

Ammoniten-Ökologie am Beispiel des Oberjura

Von BERNHARD ZIEGLER, Berlin*)

Mit 20 Abbildungen

Zusammenfassung

In vielen Fällen beeinflussen äußere Faktoren das Vorkommen der Ammoniten. Im Oberjura spielt die Wassertiefe eine große Rolle, daneben tritt die Wassertemperatur. Voraussetzungen der ökologischen Analyse sind bodenbezogenes Leben der Tiere und postmortale Autochthonie der Schalen. Methoden und Fehlerquellen werden besprochen. Aus der ökologischen Bindung vieler Ammoniten ergeben sich Folgen, vor allem für Stratigraphie, Phylogenie und Ontogenie.

Abstract

In many cases external factors determine the occurrence of the ammonites. In the Upper Jurassic the depth of the sea is of great importance, as well as the temperature of the water. Ecological analysis requires life of the animals close to the sea floor, and that the shells are autochthonous.

Methods and sources of errors are discussed. The dependence on environment of many ammonites has consequences, especially for stratigraphy, phylogeny and ontogeny.

Résumé

Souvent des facteurs extérieurs déterminent la présence des ammonites. Dans le Jurassique Supérieur la profondeur de la mer joue un grand rôle, aussi bien que la température de l'eau. L'analyse écologique doit supposer que les animaux vivent près du fond de la mer et que les coquilles sont autochtones. Les méthodes et les sources d'erreurs sont discutées. La dépendance des ammonites de leur milieu a des conséquences avant tout pour la stratigraphie, la phylogénie et l'ontogénie.

Краткое содержание

Описаны аммониты из отложений верхней юры и внешние факторы, которые могут влиять на их распределение. Описываются методы их определения, а также возможные при этом ошибки. На основании экологических данных можно получить некоторое представление о филогенезе и онтологении.

Vorwort

Die vorliegende Arbeit ist das Resultat jahrelanger Sammeltätigkeit im Gelände, die mir durch das Entgegenkommen von Prof. Dr. E. KUHN-SCHNYDER (Zürich) ermöglicht wurde. Das zusammengebrachte Material wird zum größten Teil im Paläontologischen Institut der Universität Zürich aufbewahrt.

*) Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. BERNHARD ZIEGLER, Institut für Geologie und Paläontologie der Technischen Universität, 1 Berlin 12, Hardenbergstr. 34.

Den Anstoß, diesen vorläufigen Überblick über die bisherigen Ergebnisse zu veröffentlichen, gaben ein Vortrag vor der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft (1. 5. 1965 in Basel) und ein von der Deutschen Forschungsgemeinschaft veranstaltetes Kolloquium (11.—12. 6. 1966 in Tübingen).

Für Hinweise, Ratschläge, Diskussionen und Material danke ich vor allem Prof. Dr. O. F. GEYER (Stuttgart), Herrn R. GYGI (Zürich), Prof. Dr.

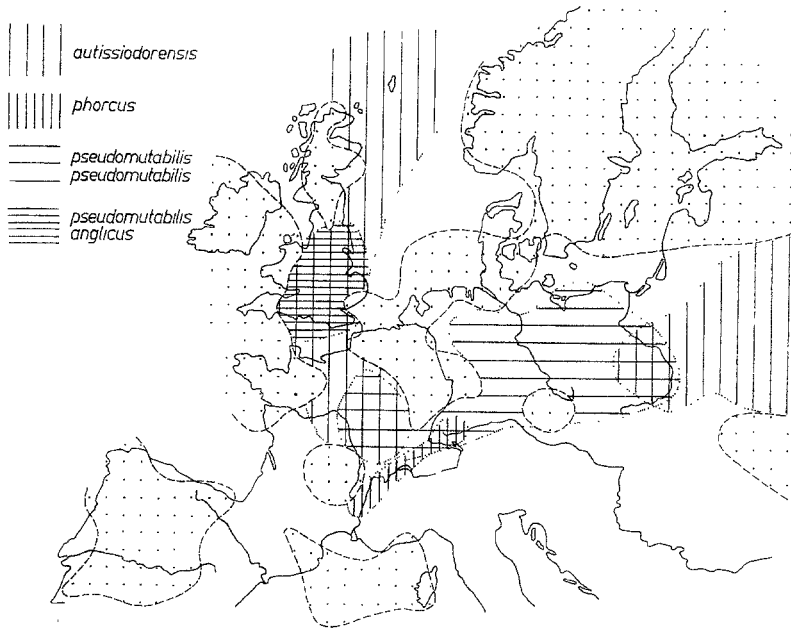


Abb. 1. Verbreitungsgebiete einiger Arten der Gattung *Aulacostephanus* (Kimmeridgien). Punktiert: Vermutete Landgebiete. Nach B. ZIEGLER 1962.

Areas of distribution in some species of the genus *Aulacostephanus* (Kimmeridgian).

W. G. KÜHNE (Berlin), Dipl.-Geol. H. JURGAN (Berlin), Dr. H. RIEBER (Zürich), Dr. M. URLICHS (Berlin), Dr. J. WENDT (Tübingen), Dr. J. WIEDMANN (Tübingen), Dr. H. ZANKL (Berlin) und Dr. A. ZEISS (Erlangen).

1. Voraussetzungen

Ökologisches Arbeiten an Ammoniten setzt zweierlei voraus:

1. Viele Ammoniten sind keine nektonischen Tiere der höheren Wasserschichten, sondern halten sich überwiegend in der Nähe des Meeresbodens auf (H. SCHMIDT 1930, A. SEILACHER 1960). Folgende Gründe sprechen für diese Ansicht:

a) Arten oder Rassen sind oft auf kleine Räume beschränkt (Abb. 1) (M. K. HOWARTH 1958: *Pleuroceras*; E. KEMPER 1961: *Platylenticeras*; B.

ZIEGLER 1962: *Aulacostephanus*; A. THIERMANN 1963: *Endemoceras*; H. TINTANT 1963: *Keplerites*; W. HAHN 1963 und A. ZEISS 1964: *Gravesia*; J. MERKT 1966: *Euagassicerus*; W. WETZEL 1966: *Wagnericeras*). Enge Verbreitungsgrenzen treten auch dort auf, wo infolge geringer Meerestiefe Winddrift und Strömungen anzunehmen sind. Sie bleiben über lange Zeit

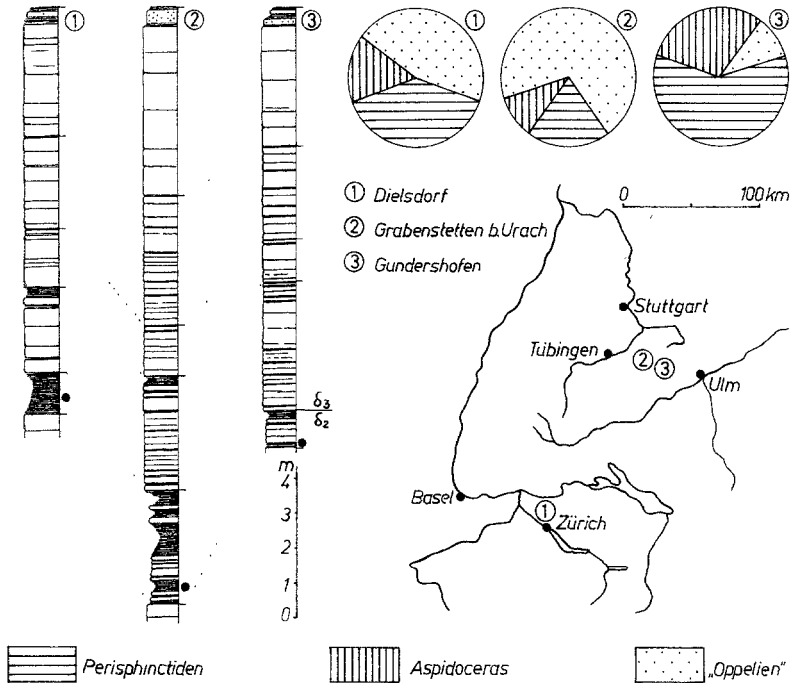


Abb. 2. Lokalfaunen: Gleichaltrige, aber unterschiedlich zusammengesetzte Ammonitenfaunen im obersten Weißjura $\delta 2$ (oberste *acanthicum*-Zone, Kimmeridgien) in Württemberg und der Nordschweiz.

Different ammonite faunas of the same age in Southern Germany and Switzerland (*acanthicum*-zone, Kimmeridgian).

räume (Zonen!) bestehen. Das überwiegend bodenbezogene Leben dürfte deshalb für Jugendstadien (W. WETZEL 1966, S. 91 ff.) und adulte Tiere gelten.

b) Es gibt „Lokalfaunen“, das heißt gleichaltrige Faunen, die an verschiedenen Fundorten zwar aus gleichen Arten, jedoch in stark unterschiedlicher Häufigkeit zusammengesetzt sind (Abb. 2 und 3). Da verschiedene Größenklassen nebeneinander vorkommen, sind die Gehäuse hier nicht postmortal sortiert worden.

c) Manche Arten sind an eine bestimmte Fazies gebunden (U. KOERNER 1963: *Epipeltoceras* in der Schwammfazies der südwestlichen Schwäbischen

Alb, nicht allerdings des Frankenjura; B. ZIEGLER 1963: *Scaphitodites* in Tonen des Schweizer Jura) oder kommen in ihr besonders häufig vor (Abbildung 4).

2. Ammonitenschalen verhielten sich nach dem Tode des Tieres nicht einheitlich. Ein Teil sank ab (B. GÉCZY 1959) oder blieb am Lebensort auf dem Meeresboden liegen. Umlagerungen sind nachgewiesen (A. SEILACHER

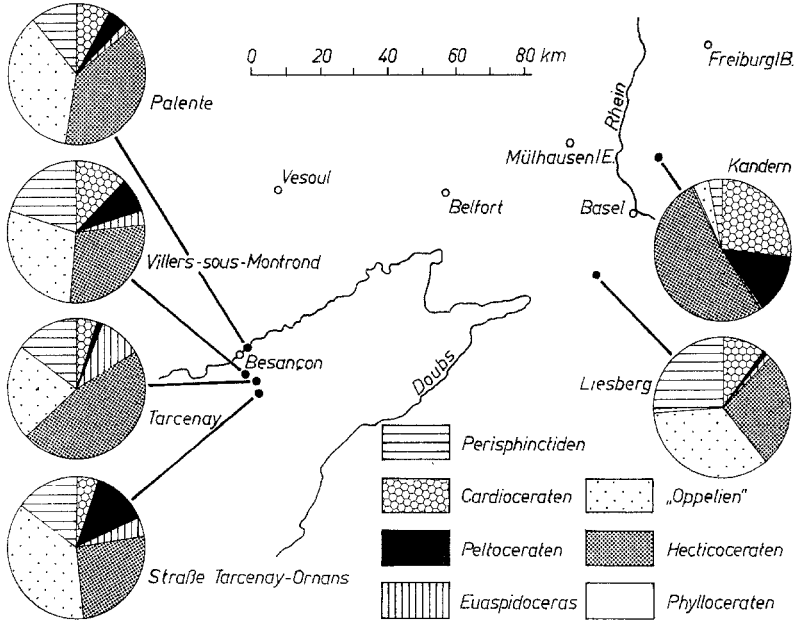


Abb. 3. Lokalfaunen: Unterschiedlich zusammengesetzte Ammonitenfaunen von wenig verschiedenem Alter (*rengeri*-Tone, *mariae*-Zone, Oxfordien) im Burgund, in Südbaden und der Schweiz.

