

Ökologie

Objekttyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Eclogae Geologicae Helvetiae**

Band (Jahr): **72 (1979)**

Heft 3

PDF erstellt am: **21.07.2024**

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.

der zeitlichen Dimension entwickelt hat. Immerhin bestätigen die neuen, genau horizontierten Funde die von ZEISS (1962a) gemachten Angaben über die vertikale Verbreitung der betreffenden Arten. Aber auch den Nachweis der exakten Gleichzeitigkeit von zwei dimorphen Taxa innerhalb eines bestimmten Horizonts können wir nicht erbringen. Der Mumienkalk, welcher die beiden genau horizontierten Stücke *Paraspidoceras berckhemeri* (Mi) (BaJ25826) und *Paraspidoceras submeriani* (Ma) aus der Sammlung Ziergiebel (Fig. 12c) geliefert hat, ist ein Kondensationshorizont. Es ist deshalb nicht bekannt, ob die Exemplare genau gleich alt sind oder nicht. Diese Unsicherheit sollte aber nicht überbewertet werden, weil die Schicht bei mehreren Grabungen in der Eisenerzgrube am Stoberg bei Blumberg (ZEISS 1955 und 1957, HAUERSTEIN 1966 und GYGI 1969) und bei vier Grabungen im Randen (GYGI 1966, 1969 und 1977) eine einheitliche Fauna der oberen Antecedens-Subzone ergeben hat. Die Basis des Mumienkalkes ist eine isochrone Fläche. Das wird durch zahlreiche Ammonitenarten angezeigt, die in diesem Niveau erstmals auftreten (GYGI 1977, Tab. 1). Als Beispiel sei erwähnt, dass die leicht bestimmbare Art *Cardioceras (Maltoniceras) schellwieni*, deren frühestes Auftreten im Mumienkalk ZEISS (1957, S. 192) bei Blumberg nachgewiesen hat, im Randen in drei von vier verschiedenen Grabungen mit einer gesamten Fläche von 74,5 m² immer in der unteren Hälfte des Horizonts erstmals gefunden wurde (GYGI 1977, S. 447, 449 und 450).

Die Zahl der neu gefundenen Struebinien ist so klein und ihre Erhaltung so unvollständig, dass diese Stücke weder zur taxonomischen Gliederung der Untergattung *Struebinia* noch zum Problem des Dimorphismus neue Erkenntnisse bringen. Die von SEQUEIROS (1974) unter dem Namen *Struebinia* abgebildeten spanischen Formen scheinen nicht oder nur teilweise zu diesem Subgenus zu gehören. Weil es uns nicht möglich war, Abgüsse der fraglichen Stücke zu bekommen, und weil die Originale zu DE GREGORIO (1922) als verloren gelten müssen (CHRIST 1958, S. 395), ist eine neue Aussage auch auf diesem Weg nicht möglich, es sei denn, man betrachtet die grossen «*Peltoceras transversarium casalensis*» DE GREGORIO (1922, Tf. 2, Fig. 1–2) beziehungsweise «*fouqueopsis*» (ibidem, Tf. 3, Fig. 1), deren Zugehörigkeit zu *Struebinia* allerdings nicht gesichert ist, und «*Paraspidoceras (Struebinia) nov.sp. 1*» SEQUEIROS (1974, Tf. 28, Fig. 1) sowie das Exemplar in der Sammlung Seyfried (vgl. oben) als Makroconche und die von ZEISS (1962a) beschriebenen Arten als Mikroconche innerhalb der Untergattung *Struebinia*.

Ökologie

Das Verbreitungsgebiet der Untergattungen *Paraspidoceras* s.str. und *Struebinia* liegt vor allem im europäischen Teil der Tethys und in deren nördlichen, epikontinentalen Randmeeren (ZEISS 1962a, S. 34, und SEQUEIROS 1974). Nach den paläokontinentalen Karten von SMITH & BRIDEN (1977, S. 33) liegt das Hauptverbreitungsgebiet der Gattung *Paraspidoceras* s.l. in Paläobreiten zwischen etwa 15°N und 35°N (siehe auch VAN DER VOO & FRENCH 1974, S. 114), wobei zu berücksichtigen ist, dass der warme Klimagürtel während der späteren Jurazeit breiter war als heute. Zur Transversarium-Zeit stiessen die hermatypischen Korallen in Europa bis nach Yorkshire vor (ARKELL 1933, S. 423), das heisst bis auf eine Paläobreite von

mehr als 40° N (nach SMITH & BRIDEN 1977). BARNARD (1973, S. 183) zog aus der Verbreitung von Landpflanzen den Schluss, dass zur Zeit des Mittleren Jura der tropisch-subtropische Klimagürtel bis zu einer Paläobreite von 40° N reichte. Der Lebensraum der Paraspidoceraten lag also im tropischen bis subtropischen Bereich.

