



Fuchs

Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	1—12	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	------	---------------------

Univ.-Prof. Dr. Helmuth Zapfe zum 65. Geburtstag

Im Jahr 1978 vollendete Univ.-Prof. Dr. Helmuth ZAPFE sein 65. Lebensjahr. Er war von 1952 bis 1965 wissenschaftlicher Beamter und zuletzt Direktor an der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien. Für seine erfolgreiche Tätigkeit während dieser Amtszeit am Naturhistorischen Museum soll ihm an dieser Stelle besonders gedankt werden.

Helmuth ZAPFE wurde am 16. September 1913 als Sohn des Dipl.-Ing. Bruno ZAPFE und seiner Frau Anna ZAPFE, geb. SCHLIMM, in Wien geboren. Die erfolgreiche Sammeltätigkeit seines Vaters auf dem Gebiet der Paläontologie hat sein wissenschaftliches Interesse von früher Jugend an erweckt. Nach Abschluß des humanistischen Gymnasiums in Wien VI studierte er an der Universität Wien Paläontologie, Geologie und Zoologie. Im Jahr 1936 promovierte ZAPFE zum Dr. phil. an der Wiener Universität. 1935 wurde er wissenschaftliche Hilfskraft am Paläontologischen und Paläobiologischen Institut. Im Jahr 1942 wurde er Oberassistent und habilitierte sich 1944 für Paläontologie und Paläobiologie an der Universität Wien. 1940 zum Kriegsdienst einberufen, kehrte er erst 1946 von diesem und der Kriegsgefangenschaft nach Wien zurück.

Nach privaten Anstellungen war ZAPFE zunächst als Geologe beim staatlichen Kohlenbergbau (Kohlenholding) tätig. 1952 trat er in den wissenschaftlichen Dienst an der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums ein und war zuletzt Abteilungsdirektor. Im Jahr 1965 wurde ZAPFE als außerordentlicher Professor für Paläontologie an die Universität Wien berufen und 1972 zum Ordinarius ernannt.

Seine wissenschaftliche Tätigkeit ist durch eine bemerkenswerte Vielseitigkeit gekennzeichnet. Seine Dissertation ist eine grundlegende Arbeit über die Ökologie der Rudistenvorkommen in den Ostalpen. Nach Arbeiten über Lebensspuren, unter denen besonders seine Untersuchung der Bißspuren rezenter und eiszeitlicher Hyänen weite Anerkennung fanden, wurde er von seinem Lehrer EHRENBURG zu Arbeiten über fossile Säugetiere angeregt. Hier seien vor allem seine Studien über die von ihm zusammen mit seinem Vater geborgene Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (ČSSR) erwähnt. Das große, wissenschaftlich überaus wertvolle Material von dieser Fundstelle befindet sich heute zum größten Teil in der Sammlung der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien. Unter den Veröffentlichungen über die Fauna seien vor allem die großen

Monographien über die Primatenfunde (1960) und über *Chalicotherium* (1979) erwähnt.

Der Erforschung fossiler Säugetierfaunen galt auch seine Teilnahme an Grabungen in der altpliozänen Hundsheimer Spalte, in den Höhlen- und Spaltenfüllungen des Turoliens von Kohfidisch (Burgenland), in Pikermi bei Athen und in einer jungpliozänen Höhle mit Zwergelefanten auf der Dodekanes-Insel Tilos (Griechenland). Daneben gehörte sein Interesse immer dem alpinen Mesozoikum, insbesondere der alpinen Trias. Eine Reihe von Arbeiten, vor allem über Faunen der obertriadischen Riffkalke, ist daraus entsprungen. Als Leiter des Forschungsprojektes „Triassic of the Tethys Realm“ im Rahmen des International Geological Correlation Programme (IGCP) gelang es ihm, eine weltweite Zusammenarbeit von Fachkollegen auf dem Gebiet der Biostratigraphie der Trias zu organisieren. Der große Erfolg dieses internationalen Forschungsprojektes zeigt sich in den zahlreichen Publikationen, die daraus entsprungen sind. Sie sind nicht zuletzt das Ergebnis fruchtbarer Arbeits-sitzungen und von Geländearbeiten, darunter zweier Himalaya-Expeditionen. In seinen vielen Studienreisen, die ihn durch fast ganz Europa, die USA, die Türkei, Persien, Indien, Nepal, China und nach Ostafrika geführt haben, konnte ZAPFE unter anderem nahezu alle wichtigen Gebiete der alpin-mediterranen Trias-Entwicklung besuchen.

