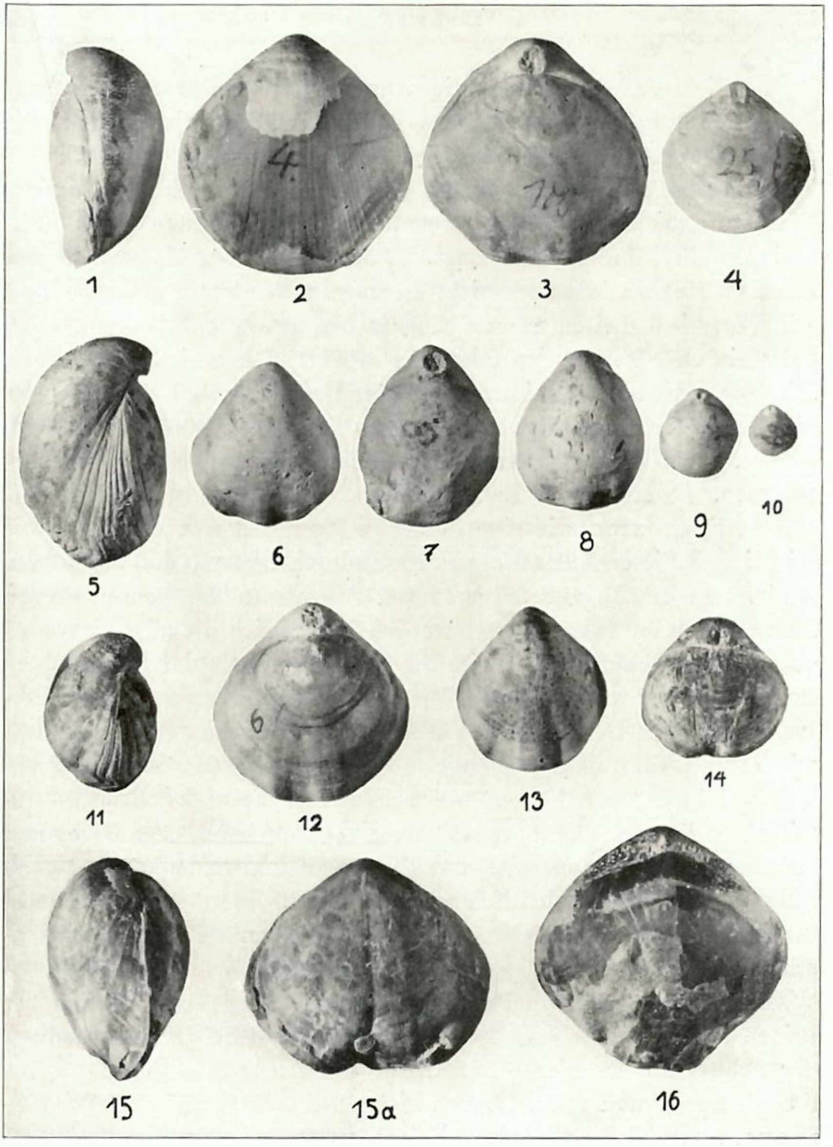
Wie steht es nun mit dem Artenproblem der Biplicaten unter dieser Perspektive? Da ist zunächst zu bemerken, daß sehr oft eine Form in dem einen Gebiet aus höherem oder tieferem Niveau be-

