

Interpretation von Serienschliffen bei Brachiopoden, am Beispiel von Dogger-Terebratuliden aus dem Basler Jura

Autor(en): **Singeisen-Schneider, Verena**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Eclogae Geologicae Helvetiae**

Band (Jahr): **69 (1976)**

Heft 1

PDF erstellt am: **21.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-164495>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Interpretation von Serienschliffen bei Brachiopoden, am Beispiel von Dogger-Terebratuliden aus dem Basler Jura

Von VERENA SINGEISEN-SCHNEIDER¹⁾

ZUSAMMENFASSUNG

Verschiedene Terebratuliden, *Terebratula perovalis* SOWERBY, *Heimia mayeri* CHOFFAT und *Terebratula omalogastyr* ZIETEN (GREPPIN 1900), aus den Humphriesi-Schichten (Bajocien) des Basler Jura werden mit orientierten Serienschliffen untersucht. Aussenmorphologisch gleiche Individuen sowie Modelle von Brachidien (Armgerüste) werden in verschiedenen Richtungen geschnitten. Gleichgrosse, aber aussenmorphologisch unterschiedliche Formen sowie verschiedene ontogenetische Stadien der gleichen Art werden dagegen zum Schleifen einheitlich nach der Lateralkommissur orientiert. Aus den Schliffbildern werden Seiten- und Aufsichtprojektion rekonstruiert.

Die Auswertung aller dieser Schliffserien und Rekonstruktionen führt zu folgenden Ergebnissen:

1. Verschiedene Gattungen und Arten, die grosse aussenmorphologische Unterschiede aufweisen, haben sehr ähnliche Brachidien.
2. Das Längenwachstum von Brachidium und Dorsalklappe ist isometrisch.
3. Das Verhältnis zwischen der Länge des Brachidiums einerseits und dem Abstand zwischen Brachidiumende und Vorderrand der Dorsalklappe andererseits bleibt im Laufe der Ontogenie konstant. Es weist zudem, bei allen bis jetzt untersuchten Formen, einen identischen Wert auf.

Wegen diesen festen Beziehungen zwischen dem Brachidium und der Dorsalklappe ist es somit nicht möglich, die nach den üblichen Orientierungen (nach der Lateralkommissur oder dem Symmetriepan) erhaltenen Schliffbilder richtig zu interpretieren. Da diese Schliffe stärker variieren als die Morphologie des Brachidiums, ist eine exakte systematische und taxonomische Klassifikation nur mit einer Rekonstruktion möglich.

RÉSUMÉ

Diverses Térébratules, *Terebratula perovalis* SOWERBY, *Heimia mayeri* CHOFFAT et *Terebratula omalogastyr* ZIETEN (GREPPIN 1900), provenant des couches à Humphriesi (Bajocien) du Jura Bâlois sont étudiées à l'aide de coupes sériees orientées. Des individus ayant la même morphologie externe, ainsi que des modèles de Brachidium, sont coupés selon des directions variées. Des formes de même taille mais de morphologie externe différente, ainsi que divers stades ontogénétiques d'une même espèce sont au

¹⁾ Geologisches und Paläontologisches Institut der Universität Freiburg, Pérolles, CH-1700 Freiburg.

contraire, coupés selon une orientation unique, basée sur la commissure latérale. A l'aide de ces coupes sériées, on reconstruit les projections latérales et en plan des spécimens.

L'exploitation de toutes les coupes sériées et des reconstructions montre les résultats suivants:

1. Divers genres et espèces ayant de grandes différences dans leur morphologie externe possèdent des brachidium très semblables.
2. La croissance en longueur du brachidium et de la valve dorsale est isométrique.
3. Le rapport entre la longueur du brachidium d'une part et la distance entre la pointe terminale du brachidium et le bord antérieur de la valve dorsale d'autre part, reste constant pendant l'ontogenèse. De plus, il garde la même valeur chez toutes les formes examinées jusqu'à maintenant.

Ces résultats démontrent qu'il n'est pas possible de donner une interprétation valable à partir de coupes sériées obtenues selon les orientations usuelles (d'après la commissure latérale ou le plan de symétrie) à cause des rapports constants entre le brachidium et la valve dorsale. Les intersections qui en résultent sont tellement plus variables que la morphologie du brachidium lui-même, qu'une bonne classification systématique et taxonomique n'est possible qu'au moyen de reconstructions.

SUMMARY

Three species of Terebratulidae, *Terebratula perovalis* SOWERBY, *Heimia mayeri* CHOFFAT and *Terebratula omalogastyr* ZIETEN (GREPPIN 1900), from the Humphriesi beds (Bajocian) in the Bâle Jura, have been studied by orientated serial sections. Both individuals with similar external morphology and large-scale models with similar brachidia were cut along various directions. Individuals of similar size but varying external morphology, as well as individuals of the same species showing various ontogenetic stages, were cut along an orientation perpendicular to the lateral commissure. Lateral and plan projections of each individual were reconstructed from these sections.

The data collected from the sections and the reconstructions lead to the following conclusions:

1. Various genera and species with considerable difference of external morphology have highly similar brachidia.
2. The growth of the length of the brachidium and the dorsal valve is isometric.
3. The ratio of the length of the brachidium to the distance between the end of the brachidium and the front of the dorsal valve is constant during ontogenesis. This ratio has a constant value for all species examined.

These results show that it is not possible to make a correct interpretation of sections having the usual orientation (perpendicular to the lateral commissure or to the symmetry plane) because of this constant relationship between the brachidium and the dorsal valve. A valid systematic and taxonomic classification is only possible from a complete reconstruction of internal morphology: serial parallel sections show a much greater apparent variability of the brachidium than that which is observed from complete reconstruction.

1. Einführung

Innenstrukturen von Brachiopoden haben in letzter Zeit eine grosse systematische und taxonomische Bedeutung erlangt. Häufig stellen sie diagnostisch wichtige Merkmale von Gattungen dar. Viele homöomorphe und milieuangepasste Formen sind nur durch ein genaues Studium der Innenstrukturen systematisch richtig einzuordnen. Es ist üblich, zur Untersuchung dieser Innenstrukturen Serienschliffe anzufertigen.

Durch das Zusammenspiel von Sekretion und Resorption können im Laufe der Ontogenie die Brachidien (Armgerüste) ihre Form stark verändern. Um Schliffbilder verschiedener Formen ohne Rekonstruktion miteinander vergleichen zu können, wählt man deshalb Adulttiere, die immer nach den gleichen aussenmorphologischen Kriterien orientiert werden. BARCZYK (1969) zeigt die Bedeutung einer

konstanten Orientierung, indem er terebratulide Brachidien in verschiedenen Richtungen schneidet, sie wieder rekonstruiert und je nach Schnittwinkel verschiedene Formen erhält. AGER (1956) schlägt vor, die Brachiopoden so zu orientieren, dass der hinterste Teil der Lateralkommissur (L) senkrecht zur Schliffebene liegt. Nach seiner Meinung (1965) ist eine Rekonstruktion meist überflüssig: "In my opinion this is rarely necessary or even desirable, since the objective record of the sections is far preferable to the subjectivity of the reconstruction."

Verschiedene Autoren haben Zusammenhänge zwischen der Form der Schale und den Innenstrukturen erkannt. So ist z. B. der Winkel zwischen dem Schlosszahn und der Lateralkommissur bei dickeren und seitlich zusammengepressten Formen grösser als bei dünneren und breiteren Formen der gleichen Art (MIDDLEMISS 1959). Schliesslich handelt es sich bei Formen mit einer Umbonalhöhle meist um kugelige Individuen (WESTPHAL 1969).

Weiter konnten ALMERAS (1970) und DELANCE (1974) zeigen, dass die Form des Brachidiums von den Schalenproportionen abhängt: Der Winkel zwischen den Brachidienarmen ist bei langen, schmalen Formen klein, bei breiten Formen gross.

WESTBROEK (1969) erkannte, dass Transversalschnitte durch das dreidimensionale Septalium je nach Schnittrichtung und bei verschiedenen ontogenetischen Stadien unterschiedlich verlaufen können. Leider wurden seine Überlegungen von späteren Autoren nicht für andere Brachiopodengruppen übernommen, gilt doch immer noch die Auffassung, es genüge, adulte Brachiopoden nach ihrer Aussenmorphologie konstant zu orientieren, um die Schliffbilder miteinander vergleichen zu können.

Mit Hilfe von präzisen Rekonstruktionen und Modellen soll gezeigt werden, dass diese Untersuchungsart zu Fehlschlüssen führen muss und die sich darauf stützende Brachiopoden-Systematik und Taxonomie einer kritischen Nachprüfung unterzogen werden sollte. So widersprechen die vorliegenden Untersuchungen z. B. der fundamentalen Aussage von ALMERAS (1970, S. 95): «Croire que la variabilité des caractères internes est en général plus faible que celles des caractères externes, comme cela s'écrit encore de nos jours, est une idée fausse, malheureusement trop répandue, dû au fait que le nombre de specimens sectionnés par espèce est le plus souvent très limité».

Das Untersuchungsmaterial, Terebratuliden aus dem Dogger (Humphries-Schichten), entspricht dem von ALMERAS. Es ist deshalb naheliegend, einige Merkmale, die speziell ALMERAS für systematisch wichtig hält, in bezug auf Schnittrichtung und ontogenetische Stadien kritisch zu prüfen.