Die Paraspidoceraten von Sizilien und Spanien wurden in teils mergeligen Knollenkalken gefunden (WENDT 1963, S. 71, SEQUEIROS 1974, S. 96, Fig. I-46). Die aus dem französischen Südjura, dem Schweizer Jura und von Südbaden (BR Deutschland) bekannten Paraspidoceraten stammen alle aus einer Facies, in der Kieselspongien den schlammigen, kalkigen oder mergeligen Meeresboden entweder flächenhaft als Biostrom besiedelten (GYGI 1969) oder kleine Bioherme bildeten (ENAY 1966, GYGI 1969, Tf. 17, Profil 32). Für die Diskussion der Paraspidoceraten-Ökologie wird der Mumienkalk der Nordschweiz und von Südbaden (GYGI 1977, S. 455) näher betrachtet, in dem sowohl der Mikroconch (*Paraspidoceras berckheimeri*) als auch der Makroconch (*Paraspidoceras submeriani*) eines dimorphen Paares gefunden worden ist (vgl. oben). Die Bank ist 0,05–0,50 m, meistens aber 0,15–0,20 m mächtig. Die Schichtober- und -unterflächen sind sehr uneben. Die mikritische Grundmasse, deren primäre Korngrösse wenige μ beträgt, hat eine fleckig-wolkige Textur von grünlich- bis bräunlichgrauer Farbe. Das Gestein besteht bis zu 50% aus Bioklasten. Diese sind teils mikritisch ohne Textur, teils ist in ihnen lückenhaft das zu Calcit umgewandelte Skelett von Kieselspongien erhalten. Ganze Spongien sind selten, doch muss man annehmen, dass sie primär häufig waren. Wegen der sehr geringen Sedimentationsgeschwindigkeit (vgl. unten) wurden wahrscheinlich die Spongien meistens nicht oder nur teilweise fossilisiert, wobei vom Kieselskelett nur ausnahmsweise Spuren erhalten blieben. Die Bioklasten sind sehr oft von konzentrisch laminierten, bis zu 2 cm dicken Kalkrinden umgeben.

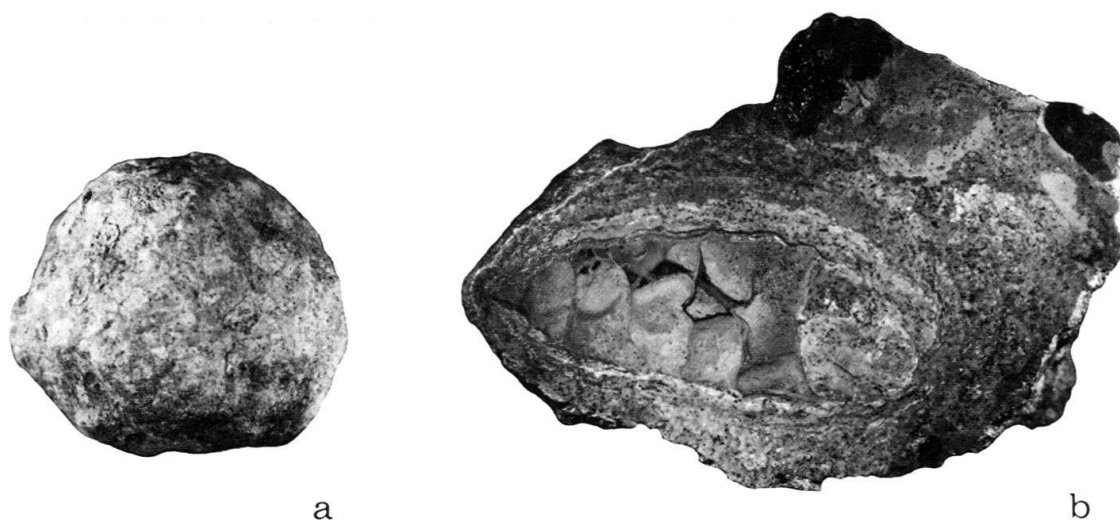


Fig. 14. Onkoide aus dem Mumienkalk.

a = Kugelförmiges Onkoid aus dem unteren Mumienkalk der Grabung RG 81, Schicht 14a, siehe GYGI (1977, Tf. 11, Profil 6), Gächlingen, Kt. Schaffhausen, Schweiz, leg. R. & S. Gygi, $\times 1$. b = Diskoidales Grossonkoid mit einem durch Korrosion teilweise zerstörten *Cardioceras* sp. als Kern und bis 1 cm dicker, konzentrisch laminierten Rinde, Anschliff. Mumienkalk der Grabung RG 88, Schicht 3, siehe GYGI (1977, Tf. 11, Profil 9), Blumberg, Südbaden, BR Deutschland, leg. R. Gygi, $\times 1$.