schrieben ist als in dem anderen. So kommt zum Beispiel *Terebratula semisella* im Neuenburger Jura in den Birmensdorfer Schichten vor, während sie sonst in Frankreich aus viel jüngeren Schichten erwähnt wird. Als weiteres Beispiel findet sich *Terebratula bisuffarcinata* im fränkischen Jura, im schwäbischen Jura und im französischen Jura sowie in Baden jeweils in verschiedenaltrigen Ablagerungen. Vergleichen wir etwa eine Faunenliste des süddeutschen mit dem des nordwestdeutschen oder pommerschen Malm, so werden wir sehr selten die gleichen Biplicaten Formen erwähnt finden, während andererseits etwa *Terebratula Zieteni* in Schwaben sowohl in tieferen wie in höheren Niveaus vorkommt. Beim Aufsammeln einer größeren Anzahl biplicater Terebrateln in Zarnglaff muß es jedem auffallen, daß man in den Mergeln des Unterkimmeridge sehr verschiedenartige Formen findet, die jeweils mit Arten identifiziert werden können, die in Süddeutschland eigentlich in verschiedenaltrigen Niveaus auftreten, während andererseits in den jüngeren Virgulamergeln außer diesen noch weitere Typen aufzutreten scheinen, andere dagegen fehlen.

Um festzustellen, wie weit hier wirklich verschiedene Arten vorliegen können, habe ich variationsstatistische Methoden anzuwenden versucht, die seit ihrer Einführung in die Paläontologie durch S. v. Bubnoff sich in Paläontologenkreisen einer wachsenden Beliebtheit erfreuen. Es wurden zunächst auf Grund einer Suite von 332 Exemplaren aus den Pteroceramergeln die Kurven einzelner Merkmale aufgestellt, um zu sehen, ob sie etwa mehrgipflig ausfielen oder der Gaußschen Kurve entsprachen. Da sie in jedem Falle einheitlich waren, wurden für eine größere Anzahl von Merkmalspaaren Korrelationstabellen aufgestellt. Als solche Kombinationen sind zu nennen: Längen-Breitenverhältnis der Dorsalklappe, Längen-Breitenverhältnis der Ventralklappe, Verhältnis von Dicke und Klappenlänge, Verhältnis von Dorsalklappenlänge zur Ventralklappenlänge. Verhältnis von Dicke zu Sinustiefe, Verhältnis von Lochbreite zu Sinustiefe, Verhältnis von Dorsalklappenlänge zu Lochbreite, Verhältnis von Dorsalklappenbreite zum Apikalwinkel, Verhältnis von Schalenschlußwinkel zu Klappenbreite, Verhältnis von Schalenschlußwinkel zu Klappenlänge, Verhältnis von Schalenschlußwinkel zu Apikalwinkel und andere sowie die Verbreitung abnormer, stufiger Anwachsstreifen bei einer Kombination dreier Merkmale. Auf die

stufigen Anwachsstreifen wurde aus dem Grunde besonderer Wert gelegt, weil sie nach früherer Ansicht nur Alterserscheinungen sein sollten, während Weigelt sie als rhythmische Wachstumsschädigungen in Gebieten mit Ebbe- und Flutverhältnissen deutet. Allerdings treten bei gerontischen Formen besonders krasse Anwachsstreifen häufiger auf, was Oepik auch neuerdings damit begründet, daß bei Brachiopaden das Tier nur bis zu einer bestimmten Größe wüchse, die Kalkabsonderung der Schale dagegen noch weiter ginge. Es erschien daher wünschenswert, die Zuwachsverhältnisse einer Population genauer zu untersuchen. Das stieß insofern auf Schwierigkeiten, als wegen der eingangs erwähnten Aufarbeitungsvorgänge bei der Sedimentation Jugendformen und Altersformen infolge ihrer verschiedenen Größe- und Schwereverhältnisse nicht an demselben Orte eingebettet sind. Die Packungsfazies der Pteroceramergel schwankt indessen schon auf kurze Erstreckung, so daß ich glaube, alle Altersstadien einigermaßen gleichmäßig gesammelt zu haben. Die Zuwachsverhältnisse sind bisher bei variationsstatistischen Brachiopodenuntersuchungen nicht besonders bewertet worden. Ich habe sie dadurch genauer zu erfassen versucht, daß ich von jedem Individuum die Punkte der größten Dorsalklappenbreite durch eine Linie verband und den Stirnrandteil mit dem Stiellochteil als Korrelation auftrug, beziehungsweise den Stirnrandteil in Prozenten der Gesamtlänge der Schale ausdrückte (siehe Diagramm). Dabei zeigte sich, daß das Längenwachstum des Stirnrandteils bei neontischen Formen zunächst schwach ist, dann sehr schnell zunimmt, um langsam wieder nachzulassen. Bei Untersuchung von Formen aus anderen Schichten scheint bei gerontischen Formen wieder ein stärkeres Nachlassen angedeutet, wie das Oepik theoretisch fordert. In Zahlen ausgedrückt, ergibt sich dann folgende gekürzte Reihe bei *Terebratula* (*Liothyrina*) *bisuffarcinata* Schlhm. auf Grund von allerdings nur 130 Exemplaren (an der unzureichenden Individuenzahl scheitern sehr häufig exakte variationsstatistische Untersuchungen in der Paläontologie):