ALMERAS (1970, S. 102–117) interpretiert die Schliffbilder 1–5 (Fig. 1b) folgendermassen:

1. Obwohl Form und Länge des Schlossfortsatzes (Sf) starken individuellen Schwankungen unterworfen ist, wird er als ausgezeichnetes Art- und Gattungsmerkmal bezeichnet. Das Auftreten oder Fehlen der Umbonalhöhle (U) hängt von der Wölbung des dorsalen Wirbels ab. Umfasst eine Gattung Arten mit flacher und gewölbter Schale, so kann das Auftreten oder Fehlen der Umbonalhöhle eine Gattung charakterisieren.
2. Die Form der Schlosszähne (Sz) gilt als Gattungsmerkmal.

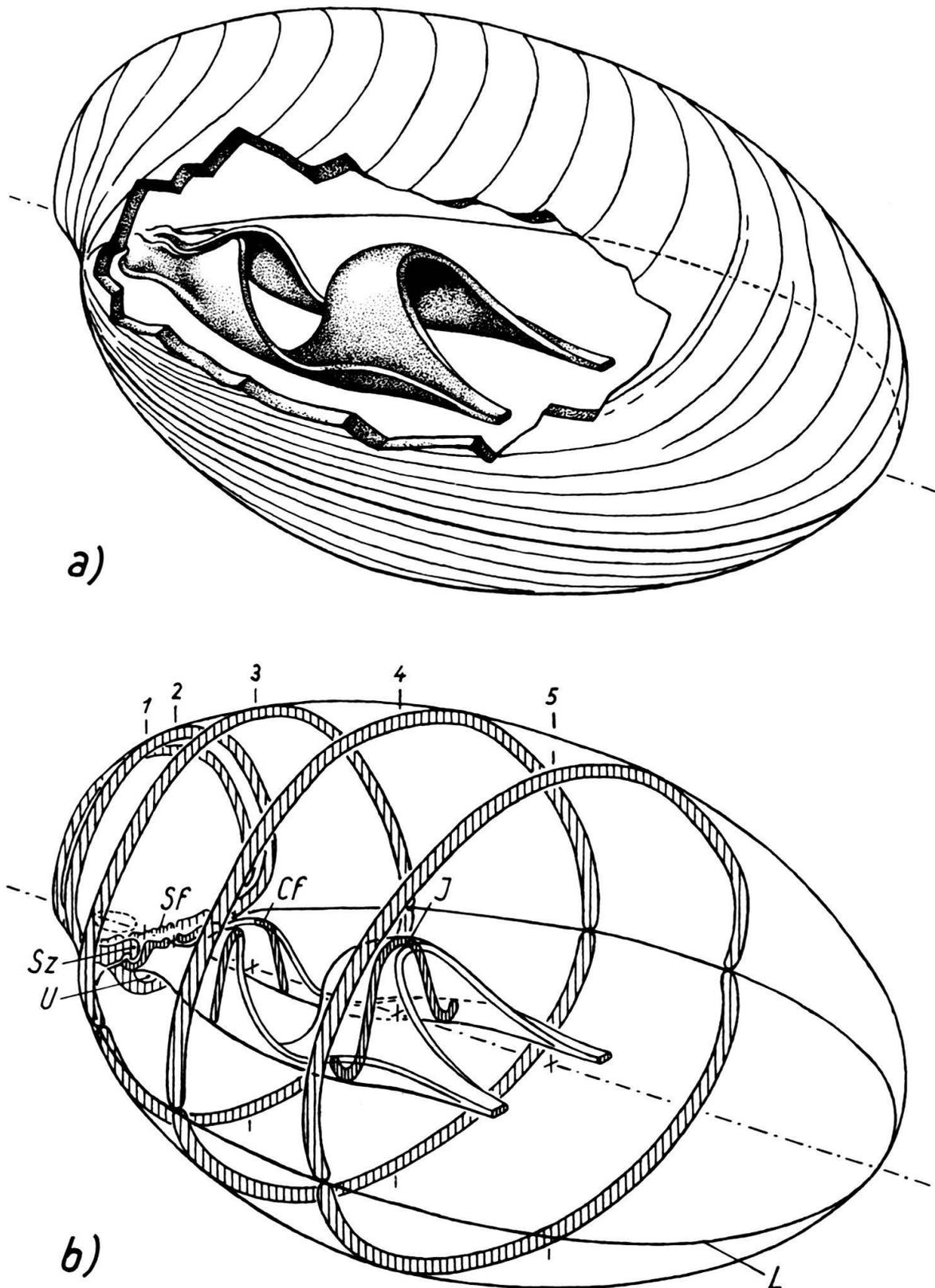


Fig. 1. Schema eines Terebratuliden.

a) Form und Lage des Brachidiums. b) wichtigste Schnittebenen (schraffiert) durch: 1. Schlossfortsatz (Sf) und Umbonalhöhle (U), 2. Schlosszähne (Sz), 3. Cruralfortsatz (Cf), 4. Cruralverbindung = Jugum (J), 5. Brachidiumende. 1-5 = Projektionslänge. L = Lateralkommissur.

3. ALMERAS sowie ROLLET (1970) beschreiben die Cruralfortsätze (Cf) als zwei gegen die ventrale Klappe zugespitzte Plättchen, die zur Symmetrieebene der Schale entweder parallel oder mehr oder weniger geneigt sein können. Variationen des Neigungswinkels können durch individuelle Schwankungen entstehen, sie werden in diesen Fällen zur Aufstellung von Morphotypen verwendet; oft werden sie auch als Artmerkmal herangezogen. Der Index (I) aus der Höhe des Cruralfortsatzes und der Dicke der Schale (D_S) an dieser Stelle gilt als gutes Artmerkmal (siehe Fig. 2).
4. Die Form der Cruralverbindung = Jugum (J) weist im Transversalschnitt einige Variationen auf, die für die Unterscheidung in Arten und Gattungen herangezogen werden. Der Index (II) zwischen Höhe des Jugum und der Dicke der Schale an dieser Stelle gilt als gutes Gattungsmerkmal (siehe Fig. 2).
 ROLLET (1970) und ALMERAS (1970) geben als wichtigste Parameter die mit der Schalendicke (D_S) korrelierten Höhen des Cruralfortsatzes und des Jugum an. Dabei ergeben sich drei Möglichkeiten: entweder ist das Jugum oder der Cruralfortsatz höher oder beide sind gleich hoch. ROLLET schreibt: «Ce n'est pas la valeur dimensionnelle de l'épaisseur qui intervient, ni la gibbosité de la coquille, mais sa position systématique.»
 Leider beschreibt ALMERAS nicht, wie er die Höhen jeweils gemessen hat. Indem ich die seinen Abbildungen entnommenen Schalenbreiten mit seinen Indices I oder II multipliziert habe, bin ich zum Schluss gekommen, dass es sich um die in Fig. 2 eingezeichneten Höhen (h_{Cf} und h_J) handeln muss.
5. Eine kritische Betrachtung der Brachidiumlänge ist insofern von Bedeutung, als bei ALMERAS alle Indices der Innenstrukturen diese Länge enthalten. Auch werden anhand der Abstände zwischen Serienschliffen die Längen der verschiedenen Innenstrukturen gemessen (Schloss- und Cruralfortsatz, Zahn- und Artikulationslänge usw.). Es ist üblich, diese Masse in % der Dorsalklappenlänge anzugeben (DELANCE 1974).

2. Material und Methode

Die in dieser Arbeit erwähnten Terebratuliden stammen aus den Humphrieschichten (Bajocien, Dogger). Einen Teil sammelte ich selbst bei Zunzgen (Sis-sach/BL, Schweiz), andere stellte mir freundlicherweise das Naturhistorische Museum Basel zur Verfügung. Es handelt sich um dieselben Formen, die GREPPIN (1900) beschrieb. Ich übernehme deshalb seine Nomenklatur und verweise auf seine Abbildungen. Eine genaue, den neueren Erkenntnissen entsprechende, systematische Zuordnung ist in Vorbereitung.

Bei den Formen A(263/52), B(75/52), C(1/52), D(62/52), E(18/52) und F(261/52) handelt es sich um *Terebratula perovalis* SOWERBY (GREPPIN 1900, pl. XVIII, fig. 2, 3, 6, 7, 10). Bei der Form G(16/45) um *Heimia mayeri* CHOFFAT (GREPPIN 1900, pl. XVIII, fig. 9) und bei den Formen H(L202/4), I(L1888/8) und K(L202/1) um *Terebratula omalogastyr* ZIETEN (GREPPIN 1900, pl. XVIII, fig. 8, 14, 15). *Terebratula perovalis* vom Fundort Zunzgen stimmt sicher nicht mit *Dundrythyris perovalis* SOW. überein, wie ALMERAS vermutet.

Die Brachiopoden wurden vor dem Schleifen in einen Kunstharzquader eingeschlossen. Von jedem Schliff wurden Folienabzüge angefertigt. Aus den gezeichneten Schliffbildern rekonstruierte ich dann schliesslich die Seiten- und Aufsichtsprjektion, wobei die Zeichnungen genau nach den Seiten des Einschlussquaders orientiert wurden. Die Einzelheiten der Rekonstruktionsmethode werden später veröffentlicht. In einer Gipsform wurden drei identische Modelle eines Brachidiums aus 1 mm dicken Platten von PVC hergestellt und in je einen Kunstharzblock eingeschlossen.