Diese enthalten Glaukonit und Limonit. Aus kleinen Bioklasten entstehen so kugelige Kalkknollen, deren Durchmesser bis zu 4 cm beträgt (Fig. 14a). Ammonitensteinkerne können bis zum Durchmesser von 15 cm allseitig umkrustet sein, wodurch sie zu diskoidalen Knollen (Mumien) werden (Fig. 14b). Bei grösseren Ammoniten mit bis zu mehr als 30 cm Durchmesser ist die dicke Rinde nur auf der Unterseite gut erhalten, während ihre Oberseite durch Korrosion angelöst ist. Diese Korrosionsfläche ist von einer dünnen, kalkhaltigen Limonitrinde bedeckt. In Dünnschliffen sieht man, dass viele Ammonitenschalen von endolithischen Algen angebohrt sind. Grosse Ammoniten sind schichtparallel, kleine dagegen ohne bevorzugte Orientierung eingebettet. Die Oberfläche von zahlreichen Ammonitensteinkernen ist von einer dünnen Glaukonitschicht überzogen (GYGI 1969, S. 51). Dunkelgrüne Glaukonitkörner mit einem durchschnittlichen Durchmesser von 100 μ (GYGI 1969, Tf. 4, Abb. 15) kommen sowohl in der Grundmasse als auch in den Steinkernen und Rinden von Bioklasten in einer Häufigkeit von 0,5 bis 1% vor. GYGI (1969, S. 44 und Tf. 3, Abb. 9) wies nach, dass mindestens ein Teil dieser Körner frühdigenetisch durch Umwandlung aus Biotit entstanden (vgl. GALLIHER 1935) und deshalb authigen ist.

Der gut erhaltene Teil der Makrofauna des Mumienkalks besteht zu 86,5% aus Ammoniten, unter denen die Perisphinctiden und Oppeliiden bei leichter Vormacht der Perisphinctiden dominieren. Die genaue Zusammensetzung der Fauna ist in Tabelle 12 dargestellt. Das von R. und S. Gygi in den Jahren 1963 und 1970/71 gesammelte Material stammt aus den fünf Grabungen RG 80, RG 207 und RG 212 bei Siblingen sowie RG 81 bei Gächlingen und RG 88 am Stoberg bei Blumberg. Bei den Grabungen wurden alle Fossilien geborgen, die einigermaßen vollständig erhalten waren, um ein möglichst genaues Bild von der Zusammensetzung der Makrofauna zu erhalten. Von den Belemniten kommen nur kleine Exemplare vor. Von diesen sind etwa ein Drittel als Rostren und die übrigen entweder als ganze Phragmokone, meistens aber nur als Teile von solchen erhalten. Wir haben noch keine Erklärung für die Erscheinung, dass in diesem Gestein von den Belemniten

Tabelle 12: Makrofauna des Mumienkalkes aus den fünf Grabungen RG 80, RG 207 und RG 212 bei Siblingen, Kt. Schaffhausen, sowie RG 81 bei Gächlingen, Kt. Schaffhausen, und RG 88 am Stoberg bei Blumberg, Südbaden, BR Deutschland.

Kieselspongien: Lithistida und Hexactinellida	8	0,4%	
Brachiopoda: Rhynchonellida	33	1,8%	
Terebratulacea	88	4,7%	
Bivalvia	39	2,0%	
Gastropoda	9	0,5%	
Cephalopoda: Nautilaceae	1	0,05%	
Phylloceratidae	6	0,35%	} 86,5%
Oppeliidae	728	38,9%	
Perisphinctidae	850	45,4%	
Cardioceratidae	13	0,7%	
Aspidoceratidae	22	1,2%	
Belemnoidea (Teile)	13	0,7%	
Echinodermata: Echinoidea	55	2,9%	
Crinoidea (Teile)	7	0,4%	
Total:	1872	100%	

die zerbrechlichen Phragmokone häufiger fossilisiert wurden als die massiven Rostren. Von den Crinoiden fanden sich nur einzelne Stielglieder, von denen in der Tabelle die grösseren, unzerbrochenen Stücke einzeln gezählt wurden. Die seltenen Haifischzähne und ein Pyknodontiden-Zahn sind in der Tabelle nicht angegeben wie auch ein einzelner Korallenkelch aus der Schicht 8 der Grabung RG 212 (Profil 7 der Tafel 11 in GYGI 1977).