52,9 %	Jugend	
50,0 %		
55,0 %		(Geschlechtsreife)
54,3 %		
54,2 %		
52,1 %	Alter	



Tafelerklärung.

1—4 Subsellate Formen aus dem Tonmergel des Oberkimmeridge in Zarnglaff (Virgulabank); flach gewölbt, glattes Wachstum, große Individuen.

5—10 Subsellate Formen aus dem Unterkimmeridge-Mergel in Zarnglaff; stärker gewölbt, oft stufiges Wachstum. länglicher, geringere Größe der ausgewachsenen Exemplare.

11—14 Subsellate Formen aus den Oberoxfordoolithen in Zarnglaff; stark gewölbt, vorwiegend stufig gewachsene Formen, rundlich, noch etwas geringere Größe der ausgewachsenen Exemplare.

15—16 *Meristina fumida* Dalm. aus dem Muldemergel von Gotland. Wachstumsverhältnisse ähnlich wie bei 1—4.

Sämtliche Formen in natürl. Größe.

Ähnlich verlaufen auch die Zuwachsverhältnisse unserer *Terebratula* (*Liothyrina*) *subsella* Leym. aus dem Unterkimmeridge, wie einer anderen Kollektion aus dem Oberkimmeridge. Ich habe sie kurvenmäßig aufgetragen, wobei sich in allen 3 Fällen die gleiche Wachstumsanordnung zeigt, wenngleich die absoluten Werte verschieden sind, obwohl sich sonst die drei genannten Kollektionen in manchen Korrelationen gar nicht, in anderen nur wenig unterscheiden. Die Verschiedenheiten unserer Kurven beruhen zum Teil darauf, daß bei gleichen Altersstadien ungleiche absolute Dimensionen vorliegen. Die Formen des Unterkimmeridge von Zarnglaff sind kleinwüchsig, die des Oberkimmeridge größer, die bisuffarcinata-Formen noch größer. Auf diese Unterschiede werden wir später noch zurückkommen. Es scheint so, daß eine vollständige Population einer Art erst vorliegt, wenn wir eine derartige Zuwachskurve erhalten. Die Richtigkeit dieser Auffassung wurde dadurch erhärtet, daß aus älteren Individuen die Jugendstadien durch Ausmessen der konzentrischen Anwachsstreifen rekonstruiert wurden, wobei sich dieselbe Kurve ergab. Da auch auf diese Weise die Vollständigkeit der untersuchten Suiten erwiesen war, wurde der Wert der anderen Korrelationen untersucht, wobei sich in manchen Fällen, wie zwischen Schalenschlußwinkel und Ventralklappenlänge, überhaupt keine Korrelation ergab, während in anderen Fällen, wie zwischen Dicke und Schalenschlußwinkel, oder Ventralklappenbreite und Apikalwinkel, oder Dicke und Lochbreite, oder Lochbreite und Sinustiefe und anderen die Korrelationen ganz außerordentlich schlecht waren. Überraschend ist dabei die mangelhafte Korrelation zwischen Foramenbreite und Schalenschlußwinkel. Letzterer weist im allgemeinen auf die Stärke der Wasserbewegung hin, und somit müßte bei einer Vergrößerung der beiden auch der Stiel der Formen stärker werden. Die Anwendung der Schublehre ist hier offenbar für das Ausmessen des Foramens schon zu grob und es dürfte sich hier ein Arbeiten mit dem Kaufmann'schen Meßapparat empfehlen. Eine fast ideale Korrelation ergibt das nicht sehr hoch zu bewertende Verhältnis von Dorsalklappenlänge und Ventralklappenlänge, während die Korrelationen, wie etwa zwischen Dorsalklappenlänge und Dorsalklappenbreite, oder Dicke und Klappenlänge auch recht gute, vor allen Dingen auswertbare Streuungsbilder ergaben. Bei der Bewertung der Dicke muß man in der Paläontologie im allgemeinen sehr vorsichtig sein, da Setzungs-

