

Über *Exogyra virgula* (Lamellibranchiata, Oberjura)

Autor(en): **Ziegler, Bernhard**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Eclogae Geologicae Helvetiae**

Band (Jahr): **62 (1969)**

Heft 2

PDF erstellt am: **11.08.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-163719>

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.

Über *Exogyra virgula* (Lamellibranchiata, Oberjura)

VON BERNHARD ZIEGLER¹⁾

1. Einleitung

Exogyra virgula ist eines der häufigsten Fossilien im nordwesteuropäischen oberen Jura. Die kleine Muschel tritt an vielen Orten geradezu gesteinsbildend auf. Dadurch hat sie schon früh Aufsehen erregt: Auf sie ist das «Virgulien» begründet, eine Stufe, die J. THURMANN 1852 für einen Teil des oberen Jura aufstellte.

Obwohl die Art in der Literatur sehr häufig beschrieben oder erwähnt wird, ist sie nur selten gründlich bearbeitet worden. Nur im Rahmen der *Exogyra*-Monographie des Generals E. JOURDY (1924) wird sie ausführlicher beschrieben. Auch diese Arbeit lässt jedoch noch manche ökologischen und biostratigraphischen Fragen offen. Wesentlich ist, wie es zur grossen Häufigkeit der Art kommen konnte. Hatten die Tiere im oberen Jura Nordwesteuropas ihr Lebensoptimum? Oder war im Gegenteil dort ihre Mortalität besonders gross? Oder sind die Exogyren überhaupt nur postmortal

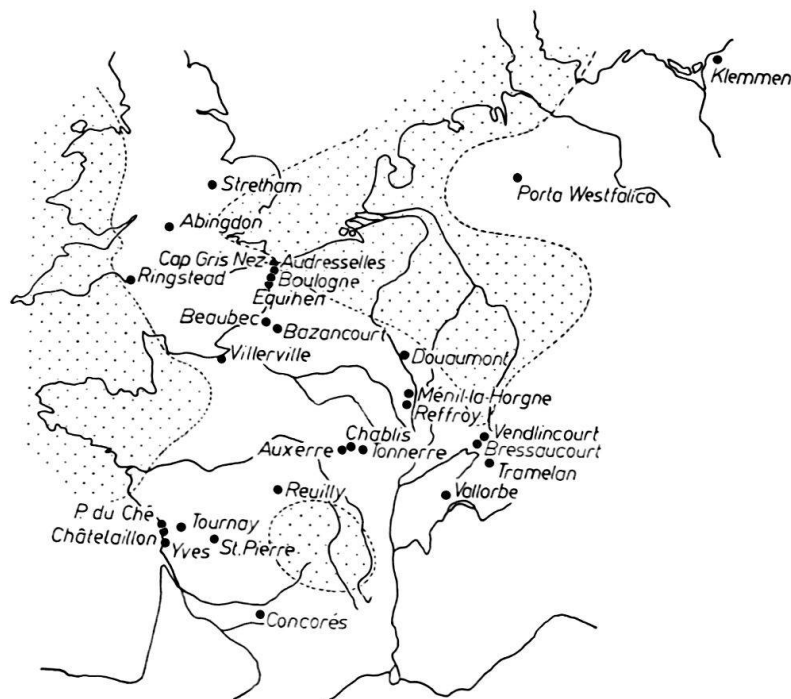


Fig. 1. Herkunft des Materials. Punktiert: Vermutetes Landgebiet im mittleren Oberjura.

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, D 7000 Stuttgart 1.

angereichert worden? Die vorliegende Arbeit versucht, diesen Fragen nachzugehen und darüber hinaus weitere Einzelheiten über das Leben der Tiere aufzudecken. Dabei wird es notwendig sein, auch das Verhalten verwandter Arten zu betrachten. Eine systematische Revision der Oberjura-Exogyren, die K. BEURLEN unter dem Namen *Nanogyra* zusammenfasst (1958, S. 209), ist jedoch nicht beabsichtigt.

Das untersuchte Material wird im Paläontologischen Institut der Universität Zürich aufbewahrt. Es entstammt verschiedenen Lokalitäten, besonders Frankreichs (Fig. 1), und wurde in den Jahren 1957–1968 im Zuge faunistischer Arbeiten über den oberen Jura Nordwesteuropas aufgesammelt. Zusätzlich konnte Sammlungsmaterial herangezogen werden.

2. Biostratinomie der *Exogyra*-Lumachellen

Die Art des Vorkommens ist für *Exogyra virgula* sehr bezeichnend. In der Regel tritt sie in Lumachellen auf. Ganze Bänke bestehen fast ausschliesslich aus ihren Schalen und Schalenrümern (Taf. 1, Fig. 3). Selbst das sedimentäre Bindemittel tritt oft zurück. In Schichten zwischen den Lumachellen fehlt *E. virgula* entweder ganz oder sie ist sehr selten. Untergeordnet kommen verstreute Einzelstücke oder kleine Fossilnester vor.

Es liegt nahe, die Lumachellen als Bänke zusammengeschwemmter Schalen zu deuten. Schwer verständlich ist dann jedoch, weshalb andere Reste (mit Ausnahme seltener Serpeln und vereinzelter *Anomia*-Funde) fast stets fehlen. Sollten nur die calcitischen Exogyren beständig, sonstige, möglicherweise aragonitische Fossilien dagegen aufgelöst sein? Weshalb ist indessen eine reichhaltige und vielfältige Fauna aus den Schichten zwischen den Lumachellen erhalten? Zunächst ist deshalb zu prüfen, ob die Exogyren autochthon oder umgelagert sind. Um dies festzustellen, gibt es verschiedene Möglichkeiten:

1. Liegen die Schalen noch in Lebensstellung vor? Exogyren sind Ostreiden und deshalb mindestens in der Jugend mit der linken Klappe am Substrat festgewachsen. Ausserdem ist zu erwarten, dass sie wie alle Muscheln ihr Hinterende mit Ein- und Ausström-Öffnung dem freien Wasser entgegen orientieren. In den Lumachellen liegen die Klappen indessen völlig regellos neben- und übereinander. Die konvexe Seite der

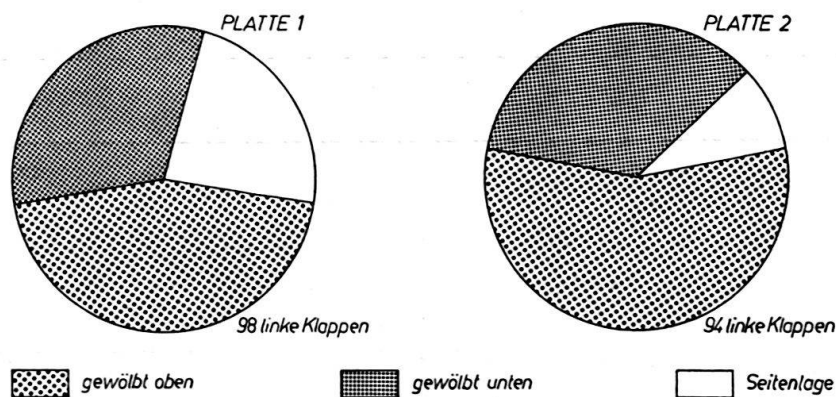


Fig. 2. Fehlende Einregelung am Beispiel von zwei nicht orientiert entnommenen Lumachellen mit *Exogyra virgula*. Kimmeridgien (*acanthicum*-Zone), Tournay (Dép. Charente-Maritime).

gewölbten linken Klappe zeigt teilweise nach oben, teilweise nach unten, teilweise nach der Seite. Irgendeine Lebensstellung der Tiere ist somit nicht überliefert (Fig. 2).

2. Sind die Schalen ein- oder zweiklappig erhalten? Mit dem Tode der Tiere erschlaffen die Schliessmuskeln. Das Ligament öffnet die Klappen. Wasser bespült die Weichteile, die rasch verwesen. Bald zerfällt auch das Ligament; beide Klappen der Muschelschalen werden getrennt. Ein Transport während der Verwesung beschleunigt diese Vorgänge noch. Zweiklappig erhaltene Muscheln sind deshalb nie weit transportiert. Je grösser der Anteil doppelklappiger Exemplare in einer Fauna ist, desto unwahrscheinlicher wird, dass sie verfrachtet ist.