Different ammonite faunas of nearly the same age in Eastern France, Switzerland, and Southern Germany (*mariae*-zone, Oxfordian).

1963: Muschelkalk, Solnhofen Plattenkalke). Sie dürften jedoch nur in seltenen Fällen weit reichen. Andere Gehäuse stiegen postmortal auf und wurden verdriftet. Sie waren sicher lange schwimmfähig (*Nautilus*: R. GEISLER 1939, R. A. REYMENT 1958). In den kleinräumigen Meeren im Mesozoikum Europas wurden nahezu alle aufgestiegenen Schalen am Strand angespült. Ammoniten sind im Mesozoikum Europas also entweder mehr oder weniger autochthon oder aber in Küstensedimenten anzutreffen. Das unterschiedliche Verhalten leerer Ammonitenschalen dürfte darauf zurückzuführen sein, daß zum Zeitpunkt des Todes die „Gas“kammern verschieden stark mit Flüssigkeit gefüllt waren (*Sepia*: E. J. DENTON & J. B. GILPIN-BROWN 1961).

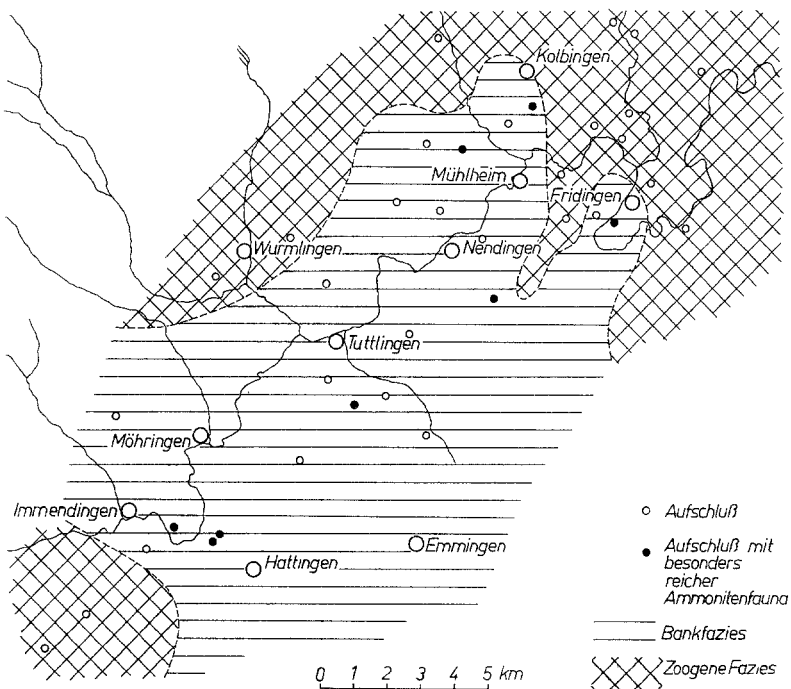


Abb. 4. Faziesabhängigkeit: Größere Häufigkeit der Ammoniten in Randgebieten der zoogenen Fazies in Südwestwürttemberg (*eudoxus*-Zone, Kimmeridgien). Greater frequency of ammonites near sponge-reefs in Southern Germany (*eudoxus*-zone, Kimmeridgian).

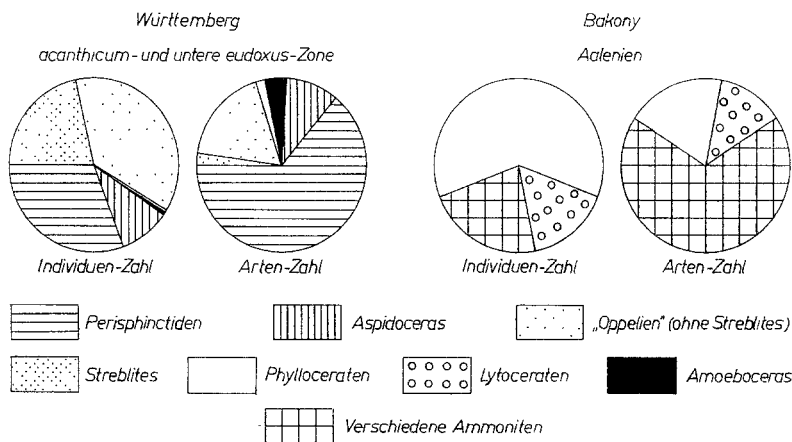


Abb. 5. Ökologische Methodik: Unterschiede im Faunenspektrum, je nachdem, ob nach Individuen oder nach Arten ausgezählt wird. Aalenien Ungarns nach B. Géczy 1961.

Faunal analysis, based on number of individuals, and on number of species.

Aufsätze

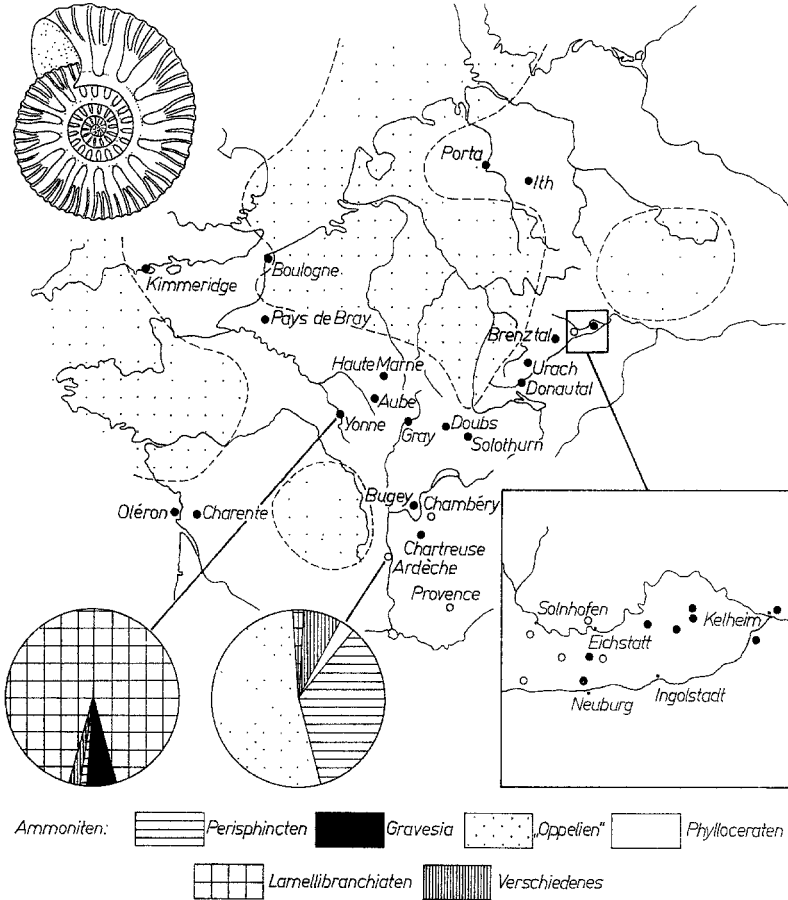


Abb. 6. Ökologische Methodik: Aus der Begleitfauna läßt sich die Gattung *Gravesia* (unteres Tithon) als Bewohner des flachen Wassers ermitteln. Schwarze Punkte: Vorkommen von *Gravesia*. Kreise: Gleichaltrige Ammonitenfaunen ohne *Gravesia*, jedoch mit „Oppelien“. Verbreitung von *Gravesia* in Franken nach A. ZEISS 1964.

Gravesia as inhabitant of shallow waters.

2. Methoden

Das ökologische Verhalten autochthoner Ammoniten läßt sich aus der Begleitfauna rekonstruieren (vgl. S. 448, Abb. 6 und 7). Wichtig ist der prozentuale Anteil der Organismengruppen an der Gesamtf fauna, das Faunenspektrum (Abb. 5). Dabei entscheidet die Zahl der Individuen, nicht die Artenzahl. Einzelfunde müssen meist außer Betracht bleiben. Mikrofossilien können nur am Rande berücksichtigt werden, da Stückzahlen bei Makro- und Mikrofossilien nicht vergleichbar sind.

Mögliche Fehlerquellen bei quantitativen Faunenanalysen sind: Zu individuenarme Faunen, unvollständiges oder ungleichwertiges Material (verschiedene Sammler, verschieden stark berücksichtigte Organismengruppen, Museumsmaterial), ungleichmäßig verteilte Faunenelemente (Nester im Gestein, veränderte Ausbeute im Laufe der Zeit), unterschiedliche Resi-

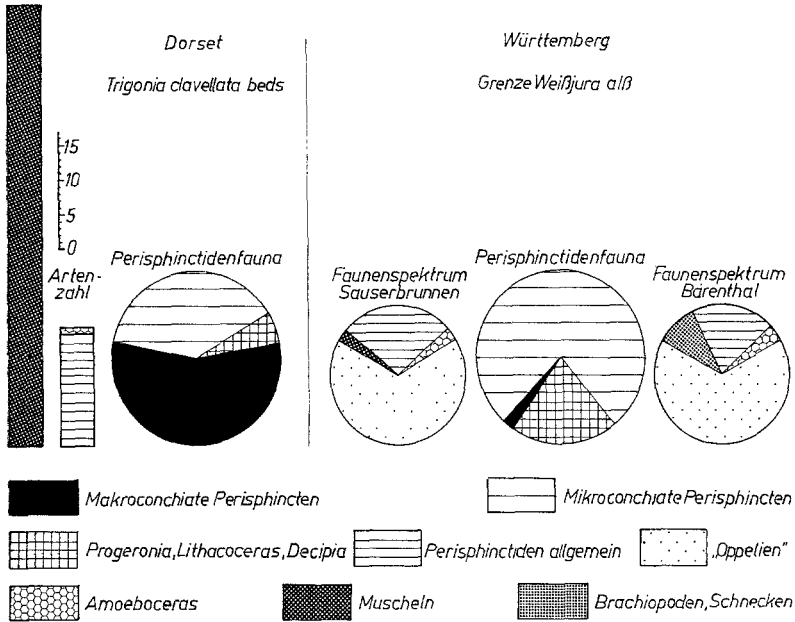


Abb. 7. Ökologische Methodik: Aus der Begleitfauna (beleuchtet durch Artenzahl und Faunenspektren) ergibt sich, daß makroconchiate Perisphincten vorwiegend Bewohner des flachen Wassers waren. Fauna Dorset nach W. J. ARKELL 1935—37 und 1937; Württemberg z. T. nach U. KOERNER 1963.

Macroconch Perisphinctids as inhabitants of shallow waters.

stanz einzelner Elemente bei Verwitterung oder Präparation, nicht gleichaltriges Material, allochthone oder umgelagerte Faunen. Durch Sorgfalt lassen sich die Fehler abschätzen und weitgehend ausschalten (Abbildung 8).

Für ökologische Zwecke hat es sich bewährt, die oberjurassischen Ammoniten in vier Gruppen einzuteilen: Phylloceraten und Lytoceraten; „Oppelien“, das heißt Angehörige der Haplocerataceae; Aspidoceraten einschließlich Peltoceraten; Perisphinctiden und Stephanocerataceen (*Amoebocheras*, *Cardioceras*, *Pachyceras* etc.). Wie der Vergleich zahlreicher Faunen zeigt, sind es nicht phylogenetisch-stratigraphische Ursachen, die eine unterschiedliche Häufigkeit dieser Gruppen während des Malm bewirken (Abb. 9).