3. Ergebnisse

3.1. Variation der Merkmale infolge unterschiedlicher Orientierung der Brachiopoden

3.1.1. Drei identische Modelle eines terebratuliden Armgerüsts werden gleich orientiert, in je einen gleich grossen Kunstharzblock eingegossen und darauf in verschiedenen Neigungswinkeln, aber immer senkrecht zur Sagitalebene geschnitten (Fig. 2). Die Schnittbilder weichen stark voneinander ab. Ausser den Neigungswinkeln von Cruralfortsatz und Jugum verändern sich auch ihre relativen Höhen (Indices I und II bei ALMERAS), so dass $I_b < I_{Ib}$ und $I_d > I_{Id}$ ist. Misst man die Längen (l) der drei Brachidien mit Hilfe des Schleifabstandes (= Projektion), so erhält man bei *c* und *d* kleinere Werte als bei *b*.

3.1.2. Zwei Individuen der gleichen Art, die nach der Aussenmorphologie nicht zu unterscheiden sind (A und B), werden in verschiedenen Richtungen geschnitten (Fig. 3). Die beiden rekonstruierten Seitenprojektionen (Fig. 3a) decken sich in Form und Länge. Bei den Aufsichtsprjektionen (Fig. 3b) werden die Brachidien je nach Projektionswinkel verkürzt, entsprechend werden die Winkel zwischen den Brachidienarmen stumpfer. Vergleicht man die Schnittbilder (Fig. 3c), so erkennt man, dass bei A scheinbar eine grosse Umbonalhöhle vorhanden ist, bei B dagegen scheint sie zu fehlen. Der Schlossfortsatz erscheint bei Form A plankonkav, gefranst und bis über die Cruralbasis erhoben, bei Form B gestielt und gefranst. Auch die Schlosszähne erscheinen in den beiden Schnittrichtungen ganz unterschiedlich geformt. Abgesehen davon, dass die Neigungswinkel von Cruralfortsatz und Jugum bei den beiden Formen stark voneinander abweichen, sind auch die Höhen nicht konstant ($AI:0,22 = AII:0,22$; $BI:0,16 < BII:0,24$).

Die verglichenen Schnittbilder sind damit so verschieden, dass sie nach ALMERAS zwei verschiedenen Gattungen oder Arten zugeordnet werden müssten.

Die Schnittbilder von Form A müsste man in die Nähe der Spezies *Stiphrothyris fabianiarcelini* (ROCHE), pl. 53, oder *Sphaeroidothyris doultgensis* (RICHARDSON & WALKER), pl. 47, einordnen.

Die Form B dagegen dürfte etwa den Arten *Dorsoplicathyris teveleyensis* nov. sp., Morphotyp A, pl. 150, *Aromasithyris subcanaliculata* (OPPEL), pl. 205, oder *Morrisithyris amoena* (SEIFERT), pl. 25 A-C, entsprechen.

3.2. Vergleich der Merkmale bei gleicher Orientierung der Brachiopoden

3.2.1. Zwei gleich dimensionierte Individuen, die nur im Stirnrand Unterschiede aufweisen, werden in gleicher Orientierung (senkrecht zur Lateralkommissur)

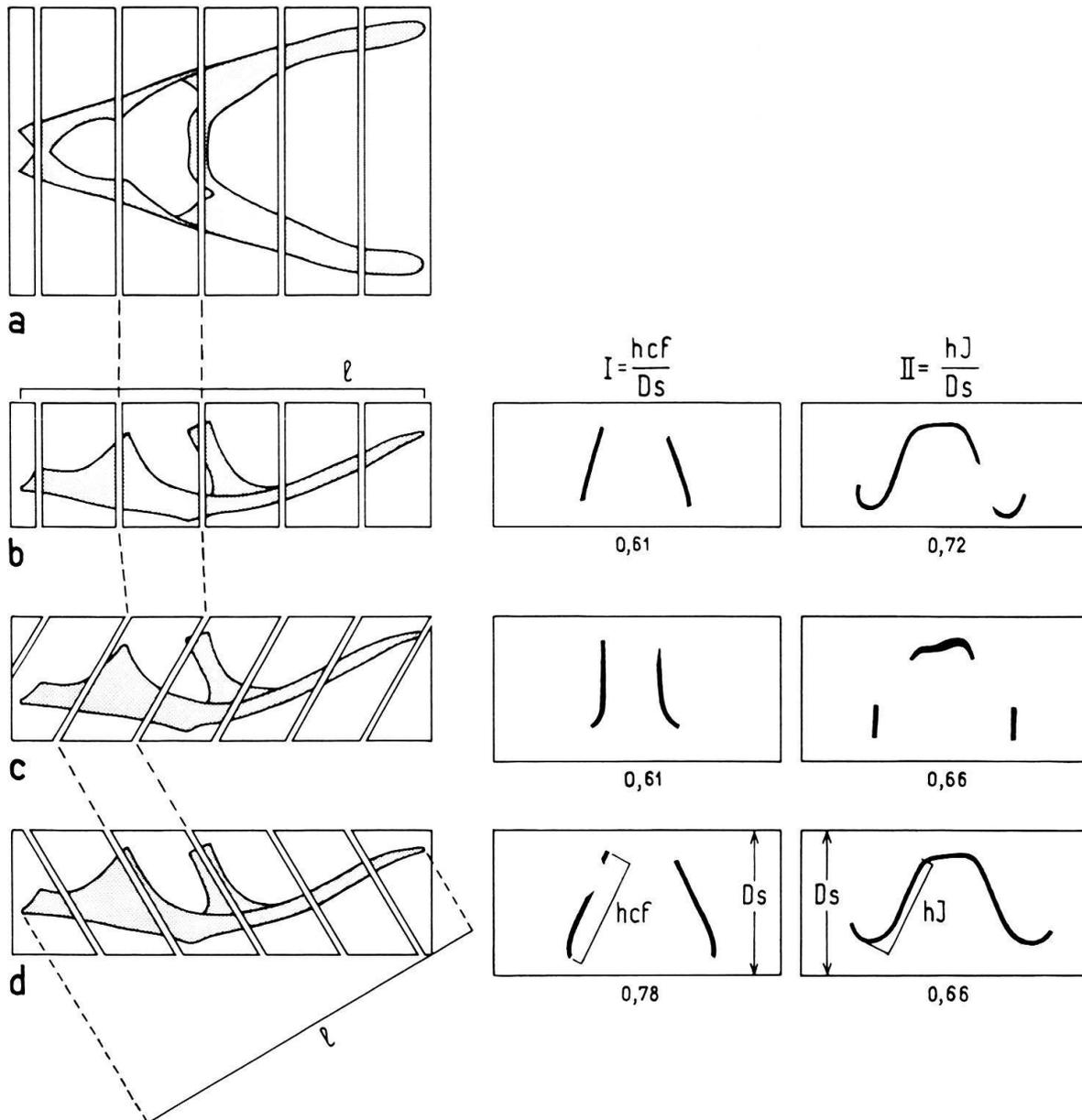


Fig. 2. Identische, in Kunstharz eingeschlossene Brachidienmodelle in drei verschiedenen Richtungen geschnitten.

a) Aufsicht, b-d) Seitenansichten mit den drei verschiedenen Schnittrichtungen und den entsprechenden Schnittbildern. h_{cf} = Höhe des Cruralfortsatzes, h_J = Höhe des Jugum, D_s = Schalendicke an der Stelle, wo Höhe des Jugum oder des Cruralfortsatzes gemessen werden. l = Projektion der Brachidiumlänge, wobei die Projektionsrichtung der Schnittrichtung entspricht. Weitere Erläuterungen siehe Text.

geschnitten (Fig. 4, C und D). C besitzt einen geraden Stirnrand, bei D ist ein starker Sinus ausgebildet (Fig. 4a). Die Rekonstruktion der Seiten- und Aufsichtspiegelung (Fig. 4b) decken sich, was bereits aus den übereinstimmenden Schliffbildern (Fig. 4c) hervorgeht. Es scheint damit keinen Zusammenhang zwischen der unterschiedlichen Form der Frontalkommissur und dem Brachidium zu geben.

3.2.2. Zwei gleich lange, aber verschieden breite Formen C und E werden in gleicher Orientierung geschnitten und miteinander verglichen (Fig. 5).