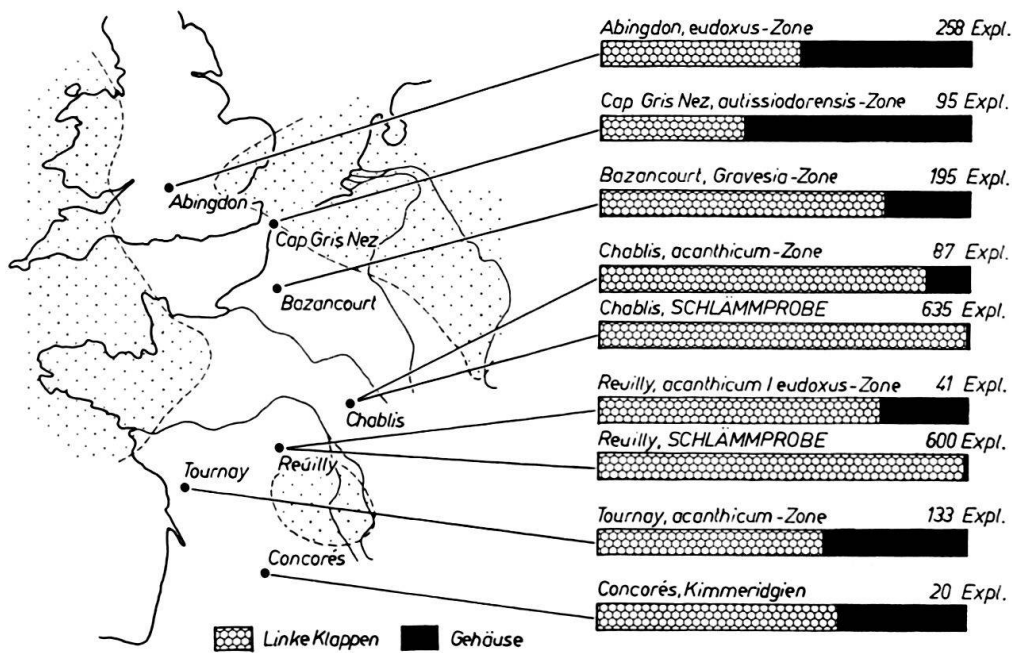


Fig. 3. Anteil doppelklappiger Exemplare in Proben mit *Exogyra virgula*. Einfluss der Aufbereitung.

Die Bänke mit *Exogyra virgula* verhalten sich, was das Verhältnis von linken zu zweiklappigen Schalen betrifft, nicht einheitlich (Fig. 3). Der Prozentsatz der doppelklappigen Gehäuse wird erst dann verständlich, wenn man die Einflüsse der Verwitterung berücksichtigt. Im Laboratorium kann man sie durch Aufbereiten und Schlämmen der Proben in verstärktem Ausmass nachahmen. Die Resultate (Fig. 3) zeigen, dass der Anteil doppelklappiger Schalen hierdurch stark vermindert wird. Es ergibt sich somit, dass in den untersuchten Proben ursprünglich ein hoher Anteil doppelklappiger Gehäuse vorhanden war.

3. Sind die beiden Klappen unterschiedlich häufig? Selbst wenn ein nennenswerter Anteil der Gehäuse zweiklappig eingebettet wurde, ist zu prüfen, ob nicht das Verhältnis von linken zu rechten Klappen insgesamt auf eine Frachtsonderung deutet. In ungezielten Aufsammlungen aus ausgewitterten Proben im Gelände sind die unscheinbaren rechten Klappen stets seltener vertreten, da sie vom Sammler weniger beachtet werden. Deshalb wurden zusätzliche Analysen an zwei Schlammproben durchgeführt. Werden dabei nicht nur die unversehrten Klappen, sondern auch eindeutig erkennbare Wirbelstücke zerbrochener Schalen berücksichtigt, so ergeben sich Verhältnisse von

linken zu rechten Klappen wie 1:1 bzw. wie 1:2 (Fig. 4). Die rechten Klappen sind anscheinend wesentlich widerstandsfähiger gegenüber der Verwitterung und Aufbereitung. Ihr Anteil lässt nicht auf eine nennenswerte Frachtsonderung schliessen.

4. Sind die Schalen unversehrt oder zerbrochen? Je weiter Muschelschalen transportiert werden, desto mehr gehen sie zu Bruch. Der Anteil des Bruchschills könnte somit ein Mass für die Transportweite sein. Im vorliegenden Fall ist allerdings zu berücksichtigen, dass die Schalen in den einzelnen Bänken dicht gepackt sind. Bei der Entwässerung und Sackung des Gesteins während der Diagenese mussten deshalb Sprünge in den eingeschlossenen Fossilien auftreten. Der Anteil des Bruchschills in einer Probe (Fig. 5) ist deshalb kein Mass für die Transportweite der Schalen, sondern

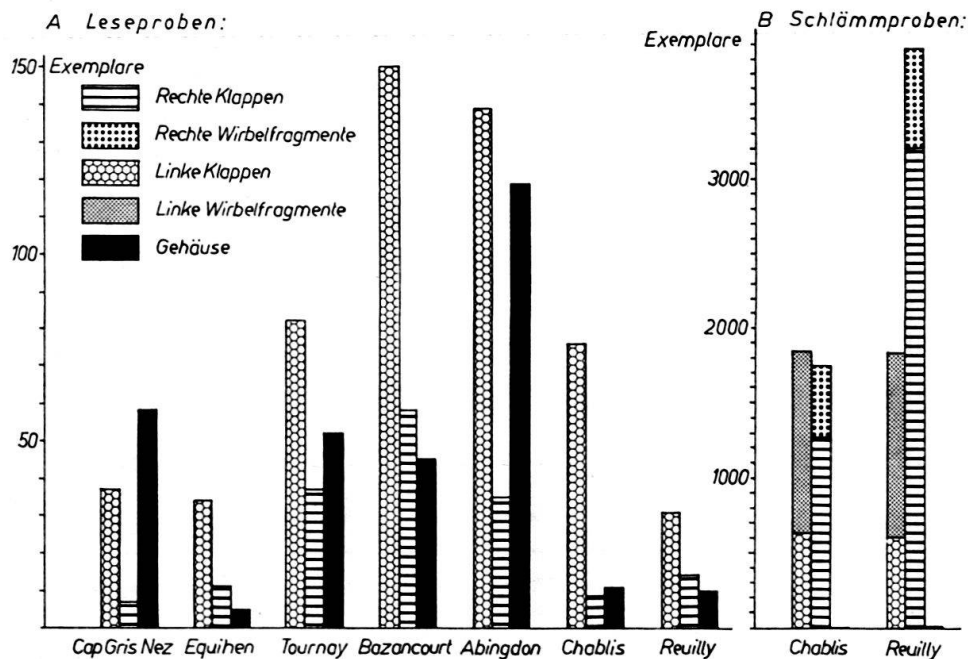


Fig. 4. Verhältnis von rechten zu linken Klappen in Leseproben und Schlammproben mit *Exogyra virgula*.

dafür, wie sehr das Material während der Verwitterung und Aufbereitung beansprucht wurde. Einen besseren Einblick in den Erhaltungszustand geben angewitterte Schichtflächen (Taf. 1, Fig. 3). In den meisten Bänken sind die Schalen primär weitaus überwiegend vollständig erhalten; allerdings herrscht an manchen Orten Bruchschill vor.

5. Sind die Gehäuse nach der Grösse sortiert? Einer Grössensortierung bei Muscheln sind natürliche Grenzen gesetzt. Die untere Grenze ergibt sich aus der frühesten Ausscheidung einer erhaltungsfähigen kalkigen Schale, was bei Austern mit der Grössenordnung von 1 mm geschieht. Die obere Grenze ist durch die Maximalgrösse der betreffenden Art bestimmt.

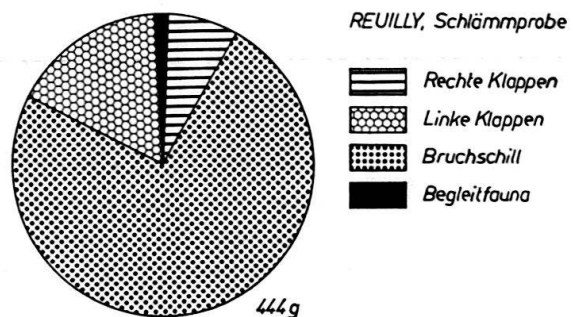


Fig. 5. Anteil des Bruchschills in einer geschlammten Probe mit *Exogyra virgula*.

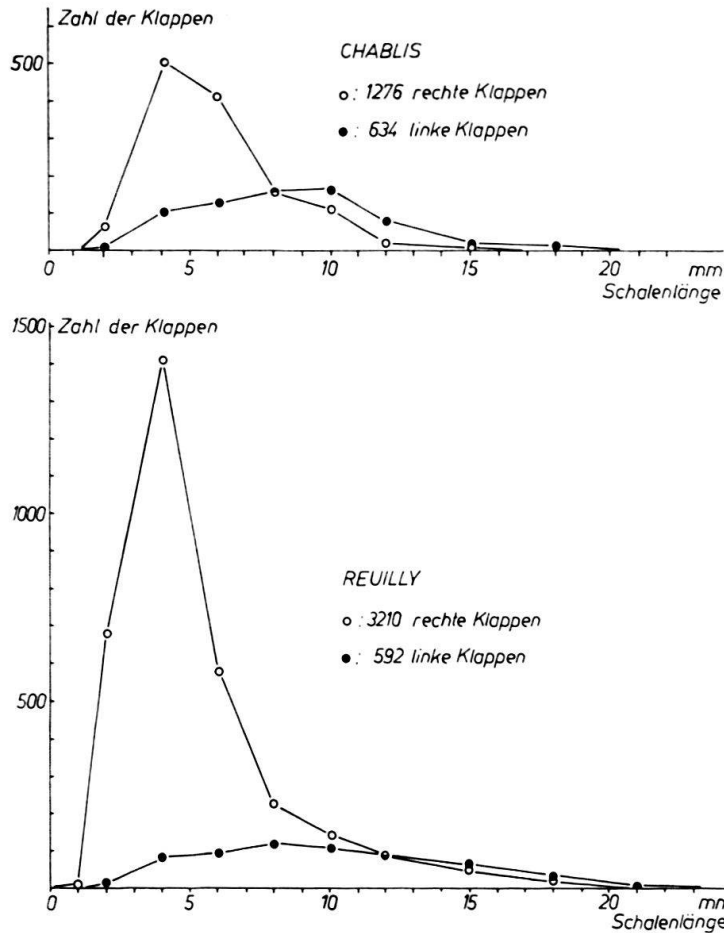


Fig. 6. Grössenklassen der Schalenlänge bei rechten und linken Klappen von *Exogyra virgula*. Schlammproben Chablis (Dép. Yonne) und Reuilly (Dép. Cher).