Aufsätze

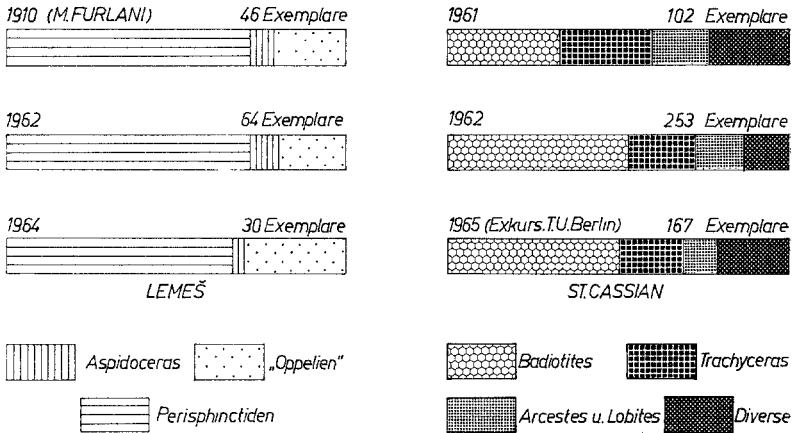


Abb. 8. Ammonitenfaunen vom gleichen Fundpunkt, in verschiedenen Jahren aufgesammelt. Lemeš: Fauna aus dem Anstehenden. St. Cassian: Fauna aus ver-rutschten Tonen. Die Abbildung zeigt, wieviel Material jeweils zuverlässige Daten vermittelt und wie gering die Unstimmigkeiten bei sorgfältigem Sammeln sind. Lemeš: Malm (*beckeri*- und *steraspis*-Zone). St. Cassian: Oberladin (*Cordevol*, *aon*-Zone).

Differences in ammonite collection,

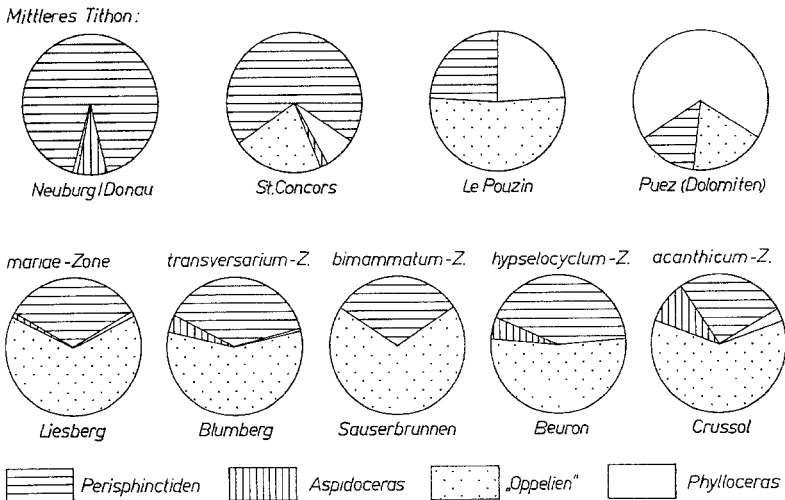


Abb. 9. Faunenspektrum und Stratigraphie. Oben: Unterschiedliche Faunenspektren aus gleichaltrigen Aufschlüssen. Unten: Ähnliche Faunenspektren aus verschiedenaltrigen Aufschlüssen. Nur Ammoniten berücksichtigt. Statt „*Phylloceras*“ lies: „*Phylloceras* und *Lytoceras*“. Neuburg/Donau nach TH. SCHNEID 1915, ergänzt durch K. W. BARTHEL 1962; St. CONCORIS nach P. DONZE & R. ENAY 1961.

Differences in ammonite faunas of the same age, and similarities in faunas of different ages.

3. Ergebnisse

Alle Faunenspektren sind ökologisch vieldeutig. Stets bestimmen mehrere Ursachen die Verbreitung der Organismen. Sie lassen sich nur dann erkennen, wenn man sich zunächst auf einen einzigen Faktor beschränkt, sein

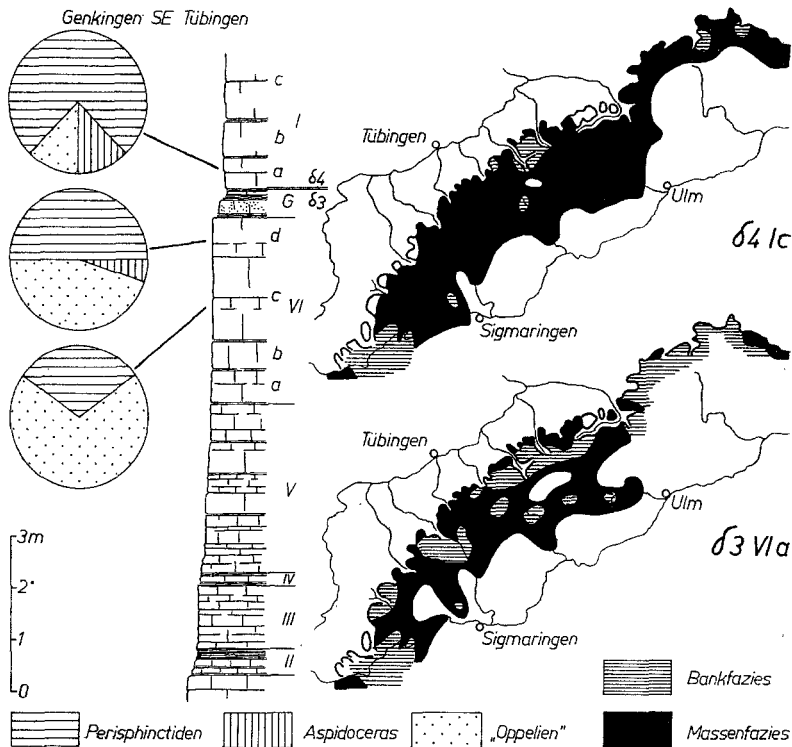


Abb. 10. Faunenspektrum und Stratigraphie. Der Umschwung von „Oppelien“- zu Perisphinctiden-Vormacht in der *eudoxus*-Zone (Kimmeridgien) Württembergs fällt mit rascher Ausbreitung der Massenfazies zusammen. Denkbar ist eine gemeinsame Ursache: Verringerte Meerestiefe.

Diminution in frequency of „Oppeliids“, and spreading of sponge-reefs in Southern Germany (*eudoxus*-zone, *Kimmeridgian*).

Wirken in möglichst zahlreichen Faunen untersucht und erst aus eventuellen Unstimmigkeiten auf weitere Faktoren rückschließt.

Im folgenden wird in erster Linie die Abhängigkeit der Ammoniten von der Meerestiefe untersucht. Erst anschließend werden mögliche Einflüsse anderer Faktoren kurz besprochen. Zwar ist die Wassertiefe an sich kein ökologischer Faktor (sie wirkt nur auf dem Umweg über Druck, Temperatur, Licht, Nahrung usw.), sie läßt sich jedoch relativ einfach rekonstruieren. Die tieferen Gründe, weshalb Ammoniten bathymetrisch zoniert sind, lassen sich heute noch nicht beurteilen. Die Arbeiten werden fortgeführt.

a) Wassertiefe

Um die Wassertiefe zu rekonstruieren, sind zunächst Fossilgemeinschaften zu betrachten, die zwar keine oder nur sehr seltene Ammoniten enthalten, deren tierische oder pflanzliche Komponenten jedoch zuverlässige Vergleiche mit rezenten Verhältnissen ermöglichen. Hierzu zählen Algen, Korallen, Lamellibranchiaten und Gastropoden. Mit ihrer Hilfe lassen sich für den Oberjura zunächst drei Tiefenstufen erkennen (Meter-Angaben gelten nur als grobe Richtwerte; Übergänge zwischen den Tiefenstufen sind selbstverständlich) (Abb. 11):

1. 0—20 m. Riffforallen bestimmen das Faunenbild. Dazu treten Lamellibranchiaten (Ostreiden, *Diceras*), Gastropoden (Nerineiden) und reguläre Seeigel. Ammoniten fehlen oder sind sehr selten, also ökologisch bedeutungslos. Algen sind verbreitet.

2. 20—50 m. Lamellibranchiaten herrschen vor. Faunen mit Riffforallen oder Hydrozoen sind seltener. Unter den Muscheln dominieren auf Weichböden die Desmodonten (*Ceratomya*, *Pholadomya*, *Myopholas*), auf Hartböden *Dysodonte* (vor allem Ostreiden, Mytiliden, Gervilleiden). Bei den Gastropoden ist *Harpagodes* häufig. Irreguläre Echiniden kommen vor. Ammoniten (ausschließlich Perisphinctiden und bzw. oder Aspidoceraten) sind selten.

3. 40—70 m. Lamellibranchiaten und Ammoniten sind häufig. Unter den dysodonten Muscheln ist *Entolium* bezeichnend. Gastropoden sind selten, irreguläre Seeigel z. T. verbreitet. Ammoniten machen etwa 20 bis 30% der Fauna oder mehr aus; es sind fast allein Perisphinctiden und Aspidoceraten.

Weitere Tiefenstufen lassen sich durch folgende Befunde rekonstruieren:

4. 80—100 m. Ammoniten überwiegen, die Lamellibranchiaten treten stark zurück. Im Benthos spielen Brachiopoden eine Rolle, z. T. auch irreguläre (und reguläre!) Seeigel. Bei den Gastropoden ist *Bathrotomaria* bezeichnend. An einzelnen Lokalitäten sind Kieselspongien häufig. Mit ihnen vergesellschaftet kommen sessile Milioliden (*Nubeculinella*) und Algen vor. Unter den Ammoniten sind Perisphinctiden am häufigsten. Daneben treten Aspidoceraten und „Oppelien“ auf. Die Wassertiefe wird durch die Seltenheit von Lamellibranchiaten und Gastropoden sowie durch das Fehlen von Spuren grundberührenden Seegangs nach oben, durch das Vorkommen der Algen und Milioliden nach unten eingeengt. Typisch ist diese Fauna im „Treuchtlinger Marmor“ der Frankenalb sowie auf den Kuppeln der Schwammriffe der Schwäbischen Alb entwickelt.

5. 150—200 m. Ammonitenfaunen, in denen die „Oppelien“ die Perisphinctiden und Aspidoceraten überwiegen („mitteleuropäische“ Fauna). Sie kommen im Bereich der Schwäbischen Alb vor allem in den großen Becken nicht-zoogener Fazies vor. Die Wassertiefe ergibt sich aus der Addition des bekannten primären Reliefs des Meeresbodens (z. B. M. P. GWINNER 1962) zur vorstehend ermittelten Meerestiefe im Bereich der Kuppeln der Schwammriffe.