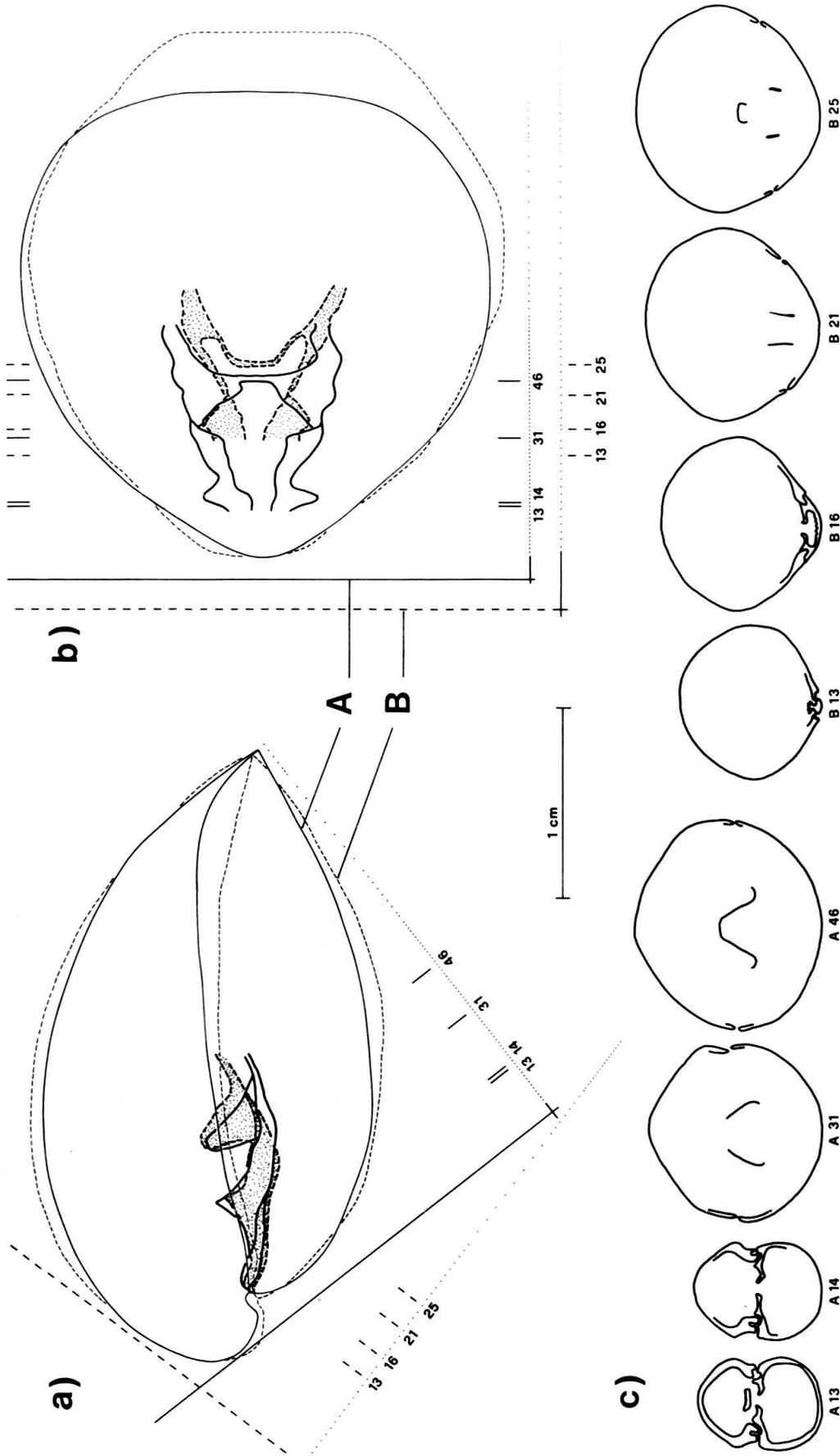


Fig. 3. Rekonstruktionen von zwei gleich grossen, in unterschiedlichen Richtungen geschnittenen Individuen (A und B) von *Terebratula perovalis*

SOWERBY. A = ausgezogene Linien, weisse Flächen; B = unterbrochene Linien, punktierte Flächen.

- a) Beide Seitenprojektionen übereinander gezeichnet, wobei sich die Wirbel der beiden Individuen decken;
- b) Aufsichtprojektionen übereinander gezeichnet, wobei sich die Wirbel der beiden Individuen decken;
- c) Vergleich der wichtigsten Schnittbilder der Rekonstruktionen markieren die für die Rekonstruktionen ausgewerteten Schliffbilder. Die Punkte auf den Längsachsen des Bezugssystems der Rekonstruktionen markieren die für die Rekonstruktionen ausgewerteten Schliffbilder. Die Schnittlinien der abgebildeten Schliffbilder sind in den Rekonstruktionen mit einem Strich und der dazugehörigen Schliffnummer markiert. Die dargestellten Schliffbilder sind im Vergleich zu den Rekonstruktionen um die Hälfte verkleinert.

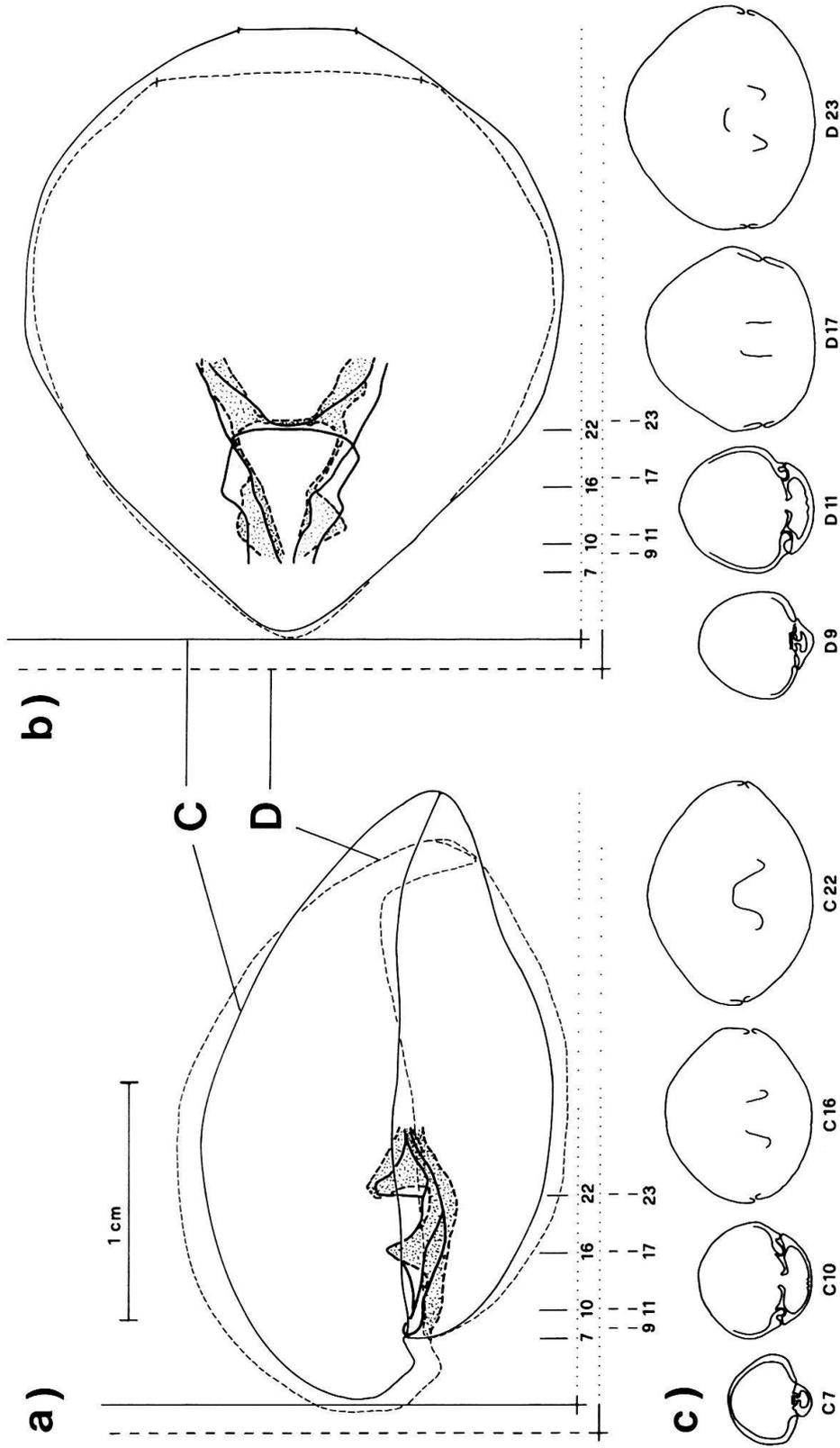


Fig. 4. Rekonstruktionen der Seitenprojektionen (a) und Aufsichtprojektionen (b) und Vergleich der wichtigsten Schliffbilder (c) von den sich im Stirnrand unterscheidenden Formen C und D von *Terebratula perovialis* Sow. C = ausgezogene Linien, weiße Flächen; D = unterbrochene Linien, punktierte Flächen. Weitere Erläuterungen siehe Figur 3.

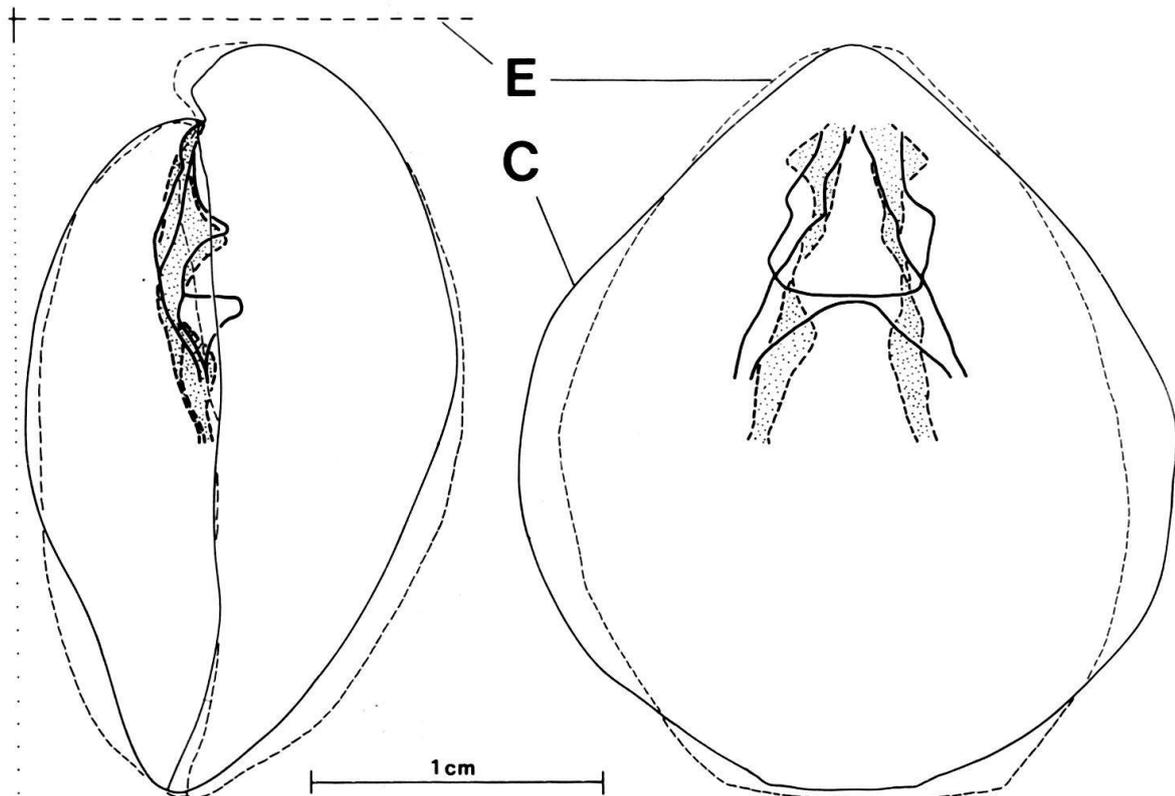


Fig. 5. Vergleich von Seiten- und Aufsichtprojektionen zweier gleich langer, aber verschieden breiter Individuen (C und E) von *Terebratula perovalis* Sow. C = ausgezogene Linien, weisse Flächen; E = unterbrochene Linien, punktierte Flächen. Weitere Erläuterungen siehe Figur 3.