koeffizient des Einbettungsmediums und späterer Sedimentdruck ganz verschiedene Verdrückungen verursachen. In unserem Falle sind die Fossilien nicht regelmäßig auf ihrer größten Standfläche ruhend eingebettet, sondern meist regellos gepackt, so daß der an sich hier geringe Fehler dadurch etwas ausgeglichen wird.

In einem normalwüchsigen Stadium der Unterkimmeridgekollektion beträgt beispielsweise die Streuung für den Stiellochteil der Dorsalklappe = ± 0,63, bei 10,34 der Mittelwert und 0,08 der mittl. Fehler des M. W. und n = 68 die Anzahl der Individuen ist. Es zeigt sich also aus der Streuung, daß die einzelnen Stadienwerte recht gut gesichert sind. Die Korrelationen von Dorsalklappenlänge und Dorsalklappenbreite einer Anzahl verschiedenaltriger Kollektionen wurden nunmehr im Zusammenhang dargestellt (Abb. 2), wobei sich ergab, daß die *Bisuffarcinata*formen aus Schwaben die relativ längsten, die *Subsella*formen des Zarnglaffer Unterkimmeridge etwas breiter, die des Oberkimmeridge noch etwas breiter und die des Oxford trotz der ganz andersartigen Fazies relativ ebensobreit waren, wobei die Korrelationsreviere sich außerordentlich überschnitten, so daß die Trennungen exakt erst bei der Kurvenberechnung sichtbar wurden (siehe Diagramm Abb. 2). Zum Vergleich wurde noch eine *Subsella*kollektion von Oker am Harzrand hinzugezogen, sowie die Dacquésche Kollektion aus dem Somaliland, soweit das nach Abbildungen möglich war. Beide stimmten etwa mit der aus dem Zarnglaffer *Pteroceras*mergel überein, während eine *Humeralis*kollektion von Alfeld viel schlanker ausfiel als etwa die *Humeralis*formen, die Schmidt aus dem Zarnglaffer Unterkimmeridge abbildet. Letztere fallen absolut in den Streuungsbereich der dortigen *Subsella*kollektion, der sich ja innerhalb des dreifachen mittleren Fehlers hielt. Dieselben Kollektionen wurden hinsichtlich Dicke und Klappenlänge korreliert (Abb. 3), und nunmehr ergab sich eine andere Reihenfolge; die dicksten waren die Oxfordformen, etwas dünner die aus dem *Pteroceras*mergel, noch dünner die des Oberkimmeridge, am dünnsten (bezogen zur Länge!) die schwäbische Kollektion. Auch hier überschnitten sich die Korrelationsreviere sehr stark.