6. 300—500 m. Ammonitenfaunen, die vorherrschend aus Phylloceraten

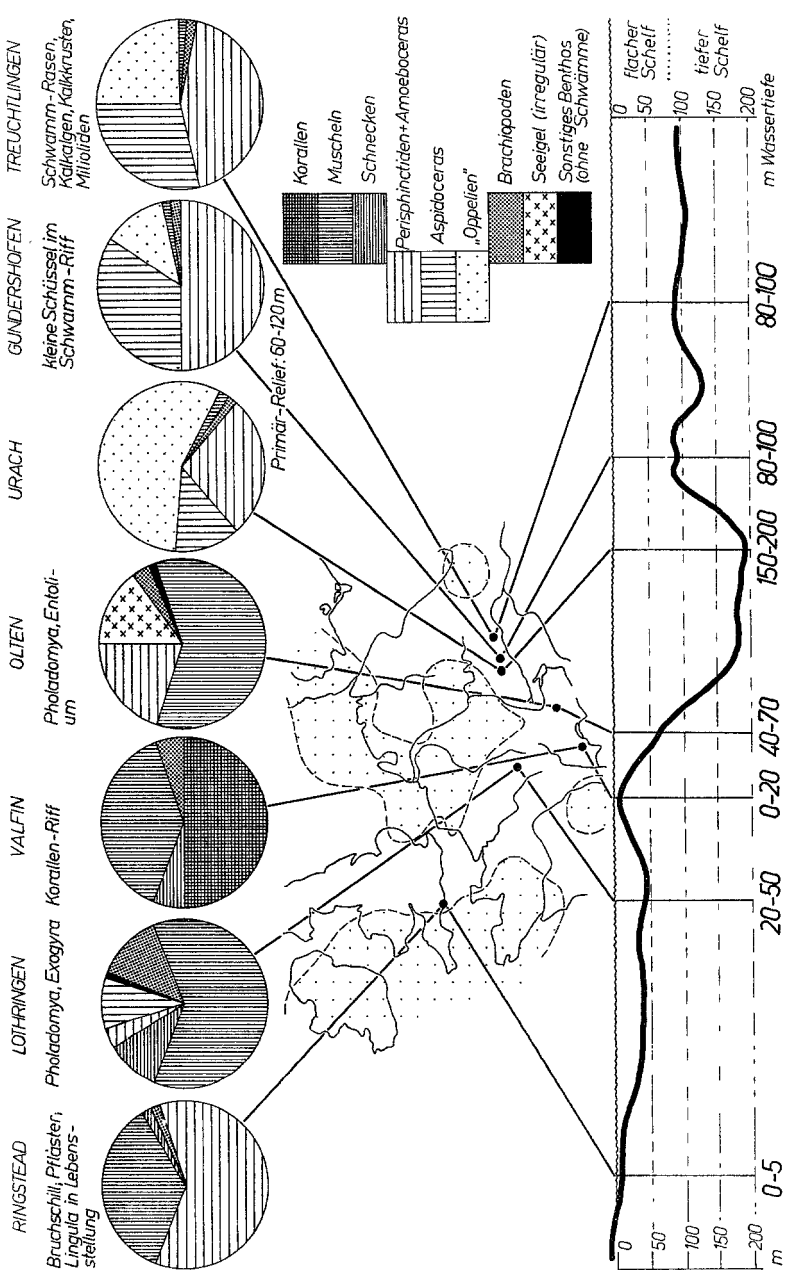


Abb. 11. Rekonstruktion der Bathymetrie aus den Faunenspektren. Alle Faunen: Kimmeridgien. Das bathymetrische Profil soll allein die ökologischen Beziehungen der Faunen zueinander zeigen; es ist nicht als Schnitt durch zeitgleiche Aufschlüsse gedacht. Lothringen nach A. DURAND 1933, Treuchtlingen nach H. SCHMIDT-KALER 1962.
Reconstruction of the bathymetrical relationships from faunal analysis (Kimmeridgian).

Aufsätze

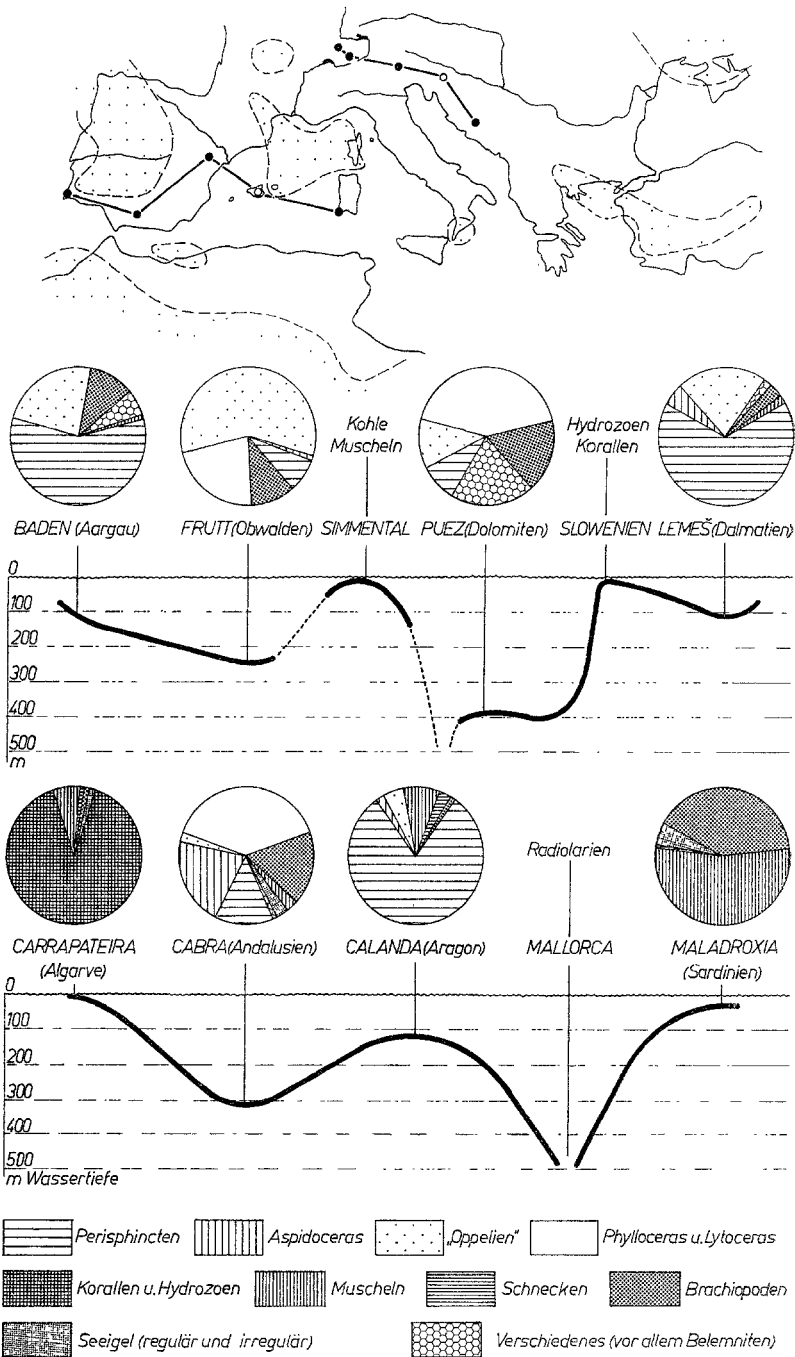


Abb. 12 (Legende nebenstehend)

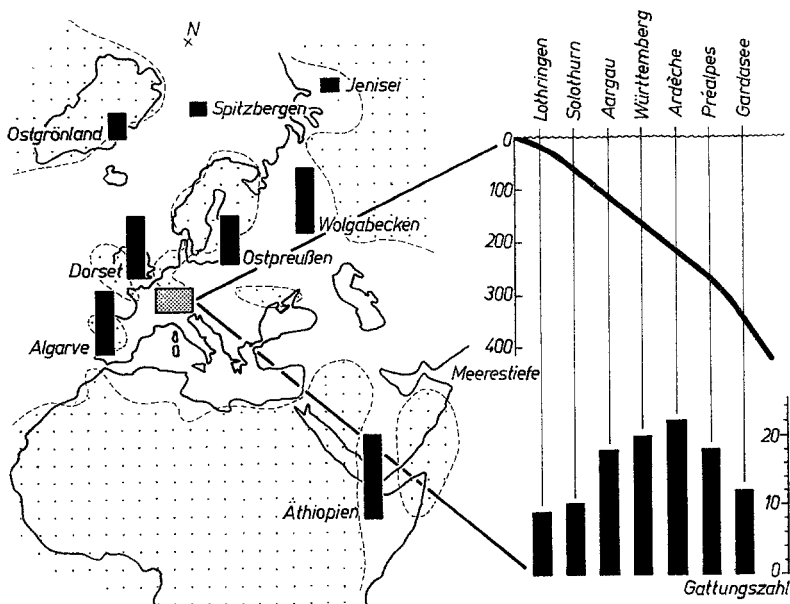


Abb. 13. Abhängigkeit der Zahl der Ammonitengattungen im Kimmeridgien von der geographischen Breite, d. h. der Wassertemperatur (links; Flachwasserfaunen) und der Meerestiefe (rechts). Abgrenzung und Zahl der Gattungen zum Teil revidiert. Literatur vgl. W. J. ARKELL 1956; ferner В. И. БОДЫЛЕВСКИЙ & Н. И. ШУЛЬГИНА 1958, H. GUILLAUME 1957 und S. VENZO 1959.

The number of ammonite genera: Dependence on temperature and depth of the sea (Kimmeridgian).

und Lytoceraten zusammengesetzt sind („mediterrane“ Fauna). Viele „Opelien“-Gattungen sind verschwunden. Perisphinctiden und Aspidoceraten sind z. T. noch häufig. Im echten Benthos, das meist spärlich entwickelt ist, dominieren Brachiopoden (im Oxfordien *Nucleata*, im Tithon *Pygope*), daneben kommen irreguläre Seeigel vor. Lamellibranchiaten (außer pseudoplanktonische Typen wie *Inoceramus*) fehlen fast völlig, ebenso Gastropoden. Diese Phylloceraten-Faunen haben im bathymetrischen Schema des Schelfs keinen Platz. Da sie indessen räumlich mit anderen Faunentypen eng verknüpft sind (Abb. 12; B. ZIEGLER 1963 a), wird ihre Besonderheit — zunächst — nur durch größere Meerestiefe erklärt. Eine untere bathymetrische Grenze wird einmal in Analogie zum rezenten *Nau-*

Abb. 12. Phylloceraten-Lytoceraten-Faunen des Mittelmeergebietes sind räumlich eng mit anderen Faunentypen verknüpft. Sie sind am einfachsten durch bathymetrische Besonderheit zu erklären. Bathymetrisches Profil Alpen—Dalmatien Kimmeridgien und Tithon. Bathymetrisches Profil Portugal—Sardinien Oxfordien und Kimmeridgien. Vgl. Anmerkung zu Abb. 11. Frutt nach E. ROD 1947.

Reconstruction of the bathymetrical relationships of the faunas of mediterranean type.

tilus und zweitens dadurch wahrscheinlich, daß Massenvorkommen von Radiolarien und große Häufigkeit von Ammoniten (auch von Phylloceraten und Lytoceraten) einander meist ausschließen. Zu denken gibt allerdings, daß Phylloceraten und Lytoceraten an manchen Orten zusammen mit Flachwasserformen auftreten. Möglicherweise waren sie (im Gegensatz zu den meisten übrigen Ammoniten des Oberjura) nektonische Tiere, die jedoch an Räume über größeren Meerestiefen gebunden waren — sei es wegen ihrer Nahrung, sei es, daß sie größere regelmäßige vertikale Wanderungen unternahmen. Weitere Untersuchungen sind erforderlich.

7. unter 500 m. Ammoniten (auch Aptychen!) fehlen oder sind selten, ebenso alle übrigen Makrofossilien. Die Mikrofauna besteht überwiegend aus planktonischen Typen: Radiolarien und (in Tithon und Unterkreide) Calpionellen sowie (in der Oberkreide) Globigerinaceen.

Nicht berücksichtigt sind in dieser bathymetrischen Stufenfolge die allochthonen Faunen des Strandee. Sie sind meist als Schill angereichert, z. T. mit zerbrochenen Komponenten und vermischt mit Holz oder mit Flachwasserformen wie *Lingula*. Anteil und Artenbestand der Ammoniten sind in ihnen selbstverständlich variabel.