Die Genese von vergleichbaren Kondensationshorizonten wurde vor allem von HOLLMANN (1964), WENDT (1970) und JENKYNS (1971, 1974) diskutiert (siehe auch GIZEJEWSKA & WIECZOREK 1977, S. 174). Die Hauptschwierigkeit für die Interpretation besteht darin, dass im Mumienkalk wie in den Knollenkalken Westsiziliens eine reiche Ammonitenfauna zusammen mit sehr grossen Onkoiden in einem pelitischen Sediment vorkommt. Mehrere Gründe sprechen dafür, dass der Mumienkalk unterhalb der Wellenbasis auch von starken Stürmen, aber noch innerhalb der photischen Zone, abgelagert worden ist. Die pelitische Korngrösse des Sediments zeigt, dass die normale Strömungsgeschwindigkeit des bodennahen Wassers weniger als 1 mm/sec betragen hat (HJULSTRÖM 1939, Fig. 1). Diese Geschwindigkeit hat für eine genügende Zufuhr von Nahrung für die aktiv filtrierenden Spongien und von Sauerstoff genügt. Letzteres kann daraus geschlossen werden, dass die Rinden der Onkoide viel möglicherweise primären Limonit, aber keine Eisensulfide enthalten und dass man im Dünnschliff oft Glaukonitkörner mit vermutlich diagenetisch gebildeten limonitischen Oxidationsrinden findet (vgl. GYGI 1969, S. 44, und GYGI & McDOWELL 1970, S. 115). Die schichtparallele Einbettung der grossen Ammoniten und die nicht eingeregelter Lage der kleinen sowie die Tatsache, dass eine kleine, dünnschalige *Pholadomya*-Art mit beiden Klappen gefunden wurde, spricht dafür, dass das schlammige Sediment nicht durch episodisch starke Strömungen, sondern durch Bioturbation umgelagert wurde. Dadurch erhielt die Grundmasse des Gesteins ihre fleckig-wolkige Textur. Durch Index-Ammoniten und zahlreiche andere Arten ist es erwiesen (GYGI 1977, Tab. 1), dass der durchschnittlich 15–20 cm mächtige Mumienkalk sehr langsam abgelagert worden ist, das heisst im Verlauf von mindestens einer halben Ammoniten-Subzone (vgl. GYGI 1977, Fig. 4). Obwohl es nicht möglich ist, die Dauer einer Subzone direkt anzugeben, darf man für den Zeitraum der Nettosedimentation ein Minimum von 100 000 Jahren annehmen. Bei einer derart langsamen Sedimentation muss das Wasser sehr klar gewesen sein, und die photische Zone dürfte folglich bis in besonders grosse Tiefe hinabgereicht haben. So könnten die Rinden der Onkoide als Algen-Stromatolithen gedeutet werden (GYGI 1969, S. 105), obwohl in ihnen im Dünnschliff keine Algenfilamente nachzuweisen waren. Solche Onkoide können aber nur entstehen, wenn sie periodisch umgelagert werden.

Kugelige, bis mehrere Zentimeter grosse Onkoide (Mumien, vgl. GASCHÉ 1956, S. 44) dürfen als Bildungen der Gezeitenzone gewertet werden, wenn sie entweder in einer bestimmten Schicht sehr häufig sind, wobei manchmal eine Korngrössenzunahme von *unten* nach *oben* vorkommt (inverses Grading, siehe WILSON 1975, Fig. 41–5D), oder wenn sie mit flächenhaften Stromatolithen vergesellschaftet sind, welche deutliche Fenestral-Texturen aufweisen (MOUNTJOY 1975, Fig. 44–4). Diese beiden Erscheinungen kommen im Mumienkalk nicht vor. Es muss also die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, dass die kugelförmigen Onkoide unter der

Wirkung der Schwerkraft aus dem Gezeitenbereich in tiefes Wasser gelangt sind, wie das PLAYFORD & COCKBAIN (1969, S. 1009) beschrieben haben, weil Anzeichen für starke Strömungen des Bodenwassers fehlen, welche die Onkoide eingeschwemmt haben könnten. Eine Verfrachtung durch das Eigengewicht der Onkoide auf einer geneigten Sedimentoberfläche kann man ausschliessen, da in der pelitischen Grundmasse keinerlei Strukturen auf Sedimentgleitungen hinweisen, welche in einem solchen Fall zu erwarten wären. Der Mumienkalk ist fern von Biohermen oder einer Seichtwasserplattform entstanden (GYGI 1969, Fig. 6). Auch die Bohrgänge von endolithischen Algen in Ammonitenschalen des Mumienkalkes dürfen nicht unbesehen als Indikatoren für seichtes Wasser angesehen werden, obwohl sie dies wahrscheinlich in den meisten Fällen sind (SWINCHATT 1969), denn RIEDL (1966, S. 110) fand in submarinen Höhlen, dass endolithische Cyanophyceen in der Grenzregion noch verbreitet sind, wo das übrige Pflanzenwachstum wegen der nicht mehr genügenden Lichtintensität aufhört. Demzufolge muss man im freien Wasser mit dem Vorkommen von endolithischen Algen auch in grösseren Wassertiefen rechnen (vgl. WENDT 1970, S. 445).