Handelt es sich bei der Reihenfolge der Zarnglaffer Biplikaten vom Oxford bis zum Oberkimmeridge nunmehr um phylogenetische Abänderungen, oder kommen andere Ursachen wie

etwa Standortmodifikationen in Frage? Diese Probleme wurden auf zwei Wegen zu lösen versucht, einmal wurde der Kalkgehalt der fraglichen Schichten bestimmt, und es zeigte sich, daß die Reihenfolge der Kurven bei der Längen-Breitenkorrelation der Klappen mit einer Veränderung des Kalkgehaltes konform ging, und zwar enthält das Einbettungssediment der *bisuffarcinata*formen fast 100 % Kalk, das der *Subsella*formen aus dem *Pterocera*mergel ca. 94 % Kalk, das der *Subsella*formen aus dem Oberkimmeridge 86 % Kalk, das der *Subsella*formen aus dem tonigen Sandoolithen des Oberoxford dagegen nur etwas über 50 % Kalk. Für die Korrelation von Dicke und Ventralklappenlänge fanden wir indessen eine andere, nicht mit dem Kalkgehalt konforme Reihenfolge, die aber mit der Häufigkeit und Stärke der auftretenden Anwachsstreifenstufen identisch war. Eine gewisse Beziehung zum Einbettungssediment ist auch hier vorhanden, da die Sedimente in dieser Anordnung verschieden klastisch sind, was andererseits wieder gewisse Rückschlüsse auf den Grad der Wasserbewegung zuläßt. Deutlicher wird die letztgenannte Beziehung, wenn man die sessile Begleitfauna unserer Terebrateln auf ihre gleichzeitigen Formänderungen untersucht. Es eignen sich dazu besonders die gleichfalls zu den Brachiopoden gehörigen Rhynchonellen, andererseits die für ihre Variabilität bekannten Austern. Hier ist es sehr bezeichnend, daß Schmidt aus den Unterkimmeridgemergeln eine angeblich neue Art einer *Exogyra* beschreibt (*Exogyra gumprechti*), die wesentlich breiter ist als die in den jüngeren und tonigeren Virgulamergeln auftretenden Formen. Noch schlankere und kleinere Formen haben wir im polnischen Bononien, das wieder etwas toniger ausgebildet ist. Ebenso ändert sich im Zusammenhang mit dem Sediment das Längen-Breiten-Dickeverhältnis von *Rhynchonella pinguis* A. Roem., die zum Teil noch in Schichten auftritt, in welchen den biplicaten Terebrateln der Tongehalt offenbar zu hoch ist oder andere Ursachen als ungünstige Lebensverhältnisse auftreten. So scheinen die Terebrateln hohen Sandgehalt und Eisenreichtum nicht zu lieben. Leider konnte ich im pommerschen Malm nur aus dem Unterkimmeridge größere Suiten zusammenbringen, während das Material aus dem Ober-Oxford, dem *pseudomutabilis*-Glaukonitsandstein und aus den Tonmergeln des Portland im Liegenden der *scythicus*-Lager zur variationsstatistischen Bearbeitung nicht ausreicht. Auf einige Wachstumsunterschiede der *Rhynchonella pinguis*

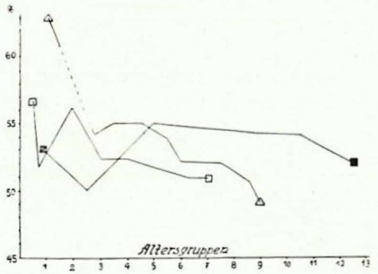


Abb. 1. Prozentualer Längenzuwachs in der Ontogenie biplikater Terebrateln. □ = Unterkimmeridge von Zarnglaff, △ = Oberkimmeridge von Zarnglaff, ■ = Bisuffarcinata-Formen aus Schwaben.

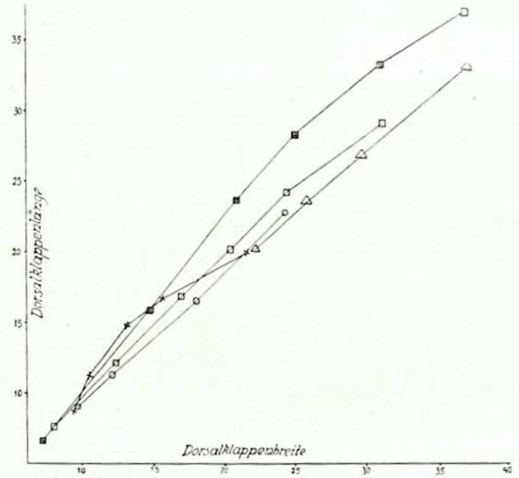


Abb. 2. ○ = Formen aus dem Oberoxford von Zarnglaff, × = Humeralis-Formen von Alfeld. Übrige Zeichen wie Abb. 1.