Gemessen an den Gattungszahlen herrscht die größte Formenfülle der Ammoniten im Bereich zwischen 100 und 300 m Meerestiefe. Gegen die Tiefsee werden die Ammoniten ebenso wie gegen den Flachschelf weniger mannigfaltig (Abb. 13, rechts).

b) W a s s e r t e m p e r a t u r

Versuche, die vorstehend geschilderten Faumentypen durch Einflüsse verschiedener Wassertemperaturen zu deuten, befriedigen nicht. Die unterschiedlichen Meerestemperaturen im Oberjura Europas äußern sich anders. Sie lassen sich auf verschiedenem Wege rekonstruieren. Das sicherste Hilfsmittel ist die Analyse der Fauna. Auch Paläotemperatur-Messungen liegen vor (R. BOWEN 1961, 1961 a, H. ENGST in F. X. MAYR 1964, P. FRITZ 1965). Ferner geht aus Messungen des Paläomagnetismus hervor, daß der jurassische Nordpol im N oder NE Europas gelegen haben dürfte (O. CH. HILGENBERG 1966). Demnach gibt auch die geographische Breite gewisse Anhaltspunkte.

Im Oberjura Europas bestanden zwischen Nord und Süd keine stärkeren Temperaturgegensätze. Zwei klimatische Regionen ohne scharfe Grenzen lassen sich erkennen: Der Tropengürtel und der boreale Raum (B. ZIEGLER 1965). Um die Ammoniten dieser beiden Räume zu vergleichen, muß man sich auf die Faunen des flachen Schelfs beschränken. Sedimente des Tiefsees und der Tiefsee sind aus dem borealen Oberjura bisher nicht bekannt.

Rein „boreale“ Ammoniten sind selten (Abb. 14). Sie mischen sich in einem breiten Gürtel mit den tropischen Formen (Abb. 15). Einige Gattungen kommen im südlichen borealen Bereich und im Nordteil des Tropengürtels vor. Nach Norden nimmt die Formenfülle der Ammoniten deutlich ab. Hierbei überlagern sich klimatische und bathymetrische Einflüsse (Abb. 13).

c) Salinität

Die Ammoniten des Oberjura waren, wie sich aus der Begleitfauna ergibt, vollmarin. Es gibt keine Hinweise dafür, daß sie auch ins Brackwasser gegangen wären oder übersalzene Meeresbecken bewohnt hätten — nicht einmal bei *Gravesia* im brackisch beeinflussten nordwestdeutschen Obermalm.

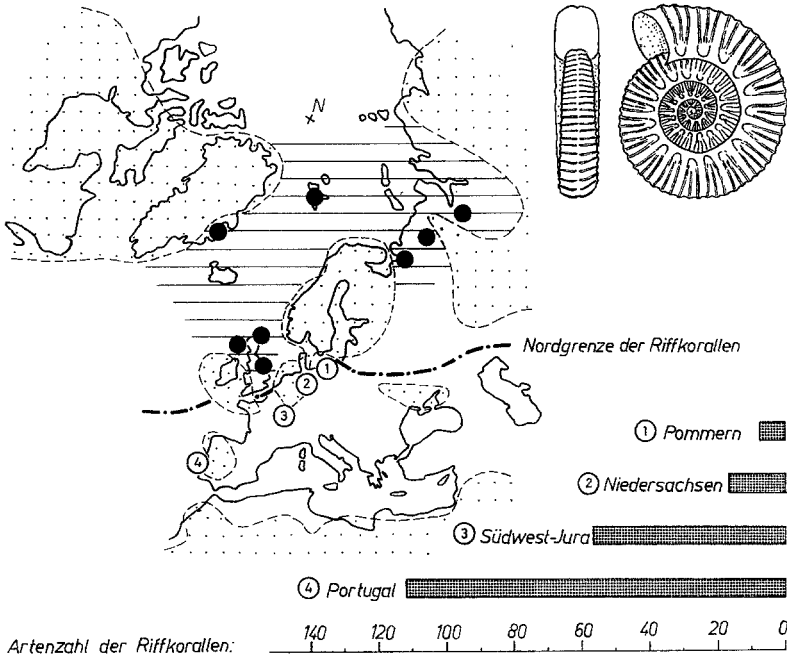


Abb. 14. *Aulacostephanus* (*Xenostephanus*) als boreale Gruppe. Schwarze Punkte: Nachgewiesenes Vorkommen (nach B. ZIEGLER 1962 und W. J. ARKELL & J. H. CALLOMON 1963). Schraffur: Vermutetes Wohngebiet (Kimmeridgien). Zum Vergleich: Abnahme der Artenzahl bei Rifff Korallen des Kimmeridgien nach Norden. Pommern nach M. SCHMIDT 1905, Niedersachsen und Portugal nach O. F. GEYER 1953 und 1955, Jura nach L. BEAUVAIS 1964.

Aulacostephanus (*Xenostephanus*) as inhabitant of boreal seas (Kimmeridgian).

d) Substrat

Arten und Gattungen kommen im allgemeinen unabhängig vom Substrat vor. Nur selten sind gewisse Arten an bestimmte Sedimente gebunden. Häufiger ist zu beobachten, daß Ammoniten-Arten stets oder oft mit einer charakteristischen benthonischen Fauna vergesellschaftet sind, z. B. *Creniceras dentatum* und *Epipeltoceras bimammatum* (dieses nur in Südwestdeutschland) vorzugsweise in Randgebieten der Spongien-Fazies. Ob der Festigkeitsgrad der Meeresböden auf dem Umweg über die übrige Fauna und Flora das Vorkommen der Ammoniten beeinflusst, ist noch nicht untersucht.

e) Sauerstoff

Nach H. SCHMIDT (1935) deuten Cephalopodengesteine oft darauf, daß Meeresböden mangelhaft durchlüftet waren. Im Oberjura läßt die Gesamtfauna diesen Schluß nicht zu. Reiche Ammonitenfaunen vom „mittel-europäischen“ Typ sind örtlich mit üppigem Benthos (Schwämme, Brachio-

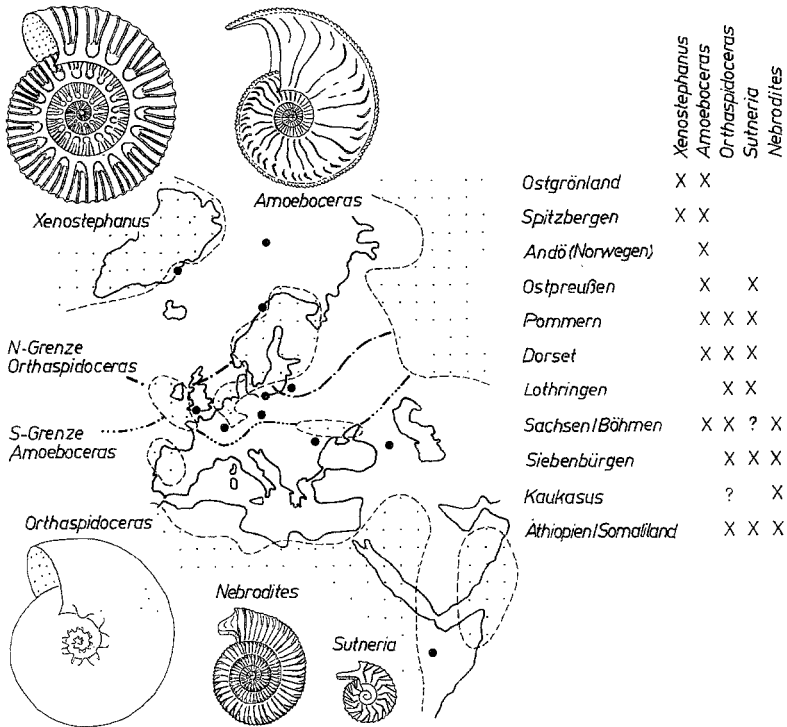


Abb. 15. Räumliche Verzahnung tropischer und borealer Ammoniten. Etwa *acanthicum* (= *mutabilis*)-Zone, Kimmeridgien. Die tropischen Arten des Flachwassers gehen oft auch in tiefere Meeresbereiche hinab. Literatur vgl. W. J. ARKELL 1956; ferner H. Г. ХИМШИАНВИЛИ 1957, T. ØRVIG 1960 und S. VENZO 1959.

Tropical and boreal ammonites (Kimmeridgian).

poden) vergesellschaftet. Ammonitenfaunen des „mediterranen“ Typs kommen vor allem in Gesteinen vor, die durch Hämatit rot gefärbt sind. Selbst in dunklen Tonen, deren Fauna in Pyrit erhalten ist (z. B. *renggeri*-Tone), kann man Bodenleben nachweisen (Brachiopoden, Nuculiden, Gastropoden, Echinodermen).

4. Allgemeingültigkeit der Ergebnisse?

Lassen sich die gewonnenen Ergebnisse, vor allem hinsichtlich der bathymetrischen Abhängigkeit der Ammoniten, mit Befunden außerhalb des Oberjura vergleichen? Die Zahl entsprechender Hinweise in der Literatur ist groß; einige Beispiele müssen genügen.

Aus dem Albien (obere Unterkreide) von Texas beschreibt G. SCOTT (1940, S. 301—302) eine Abhängigkeit der Ammonitenfaunen von der Meerestiefe. Er unterscheidet mehrere Tiefenstufen und weist vieren von ihnen charakteristische Ammonitenfaunen zu.

Das Vorkommen der Ammoniten im unteren Callovien des westlichen Nordamerikas ist nach R. W. IMLAY (1953, S. 59—72) von Meerestiefe und Wassertemperatur beeinflusst. Im Lias und Dogger Ungarns vermutet B. GÉCZY (1961) nach Vergleichen mit anderen Regionen den Ablagerungsraum der überwiegend aus Phylloceraten und Lytoceraten bestehenden Faunen des Bakony in erheblicher Wassertiefe. G. WESTERMANN (1954, S. 46—47) weist innerhalb der Schelffaunen des nordwestdeutschen Bajocien den Stephanoceraten eine geringere Wassertiefe zu als *Sonninia* und *Dorsetensia*. Bathymetrische Abhängigkeit paläozoischer Ammonoideen im Oberkarbon des Ruhrgebietes deutet H. BÖGER (1964) an.

Zusammenfassend ergibt sich, daß äußere Faktoren das Vorkommen der Ammoniten in vielen Fällen beeinflussen. Die Wassertiefe scheint besonders wichtig zu sein (ohne daß der tiefere Grund geklärt wäre), daneben tritt die Wassertemperatur. Die bathymetrischen Zonen sind anscheinend zu gewissen Zeiten scharf ausgeprägt, zu anderen Zeiten nur angedeutet. Sie binden nicht selten nur einen Teil der Gattungen.

5. Folgerungen

Aus der Abhängigkeit vieler Ammoniten von ihrer Umwelt, besonders von der Wassertiefe, ergeben sich Schlüsse verschiedener Art.

a) Stratigraphie

Das Auftreten oder Fehlen leitender Arten ist nicht nur stratigraphisch zu deuten, sondern kann auch ökologisch bedingt sein. Das erklärt, warum die Abfolge einzelner Arten in verschiedenen Gebieten oft nicht übereinstimmt (Abb. 16). Die Lebensdauer der Arten und Gattungen ist in beständigen Biotopen am besten zu fassen, also in der Regel in tieferem Wasser. In flachen Meeresbereichen ist stets damit zu rechnen, daß das Leben für bestimmte Arten nur in einem kurzen Ausschnitt ihrer Existenzdauer möglich ist. Einander ablösende, fast oder ganz monotypische Faunen sind immer verdächtig, solche kurzfristigen „Ingressionen“ darzustellen.