Die grossen, fladenförmig-diskoidalen Ammonitenonkoide des Mumienkalkes gleichen den eisenreicheren «snuff-boxes» (eine Bezeichnung englischer Steinbrucharbeiter, die in die Fachliteratur übernommen worden ist), welche GATRALL et al. (1972, Fig. 5–6) aus dem Mittleren Jura von Südengland beschrieben und abgebildet haben. Diese Autoren deuteten die Knollen als eisenhaltige Onkoide, welche sich in einige zehn Meter tiefem Wasser bildeten (S. 100), das in unregelmässigen Abständen stark bewegt war (S. 91). FÜRSICH (1971) untersuchte das Conglomerat de Bayeux an der normannischen Küste in Nordfrankreich, das den Bildungen des südenglischen Inferior Oolite gleicht, und nahm als Ursache für die Umlagerung von in einem feinkörnigen Sediment liegenden Ammonitensteinkernen einen einmaligen, ungewöhnlich heftigen Sturm an (S. 336). Nach HJULSTRÖM (1939, S. 10) muss in Bodennähe strömendes Wasser eine Geschwindigkeit von mindestens 2 m/sec haben, um isometrische Partikeln mit einem Durchmesser von 25 cm umzulagern. Für flache Ammonitenonkoide von dieser Grösse, wie sie im Mumienkalk vorkommen, wäre eine noch wesentlich höhere Mindestgeschwindigkeit zu erwarten. Katastrophale Tropenstürme gehen über ein bestimmtes Gebiet in Abständen von Jahrzehnten bis zu einem Jahrhundert hinweg. Wäre das Sediment des Mumienkalkes in Reichweite solcher Stürme gelegen, dann wäre es wegen des vermutlich sehr langen Zeitraums in der Grössenordnung von mehr als 100 000 Jahren, der für seine Bildung anzunehmen ist, wohl mehrere hundert Mal von starken Strömungen beeinflusst worden. Dabei wären freiliegende Ammonitensteinkerne zerbrochen und abgerieben worden. Dass Steinkerne frei auf der Sedimentoberfläche gelegen sein müssen, wird dadurch bewiesen, dass viele, aber nicht alle, eine onkolithische Rinde haben. Es sind jedoch an den Steinkernen keine Spuren von mechanischem Abrieb zu finden, wohl aber von zum Teil intensiver Korrosion («Subsolution» von HOLLMAN 1964), wie das Figur 14b deutlich zeigt. Es ist deshalb unwahrscheinlich, dass die Grossonkoide des Mumienkalkes durch Stürme umgelagert worden sind, obwohl dies nach den Ausführungen von KUENEN (1964, S. 228) nicht völlig auszuschliessen ist. Hingegen wäre die Umlagerung des pelitischen Sedimentes, die zur Freilegung der Steinkerne führte, am einfachsten durch

gelegentliche, starke Strömung des bodennahen Wassers zu erklären. Onkoide entstehen nur, wenn sie von Zeit zu Zeit umgelagert werden. Weil eine Umlagerung der Grossonkoide durch episodisch wellenbewegtes Bodenwasser nach den obigen Darlegungen für den Mumienkalk wenig wahrscheinlich ist, dachte GYGI (1969, S. 105) an Tiere, welche auf der Nahrungssuche solche Onkoide umgewendet haben könnten, um darunter Schutz suchende Beutetiere aufzustöbern.

Die endolithischen Algen in Ammonitenschalen beweisen, dass der Mumienkalk im photischen Bereich abgelagert worden ist. Das Wasser kann aber nicht seicht gewesen sein, denn die Einbettung kleinerer Ammoniten ohne bevorzugte Orientierung wird von vielen Autoren als Hinweis auf sehr schwach bewegtes Bodenwasser gewertet, was in einem offenmarinen Becken wie dem des Mumienkalkes eine bedeutende Wassertiefe voraussetzt. Der Glaukonit des Mumienkalkes, dessen authigene Entstehung mindestens zum Teil aus Biotit nachgewiesen ist (vgl. oben), lässt auf eine sehr geringe Sedimentationsgeschwindigkeit und vor allem auf eine erhebliche Ablagerungstiefe schliessen. CLOUD (1955, S. 490) gab einen Überblick über die Bildungsbedingungen von Glaukonit und stellte fest, dass das Mineral in kühlem, wenig turbulentem Bodenwasser entsteht. In den Tropen herrschen solche Bedingungen nur in tieferem Wasser. KUENEN (in CLOUD 1955, S. 488) wies darauf hin, dass Glaukonit im tropischen indonesischen Archipel in weniger als 55 m tiefem Wasser nicht vorkommt. PORRENGA (1967, S. 495 und Fig. 1) fand im Nigerdelta (rund 4°N) eine minimale Wassertiefe für die Glaukonitisierung von 60 bis 70 m und schrieb, dass das Mineral dort erst von einer Tiefe von 125 m an häufig wird. PORRENGA (1967) bestätigte die schon von CLOUD (1955) angenommene Temperaturabhängigkeit der Glaukonitbildung. Weil der Mumienkalk wahrscheinlich auf einer Paläobreite von mehr als 30°N entstanden ist und nur verhältnismässig wenig Glaukonit enthält, könnte in diesem Fall die Glaukonitisierung schon in einer Wassertiefe von weniger als 50–60 m stattgefunden haben. Dagegen spricht, dass mit Sicherheit in seichtem Wasser gebildeter Glaukonit im Oxfordian der Nordschweiz nie in Form von scharf begrenzten, dunkelgrünen Körnern auftritt (GYGI 1969, S. 75).