Äußere Umstände der Zeit zwangen ZAPFE aber auch, sich mit Aufgaben der angewandten Geologie vertraut zu machen. So war er im Zweiten Weltkrieg von 1942—1945 als Wehrgeologe, hauptsächlich in Norwegen, tätig. Ein fast zweijähriger Aufenthalt an der Eismeerküste gab ihm Gelegenheit, wissenschaftliche Erfahrungen im subarktischen Raum zu sammeln. Seine Tätigkeit beim staatlichen österreichischen Kohlenbergbau führte ihn in die zahlreichen, nach dem letzten Weltkrieg noch in Betrieb gewesenen Bergbaue. Sie ermöglichte ihm einen guten Einblick in die stratigraphischen Verhältnisse der Lagerstätten, von denen manche, wie etwa die Primatenfundstelle von Göriach in der Steiermark, bedeutende Fossilfundstellen waren.

Die wissenschaftliche Arbeit von ZAPFE hat bisher in 188 Publikationen ihren Niederschlag gefunden. Auch als Lehrer genießt er höchstes Ansehen und seine rhetorische Fähigkeit kommt ihm bei Vorlesungen und Vorträgen zu-statten. Während seiner akademischen Lehrtätigkeit hat er sechs Doktoren herangebildet. Fünf von diesen, vier Österreicher und ein Amerikaner, sind bereits in wissenschaftlichen Berufen tätig, einer davon ist habilitiert, ein anderer Abteilungsleiter an einem Museum. Weit über 200 Lehrer Allgemein-bildender Höherer Schulen haben bei ihm die Lehramtsprüfung in Geologie-Paläontologie abgelegt. Darüber hinaus war es immer ein besonderes Anliegen von ZAPFE, junge Fachkollegen bei der Beschaffung der finanziellen Mittel für ihre wissenschaftliche Arbeit tatkräftig zu unterstützen. Dafür sei ihm ganz besonders gedankt.

Im Lauf seiner wissenschaftlichen Tätigkeit hat ZAPFE viele Ehrungen erfahren. 1951 wurde er Korrespondent der Geologischen Bundesanstalt. 1967

wurde er zum korrespondierenden Mitglied, 1970 zum wirklichen Mitglied der Österreichischen Akademie der Wissenschaften gewählt. Zweimal wurde ihm der Theodor-Körner-Preis verliehen. Das Naturhistorische Museum in Wien ehrte ZAPFE durch die Ernennung zum Korrespondenten im Jahr 1972 und durch die Verleihung seiner höchsten Auszeichnung, der Ferdinand von Hochstetter-Medaille, im Jahr 1976.

Auch von wissenschaftlichen Institutionen des Auslandes wurden ZAPFE Ehrungen zuteil. So wählte ihn 1971 die Bayerische Akademie der Wissenschaften und im Jahr 1977 auch die Jugoslawische Akademie der Wissenschaften und Künste zu ihrem korrespondierenden Mitglied. Seit 1979 ist er Ehrenmitglied der Ungarischen Geologischen Gesellschaft.

Seine vielen Freunde im In- und Ausland wünschen dem Jubilar, der seinen 65. Geburtstag im Spiti-Gebiet in der Bergwelt des indischen Himalaya, feiern konnte, noch viele Jahre in Rüstigkeit und Schaffensfreude.

Ad multos annos!