Damit wird der stratigraphische Wert der Ammoniten nicht gemindert. Das Verständnis der Lebensgewohnheiten der Tiere ermöglicht zwar keine verfeinerten Altersdaten; es zeigt jedoch Fehlermöglichkeiten auf und gestattet so glaubwürdigere Angaben.

b) Paläogeographie

Die Annahme von Schwellen und Landbarren, um Unterschiede gleichaltriger Ammonitenfaunen zu erklären, wird überflüssig. Andererseits ermöglichen es autochthone Ammonitenfaunen, die Wassertiefe ziemlich zuverlässig zu rekonstruieren. Ihre Kenntnis im Verein mit den Sedimentmächtigkeiten ist z. B. wichtig, um die geotektonische Geschichte eines

Raumes zu ermitteln. Außerhalb des europäischen Oberjura fehlen allerdings hierfür vorläufig noch viele Grundlagen.

c) Phylogenie

Das ökologische Verhalten einer Artengruppe, Gattung oder höheren Kategorie ändert sich oft im Laufe der Zeit. Die Phylloceraten des Lias

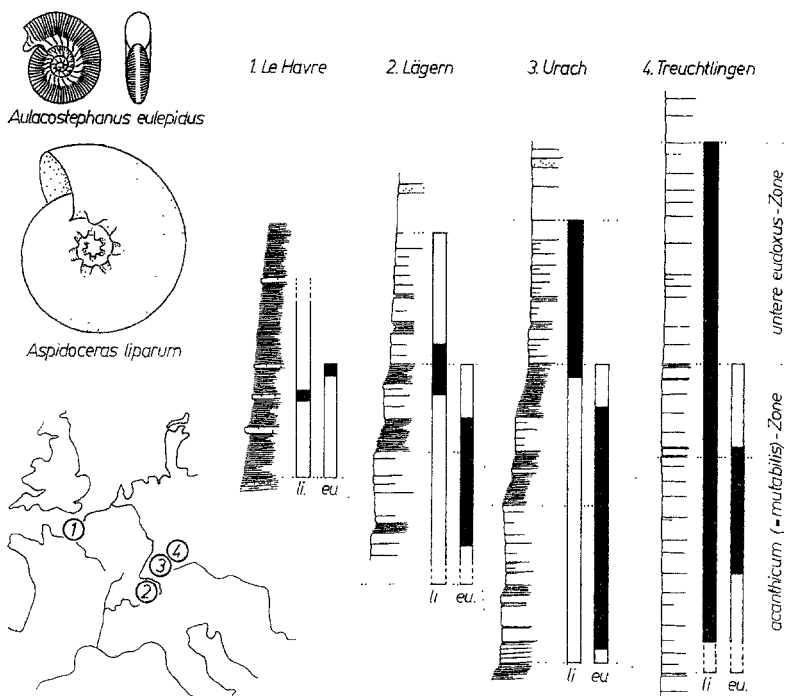


Abb. 16. Zeitliche Unterschiede im Vorkommen von *Aspidoceras (Orthispidoceras) liparum* und *Aulacostephanus (Aulacostephanites) eulepidus*. Kimmeridgien. Differences in the occurrence of *Aspidoceras liparum* and *Aulacostephanus eulepidus* in Western and Central Europe (*acanthicum*- and *eudoxus*-zones, Kimmeridgian).

und Dogger haben zwar wohl tiefere Meeresbereiche bewohnt als die meisten ihrer Zeitgenossen (Abb. 17); sie waren jedoch noch nicht so extrem spezialisiert wie die Formen des Malm. Dasselbe gilt für Lytoceraten, die im Oberlias mit *Pachylitoceras* und Verwandten sogar reine Schelftypen hervorgebracht haben. Die Hecticoceraten des Callovien und unteren Oxfordien waren wahrscheinlich hinsichtlich der Meerestiefe wenig anspruchsvoll. Ihre Abkömmlinge *Ochetoceras* und *Trimarginites* sind jedoch im wesentlichen auf die tieferen Bereiche des Schelfs beschränkt.

Verwandte Gruppen (Gattungen, Untergattungen) stimmen in der Lebensweise nicht immer überein. So entsendet z. B. die im Tiefschelf hei-

mische Gattung *Aulacostephanus* (*Aulacostephanoceras*) zweimal Arten in flachere Meeresbereiche. Werden nur die Arten einzelner Räume untersucht und wird daraus die Phylogenie der Formen rekonstruiert, so sind Fehler unvermeidlich. Ortsbeständige Evolutionsreihen sind sicher Ausnahmen (Abb. 18).

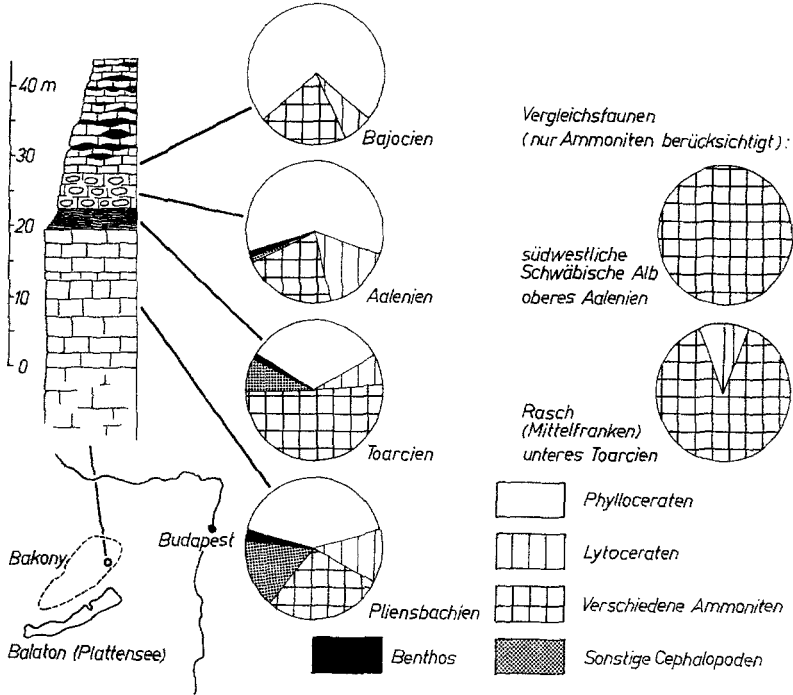


Abb. 17. Phylloceraten-Lytoceraten-Faunen im Lias und Dogger Ungarns und zeitgleiche mitteleuropäische Faunen. Bakony nach B. GÉCZY 1961, Aalenien Württembergs nach H. RIEBER 1963, Fauna Rasch in der T. U. Berlin.

Mediterranean faunas in the Lower and Middle Jurassic of Hungary, and comparison with Central European faunas of the same age.

Evolutionszentren von Ammonitengruppen dürften meist (nicht immer!) in beständigen Biotopen zu suchen sein, das heißt in tieferem Wasser. Die Tiefsee selbst kommt indessen hierfür wegen ihrer Formenarmut nur bei wenigen Gruppen in Betracht.

Wenn Ammoniten — mindestens zu gewissen Zeiten — vorwiegend Tiere des tieferen Schelfs waren, dann hängt ihre Formenfülle von der Fläche ab, welche ihre Lebensräume einnehmen. In thalassokraten Zeiten sind mehr Biotope vorhanden als in geokraten Zeiten. Dann sind große Teile des Schelfs trocken gefallen. Die nunmehr in flacheres Wasser geratenen schmalen oberen Säume des Kontinentalabfalls ersetzen sie nur unvollkommen. Überdies sind Sedimente des Kontinentalabfalls und der Tiefsee, die durch Epirogenese oder Orogenese landfest wurden, nur

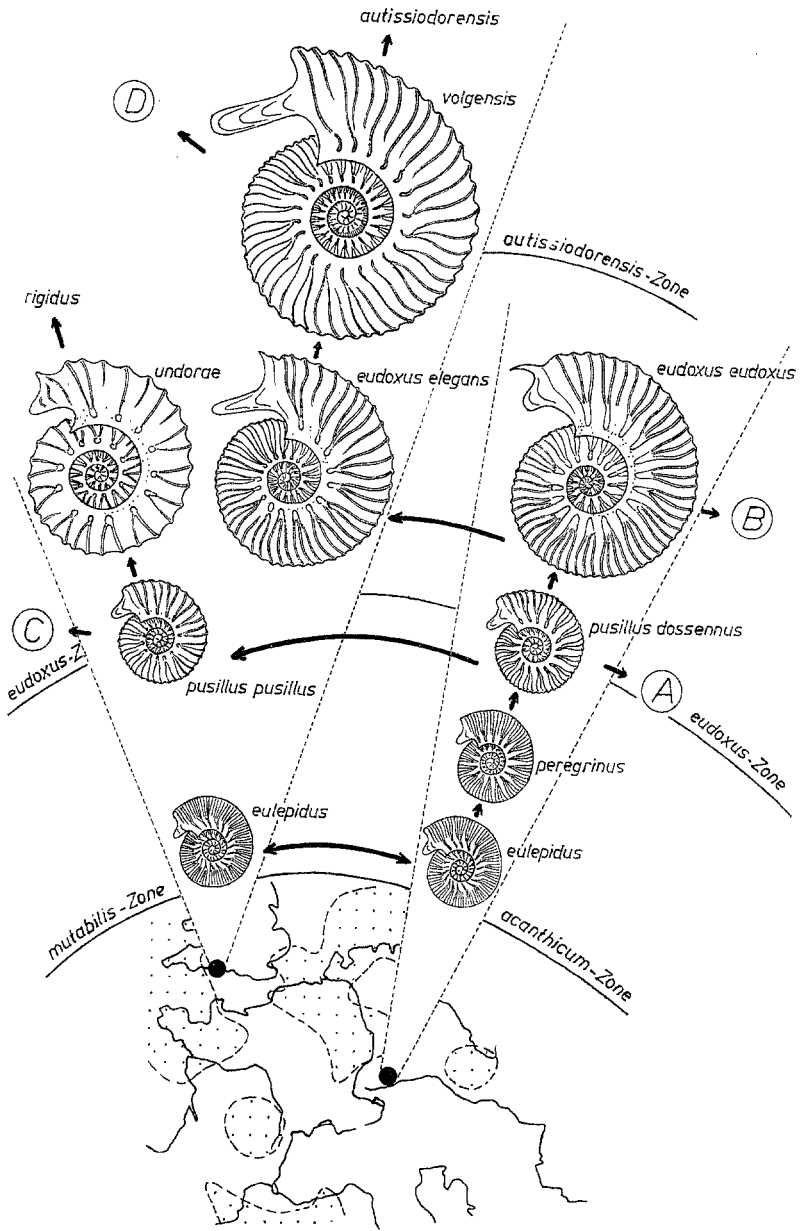


Abb. 18. Evolution von *Aulacostephanus* (*Aulacostephanoceras*). Zweimalige Einwanderung in die Flachwasserbereiche NW-Europas aus dem Tiefschelf Mitteleuropas. Kimmeridgien. A: *A. phorcus* (Schweiz und SE-Frankreich); B: *A. eudoxus prominens* (Süddeutschland) und *A. eudoxus furcatus* (Franken); C: *A. mammatus* (Südengland) und *A. volongensis* (Nordrußland); D: *A. jasonoides* (England und Rußland) und *A. kirghisensis* (Südostrußland). Nach B. ZIEGLER 1962.
 Evolution of *Aulacostephanus* (*Aulacostephanoceras*) in Central and Northwestern Europe.

untergeordnet nachgewiesen. Die Seltenheit der Ammoniten in geokraten Zeiten (z. B. oberste Trias) würde so nicht nur durch eine Krise in der Evolution der Ammoniten, sondern auch durch die veränderte Umwelt und zwangsläufige Fundlücken erklärt.