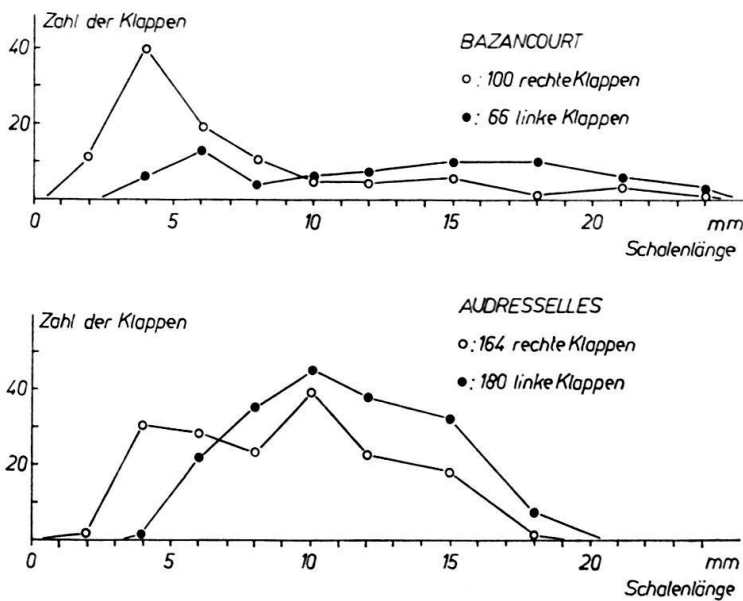


Fig. 7. Grössenklassen der Schalenlänge bei rechten und linken Klappen von *Exogyra virgula*. Schlammproben Bazancourt (Dép. Seine-Maritime) und Audresselles (Dép. Pas-de-Calais).

In Schlammproben von Lumachellen mit *Exogyra virgula* sind in der Regel die meistendermöglichen Grössenklassen vertreten (Fig. 6, 7). Die grössten Stadien können deshalb fehlen, weil sie wohl überhaupt nur an bestimmten Orten erreicht wurden. In allen Fällen streuen die Werte der Schalenlänge derart, dass eine Sortierung nach der Grösse auszuschliessen ist.

Bemerkenswert ist die Häufigkeit von Jugendstadien. Bei rezenten Mollusken ist sie die Regel. Nur wenige Individuen sterben in der freien Natur den einfachen Alterstod. Weit mehr gehen vorzeitig an den verschiedensten Ursachen zugrunde. Deshalb deutet der hohe Anteil jugendlicher Exemplare in den *Exogyra*-Bänken darauf hin, dass hier geschlossene Populationen vorliegen. Jeder Transport erscheint so unwahrscheinlich.

6. Hat eine Sortierung nach Gewicht oder Schwefähigkeit stattgefunden? Entsprechend den Korngrössen-Analysen bei Lokersedimenten lässt sich der Sortierungsgrad auch an aufbereiteten Proben von Lumachellen mit *Exogyra virgula* bestimmen. Zu berücksichtigen ist allerdings, dass hierbei nur der beim Schlamm unversehrt gebliebene Teil der Gehäuse erfasst ist (Fig. 8). Als Sor-

tierungskoeffizienten nach TRASK (vgl. D. MARSAL 1967) ergeben sich Werte, die weit unter 2 liegen. Der Sortierungsgrad wäre demnach als «sehr gut» zu bezeichnen. Die Analyse der Gehäusegrösse kommt dagegen, wie gezeigt wurde, zu völlig anderen Ergebnissen. Das bedeutet, dass nicht etwa die Sortierung in den Lumachellen sehr gut ist, sondern dass die Messverfahren der Sedimentologie auf fossile Lamellibranchiaten-Schille nicht anwendbar sind.

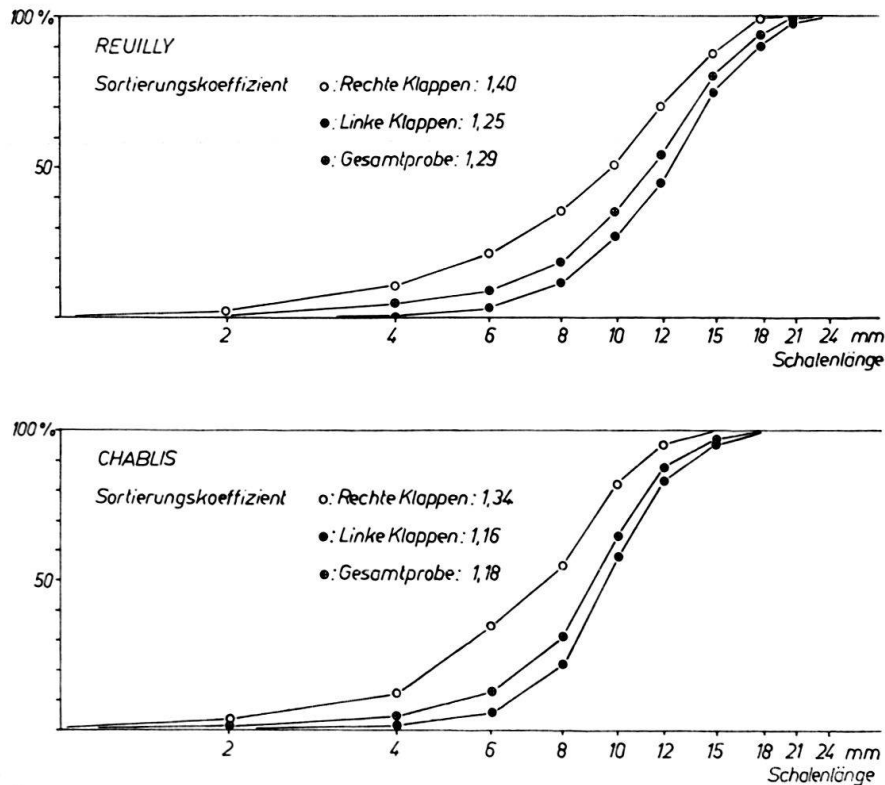


Fig. 8. Sortierungskurven der Schlammproben Reuilly (Dép. Cher) und Chablis (Dép. Yonne).

Anders steht es mit der Sortierung nach der Schwebfähigkeit. Ihre Kennziffer S berechnet sich nach der Formel $S = O/4G$ (O = Oberfläche in mm^2 , G = Gewicht in g; vgl. A. F. TAUBER 1942). Mit steigender Schalenlänge nimmt sie bei *Exogyra virgula* sehr stark ab. Die Unterschiede in der Schwebfähigkeit zwischen jugendlichen und ausgewachsenen Exemplaren der Art (Fig. 9) sind von ähnlicher Grösse wie zwischen verschiedenen rezenten Nordsee-Muscheln, für die ganz unterschiedliches biostratinomisches Verhalten beobachtet ist (A. H. MÜLLER 1951, S. 79). Da *Exogyren* der verschiedensten Schwebfähigkeit zusammen vorkommen, können sie nach ihr nicht sortiert sein.

Als biostratinomischer Befund ergibt sich somit: Die Schalen von *Exogyra virgula* sind in den Lumachellen nicht in Lebensstellung eingebettet. Andererseits gibt es jedoch keinerlei Anzeichen, dass sie transportiert wären. Aus diesem Dilemma hilft nur die Untersuchung der Anwachsfläche der Tiere heraus.

3. Der Lebensort von *Exogyra virgula*

Exogyren sind als Austern fixisessile Organismen. Mindestens in der Jugend sind sie mit der linken Klappe festgeheftet. Deshalb müssen im Bereich des Wirbels der linken Klappe die Spuren der Anheftung sichtbar sein. Die Gestalt der Anheftungsfläche lässt Rückschlüsse auf das Substrat zu. Wären die Exogyren in den Lumachellen autochthon, so müssten sie auf Artgenossen aufgewachsen sein. Andere Substrate waren dort anscheinend nicht vorhanden.