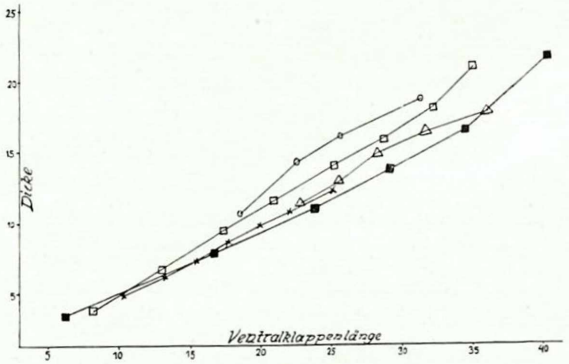


Abb. 3. Zeichenerklärung wie Abb. 1 und 2.

A. Roem. in verschiedenen Horizonten machte bereits M. Schmidt aufmerksam. Abgesehen von den dort angegebenen Unterschieden scheinen die Formen sowohl aus dem *pseudomutabilis*-Glaukonitsandstein, wie die des Portland größer als die des Unter-Kimmeridge. Die ersteren sind relativ flacher, die zweiten relativ stärker gefaltet. Stärke der Wasserbewegung und Verschlammung scheinen die wichtigsten formbeeinflussenden Faktoren zu sein, die auf Faltung und Schalenschlußwinkel verschieden wirken. Gelegentlich haben wir sehr deutliche Hinweise für Anpassungen an das Sediment, wie bei *Plicatula* mit ihren Schalenfortsätzen, die stets nur in den tonigen Schichtpaketen vorkommt und mit geringen Schwankungen des Tongehalts in der Häufigkeit der Schalenfortsätze variiert. Im schwäbischen Jura scheint nach E. Hennig die Wirkung der Außenreize auf Brachiopoden und Bryozon ähnlich zu sein. In Pommern können wir wegen der Seltenheit der Bryozoen diese Beziehungen leider nicht nachprüfen. Die Brachiopoden zeigen jedenfalls im pommerschen Jura ebenfalls den von Hennig erwähnten „schroffen Wechsel zwischen starker Entwicklung und völligem oder fast völligem Fehlen in horizontaler und vertikaler Schichtverfolgung".

Wenn wir also versuchen, uns mit Hilfe der Variationsstatistik von der Unexaktheit des sogenannten „Taktgefühls" des Systematikers freizumachen, so nützt uns das bei nicht rein pelagischen Formen wie vielen Ammoniten gar nichts, solange wir nicht Sediment und Abänderung der Biocönosen mit in den Kreis der Betrachtungen ziehen. Infolge der meist zyklischen Meeressedimentation müssen solche Anpassungen dem Nichttektoniker den Eindruck iterativ-orthogenetischer Entwicklungstendenzen erwecken. Unter Beibehaltung der alten Nomenklatur selbst bei variationsstatistischer Erfassung müßte man über die Biplicaten des pommerschen Malm dann sagen: Sie haben sich vom oberen Oxford bis Oberkimmeridge so entwickelt, daß im Oberoxford *Zieteni*-Formen vorherrschen, im Unterkimmeridge *subsellate*- und im Oberkimmeridge *Bauhini*-Typen. In der Tat können wir im Süddeutschen Jura solche Formenreihen iterativ lokal konstruieren. Regional geht es schon nicht, weil mit der fortschreitenden Einengung dieses Sedimentationsraumes die Riffazies in das Sedimentationsbecken hineinwandert. Meiner Ansicht nach sind daher die Fülle von sogenannten Arten biplikater