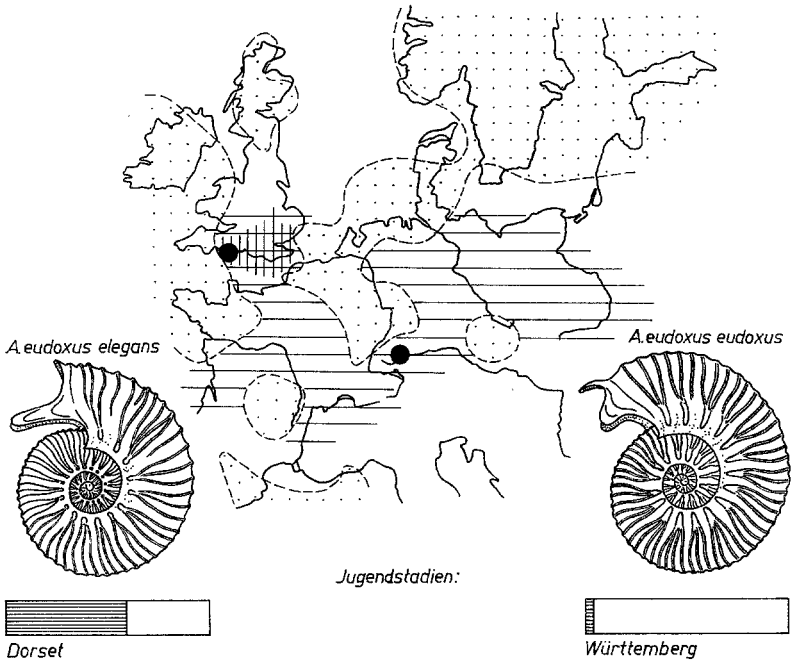


Abb. 19. Unterschiedliche Häufigkeit von Jugendstadien (schraffiert) bei zwei Unterarten des *Aulacostephanus eudoxus*. Kimmeridgien. Karte: Waagrecht schraffiert: Vorkommen von *A. eudoxus eudoxus*. Senkrecht schraffiert: Vorkommen von *A. eudoxus elegans*.

Differences in the frequency of immature stages in two subspecies of *Aulacostephanus eudoxus* (Kimmeridgian).

d) Systematik

Ein natürliches System der Organismen beruht auf sämtlichen Daten, die verfügbar sind. Es ist also zu prüfen, inwieweit auch die ökologischen Befunde in der Systematik berücksichtigt werden sollen. Selbstverständlich können allein morphologische Merkmale eine systematische Einheit rechtfertigen. Ihre Definition und ihr Rang werden jedoch durch die ökologischen Ergebnisse präzisiert.

e) Ontogenie

Rezente Mollusken haben im allgemeinen geringe Überlebensquoten. Der Anteil früh abgestorbener Jugendstadien übersteigt die Zahl der adulten Tiere bei weitem. Im Gegensatz dazu sind bei vielen Ammoniten fast nur ausgewachsene Tiere bekannt. Von einigen Gattungen sind jedoch

auch Jugendstadien in unterschiedlicher Menge nachgewiesen (Abb. 19) (A. E. TRUEMAN 1941: *Promicroceras*; H. HÖLDER 1955: *Taramelliceras*; B. ZIEGLER 1962: *Aulacostephanus*). In diesen Fällen scheint das Laichgebiet mit dem Wohngebiet der Ammoniten jedenfalls teilweise übereinzustimmen; bei den übrigen Formen ist es unbekannt. Anscheinend haben die

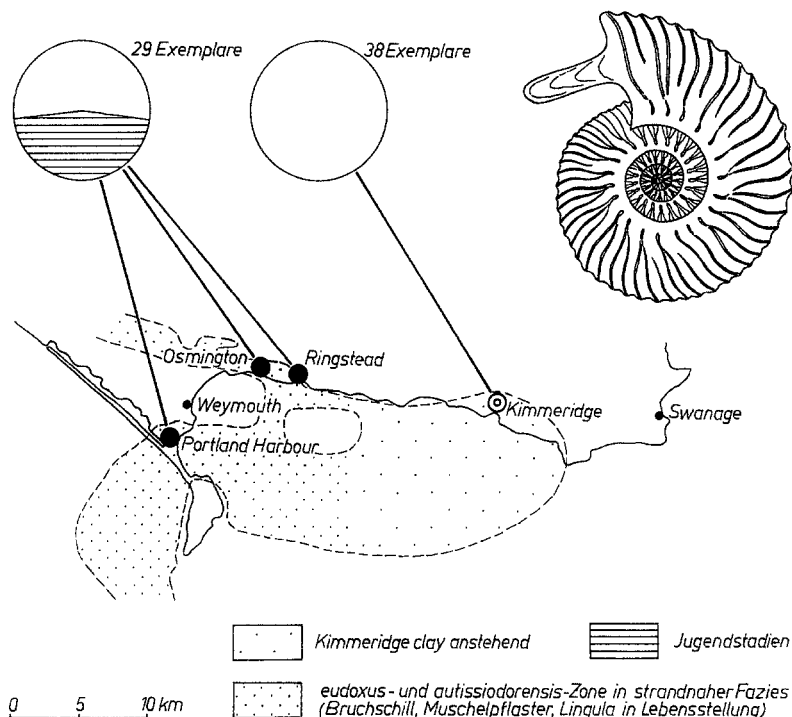


Abb. 20. Häufung von Jugendstadien des *Aulacostephanus volgensis* in strandnahen Ablagerungen Südenslands (*eudoxus*- und *autissiodorensis*-Zone, Kimmeridgien). Aufschlußverhältnisse nach D. T. DONOVAN & A. H. STRIDE 1961.

Frequency of immature stages in near-shore sediments.

sonst so ortsgebundenen Ammoniten doch zur Fortpflanzungszeit Züge zu fernem Laichplätzen unternommen. Möglich ist auch, daß Jugendstadien anders (? nektonisch oder pseudoplanktonisch) lebten oder sich postmortal anders verhielten als die Adulttiere. Dies könnte z. B. ihre größere Häufigkeit in Küstensedimenten erklären (Abb. 20). Weitere Untersuchungen hierüber sind erforderlich (*Nautilus*: R. EICHLER & H. RISTEDT 1966).

Ob ein Zusammenhang zwischen dem Lebensraum der Tiere und der frühen Ontogenie der Lobenlinie besteht, ist noch nicht untersucht.

f) Ökomorphologie

Entgegen früherer Ansicht sind Zusammenhänge zwischen Morphologie der Ammonitenschale und Ökologie der Tiere noch nicht sichtbar. Die Be-

funde an oberjurassischen Ammoniten stimmen weder mit Beobachtungen in Lias, Dogger und der Unterkreide, noch mit Hypothesen der älteren Literatur überein. Auch zwischen Lobenzerschlitzung und Biotop sind bislang keine eindeutigen Parallelen erkennbar. Ehe allgemeine Zusammenhänge herausgestellt werden können, müssen wesentlich mehr Daten vorliegen, als dies bisher der Fall ist.

Unbewiesen ist nach wie vor die Lebensweise der Heteromorphen. Denkbar ist, daß sie vom bodenbezogen-nektonischen Leben der meisten mesozoischen Ammoniten zum echt vagil-benthonischen Leben übergegangen sind.

Nachtrag während des Druckes

Erst nach Abschluß des Manuskriptes (9. Juni 1966) erhielt ich Kenntnis von Auszügen der Arbeit A. ZEISS: Untersuchungen zur Paläontologie der Cephalopoden des Unter-Tithon der Südlichen Frankenalb. — Mskr. Erlangen 1966. A. ZEISS kommt darin am Beispiel der südlichen Frankenalb völlig unabhängig und auf anderen Wegen zu Ergebnissen, die den Resultaten dieser Arbeit weitgehend entsprechen. Eine baldige Publikation der interessanten Studie ist zu wünschen.

6. Literatur

- ARKELL, W. J.: A monograph of the ammonites of the English Corallian Beds. I: The Perisphinctids of the *Trigonia clavellata* beds of Dorset. — Palaeontographical Soc., 88—90, S. 1—67, Abb. 3—15, Taf. 1—13, London 1935 bis 37.
- : A monograph of British Corallian Lamellibranchia. Conclusion. — Palaeontographical Soc., 90, S. 378—392, London 1937.
- : Jurassic Geology of the world. — 806 S., 102 Abb., 28 Tabellen, 46 Taf., London und Edinburgh (Oliver & Boyd) 1956.
- ARKELL, W. J. & CALLOMON, J. H.: Lower Kimeridgian ammonites from the drift of Lincolnshire. — Palaeontology, 6, 2, S. 219—245, Taf. 27—33, London 1963.
- BARTHEL, K. W.: Zur Ammonitenfauna und Stratigraphie der Neuburger Bankkalke. — Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., Abh., n. F., 105, S. 1—30, 4 Abb., 5 Taf., München 1962.
- BEAUVAIS, L.: Étude stratigraphique et paléontologique des formations a Madréporaires du Jurassique supérieur du Jura et de l'est du bassin de Paris. — Mém. Soc. géol. France, n. s., 43, 1 (mém. 100), S. 1—288, 54 Abb., 38 Taf., Paris 1964.
- БОДЫЛЕВСКИЙ, В. И. & ШУЛГИНА, Н. И.: Юрские и меловые фауны низовьев Енисея. — Труды Научно-исследовательск. инст. геол. Арктики, 93, 99 S., 2 Abb., 45 Taf., Москва 1958.
- BÖGER, H.: Palökologische Untersuchungen an Cyclothemmen im Ruhrkarbon. — Paläont. Z., 38, 3/4, S. 142—157, 7 Abb., Stuttgart 1964.
- BOWEN, R.: Paleotemperature analyses of Mesozoic Belemnoida from Germany and Poland. — Journ. Geol., 69, 1, S. 75—83, 2 Abb., Chicago 1961.
- : Paleotemperature analyses of Belemnoida and Jurassic paleoclimatology. — Journ. Geol., 69, 3, S. 309—320, 2 Abb., 14 Tabellen, Chicago 1961 (1961 a).
- ХИМШИАШВИЛИ, Н. Г.: Верхнеюрская фауна Грузии (Cephalopoda и Lamellibranchiata). — Акад. наук Груз. ССР, Сектор Палеобиолог., 313 S., 13 Abb., 31 Taf., Тбилиси 1957.