Es ist bemerkenswert, dass mehrere Autoren durch die Auswertung von Faunengesellschaften, die mit dem Mumienkalk vergleichbar sind, auf Wassertiefen derselben Grössenordnung schliessen. ZIEGLER (1967, S. 448) gab für ein ähnliches Faunenspektrum (RIEDL 1966, S. 514) wie das in unserer Tabelle 12 dargestellte eine wahrscheinliche Wassertiefe von 80 bis 100 m an. JENKYNs (1971, S. 337) führt für die Knollenkalke der Tethys eine Fauna an, die sehr gut mit derjenigen des Mumienkalkes zu vergleichen ist, und vermutet einen Höchstwert für die Wassertiefe von 200 m. Für eine ähnliche Ammoniten-Vergesellschaftung aus dem Unter-Tithon von Franken (Süddeutschland) schloss ZEISS (1968a, S. 152) auf einen wahrscheinlichen bathymetrischen Bereich von etwa 40 bis 200 m. Sedimentologische und paläontologische Indizien weisen übereinstimmend darauf hin, dass der Mumienkalk in einer grösseren Wassertiefe abgelagert worden ist, welche um 100 m betragen haben mag.

Es ist schon lange bekannt, dass die Paraspidoceraten selten sind. Dank den im Randen und bei Blumberg durchgeführten systematischen Grabungen und horizontalen Aufsammlungen ist es aber erstmals möglich, darüber eine genaue quantita-

tive Aussage zu machen. Die zwei mit Sicherheit im Mumienkalk gefundenen Paraspidoceraten machen 0,12% der Ammonitenfauna aus und sind somit in diesem Horizont sehr selten. Im folgenden werden drei Möglichkeiten diskutiert, um die Seltenheit der Gattung zu erklären.

1. Die Paraspidoceraten könnten sich auf das Leben in einem besonderen Biotop spezialisiert haben. Die langen seitlichen Fortsätze vor allem der adulten Mikroconche und die damit verbundene starke Einschränkung der Beweglichkeit lässt den Schluss zu, dass diese Formen nur in besonders schwach bewegtem Wasser existieren konnten, wie das zumindest für einen Teil der heteromorphen Ammoniten des Mittleren Jura von Süddeutschland nachgewiesen werden konnte (DIETL 1978, S. 66). Die Spiroceraten sind im süddeutschen Hamiten-Ton «die weitaus häufigsten Ammoniten» (DIETL et al. 1978, S. 220). Dies ist vielleicht durch eine besonders hohe Toleranz dieser Formen gegenüber einem verminderten Sauerstoffgehalt des Wassers zu erklären. Es ist aber keine Facies bekannt, in der Paraspidoceraten besonders häufig sind oder sogar dominieren wie die Spiroceraten im süddeutschen «Hamiten-Ton». Nach unseren Kenntnissen ist die Gattung *Paraspidoceras* s. l. in allen Fundgebieten trotz unterschiedlicher Facies wenig häufig oder selten.

2. Es ist denkbar, dass sich die Paraspidoceraten nur unter speziellen, in einem gegebenen Biotop selten vorkommenden Ausnahmebedingungen behaupten konnten, wie zum Beispiel während bestimmter Stadien einer Sukzession (CLEMENTS 1916). Das Gleichgewicht eines stabilen Ökosystems kann so stark gestört werden, dass die Biozönose weitgehend vernichtet wird. Das vielleicht am besten bekannte Beispiel dafür ist die explosive Vermehrung des Seesterns *Acanthaster planci*, die um 1960 auf einzelnen Riffen des australischen Great Barrier Reef begann und sich im tropischen Pazifik während nur 16 Jahren über rund 13 500 km bis an die Küste von Panama ausbreitete. Auf den heimgesuchten Riffen frass der Seestern die Korallen auf grossen Flächen vollständig ab, womit ein Grossteil der mobilen Fauna ihrer lebensnotwendigen Umweltbedingungen beraubt war und verschwand. Nach den Resultaten von FRANKEL (1977, S. 206) ist es sehr wahrscheinlich, dass es sich dabei um eine periodische, nicht durch den Menschen verursachte Erscheinung im Abstand von mehreren Jahrhunderten handelt, deren nichtgeklärte Ursachen im Ökosystem der Riffe zu suchen sind. Nach einer solchen Katastrophe muss folglich jeweils eine Sukzession des sessilen Benthos eingesetzt haben, während der auch Nektonten und vagiles Benthos wieder zuwanderten. Während einer Sukzession werden frühe, opportunistische Arten mit wenig differenzierten Ansprüchen an die Umwelt nach und nach durch anspruchsvollere verdrängt (COLINVAUX 1973, S. 569), bis sich ein neues Gleichgewicht (Climax) der sessilen Organismen einstellt. Man kann sich vorstellen, dass während der langen Entstehungszeit des Mumienkalkes das Gleichgewicht der sessilen Flora und Fauna mehrmals gestört worden ist und dass die Paraspidoceraten verhältnismässig anspruchslose (opportunistische) Formen waren, welche nur unter den Ausnahmebedingungen einer Sukzession existieren konnten, nämlich dann, wenn die ihnen normalerweise überlegenen, anspruchsvolleren Konkurrenten noch nicht wieder zugewandert waren. Wenig häufiges Auftreten von *Paraspidoceras* während kurzer, in langen Abständen