Die Schnittbilder (hier nicht abgebildet) sind in allen Merkmalen gleich. Die Seitenprojektionen stimmen, ausser dass die beiden Brachidien verschiedene Längen aufweisen, in allen Merkmalen gut überein (bei Form E ist das Jugum nicht erhalten). Aus der Aufsichtprojektion ist ersichtlich, dass bei der breiten Form C der Winkel zwischen den Brachidiumästen grösser ist als bei der schmalen Form E. Bei der Form C ist zudem der Verlauf der Brachidymbasis leicht kurvig. Berücksichtigt man diese beiden Punkte, so ergeben die Brachidiumlängen der beiden Formen praktisch identische Werte. Um die reelle Länge des Brachidiums bestimmen zu können, ist es notwendig, sowohl die Seiten- als auch die Aufsichtprojektion zu rekonstruieren.

3.2.3. Es werden die Seitenprojektionen und Schliffbilder dreier gleich langer und gleich breiter Formen (F, G, H), die aber deutliche aussenmorphologische Unterschiede aufweisen, miteinander verglichen (Fig. 6). Die Formen weichen aussenmorphologisch so stark voneinander ab (z. B. Wölbung der Dorsalklappe), dass sie verschiedenen Arten oder sogar Gattungen zugeordnet worden sind (siehe GREPPIN 1900). Bei einem Vergleich der Seitenprojektionen bemerkt man zuerst einmal den verschiedenen Verlauf der Brachidymbasis. Bei F sinkt die Basis deutlich unter die Linie der Lateralkommissur, nach einem Knick steigt sie wieder darüber. Bei G verläuft die Basis zuerst parallel zur Lateralkommissur und steigt

dann leicht an. Bei H steigt sie sofort in gerader Linie über die Lateralkommissur. Die drei Formen wurden alle senkrecht zur Lateralkommissur orientiert, was bedeutet, dass die drei Brachidien beim Schleifen in ganz verschiedenen Winkeln getroffen wurden. Ein Vergleich der Schnittbilder der drei Formen zeigt denn auch, dass sie in gleicher Masse voneinander abweichen wie die verschiedenen geneigten Schnitte durch A und B (Fig. 3). Keinesfalls können effektive morphologische Abweichungen und durch die Schliffrichtung bedingte Differenzen auseinander gehalten werden. Es ist auch deutlich zu sehen, dass die Längen der verschiedenen verlaufenden Brachidien nicht allein aus den Abständen der Schliffe berechnet werden können.

3.2.4. Drei verschiedene ontogenetische Stadien der gleichen Art (H, J, K) werden miteinander verglichen (Fig. 7). Der Winkel zwischen den Brachidienästen ist bei den drei Formen identisch. Die Seitenprojektionen zeigen dagegen, dass sich die Brachidien in ihrem Verlauf in bezug zur Lateralkommissur deutlich unterscheiden. Dies hat wieder unterschiedliche Schliffbilder zur Folge: Der Schlossfortsatz ist verschieden geformt; bei K ist die Umbonalhöhle sichtbar, bei H und J fehlt sie; die Form der Schlosszähne ist verschieden; je grösser das Individuum, umso grösser wird der Neigungswinkel zwischen der Symmetrieebene der Schale und dem Cruralfortsatz einerseits und dem Jugum andererseits; vergleicht man die Indices I und II, so ist bei H: I (0,28) > II (0,26), bei J: II (0,39) > I (0,28) und bei K: II (0,32) > I (0,27).

In Figur 8 werden die Schalen der beiden jüngeren Individuen soweit aufgeklappt, bis die Linie ihrer Lateralkommissur auf die entsprechenden Anwachslinien der älteren Form zu liegen kommt. Die rekonstruierten Brachidien der drei verschiedenen grossen Individuen liegen dadurch auf einer kontinuierlichen Linie. Im Verlauf der Ontogenie verändert sich die Form der Brachidien nicht wesentlich. Am vorderen Rand des Cruralfortsatzes und des Jugums wird gleichmässig Material angelagert. Die Anwachslinien (W) sind bei präparierten Brachidien deutlich zu sehen (Fig. 9). Kalzitfilamente (F) stossen in Wachstumsschüben nach vorn. Die Form der hinteren Cruralfortsatz- und Jugumkante zeigt grössere individuelle Variabilität, da hier das Material mehr oder weniger rasch resorbiert wird. Die Lage der Brachidiumbasis bleibt bestehen, das Brachidium nimmt nur an Länge zu. Dadurch verändert es aber seine Stellung in bezug zur jeweiligen Lateralkommissur, die durch das Wachstum der Schale immer weiter nach oben wandert (RUDWICK 1968).

3.3. Beziehung zwischen der Lage des Brachidiums und der Dorsalklappe

Das Verhältnis zwischen der Länge der Seitenprojektion der Brachidiumbasis und der Dorsalklappe ist bei allen untersuchten Brachiopoden (verschiedene aussenmorphologische Formen und unterschiedliche ontogenetische Stadien) $2,6 \pm 0,15$. Daraus ist zu schliessen, dass das Längenwachstum der Dorsalklappe und des Brachidiums eines Individuums isometrisch verläuft. Man kann nun jedes ontogenetische Stadium eines Individuums rekonstruieren und den Abstand zwischen jeweiligem Brachidiumende und vorderstem Schalenrand messen. In Figur 10 wird die Zunahme dieser Abstände (d) im Laufe der Ontogenie der Formen A-K

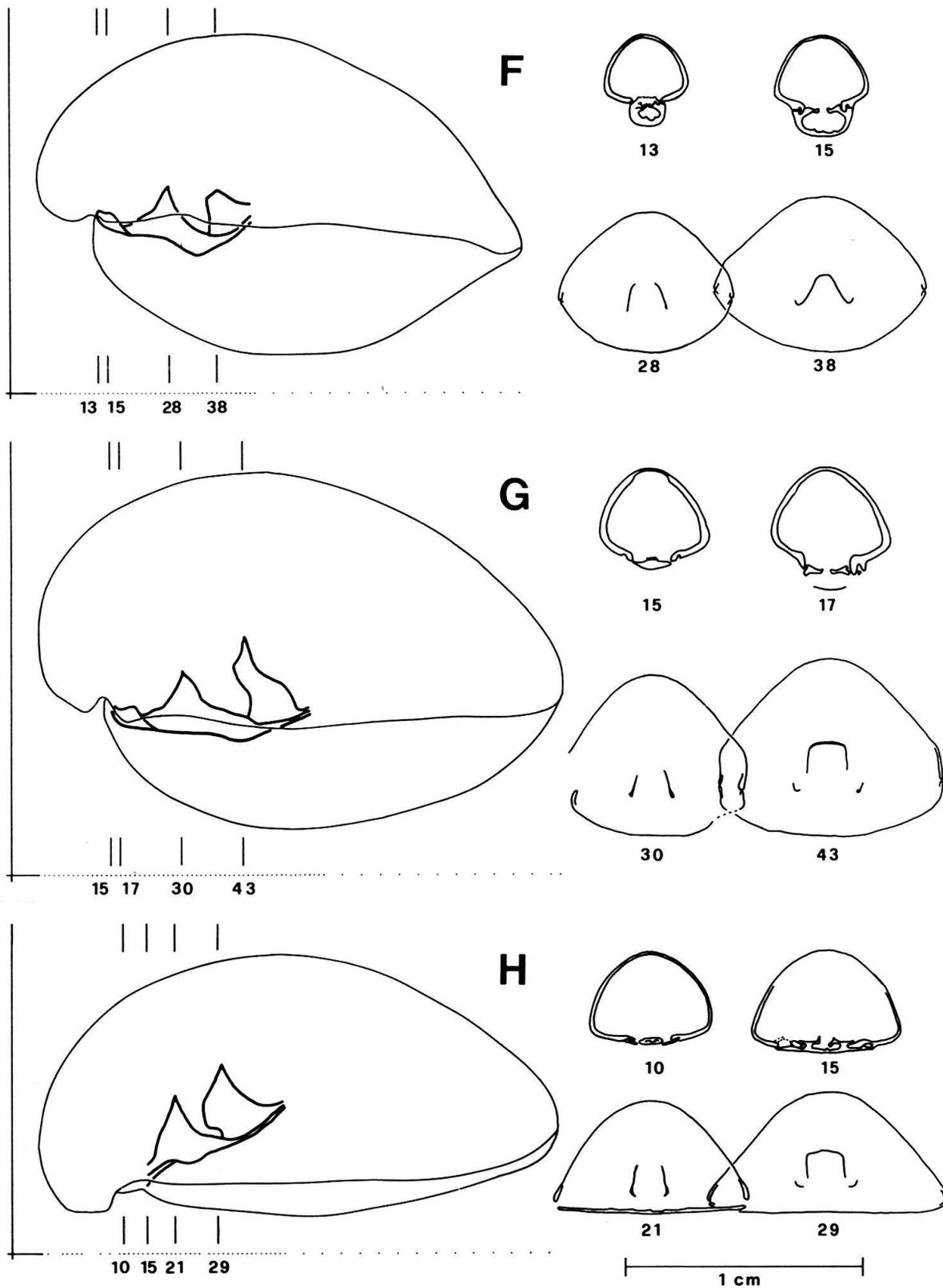


Fig. 6. Vergleich der Seitenprojektionen und Schnittbilder der drei gleich langen und gleich breiten Formen, *Terebratulina perovalis* SOW. (F), *Heimia mayeri* CHOFFAT (G) und *Terebratulina omalogastyr* ZIETEN (H), welche deutliche aussenmorphologische Unterschiede aufweisen. Weitere Erläuterungen siehe Figur 3.