Tatsächlich ist jedoch nur ein kleiner Teil aller linken Klappen mit dem Wirbel an anderen Exogyrenschalen oder an Schalenbruchstücken befestigt (Fig. 10). Bei ihrer grossen Mehrzahl ist vom Substrat nichts mehr erhalten. Es bestand also aus einer vergänglichen Substanz. Aus den häufigen undifferenzierten Anheftungsflächen lässt es sich nicht rekonstruieren. Auch charakteristische Skulpturen, aus denen z. B. auf Gastropoden oder andere Aragonitschaler als Untergrund zu schliessen ist, sind selten. Sie können nur für den Einzelfall herangezogen werden. Wichtig sind dagegen diejenigen Beispiele, in denen die Tiere an stengeligen Gebilden festgeheftet waren. An ihnen wird wahrscheinlich, dass das vergängliche Substrat pflanzlicher Natur war.

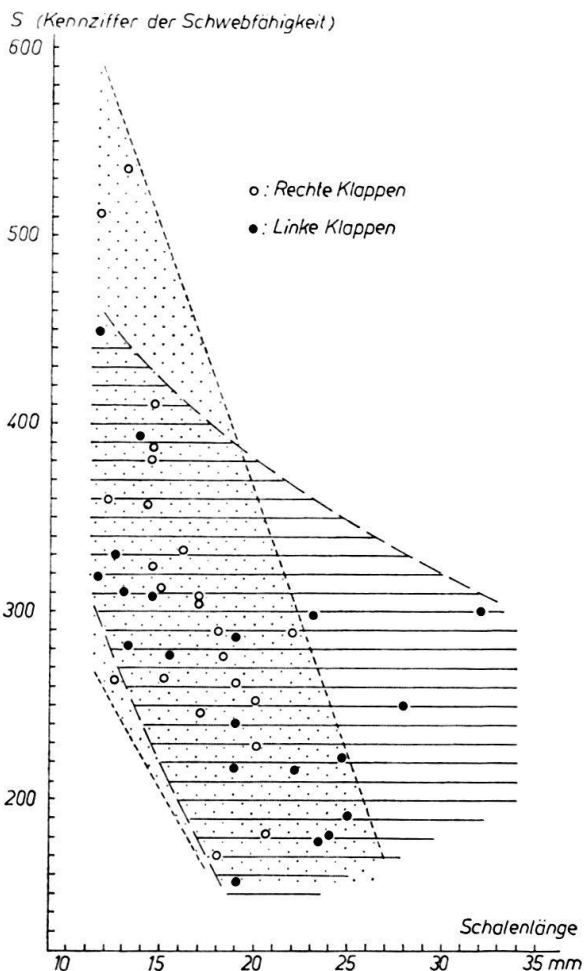


Fig. 9. Schwebfähigkeit rechter und linker Klappen von *Exogyra virgula* in Abhängigkeit von der Schalenlänge.

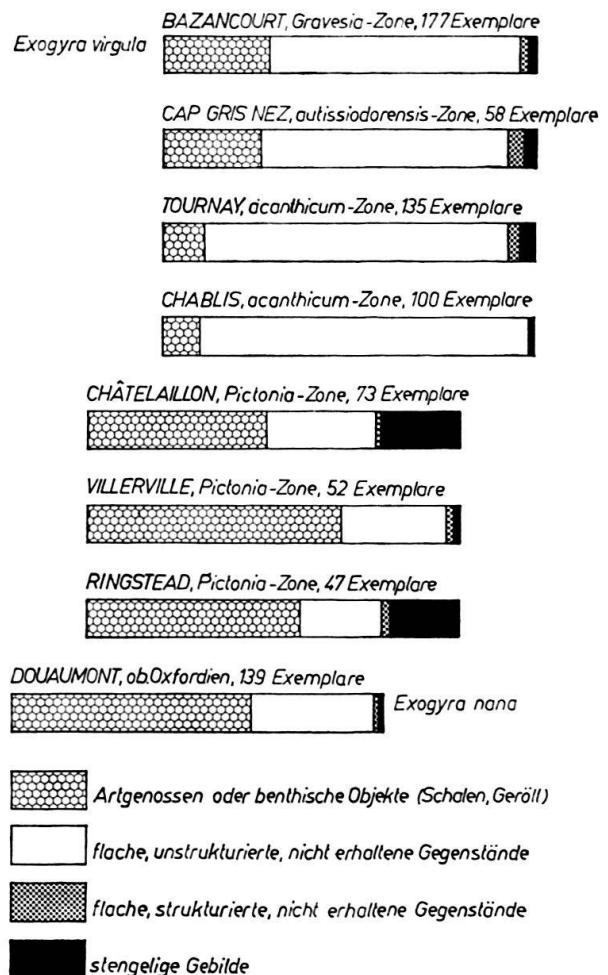


Fig. 10. Das Substrat von *Exogyra nana* und *Exogyra virgula* in Proben unterschiedlichen Alters.

Aus dem Überwiegen flächenhafter gegenüber röhrig-stengeligen Anheftungsstellen kann man schliessen, dass die Pflanzen Tange waren, bei denen lappige oder blattförmige Thalli an relativ kurzen «Sprossen» sassen.

Exogyra virgula war demnach – jedenfalls in der Mehrheit der Tiere – zu Lebzeiten an Tangen festgeheftet. Das gilt auch für diejenigen Individuen, auf denen sich Artgenossen festsetzten. Die Tiere lösten sich beim Absterben der Pflanzen und fielen zu Boden. Sie können jedoch auch bei kräftigen Stürmen aus den Tangwäldern ausgeschüttelt worden sein. Durch die Annahme eines pseudoplanktischen Lebens der Art wäre erklärt, weshalb die Schalen einerseits nicht umgelagert, andererseits jedoch auch nicht in Lebensstellung vorliegen.

Zu erwarten wäre allerdings, dass die Schalen beim Niedersinken «gewölbt-unten» eingeregelt werden (vgl. A. H. MÜLLER 1951). In den Lumachellen mit *Exogyra virgula* sind die Schalen jedoch so dicht gepackt, dass sie sich gegenseitig behindern und deshalb nicht gesetzmässig eingeregelt sind. Ausserdem könnte die unregelmässige Gehäuseform störend wirken.

Ein weiterer, allerdings indirekter Hinweis auf das pseudoplanktische Leben der *Exogyra virgula* ist das Verhalten von *Exogyra nana*. Diese zweite Art fehlt in den Lumachellen in der Regel ganz. Sonst dagegen ist sie nicht selten. Sie ist jedoch im Gegensatz zu *E. virgula* – jedenfalls im Kimmeridgien – überwiegend an festen Substraten angeheftet. Man könnte vermuten, die morphologischen Unterschiede beider Arten (Skulptur, Schalenform) seien durch die verschiedene Art der Anheftung und die unterschiedliche Grösse der Anheftungsfläche bedingt. Dann wären *E. nana* und *E. virgula* im Kimmeridgien nur morphologische Varianten ein und derselben Art, bedingt durch die Beschaffenheit des Substrates. Kleine Anheftungsfläche und längliche Schale kommen indessen auch bei Stücken aus Populationen von *E. nana* vor (Taf. 3, Fig. 4, 6 und 11). Die für *Exogyra virgula* bezeichnenden Längsstreifen der linken Klappe fehlen ihnen jedoch. Beide Arten sind deshalb getrennt zu halten (vgl. jedoch S. 693).

Zu prüfen ist auch, an welchem Typ von Tangen *Exogyra virgula* ihren Lebensraum hatte. Handelte es sich um treibende Tangmassen oder waren es am Meeresgrund verankerte Tangwälder? Im ersten Fall müsste *E. virgula* unabhängig von der lokalen Meerestiefe weit verbreitet sein. Im zweiten Fall dürfte die Art nur dort vorkommen, wo das Tageslicht bis zum Meeresboden vordringen konnte. Den Schlüssel zur Rekonstruktion der Meerestiefe liefert die Begleitfauna. Dominanz von Lamelli-branchiaten ist ein eindeutiger Hinweis auf flaches Wasser (B. ZIEGLER 1967). *Exogyra virgula* kommt nur dort vor, wo die übrige Fauna geringe Meerestiefe bezeugt. Sie fehlt trotz räumlicher Nähe an Orten tieferen Wassers, obwohl durch das Vorkommen pseudoplanktischer Lamelli-branchiaten wie *Inoceramus* belegt ist, dass treibende Gegenstände vorhanden waren. So ist *E. virgula* z. B. wohl im Kimmeridgien der rauracischen Fazies des Schweizer Jura, nicht aber der argovischen Fazies des Aaretals vertreten. In Süddeutschland tritt sie erst im höchsten Oberjura auf, wo das Meer flacher wird. Die Art fehlt jedoch in Strandsedimenten und Bereichen flachsten Wassers – von Einzelfunden abgesehen.

Daraus ergibt sich, dass *Exogyra virgula* vorwiegend an Tangen festgeheftet war, die bevorzugt im mässig tiefen Infralittoral am Meeresboden wuchsen. Diese Annahme wirft die Frage auf, wann und wie es zu dieser Lebensweise kam.