wiederkehrender Episoden könnte ihre grosse Seltenheit in der Taphozönose des Mumienkalkes erklären. Bei dieser Überlegung wird vorausgesetzt, dass die Paraspidoceraten faciesabhängig waren (vgl. ZIEGLER 1963) und dass die im Mumienkalk überlieferte Ammonitenfauna autochthon ist.

3. Eine weitere Möglichkeit besteht darin, dass die Paraspidoceraten seltene Glieder einer stabilen Biozönose (GAUSE 1936, S. 327) waren, welche sich auf eine bestimmte Nahrung spezialisiert haben. Alle Ammonitenarten des Mumienkalkes haben sich vermutlich auf eine ähnliche, carnivore Weise ernährt (vgl. LEHMANN 1975, S. 192 und 194). DARWIN (1859, S. 127) hat darauf hingewiesen, dass in einem gegebenen Lebensraum die Konkurrenz zwischen Spezies der gleichen Gattung normalerweise härter ist als die Konkurrenz zwischen Spezies aus verschiedenen Gattungen. Die Experimente von GAUSE (1936, S. 329) ergaben, dass eine bestimmte Nische (ELTON 1927) eines Biotops auf die Dauer nur von einer einzigen Spezies eingenommen werden kann. Die mindestens 17 Arten der Gattung *Perisphinctes*, welche GYGI (1977, Tab. 1) für den Mumienkalk angab, sind mit diesen Befunden nur schwer zu vereinbaren. Die Beobachtungen von KOHN (1959) haben aber gezeigt, dass in der Natur tatsächlich mehrere Arten derselben Gattung sich in den gleichen Lebensraum teilen können, nämlich dann, wenn sich jede Art auf eine ganz bestimmte Nahrung spezialisiert und dadurch die Konkurrenz mit den anderen Arten auf ein Mass reduziert wird, welches einer jeden das Überleben sichert. Im Gezeitenbereich der Insel Kauai bei Oahu, Hawaii, fand dieser Autor sechs nah miteinander verwandte Arten der carnivoren Schnecke *Conus*, die alle mit derselben Fangmethode Jagd machen, aber nicht auf die gleichen Beutetiere. Das hat zur Folge, dass die Lebensräume der einzelnen Arten voneinander abweichen und eine Zonierung erkennen lassen. Die Lebensräume überlagern sich aber zu einem grossen Teil. Zahlreiche ähnliche Beispiele hat HUTCHINSON (1973) zusammengestellt. Der Befund über *Conus* kann nicht direkt auf die Ammoniten angewendet werden, weil bei diesen noch eine sehr grosse Unsicherheit darüber herrscht, ob biologische Arten und Gattungen überhaupt erkennbar sind. Dennoch ist die Untersuchung von KOHN für die oben gemachten Überlegungen von grosser Bedeutung, weil LEHMANN (1975, S. 194) darauf hingewiesen hat, dass die Blütezeit der Gastropoden erst nach dem Aussterben der Ammoniten einsetzte und dass die Ammoniten ökologisch wahrscheinlich die Stellung eines Teils der heutigen Gastropoden einnahmen.