Terebrateln nicht nur des pommerschen Malm in erster Linie als nicht erbliche Standortsmodifikationen zu bezeichnen, zumal in der grobooolithischen Fazies rings um die Korallenriffe des Mittelkimmeridge wieder die gleichen Formen infolge gleicher Umweltreize aufzutreten scheinen, wie im Oberoxford. Das Material war für eine statistische Auswertung leider nicht umfangreich genug. Allerdings ist es unwahrscheinlich, daß in diesem doch recht langen Zeitraum eine nicht zu konservative Art sich gar nicht weiterentwickelt haben sollte, aber es dürfte außerordentlich schwierig sein, die Überschneidungen dieser formgebenden Prinzipien völlig zu enträtseln, da sich die Standortsverhältnisse selbst nach langen Zeiträumen nie ganz gleichartig wiederholen. Gerade im Malm kommen indessen mehrfach sehr ähnliche Faziesrepetitionen vor, die, nach den üblichen paläontologischen Auffassungen, eine allzugroße Festigung eventuell erworbener „erblicher Eigenschaften" verhinderten.

Die Darstellung dreier Merkmale im Korrelationsbild nach Kirchner habe ich auch versucht. Sie hat aber, wie Kirchner selbst betont, eigentlich nur Anschauungswert und bringt uns der Lösung der Probleme in unserem Falle nicht näher.

Der Bau der biplikaten Terebrateln scheint für bestimmte Lebensverhältnisse sehr verschiedenaltriger Erdperioden günstig gewesen zu sein. Im Obersilur Gotlands tritt in den Muldemergeln die sehr ähnliche *Meristina tumida* Dalm. auf, während in höherprozentigen Kalken eine Ablösung durch die schlanker gebauten *Poramboniten* erfolgt. Ganz außerordentlich ist die Übereinstimmung der Schalenkonfiguration zwischen *Athyris subtilita* Hall aus dem Oberkarbon Nordamerikas und unserer *Ter. subsella*, worauf schon Pompeckj und Abel hingewiesen haben. Der Anpassungstypus unserer Biplicaten wurde mehrfach in der Erdgeschichte von verschiedenen Brachiopodengattungen aus erreicht, die schwer an einen Konservativstamm anzuschließen wären. Es liegt offenbar ein vollständiges Vikariieren dieser Konvergenzerscheinungen vor.

Obwohl die Untersuchung der biplicaten Terebrateln und der damit zusammenhängenden Fragen noch keineswegs abgeschlossen ist, können wir unsere bisherigen Ergebnisse der paläobiologischen Probleme des pommerschen Malm etwa in folgende Sätze zusammenfassen:

Die Fossilien des pommerschen Malm liegen nur in wenigen Ausnahmen als annähernde Übereinstimmung von Biozönosen, Thanatozönosen und Grabesgemeinschaften vor.

Die Populationen sessiler Lebewesen sind durch Aufbereitungsvorgänge in Fraktionen zerlegt, ohne daß es sich dabei um eigentliche Strandsedimente handelt, da die Wirbeltiere vorwiegend nach dem Unterkiefergesetz der Leicheneinbettung (Weigelt) vorkommen.

Bei nicht pelagischen, schlechten Leitfossilien sind entwicklungsgeschichtliche Studien besonders wünschenswert, um das Verhältnis von phylogenetischer Abänderung zur Standortsmodifikation zu klären.

Zu diesem Zweck wurden die biplikaten Terebrateln verschieden alter Schichten variationsstatistisch untersucht und mit besonderer Methodik auf Vollständigkeit der Populationen geachtet.

Die rhythmischen iterativen Formenreihen der Biplikaten werden zu Sedimentationszyklen in Beziehung gesetzt und andere Faunenelemente vergleichsweise betrachtet.