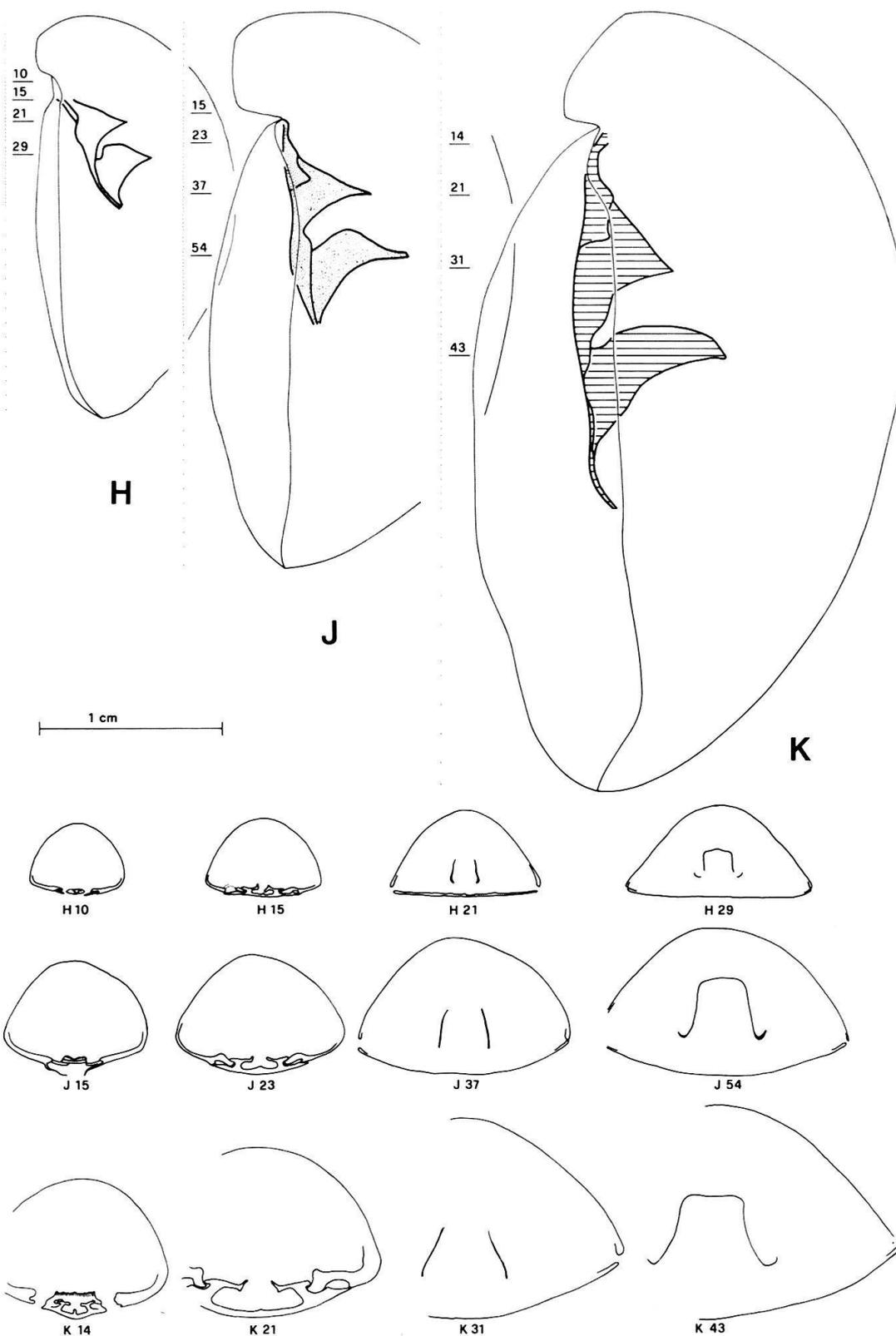


Fig. 7. Vergleich der Seitenprojektionen und Schnittbilder verschiedener ontogenetischer Stadien (H, J, K) von *Terebratula omalogastyr* ZIETEN. H = Brachidium weiss, J = punktiert, K = schraffiert. Weitere Erläuterungen siehe Figur 3.

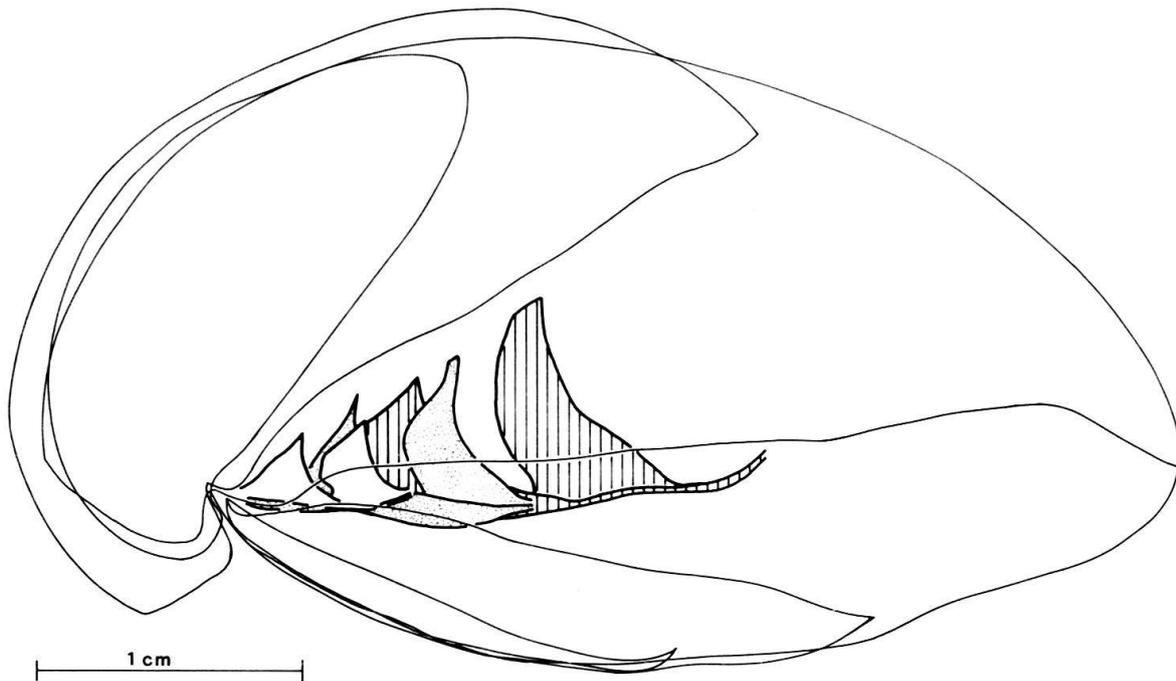


Fig. 8. Die drei ontogenetischen Stadien (H, J, K) von *Terebratula omalogastyr* ZIETEN übereinander gezeichnet. Die Schalen der beiden jüngeren Stadien sind so weit aufgeklappt, dass die Linien ihrer Lateralkommissur auf die entsprechenden Anwachslineien der älteren Form zu liegen kommen. Die Brachidien der drei Individuen liegen alle auf einer Linie (vgl. Fig. 7).