Aufsätze

- DENTON, E. J. & GILPIN-BROWN, J. B.: The buoyancy of the cuttlefish, *Sepia officinalis* (L.). — J. mar. biol. Ass. U. K., **41**, S. 319—342, 12 Abb., 1 Taf., London 1961.
- DONOVAN, D. T. & STRIDE, A. H.: An acoustic survey of the sea floor south of Dorset and its geological interpretation. — Phil. trans. roy. soc. London, B: Biol. ser., **244**, 712, S. 299—324, 6 Abb., London 1961.
- DONZE, P. & ENAY, R.: Les Céphalopodes du Tithonique inférieur de la Croix-de-Saint-Concours près Chambéry (Savoie). — Trav. Lab. Géol. Lyon, n. s., **7**, 236 S., 59 Abb., 22 Taf., Paris 1961.
- DURAND, A.: L'étage Kiméridgien dans les départements de la Meuse et de la Haute-Marne. — Bull. Soc. géol. France (5), **2**, S. 293—335, Abb. 1—19, Taf. 20—21, Paris 1933.
- FRITZ, P.: O¹⁸/O¹⁶-Isotopenanalysen und Paleotemperaturbestimmungen an Belemniten aus dem Schwäb. Jura. — Geol. Rdsch., **54**, **1**, S. 261—269, 1 Abb., Stuttgart 1965.
- FURLANI, M.: Die Lemeš-Schichten. Ein Beitrag zur Kenntnis der Juraformation in Mitteldalmatien. — Jb. k. k. geol. R. A., **60**, **1**, S. 67—98, 1 Abb., Taf. 3 bis 4, Wien 1910.
- GÉCZY, B.: Über das Absterben und die Einbettung der Ammoniten. — Ann. Univers. Sci. Budapest., Sect. Geolog., **2**, S. 93—98, Budapest 1959.
- : Die jurassische Schichtreihe des Tüzköves-Grabens von Bakonycsérnye. — Ann. Inst. Geol. Publ. Hungar., **49**, **2**, S. 507—567, 7 Abb., 7 Taf., Budapest 1961.
- GEISLER, R.: Zur Stratigraphie des Hauptmuschelkalks in der Umgebung von Würzburg mit besonderer Berücksichtigung der Ceratiten. — Jb. preuss. geol. L. A., **59**, S. 197—248, 16 Abb., Taf. 4—8, Berlin 1939.
- GEYER, O. F.: Eine kleine Korallenfauna aus dem mittleren Kimmeridge des Kalkieser Bergsattels NO Engter (Wiehengebirge). — Veröffentl. naturwiss. Ver. Osnabrück, Jber. **26**, S. 63—66, Osnabrück 1953.
- : Korallen-Faunen aus dem Oberen Jura von Portugal. — Senck. leth., **35**, 5/6, S. 317—356, 4 Abb., 3 Taf., Frankfurt 1955.
- GUILLAUME, H.: Géologie du Montsalvens (Préalpes fribourgeoises). — Beitr. geol. Karte Schweiz, n. F., **104**, 170 S., 62 Abb., 3 Tabellen, 3 Taf., Bern 1957.
- GWINNER, M. P.: Geologie des Weißen Jura der Albhochfläche (Württemberg). — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **115**, **2**, S. 137—221, 22 Abb., 1 Tabelle, Taf. 10 bis 13, Stuttgart 1962.
- HAHN, W.: Die Gattung *Gravesia* SALFELD (Ammonoidea) im Oberjura Mittel- und Nordwesteuropas. — Palaeontographica, A, **122**, S. 90—110, 14 Abb., 7 Tabellen, Taf. 9—13, Stuttgart 1963.
- HILGENBERG, O. CH.: Die Paläogeographie der expandierenden Erde vom Karbon bis zum Tertiär nach paläomagnetischen Messungen. — Geol. Rdsch., **55**, **3**, S. 878—924, 4 Abb., 6 Tabellen, Text-Taf. 30—35, Stuttgart 1966.
- HÖLDER, H.: Die Ammoniten-Gattung *Taramelliceras* im südwestdeutschen Unter- und Mittelmalm. Morphologische und taxionomische Studien an *Ammonites flexuosus* BUCH (Oppeliidae). — Palaeontographica, A, **106**, S. 37—153, 182 Abb., Taf. 16—19, Stuttgart 1955.
- HOWARTH, M. K.: A monograph of the Ammonites of the Liassic family Amaltheidae in Britain. — Palaeontographical Soc., **111—112**, XXXVII + 53 S., 18 Abb., 10 Taf., London 1958.
- IMLAY, R. W.: Callovian (Jurassic) Ammonites from the United States and Alaska. — Geol. Surv. Profess. Paper, **249**, 108 S., 9 Abb., 9 Tabellen, 55 Taf., Washington 1953.

- KEMPER, E.: Die Ammonitengattung *Platylenticeras* (= *Garnieria*). Mit einem Beitrag zur Stratigraphie und Bionomie ihrer Schichten (Untere Kreide, mittleres Valendis). — Geol. Jb., Beih., 47, 195 S., 71 Abb., 3 Tabellen, 18 Taf., Hannover 1961.
- KOERNER, U.: Beiträge zur Stratigraphie und Ammonitenfauna der Weißjura α/β -Grenze (Oberoxford) auf der westlichen Schwäbischen Alb. — Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, 6, S. 337—394, Abb. 39—73, Taf. 22—32, Freiburg 1963.
- MAYR, F. X.: Das Karbonatthermometer zur Bestimmung der Temperatur vorweltlicher Meere. — Naturw. Rdsch., 17, 2, S. 61—63, Stuttgart 1964.
- MERKT, J.: Über *Euagassicerias resupinatum* (SIMPSON), Ammonoidea, aus der Sauzeanumbank Nordwestdeutschlands. — Geol. Jb., 84, S. 23—88, 27 Abb., 5 Taf., Hannover 1966.
- ØRVIG, T.: The Jurassic and Cretaceous of Andøya in Northern Norway. — Norges Geologiske Undersøk., 208, S. 344—350, Oslo 1960.
- REYMENT, R. A.: Some factors in the distribution of fossil cephalopods. — Acta Univ. Stockholm., Stockholm Contribut. Geol., 1, 6, S. 97—184, 24 Abb., 7 Taf., Stockholm 1958.
- RIEBER, H.: Ammoniten und Stratigraphie des Braunjura β der Schwäbischen Alb. — Palaeontographica, A, 122, S. 1—89, 25 Abb., Taf. 1—8, Stuttgart 1963.
- ROD, E.: Über ein Fossilager im oberen Malm der Melchtaleralpen. — Eclogae geol. Helvet., 39, 2, S. 177—198, 3 Abb., 2 Tabellen, Taf. 13—14, Basel 1947.
- SCHMIDT, H.: Über die Bewegungsweise der Schalencephalopoden. — Paläont. Z., 12, 3/4, S. 194—207, 8 Abb., Berlin 1930.
- : Die bionomische Einteilung der fossilen Meeresböden. — Fortschr. Geol. Paläont., 12, 38, S. 1—154, 24 Abb., Berlin 1935.
- SCHMIDT, M.: Über Oberen Jura in Pommern. Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie. — Abh. k. preuss. geol. L. A., n. F., 41, 222 S., 10 Taf., Berlin 1905.
- SCHMIDT-KALER, H.: Stratigraphische und tektonische Untersuchungen im Malm des nordöstlichen Ries-Rahmens nebst Parallelisierung des Malm Alpha bis Delta der Südlichen Frankenalb über das Riesgebiet mit der schwäbischen Ostalb. — Erlanger geol. Abh., 44, 51 S., 16 Abb., 1 Text-Taf., 4 Taf., Erlangen 1962.
- SCOTT, G.: Paleocological Factors controlling the Distribution and mode of Life of Cretaceous Ammonoids in the Texas Area. — Journ. Paleont., 14, 4, S. 299—323, 9 Abb., Tulsa (Oklahoma) 1940.
- SCHNEID, TH.: Die Ammonitenfauna der obertithonischen Kalke von Neuburg a. D. — Geol. palaeont. Abh., n. F., 13, 5, S. 305—416, 1 Abb., Taf. 17—29, Jena 1915.
- SEILACHER, A.: Epizoans as a key to Ammonoid ecology. — Journ. Paleont., 34, 1, S. 189—193, 3 Abb., Menasha (Wisconsin) 1960.
- : Umlagerung und Rolltransport von Cephalopoden-Gehäusen. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 1963, 11, S. 593—615, 9 Abb., Stuttgart 1963.
- THIERMANN, A.: Die Ammonitengattung *Endemoceras* n. g. aus dem Unter-Hauterive von Nordwest-Europa. — Geol. Jb., 81, S. 345—412, 28 Abb., 6 Taf., Hannover 1963.
- TINTANT, H.: Les Kosmocératidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. Essai de Paléontologie quantitative. — Publicat. Univ. Dijon, 29, 500 S., 92 Abb., 58 Taf., Dijon 1963.

Aufsätze

- TRUEMAN, A. E.: The Ammonite body-chamber, with special reference to the buoyancy and mode of life of the living Ammonite. — Quart. Journ. geol. Soc. London, **96**, 4, S. 339—378, 17 Abb., London 1941.
- VENZO, S.: Cefalopodi neogiurassici degli altipiani Hararini. — Accad. naz. Lincei, Missione geol. AGIP, **4**, 1, S. 103—197, 14 Taf., Roma 1959.
- WESTERMANN, G.: Monographie der Otoitidae (Ammonoidea). *Otoites*, *Trilobitoceras*, *Itinsaites*, *Epalxites*, *Germanites*, *Mascheites* (*Pseudotoites*, *Polyplectites*), *Normannites*. — Geol. Jb., Beih., **15**, 364 S., 149 Abb., 5 Tabellen, 33 Taf., Hannover 1954.
- WETZEL, W.: Über einige umstrittene Bath-Ammoniten nebst paläobiologischen Bemerkungen über die Neoammoniten. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **124**, 1, S. 84—102, 1 Abb., Taf. 12—14, Stuttgart 1966.
- ZEISS, A.: Zur Verbreitung der Gattung *Gravesia* im Malm ζ der Südlichen Frankenalb. — Geologica Bavarica, **53**, S. 96—101, 1 Abb., München 1964.
- ZIEGLER, B.: Die Ammoniten-Gattung *Aulacostephanus* im Oberjura (Taxonomie, Stratigraphie, Biologie). — Palaeontographica, A, **119**, S. 1—172, 85 Abbildungen, 5 Tabellen, 22 Taf., Stuttgart 1962.
- : Ammoniten als Faziesfossilien. — Paläont. Z., **37**, 1/2, S. 96—102, 3 Abb., Stuttgart 1963.
- : Die Fauna der Lemeš-Schichten (Dalmatien) und ihre Bedeutung für den mediterranen Oberjura. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 1963, **8**, S. 405—421, 4 Abb., 4 Tabellen, Stuttgart 1963 (1963 a).
- : Boreale Einflüsse im Oberjura Westeuropas? — Geol. Rdsch., **54**, 1, S. 250 bis 261, 8 Abb., Stuttgart 1965.
- EICHLER, R. & RISTEDT, H.: Untersuchungen zur Frühontogenie von *Nautilus pompilius* (LINNÉ). — Paläont. Z., **40**, 3/4, S. 173—191, 4 Abb., 3 Tabellen, Taf. 16—17, Stuttgart 1966.

Die Faziesentwicklung der Reichenhaller Schichten und die Tektonik im Süden des Achensees, Tirol¹⁾

Von VOLKER SCHENK, München *)

Mit 2 Abbildungen

Zusammenfassung

Im östlichsten Karwendel setzen sich die oberostalpinen, unteranisischen Reichenhaller Schichten aus einer mächtigen Folge mariner dolomitischer Kalke, sandiger Mergelkalke sowie sedimentärer Brekzien zusammen, die mehr oder weniger tektonisch überprägt sind.

Die Brekzien treten in mehrfachem rhythmischem Wechsel zwischen Mergelkalken auf und erreichen erst im obersten Drittel der Schichtserie, die das gesamte Hydasp umfaßt, größere Mächtigkeiten. Ihr polymikter Komponentenbestand wird sowohl aus skythischen Gesteinen als auch aus Aufarbeitungs-

¹⁾ Erweitertes Manuskript eines Vortrags, gehalten auf der 56. Jahrestagung der Geologischen Vereinigung in Wien am 26. Februar 1966.

*) Schrift des Verfassers: Dipl.-Geol. V. SCHENK, München, Institut für Paläontologie und Historische Geologie, Richard-Wagner-Str. 10.