Die Anpassungen werden durch Konvergenzbeispiele aus älteren Formationen erhärtet. Dadurch bestätigt sich der Verdacht, daß es sich bei der großen Zahl der beschriebenen Arten aus der Gruppe der Biplicaten und der Insignes um eine einzige Art handeln könnte, während andererseits an diesem Beispiel die ungeheure Schwierigkeit einer exakten Artbestimmung in der Paläontologie erläutert werden konnte.

Es scheint notwendig, bei Artbeschreibungen von benthonisch lebenden Tieren die Diagnose durch einige sedimentpetrographische, zahlenmäßige Angaben zu ergänzen.

Benutzte Literatur.

Abel, O.: Paläobiologie und Stammesgeschichte, Jena 1929.

Brockmeier, H.: Umwelt und Schalenbau der Schnecken und Muscheln. Zeitschr. d. D. geol. Ges. Bd. 84, 1932.

Bubnoff, S. v.: Die ladinische Fauna von Forno. Verh. d. Heidelb. Naturw.-med. Vereins N. F. XIV. Bd. 1921.

Dacqué, E.: Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere, Berlin 1921.

Deecke, W.: Das Vikariieren der Organismen in der geologischen Vergangenheit. Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges. Bd. 78. 1926.

Haas, H. J.: Kritische Beiträge zur Kenntnis der jurassischen Brachiopodenfauna des schweizerischen Juragebirges und seiner angrenzenden Landesteile. Abh. d. schweiz. paläont. Ges. Vol. XVI. 1889.

Hennig, E.: Wesen und Wege der Paläontologie. Berlin 1932.

Kaufmann, R.: Variationsstatistische Untersuchungen über die „Artabwandlung" und „Artumbildung" an der oberkambrischen Trilobitengattung *Olenus* Dalm. Abh. a. d. geol. paläont. Inst. d. Univ. Greifswald. H. X. 1933.

Kirchner, H.: Modell zur Veranschaulichung variationsstatistischer Untersuchungsergebnisse. Paläont. Ztschr. Bd. 13. 1931.

Lewinski, J.: Monographie géologique et paléontologique du Bononien de la Pologne. Mém. de la Soc. Géol. de France No. 56. Time XXIV. 1923.

Öpik, A.: Brachiopoda protremata der estländischen ordovizischen Kukruse-Stufe. Acta, Commentationes Tartuensis (Dorpatensis) A. XVII$_1$ 1930.

Richter, K.: Geologischer Führer durch die Zarnglaff-Schwanteshagener Malmbrüche. Mitt. a. d. geol.-paläont. Inst. d. Univ. Greifswald Nr. 7, 1931.

Sahni, M. R.: Morphology and Evolution of certain Jurassic Terebratulids. The Annals and Magazine of Natural History. 2. 10 Ser. London 1928.

Schmidt, M.: Über Oberen Jura in Pommern. Abh. d. Pr. geol. Landesanstalt N. F. H. 41. 1905.

Schöndorf, Fr.: Über einige Terebrateln des oberen Jura von Hannover. Jahresber. d. nieders. geol. Ver. Bd. 5. 1912.

Teichert, C.: Biostratigraphie der Poramboniten. N. Jahrb. f. Min. Geol. u. Pal. Beil.-Bd. LXII. Abt. B. 1930.

Truemann, A. E.: The use of Gryphaea in the correlation of the lower Lias. Geol. Mag. 59. 1922.

Weigelt, J.: Angewandte Geologie und Paläontologie der Flachwassergesteine usw. Fortschr. d. Geol. u. Pal. H. 4. 1923.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Abhandlungen und Berichte der Pommerschen Naturforschenden Gesellschaft Stettin = Dohrniana

Jahr/Year: 1934

Band/Volume: 13

Autor(en)/Author(s): Richter Konrad

Artikel/Article: Paläobiologische Probleme im pommersehen Malm mit besonderer Berücksichtigung der biplicaten Terebrateln 161-175