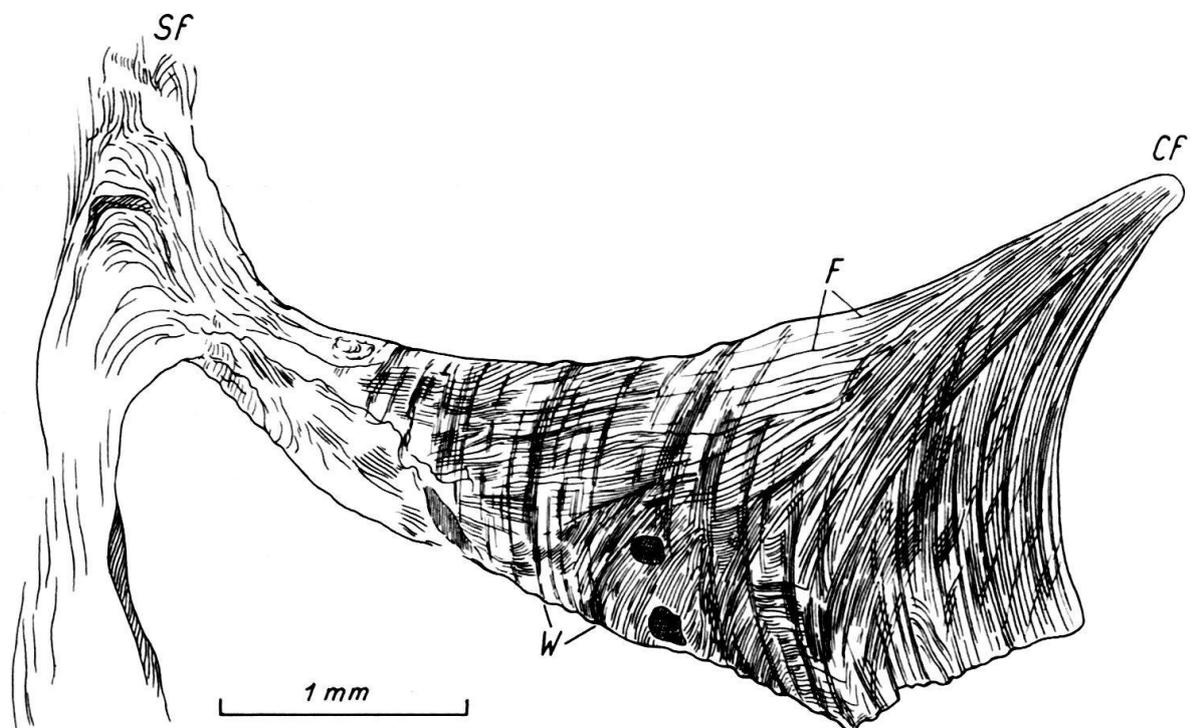


Fig. 9. Ausschnitt aus einem präparierten Brachidium von *Terebratula perovalis* SOW. Sf = Schlossfortsatz, Cf = Cruralfortsatz, F = Kalzitfilamente, W = Anwachslineien.

für immer gleiche Einheiten der Brachidienbasis (Bl) graphisch dargestellt. Die Distanzen (d) zwischen der Seitenprojektion der Mittellinie der Dorsalklappe und der Brachidiumbasis nehmen bei allen Formen geradlinig und mit gleichem Steigungswinkel zu, d.h. dass bei allen Formen die Distanzen zwischen Dorsalklappe und Brachidium bei entsprechenden ontogenetischen Stadien identisch sind. Häufig ändern die dargestellten Geraden in der letzten Phase etwas ihre Richtung.

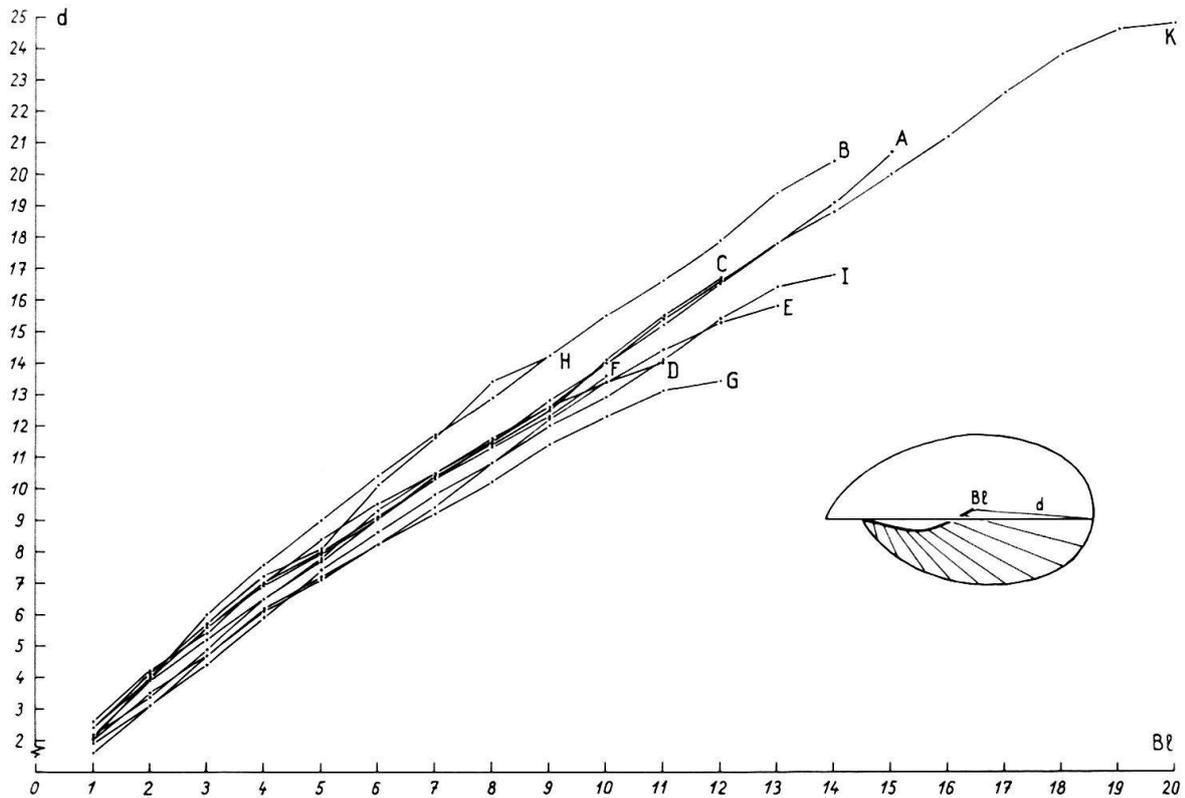


Fig. 10. Beziehung zwischen dem Brachidium und der Dorsalklappe der Individuen A-K. Bl = Länge der Brachidiumbasis, d = Distanz zwischen den Vorderenden von Brachidium und Dorsalklappe (12,5 Einheiten entsprechen 1 cm).

4. Diskussion

In Figur 7 wurde gezeigt, dass Individuen der gleichen Art, die in verschiedenen ontogenetischen Stadien geschnitten werden, ganz unterschiedliche Schnittbilder ergeben. Diese Tatsache führte frühere Autoren zu der Annahme, dass das Brachidium im Laufe seiner Ontogenie ständig seine Form verändere. Aus diesem Grunde wurden nur Brachidien von Adultformen untersucht und für Vergleiche zwischen verschiedenen Arten herangezogen.

Aus Figur 8 wird aber ersichtlich, dass es bei den Terebratuliden keinen Grund dafür gibt, nur Adulttiere miteinander zu vergleichen. Die Form der Brachidien verändert sich nämlich im Laufe der Ontogenie nur unwesentlich (abgesehen von ganz jungen Stadien).

Dazu kommt, dass es kein sicheres Kriterium für das Adultstadium gibt. Die gebräuchlichen Kriterien wie «gedrängte Anwachslienien» oder «starke Sinusbildung» können eben so gut auf Milieueinflüssen beruhen. CHUANG (1959) fand bei Untersuchungen an *Lingula unguis* L., dass Individuen noch während des Adultstadiums (Abgabe von Geschlechtsprodukten) ihre Grösse verdoppeln können (zwischen 22,6 und 50,0 mm Schalenlänge). Auch zeigten Untersuchungen von MATOX (1955) an *Laqueus californicus*, dass die gleiche Art, je nach Wassertiefe, verschiedene Grössenmaxima aufweisen kann.

Weiter zeigt Figur 10, dass der Verlauf der Brachidiumbasis der Form der Dorsalklappe entspricht (konstante Zunahme des Abstandes). Auch Individuen, die sich aussenmorphologisch so stark unterscheiden, dass sie verschiedenen Gattungen zuzuordnen sind (G und H), stimmen in diesem Abstand überein. Abgesehen von diesem, von der Form der Dorsalklappe abhängigen Verlauf der Brachidiumbasis, sind sich die Armgerüste der aussenmorphologisch stark verschiedenen Gattungen recht ähnlich, was dem eingangs zitierten Satz von ALMERAS widerspricht. Diese Abhängigkeit des Brachidiumverlaufs von der Dorsalklappenform könnte folgende biologische Bedeutung haben. Das kalkige Brachidium trägt beim lebenden Individuum den kompliziert gebauten zweiarmigen Lophophor. Jeder Arm besteht aus einer knorpeligen Achse, von der lange flexible Filamente ausgehen. Die Filamente sind infolge ihrer eigenen Festigkeit in konstanter Stellung und unterteilen dadurch den Mantelraum in verschiedene, der Ein- und Ausatmung dienende Räume. Die Filamente stehen dabei in dauerndem Kontakt mit dem Mantel. Einige rezente Terebratuliden sekretieren Kalzitnadeln im Lophophor. Obwohl diese Nadeln nie zu einem zusammenhängenden Gerüst verschmelzen, bilden sie doch eine genügend kompakte Masse, um ausnahmsweise fossilisiert zu werden. So konnte beispielsweise für eine bestimmte Terebratuliden-Gruppe gezeigt werden, dass sich die Form des Lophophors sowie dessen Abstand vom Mantel und damit die Länge der Filamente während der letzten 70 Millionen Jahre nicht verändert haben (STEINICH 1965). Für die Unterteilung des Mantelraumes durch die Filamente in Ein- und Ausatembereiche scheint daher der konstante Abstand des Lophophors vom Mantel eine wichtige Rolle zu spielen. Es erscheint wahrscheinlich, dass die Stellung des Lophophors durch den, der Dorsalklappenform entsprechenden, Verlauf des Brachidiums bedingt ist. Vielleicht gelingt es, Terebratuliden-Gruppen und deren phylogenetische Zusammenhänge aufgrund unterschiedlicher Brachidium-/Dorsalklappen-Abstände zu charakterisieren. In Figur 10 wurde bei den Geraden häufig gegen das Ende eine leichte Abweichung festgestellt. Es ist möglich, dass es sich hier um ein Merkmal für Senilität handelt.