4. Evolution der Oberjura-Exogyren

Im oberen Oxfordien und basalen Kimmeridgien ist *Exogyra nana* eine lokal häufige Art. Sie kommt in unterschiedlichen Biotopen und auf verschiedenen Substraten vor. Im Umkreis der kleinen Korallenriffe der Pointe du Ché bei La Rochelle ist sie auf Hartböden, Muschelschalen und vergänglichen Substraten festgeheftet. Bei Fort Douaumont bei Verdun siedelt sie bevorzugt auf Artgenossen. In der unteren *Pictonia* Zone von Ringstead in Dorset wächst sie auf Schalenresten und nicht überlieferten Gegenständen, die wahrscheinlich Pflanzen waren.

Im unteren Kimmeridgien scheiden sich die Wege in der Evolution der oberjurassischen Exogyren. *Exogyra nana* bleibt in ihrer Morphologie unverändert. Ihr Substrat beschränkt sich jedoch nun auf den Meeresboden oder ihm aufliegende Gegenstände. Als solche kommen andere Schalen in Betracht. Auch freigespülte Steinkerne von Ammoniten sind bewachsen. Mit solchen Populationen reicht die Art bis hoch ins Portlandien hinauf.

In der oberen *Pictonia*-Zone kommen in geschlossenen *Exogyra*-Populationen nebeneinander typische *nana*-Formen und radial gestreifte Individuen vom *virgula*-Typ vor. Das Substrat ist noch sehr vielfältig. Neben Schalen, Geröllen und Hartböden sind auch stengelige Gebilde bewachsen, die Pflanzen gewesen sein könnten. Beispiele solcher Übergangs-Populationen, in denen Merkmale beider Arten vereinigt sind, zeigen Proben von Villerville und Châtelailon.

Alle jüngeren *Exogyra*-Populationen, die untersucht werden konnten, gehören klar zu einer oder zur anderen Art. Nur selten kommt es vor, dass Angehörige beider Arten in einer Probe zusammen vorkommen. Meist lässt sich dann erkennen, dass es sich um kein Zusammenleben handelt, sondern dass *Exogyra nana* auf Schalen von *E. virgula* aufgewachsen ist (z. B. Taf. 6, Fig. 8), die vermutlich schon zum Meeresboden abgesunken waren.

Mit der morphologischen Trennung der beiden Arten im untersten Kimmeridgien schieden sich somit auch ihre Lebensräume. *Exogyra nana* blieb – mehr als zuvor – auf den unmittelbaren Meeresboden beschränkt. *E. virgula* siedelte auf Pflanzen über dem Meeresboden. Der Lebensort der sessilen Tiere wird durch das Verhalten der planktischen Larven bestimmt. Es ist wahrscheinlich, dass sie ähnliche Ansprüche an ihre Umwelt stellten. Ihr Verhalten gegenüber bestimmten Sinnesreizen muss jedoch unterschiedlich gewesen sein. Die Larven von *E. nana* stiegen zur Zeit der Festheftung an den Meeresboden hinab. Ob sie positiver Geotropismus, negativer Phototropismus oder andere Reize dazu veranlassten, muss offen bleiben. Bei *E. virgula* spielten dagegen positiver Phototropismus und negativer Geotropismus allein sicher keine Rolle, denn sonst könnte die Art nicht gerade in den flachsten, am besten durchlichteten Meeresräumen fehlen. Wahrscheinlich ist, dass ihre Anheftung durch mehrere, einander ergänzende und abgrenzende Faktoren bestimmt wurde.

Exogyra nana und *E. virgula* entstanden und lebten im gleichen Gebiet. Sie hatten offensichtlich – abgesehen vom Substrat – die gleichen Ansprüche an ihre Umwelt. Trotzdem traten sie nicht miteinander in Konkurrenz. Auch die genetischen Schranken konnten sich früh festigen. Das wird verständlich, wenn man annimmt, dass taxonomische Momente den Lebensort bestimmten.

5. Die Gehäusegrösse von *Exogyra virgula*

Die intraspezifische Variabilität von *Exogyra virgula* ist erheblich. Stärke der Skulptur und Schalenform schwanken in weiten Grenzen. Auch die Schalengrösse ist sehr variabel. Ihr Mittelwert zeigt von Probe zu Probe deutliche Unterschiede.

Die im folgenden besprochenen Werte sind aus ungezielten Aufsammlungen im Gelände abgeleitet. Die auffälligeren, grösseren Gehäuse sind in solchen Leseproben relativ häufiger vertreten als unauffällige Kleinformen. Die durchschnittliche Gehäusegrösse in diesen Leseproben ist also nicht die wahre mittlere Grösse aller Individuen, wie sie in Schlammproben ermittelt werden kann, sondern eher die mittlere Endgrösse der betreffenden Population. Wenn ein so gefundener Wert auch nicht absolut gültig ist, so ist er doch mit analogen Daten gut vergleichbar.

Zunächst ist zu prüfen, inwieweit die Gehäusegrösse vom individuellen Alter abhängt. Bei vielen Muscheln lässt sich das Alter aus den Wachstums-Unterbrechungen ablesen (K. VOGEL 1959). Austern sind jedoch für derartige Untersuchungen ungeeignet. Ihre Schale ist zu unregelmässig; Wachstumsunterbrechungen treten in allzu unterschiedlichen Abständen auf. Die Frage nach dem individuellen Alter lässt sich deshalb für *Exogyra virgula* nicht beantworten. Damit muss auch ungeklärt bleiben, ob die Art im Oberjura Nordwesteuropas ihr Lebensoptimum hatte.

Sind die Unterschiede in der Gehäusegrösse stratigraphisch bedingt? In vielen Fällen nimmt die durchschnittliche Grösse innerhalb einer Art im Verlauf der Evolution zu. Der Vergleich von Populationen aus drei verschiedenen Zonen zeigt indessen (Fig. 11), dass bei *Exogyra virgula* Grösseunterschiede zu ein und derselben Zeit weit

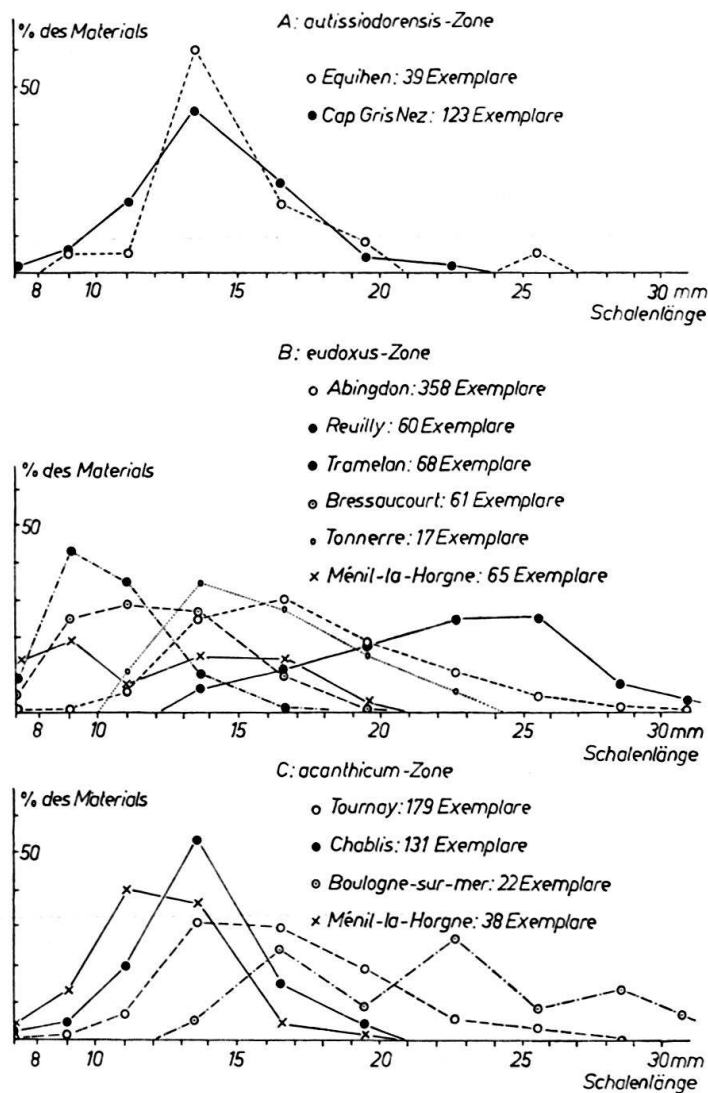


Fig. 11. Grössenklassen der Länge der linken Klappen von *Exogyra virgula*. Leseproben aus drei Zonen des Kimmeridgien.

deutlicher sind als solche bei verschiedenaltigen Populationen. Für die Unterschiede in der Gehäusegröße sind demnach keine zeitlichen Faktoren massgebend.