Es gibt keine Anhaltspunkte dafür, dass die Paraspidoceraten ähnlich wie die Spiroceraten Spezialisten für eine besondere Facies oder sogar ein Extrembiotop waren. Nicht völlig auszuschliessen ist die Möglichkeit, dass sie opportunistische Arten waren, welche sich nur unter Ausnahmebedingungen wie zum Beispiel während bestimmter Stadien einer Sukzession behaupten konnten. Wegen der komplizierten Form der mit langen seitlichen Fortsätzen bewehrten Gehäuse ist dies aber wenig wahrscheinlich, denn diese Gehäuseform schränkte die Beweglichkeit der Tiere stark ein und lässt eher auf eine spezialisierte Lebensweise schliessen. Hier ist allerdings zu berücksichtigen, dass die Beweglichkeit von allen Ammoniten gering gewesen sein muss und bestenfalls derjenigen von *Nautilus* entsprochen hat (vgl. LEHMANN 1975, S. 189). Auch wenn mehrere Tauchbeobachtungen eine etwas

höhere Fortbewegungsgeschwindigkeit von *Nautilus* ergeben haben als die, welche HAVEN (1972, S. 79) festgestellt hat, so liegt diese doch in jedem Fall deutlich unter der Geschwindigkeit, welche ein mit Gummiflossen ausgerüsteter Mensch unter Wasser erreicht. Man kommt zu der Frage, ob sich bei einer allgemein so geringen Beweglichkeit der Ammoniten Unterschiede in der Fortbewegungsgeschwindigkeit beim Wettbewerb zwischen den Arten überhaupt noch auswirken konnten.

Am ehesten ist anzunehmen, dass die Paraspidoceraten auf eine besondere Nahrung spezialisiert waren, welche sie im Schutz von sessilem Benthos wie zum Beispiel der Spongien suchten, indem sie sich langsam in Bodennähe bewegten. Sie waren also wahrscheinlich seltene, aber dauernd präsente Gleichgewichtsspezies (im Sinn von COLINVAUX 1973, S. 392) der Biozönose des Mumienkalkes. Dass in den Birnenstorfer Schichten juvenile Exemplare nicht ungewöhnlich sind, spricht ebenfalls dafür, dass die Paraspidoceraten Gleichgewichtsspezies waren. Ein Grund für die Seltenheit von *Paraspidoceras* ist in diesem Fall möglicherweise doch die besonders geringe Mobilität dieser Formen, welche inmitten von etwas beweglicheren Konkurrenten lebten. Dies erforderte die Anpassung an eine hochspezialisierte Nische, welche nur eine sehr geringe Populationsdichte erlaubte. Es bleibt abzuklären, ob diese Annahmen auch auf die westliche Tethys anwendbar sind.

Verdankungen

Herr Prof. Dr. R. Enay in Lyon hatte die Freundlichkeit, uns zwei von ihm gefundene Paraspidoceraten zur Untersuchung zu überlassen, und beschaffte einen Gipsabguss des Typus von *Paraspidoceras choffati*. Dank dem Entgegenkommen der Firma Sebald & Söhne in Hartmannshof (BRD) konnten in ihrem Steinbruch Fossilauflösungen durchgeführt werden. Die Herren D. Krüger, Grenzach-Wyhlen (BRD), und B. Paganini, Muttenz (Schweiz), schenkten dem Naturhistorischen Museum Basel ein beziehungsweise zwei von ihnen in der Schweiz gefundene *Paraspidoceras* aus ihren Privatsammlungen. Das übrige schweizerische Material stammt aus Grabungen, welche der Schweizerische Nationalfonds, die Holderbank-Stiftung und die Stiftung für wissenschaftliche, systematische Forschungen auf dem Gebiet des Beton- und Eisenbetonbaus finanzierten. Die Herren Präparatoren Walders und Günther in Erlangen besorgten sorgfältige Präparationen und stellten ausgezeichnete Abgüsse her. Herrn W. Suter am Naturhistorischen Museum Basel verdanken wir die sehr gut gelungenen Photos.

Frau S. Gygi hat auf allen Grabungen in der Schweiz tatkräftig mitgearbeitet und präparierte die dort gefundenen Paraspidoceraten mit grosser Sachkenntnis. Sie fertigte Reinzeichnungen an und übernahm die druckfertige Reinschrift des ganzen Manuskripts. Herr C. Scherler vom Naturhistorischen Museum Basel schaffte schwer erhältliche Literatur herbei. Allen genannten Personen und Stiftungen sowie der Firma Sebald möchten wir unseren besten Dank aussprechen wie auch allen denen, die uns durch sonstige Hilfe unterstützt haben.

LITERATURVERZEICHNIS

- AMMERSDÖRFER, W. (1961): *Die Frage der Malm-Alpha/Beta-Grenze bei Hartmannshof (Fränkische Alb)*. – Unpublizierte Diplomarbeit Univ. Erlangen-Nürnberg.
- ARKELL, W.J. (1933): *The Jurassic System in Great Britain*. – Clarendon Press, Oxford.
- ARKELL, W.J., KUMMEL, B., & WRIGHT, C.W. (1957): *Mesozoic Ammonoidea*. In: MOORE, R.C. (Ed.): *Treatise on invertebrate paleontology* (part L, Mollusca/4, p. 80–437). – Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Press.
- BARNARD, P.D.W. (1973): *Mesozoic foras*. In: HUGHES, N.F. (Ed.): *Organisms and continents through time* (Spec. Pap. Palaeontology 12, p. 175–187). – Palaeont. Assoc., London.