Dieser direkte Zusammenhang zwischen Dorsalklappenform und Brachidiumverlauf zeigt deutlich, wie unzweckmässig es ist, Brachiopoden nach der Lateralkommissur zu orientieren. Brachidien der gleichen Art, aber verschiedener ontogenetischer Stadien, sowie Brachidien von verschiedenen Arten mit mehr oder weniger gewölbter Dorsalklappe schneidet man mit dieser Methode immer wieder in unterschiedlichen Richtungen, was zwangsläufig zu den verschiedensten Schnittbildern führt. Alle anfangs erwähnten, von ALMERAS aufgestellten Kriterien werden dadurch in Frage gestellt.

In letzter Zeit wurden viele homöomorphe Formen beschrieben, die nur auf Grund der Schliffbilder von Innenstrukturen in verschiedene Gattungen oder Arten unterteilt worden sind. Es bleibt abzuklären, in wie vielen Fällen es sich nur um verschiedene Wachstumsformen der gleichen Gattung oder Art handelt, die wegen der Orientierung nach der Kommissur verschiedene Schliffbilder ergeben haben. Ein Beispiel möge das zeigen: ALMERAS schreibt, dass seine *Stiphrothyris champfromierensis* nov. sp. aussenmorphologisch mit der Art *Wattonithyris nunneyensis* (BUCKM.) übereinstimmen könnte. Er stellt aber sehr grosse Unterschiede beim Vergleich der Innenstrukturen fest (ALMERAS 1970, pl. 55, für *St. champfromierensis* und MUIR-WOOD 1936, fig. 27, für *W. nunneyensis*). Berücksichtigt man aber die verschiedenen Fehlerquellen, die bei der Interpretation von orientierten Schnittbildern auftreten können, so ergeben sich keine zwingenden Gründe, die beiden beschriebenen Formen verschiedenen Gattungen zuzuordnen.

Es ist oft schwierig, ontogenetische Reihen, wie sie in Figur 8 dargestellt sind, aufzustellen, da die Dorsalklappenwölbung innerhalb einer Population starke individuelle Variationen zeigt, was einen unterschiedlichen Verlauf der Brachidiumbasis zur Folge hat (z. B. bei *Terebratula perovalis* SOW.).

In den Figuren 2-8 ist zu sehen, dass die wirkliche Brachidienlänge von der aus Schliffabständen zusammengesetzten abweicht. Der Grund dieser Differenz ist wieder die Schlifforientierung, der Verlauf der Brachidiumbasis sowie die Vernachlässigung des Öffnungswinkels zwischen den Brachidiumarmen. Es bleibt nachzuprüfen, ob aus diesem Grund DELANCE (1974, p. 33) zu folgendem Schluss kommt: «Ayant pratiqué ces mensurations je suis arrivé à la conclusion que la longueur relative des diverses pièces du brachidium n'a pas de grande valeur taxonomique dans les Zeilleriacea. En effet, ces dimensions relatives ont une forte variabilité interne qui ne permet pas de mettre en évidence des discontinuités nettes entre les espèces.»

Weitere Zusammenhänge zwischen Aussenmorphologie und Brachidienform wurden schon zu Beginn erwähnt. So haben z. B. verschiedene Autoren einen Zusammenhang zwischen Öffnungswinkel der Brachidiumäste und der Schalenbreite feststellen können. DELANCE findet bei seinen Zeilleriaceen einen direkten Zusammenhang zwischen Öffnungswinkel der Arme und Breite der Frontalkommissur und weist deshalb auf die Bedeutung der Form der Frontalkommissur hin. Diese Beobachtung gilt nicht für die hier untersuchten Formen. Die Aufsichtspjektion in Figur 5b vergleicht ein weitwinkliges mit einem spitzwinkligeren Brachidium, wobei die Länge der Frontalkommissur bei der schmalen Form grösser ist als bei der breiteren Form. In Figur 4 werden die Brachidien zweier Brachiopoden, die sich im Verlauf der Frontalkommissur unterscheiden, verglichen. Die beiden Brachidien stimmen überein, die Unterschiede in der Frontalkommissur treten jedoch unabhängig vom Verlauf des Brachidiums auf. Der Öffnungswinkel scheint ausschliesslich mit der Schalenbreite, nicht aber mit der Frontalkommissur, korreliert zu sein. Zwischen Ventralklappe und Verlauf des Brachidiums ergeben sich, mit Ausnahme der Höhe des Jugum, keine nachweisbaren Abhängigkeiten (vergleiche Seitenprojektionen H, Fig. 6).

Die bisherigen Auswertungen dieser Untersuchungen zeigen, dass die Ausbildung der Klappen, d. h. die Aussenmorphologie, mit der Form des Brachidiums und

des Schlossfortsatzes in direktem Zusammenhang stehen. Deshalb sollten sich systematische Untersuchungen nicht nur auf die Innenmorphologie stützen. Um Fehlinterpretationen und wirkliche Unterschiede auseinanderhalten zu können, wird man in Zukunft also nicht darum herumkommen, von jeder neuen Gattung und Art genaue Rekonstruktionen herzustellen. Auch sollte man vermehrt der Schalenstruktur und andern morphologischen Merkmalen Beachtung schenken.

Verdankungen

Herrn Prof. Dr. H. Rieber (Zürich) danke ich für zahlreiche Anregungen und kritische Hinweise. Bei den Grabungsarbeiten war mir H. Lanz, bei der Herstellung des Modells U. Oberli, Präparatoren am Paläontologischen Institut der Universität Zürich, behilflich. Die Schleifmaschine wurde am Paläontologischen Institut für meine Zwecke konstruiert. Die Figuren 1, 2, 9 und 10 zeichnete Herr G. Papaux (Freiburg). Bei der Ausführung der übrigen Zeichnungen half mir mein Bruder P. Schneider (Oberdürnten). Von meinen Kollegen vom Geologischen Institut der Universität Freiburg habe ich vielseitige und freundschaftliche Hilfe erhalten. Besonderen Dank schulde ich Herrn und Frau Prof. Dres. Ch. und M. Caron für ihre stete Hilfsbereitschaft und Gastfreundschaft.

LITERATURVERZEICHNIS

- AGER, D. V. (1956): *A monograph of the British liassic Rhynchonellidae* (Part 1). – Monogr. palaeontogr. Soc. (London) 110.
- (1965): *Serial grinding techniques*. In: KUMMEL, B. & RAUP, D. (Ed.): *Handbook of palaeontological techniques* (p. 212–224). – Freeman, San Francisco/London.
- ALMERAS, Y. (1970): *Les Terebratulidae du Dogger dans le Mâconnais, le Mont d'Or lyonnais et le Jura méridional*. – Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon 39/1 et 2.
- BARCZYK, W. (1969): *Upper Jurassic Terebratulids from the Mesozoic Border of the Holy cross Mountains in Poland*. – Prace Muz. Ziemi 14.
- CHUANG, S. H. (1959): *The breeding season of the brachiopod Lingula unguis (L)*. – Biol. Bull. 117, 202–207.
- DELANCE, J. H. (1974): *Zeilleridés du Lias d'Europe occidentale*. – Mém. géol. Univ. Dijon 2.
- GREPPIN, E. (1898–1900): *Description des fossiles du Bajocien supérieur des environs de Bâle*. – Mém. Soc. paléont. suisse 25, 26, 27.
- MATTOX, N. T. (1955): *Observations on the brachiopod communities near Santa Catalina Island*. In: *Essays in the natural sciences in honor of Capt. Hancock* (p. 73–83). – Calif. Press, Los Angeles.
- MIDDLEMISS, F. A. (1959): *English aptian Terebratulidae*. – Palaeontology 2/1, 94–142.
- MUIR-WOOD, H. M. (1936): *A monograph on the Brachiopoda of the British great Oolite series*. Part 1: *The Brachiopoda of the Fuller's Earth*. – Palaeontogr. Soc. (London) 89.
- ROLLET, A. (1970): *Variation des caractères internes des Térébratules (Brachiopodes): signification spécifique et générique*. – C.R. Soc. géol. France 5, 156–157.
- ROUSSELLE, L. (1956): *Rhynchonellidae, Terebratulidae et Zeilleriidae du Dogger marocain (Moyen-Atlas septentrional, Hauts-Plateaux, Haut-Atlas)*. – Notes Mém. Serv. géol. Maroc 187.
- RUDWICK, M. J. S. (1962): *Filter-feeding mechanisms in some brachiopods from New Zealand*. – J. Linn. Soc. (Zool.) 44, 592–615.
- (1968): *Some analytic methods in the study of ontogeny in fossils with accretionary skeletons*. – J. Paleont. 42/5, 35–49.
- STEINICH, G. (1965): *Die artikulaten Brachiopoden der Rügener Schreibkreide (Unter-Maestricht)*. – Paläont. Abh. 42.
- WESTBROEK, P. (1969): *The interpretation of growth and form in serial sections through Brachiopods, exemplified by the trigonirhynchiid septalium*. – Palaeontology 12/2, 321–332.
- WESTPHAL, K. (1969): *Die Terebratulidae (Brachiopoda) des tieferen Weissjura der schwäbischen Alb nebst Beobachtungen zur Feinstruktur der Schale der Terebratulaceen*. – Diss. Univ. Tübingen.