Trägt man die mittlere Endgröße von Populationen von *Exogyra virgula* in eine paläogeographische Karte ein (Fig. 12), so zeigen sich deutliche Abhängigkeiten. Je weiter im Osten Frankreichs die Tiere lebten, desto kleiner blieben sie. Es ist verfrüht, diese auffällige Erscheinung jetzt schon zu erklären. Eine Möglichkeit sei allerdings angedeutet. Die Gehäusegröße rezenter Mollusken nimmt mit sinkendem Salzgehalt ab. Teile des oberen Jura im Vorland der Vogesen scheinen tatsächlich brackisch beeinflusst zu sein, wie Funde von Characeen-Oogonien zeigen (M. A. ZIEGLER 1962). Ob es jedoch wirklich die Salinität war, welche die geringere Größe der Individuen in den östlichen Populationen von *Exogyra virgula* bewirkte, muss an vergleichenden Untersuchungen auch anderer Muschelarten überprüft werden. Der ökologisch orientierten Forschung steht hier noch ein weites Feld offen.

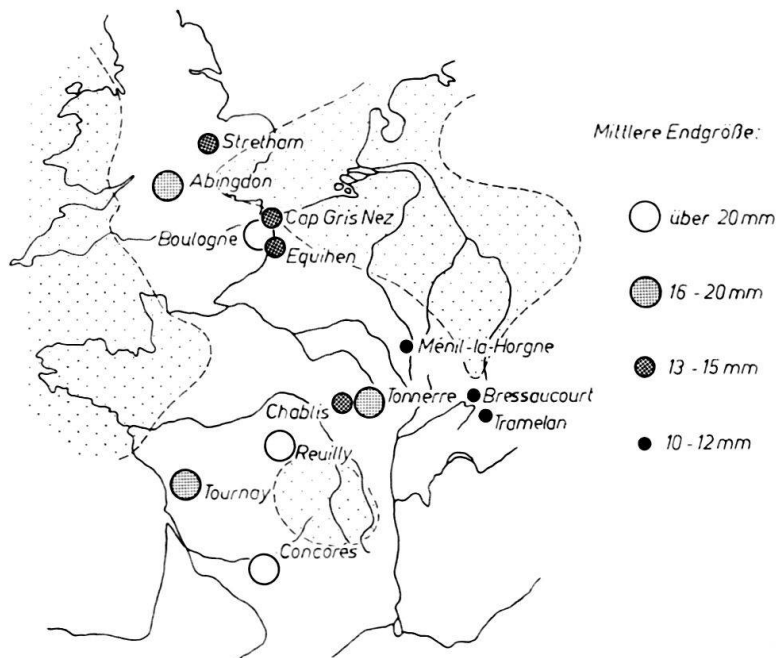


Fig. 12. Mittlere Endgröße von *Exogyra virgula* in Populationen unterschiedlichen Alters (Kimmeridgien) und verschiedener geographischer Herkunft.

6. Zusammenfassung

Lumachellen von *Exogyra virgula* im Kimmeridgien und unteren Portlandien Nordwesteuropas werden mit Hilfe unterschiedlicher Methoden biostratigraphisch untersucht. Die Schalen sind nicht in Lebensstellung eingebettet. Sie sind jedoch offensichtlich auch nicht transportiert worden. Es scheint, dass *Exogyra virgula* vorwiegend an Tangen festgeheftet war, die bevorzugt im mässig tiefen Infralittoral am Meeresboden wuchsen. *Exogyra nana* dagegen, im Oxfordien noch weit verbreitet, bleibt im Kimmeridgien auf den Meeresboden beschränkt. Das erklärt, wie *Exogyra virgula* im Wohngebiet von *Exogyra nana* entstehen und sich ausbreiten konnte, ohne dass die

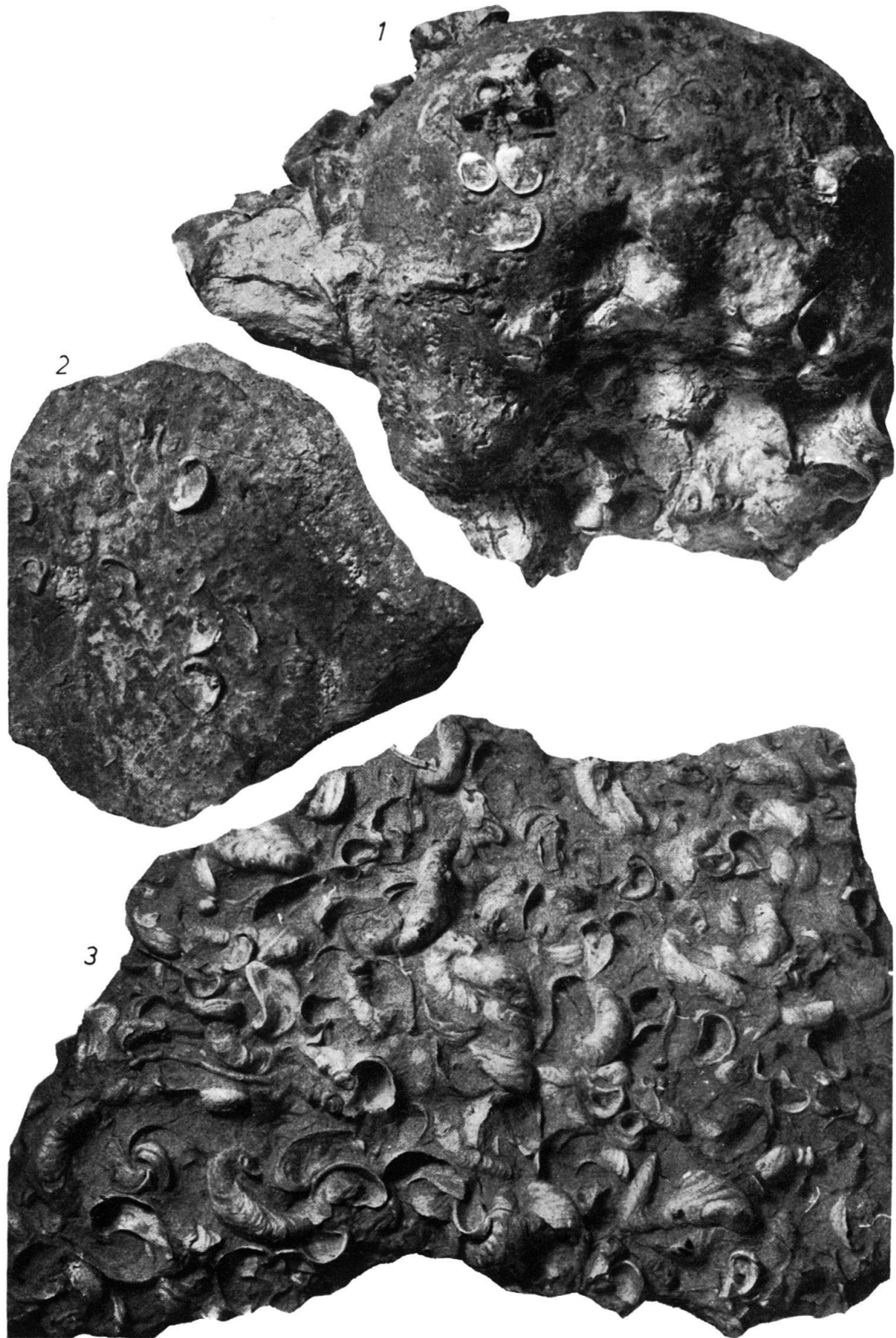
beiden Arten zueinander in Konkurrenz traten. Die mittlere Endgrösse von *Exogyra virgula* ändert sich mit der Evolution nicht merklich. Die erheblichen Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen sind ökologisch bedingt. Zu erklären, welche Faktoren massgebend waren, bleibt späteren Untersuchungen vorbehalten.

LITERATUR

- BEURLEN, K. (1958): *Die Exogyren. Ein Beitrag zur phyletischen Morphogenese der Austern*. N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 1958, 197–217, 3 Abb.
- JOURDY, E. (1924): *Histoire naturelle des Exogyres*. Ann. Paléont., 13, 1–104, 8 Abb., 11 Taf.
- MARSAL, D. (1967): *Statistische Methoden für Erdwissenschaftler*. 152 S., 40 Abb., Stuttgart (E. Schweizerbart).
- MÜLLER, A. H. (1951): *Grundlagen der Biostratonomie*. Abh. deutsch. Akad. Wiss. Berlin, Math. naturwiss. Kl., 1950/3, 147 S., 79 Abb.
- TAUBER, A. F. (1942): *Postmortale Veränderungen an Molluskenschalen und ihre Auswertbarkeit für die Erforschung vorzeitlicher Lebensräume*. Palaeobiologica 7, 448–495.
- THURMANN, J. (1852): *Lettres écrites du Jura à la Société d'histoire naturelle de Berne. Lettre IX. Coup d'Œil sur la stratigraphie du groupe portlandien aux environs de Porrentruy*. Mitt. naturforsch. Ges. Bern 1852, 209–220.
- VOGEL, K. (1959): *Wachstumsunterbrechungen bei Lamellibranchiaten und Brachiopoden. Ein Beitrag zur Beurteilung fossiler Kleinfauen und zur Frage «Bio- oder Thanatocoenose»*. N. Jb. Geol. Paläont., Abh. 109/1, 109–129, 9 Abb., 1 Taf.
- ZIEGLER, B. (1967): *Ammoniten-Ökologie am Beispiel des Oberjura*. Geol. Rundschau 56, 439–464, 20 Abb.
- ZIEGLER, M. A. (1962): *Beiträge zur Kenntnis des unteren Malm im zentralen Schweizer Jura*. 55 S., 2 + 11 Abb., 11 Taf., 45 Profiltaf., Zürich (Buchdruckerei Winterthur).

Tafel I

- Fig. 1 *Exogyra nana* auf einem Steinkern eines *Aspidoceras schilleri*. Kimmeridgien (untere *eudoxus*-Zone), Reuilly (Dép. Cher).
- Fig. 2 *Exogyra nana* auf der Schale eines *Isognomon* sp. Oberes Kimmeridgien oder unteres Portlandien, St-Pierre (Dép. Charente-Maritime).
- Fig. 3 Lumachelle mit *Exogyra virgula*. Kimmeridgien (*acanthicum*-Zone), Tournay (Dép. Charente-Maritime).
- (alle Figuren $\frac{2}{3}$ der nat. Gr.)

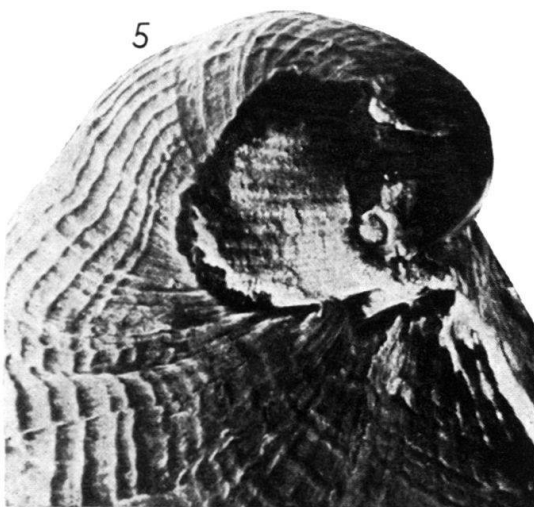
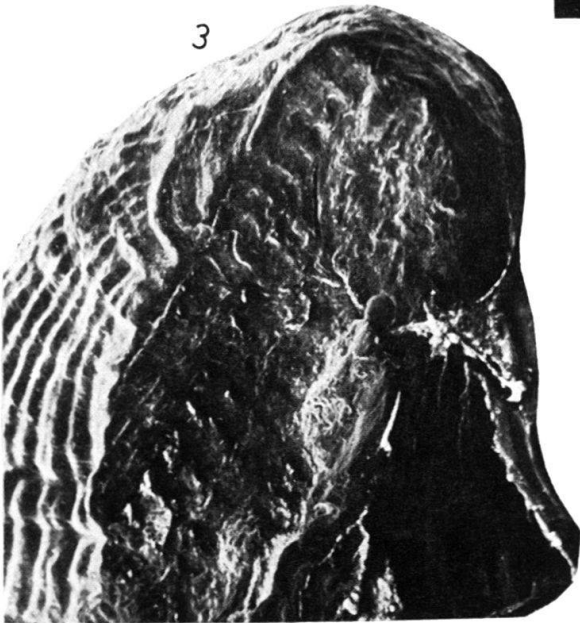
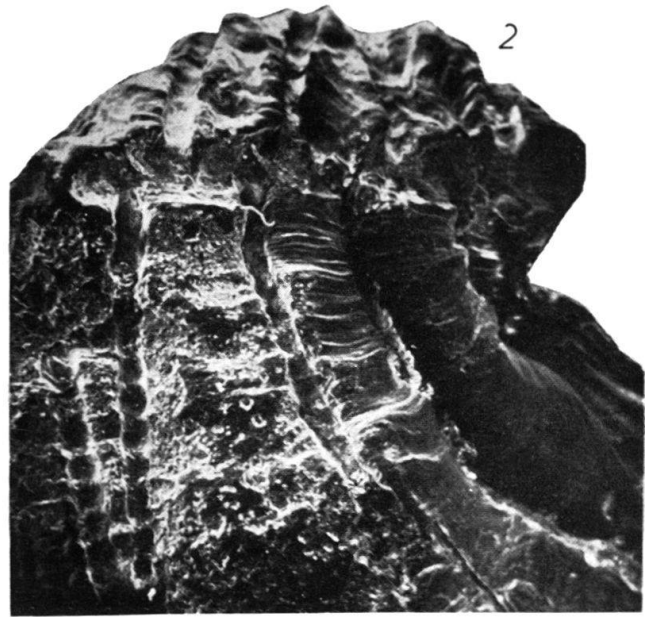
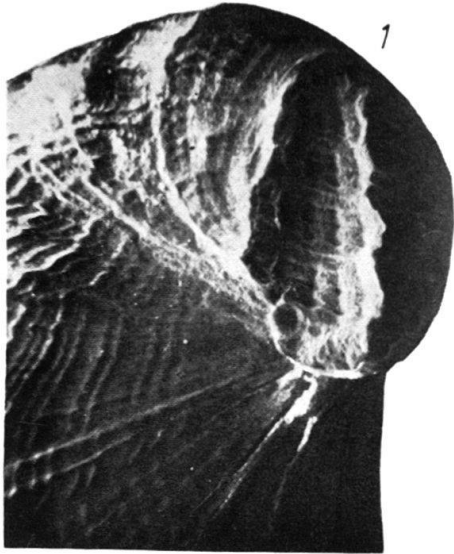


Tafel II

Anheftungsstellen von *Exogyra virgula* und *Exogyra nana*.

- Fig. 1 *Exogyra virgula*. Kimmeridgien (*acanthicum*-Zone), Tournay (Dép. Charente-Maritime).
- Fig. 2 *Exogyra virgula*. Kimmeridgien (obere *Pictonia*-Zone), Châtelailon (Dép. Charente-Maritime).
- Fig. 3 *Exogyra virgula*. Kimmeridgien (*autissiodorensis*-Zone), Cap Gris Nez (Dép. Pas-de-Calais).
- Fig. 4 *Exogyra nana*. Kimmeridgien (untere *Pictonia*-Zone), Ringstead (Dorset).
- Fig. 5 *Exogyra virgula*. Kimmeridgien (*acanthicum*-Zone), Tournay (Dép. Charente-Maritime).
- Fig. 6 *Exogyra virgula*. Kimmeridgien (untere *eudoxus*-Zone), Ménil-la-Horgne (Dép. Meuse).

(alle Figuren zehnfache Grösse)

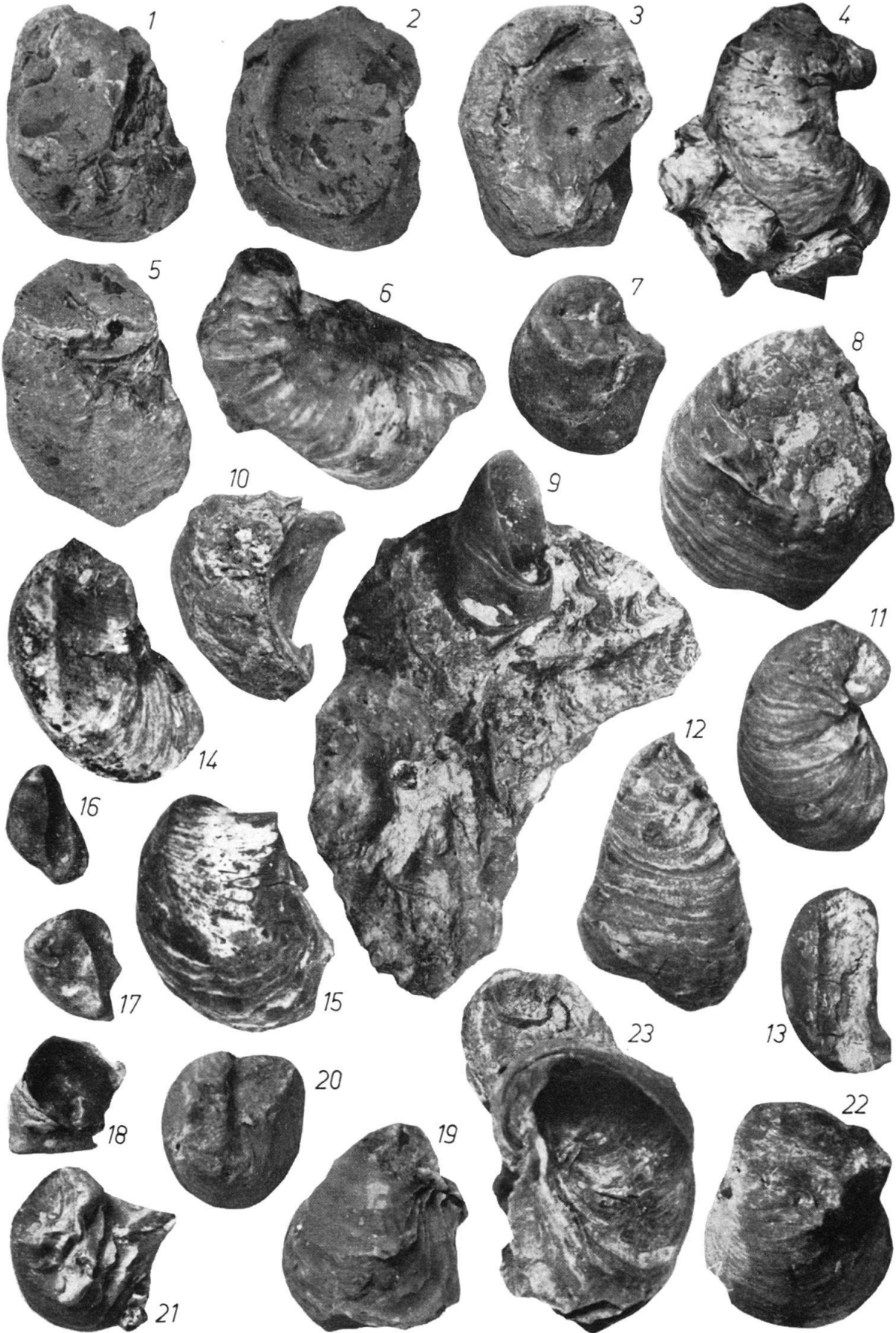


Tafel III

Variation und Anheftung von *Exogyra nana* aus verschiedenen Populationen.

- Fig. 1–6 Fort Douaumont bei Verdun (Dép. Meuse), oberes Oxfordien.
Fig. 7–13 Poite du Ché bei La Rochelle (Dép. Charente Maritime), oberes Oxfordien.
Fig. 14 Klemmen (Pommern), oberes Oxfordien.
Fig. 15 Vallorbe (Kanton Vaud), ? oberes Oxfordien.
Fig. 16–18 Vendlincourt (Kanton Bern), Kimmeridgien (? *acanthicum*-Zone).
Fig. 19 Reuilly (Dép. Cher), Kimmeridgien (untere *eudoxus*-Zone).
Fig. 20–21 Auxerre (Dép. Yonne), unteres Portlandien (*Gravesia*-Zone).
Fig. 22 Beaubec (Dép. Seine-Maritime), unteres Portlandien.
Fig. 23 Reffroy (Dép. Meuse), Portlandien (Oolite de Bure).

(alle Figuren doppelte Grösse)



Tafel IV

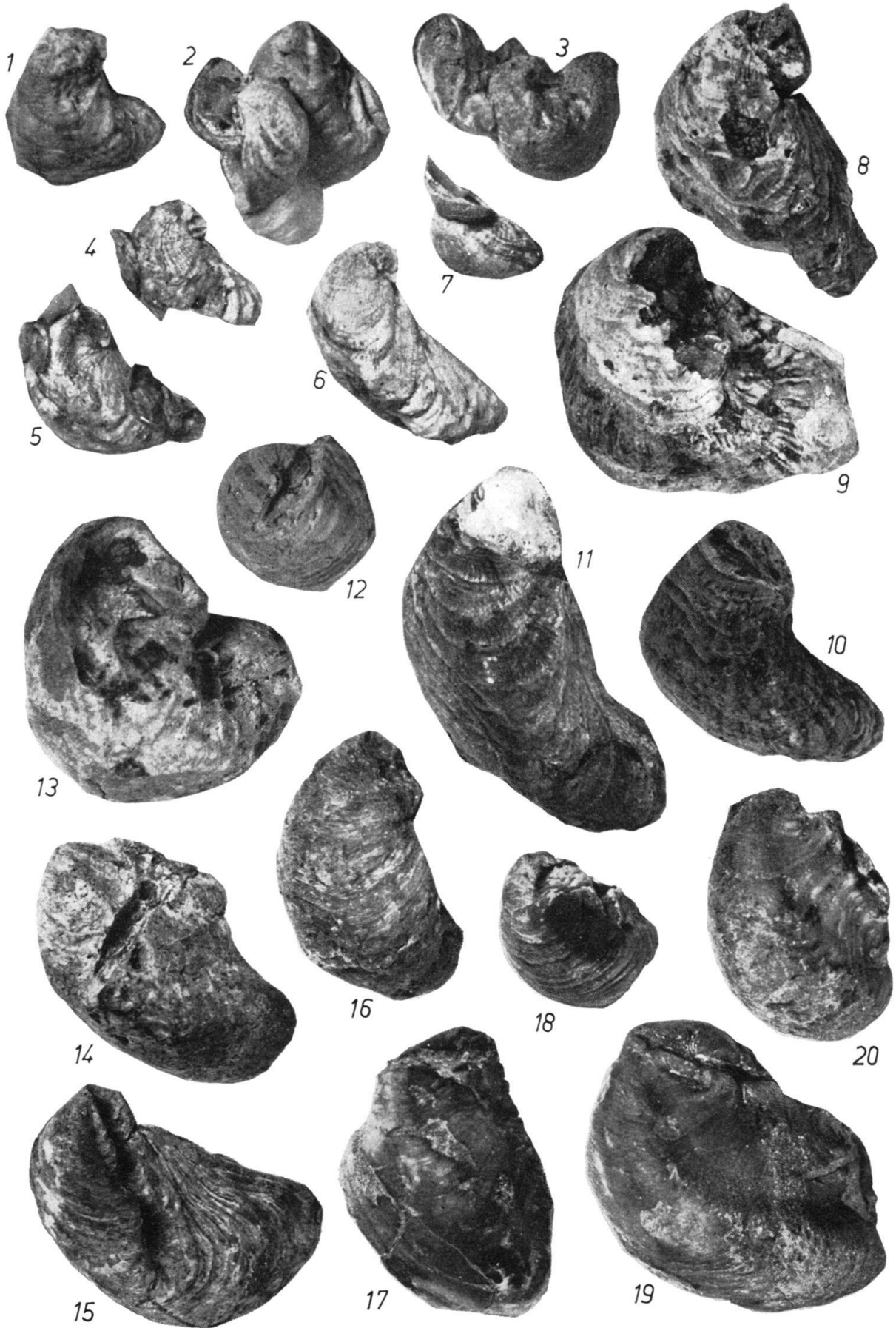
Populationen im Übergang zwischen *Exogyra nana* und *Exogyra virgula*.

Fig. 1–7 Châtelailon (Dép. Charente-Maritime), Kimmeridgien (obere *Pictonia*-Zone).

Fig. 8–13 Villerville (Dép. Calvados), Kimmeridgien (*Pictonia*-Zone).

Fig. 14–20 Ringstead (Dorset), Kimmeridgien (untere *Pictonia*-Zone).

(alle Figuren doppelte Grösse)



Tafel V

Variation und Anheftung von *Exogyra virgula* aus verschiedenen Populationen.

- Fig. 1–3 Bazancourt (Dép. Seine-Maritime), Unteres Portlandien (*Gravesia*-Zone).
Fig. 4–5 Equihen (Dép. Pas-de-Calais), Kimmeridgien (*autissiodorensis*-Zone).
Fig. 6 Porta Westfalica (Westfalen), Kimmeridgien.
Fig. 7–11 Abingdon (Oxfordshire), Kimmeridgien (*eudoxus*-Zone).
Fig. 12–13 Reuilly (Dép. Cher), Kimmeridgien (untere *eudoxus*-Zone).
Fig. 14–19 Tournay (Dép. Charente-Maritime), Kimmeridgien (*acanthicum*-Zone).
Fig. 20 Stretham (Cambridgeshire), Kimmeridgien (*mutabilis*-Zone).
Fig. 21 Vallorbe (Kanton Vaud), Kimmeridgien.

(alle Figuren doppelte Grösse)



Tafel VI

Evolution der Exogyren im mittleren Oberjura.

- Fig. 1–4 *Exogyra nana*, oberes Oxfordien, Fort Douaumont bei Verdun (Dép. Meuse).
Fig. 5 *Exogyra nana*, Kimmeridgien (untere *Pictonia*-Zone), Ringstead (Dorset).
Fig. 6 und 12 *Exogyra* im Übergang zwischen *E. nana* und *E. virgula*, Kimmeridgien (obere *Pictonia*-Zone), Châtelailon (Dép. Charente-Maritime).
Fig. 7 *Exogyra nana*, Kimmeridgien (?*acanthicum*-Zone), Vendlincourt (Kanton Bern).
Fig. 8 *Exogyra nana* auf *E. virgula*, Kimmeridgien (*acanthicum*-Zone), Chablis (Dép. Yonne).
Fig. 9 *Exogyra nana*, Kimmeridgien (untere *eudoxus*-Zone), Reuilly (Dép. Cher).
Fig. 10 *Exogyra nana*, unteres Portlandien (*Gravesia*-Zone), Auxerre (Dép. Yonne).
Fig. 11 *Exogyra nana*, unteres Portlandien, Beaubec (Dép. Seine-Maritime).
Fig. 12 Siehe Fig. 6.
Fig. 13 *Exogyra virgula*, Kimmeridgien (*acanthicum*-Zone), Tournay (Dép. Charente-Maritime).
Fig. 14 *Exogyra virgula*, Kimmeridgien (*autissiodorensis*-Zone), Equihen (Dép. Pas-de-Calais).
Fig. 15 *Exogyra virgula*, unteres Portlandien (*Gravesia*-Zone), Auxerre, (Dép. Yonne).
(alle Figuren doppelte Grösse)