Heinz A. KOLLMANN

Friedrich BACHMAYER

Publikationsverzeichnis

- (1) Ein Diabas in den Werfener Schiefern am Südhang der Bischofsmützensgruppe im Dachsteingebiet. — Verh. Geol. Bundesanst. Wien, 1934: 106—108. — Wien 1934.
- (2) Lebensspuren grabender Echiniden aus dem Eozän Siebenbürgens. — Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 85: 42—52, 4 Abb. — Wien 1935.
- (3) Spuren bohrender Cirripedier in Gastropoden-Gehäusen des Miozäns. — Senckenbergiana, 18: 130—134, 4 Abb. — Frankfurt a. M. 1936.
- (4) Die Erhaltungsmöglichkeit des Aragonits im Fossilisationsprozeß, untersucht mit Hilfe des Reagens von Feigl und Leitmeier. — Anz. Akad. Wiss. Wien, mathem.-nat. Kl., 1936/Nr. 11: 2 S. — Wien 1936.
- (5) Ein bemerkenswerter Phocidenfund aus dem Torton des Wiener Beckens. — Verh. Zool.-Botan. Ges. Wien, 86/87: 271—276, 2 Abb. — Wien 1937.
- (6) Paläobiologische Untersuchungen an Hippuritenvorkommen der nordalpinen Gosauschichten. — Verh. Zool.-Botan. Ges. Wien, 86/87: 73—124, 10 Abb. — Wien 1937.
- (7) Gem. mit M. SEDLACEK: Kristallin- und Eruptivscherlinge im Flysch bei Hütteldorf. — Verh. Geol. Bundesanst. Wien, 1937: 215—219. — Wien 1937.
- (8) Spuren neolithischer Besiedelung auf Zante. — Wiener Prähist. Z., 24: 158—163, 4 Abb. — Wien 1937.
- (9) Vertebrata, Allgemeines. — Fortschritte d. Paläont., 2: 245—253. — Berlin 1938.
- (10) Vorläufiger Bericht über Aufnahmsarbeiten im Gebiet des Hohen Raschberges bei Goisern, O.Ö. — Verh. Geol. Bundesanst. Wien, 1938: 109—111. — Wien 1938.
- (11) Untersuchungen über Lebensspuren knochenfressender Raubtiere, mit besonderer Berücksichtigung der Hyäne. — Anz. Akad. Wiss. Wien, mathem.-nat. Kl., 1939/Nr. 7: 2 S. — Wien 1939.
- (12) Gem. mit G. GÖTZINGER: Der große Bergrutsch am Schober-Nordhang 1939. — Verh. Geol. Bundesanst. Wien, 1939: 1—9, 2 Abb. — Wien 1939.
- (13) Das Bärenskelett aus dem Altpliozän von Hundsheim. — Verh. Zool.-Botan. Ges. Wien, 88/89: 241—245. — Wien 1939.

- (14) Bericht über Aufnahme auf Blatt Ischl—Hallstatt und gutachtliche Tätigkeit. — Verh. Zweigst. Wien, Reichsamt f. Bodenf. Wien 1939: 1 S. — Wien 1939.
- (15) Lebensspuren der eiszeitlichen Höhlenhyäne und deren urgeschichtliche Bedeutung. — Forsch. u. Fortschr., 15: 269—270. — Berlin 1939.
- (16) Lebensspuren der eiszeitlichen Höhlenhyäne. Die urgeschichtliche Bedeutung der Lebensspuren knochenfressender Raubtiere. — Palaeobiologica, 7: 111—146, 17 Abb. — Wien 1939.
- (17) Fossil traces of bone-crushing predatory animals and the influence to be drawn from their presence under prehistoric conditions. — Research and Progress, 6: 273—277. — Berlin 1940.
- (18) Lebensspuren eiszeitlicher Raubtiere und ihre urgeschichtliche Bedeutung. — Die Umschau, 44: 11—13, 3 Abb. — Frankfurt/M. 1940.
- (19) Die altpleistozänen Bären von Hundsheim in Niederösterreich. — Jahrb. Geol. Bundesanst., 91: 95—164, 3 Taf., 4 Abb., 9 Tab. — Wien 1946.
- (20) Spuren von Paguriden an tertiären Gastropodengehäusen. — In: A. PAPP, H. ZAPFE, F. BACHMAYER, A. F. TAUBER: Spuren mariner Krebse. — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, 155: 289—296, 5 Abb. — Wien 1947.
- (21) Ein fossilreiches Rhätvorkommen im Gebiet des Eibenberges bei Ebensee in Oberösterreich. — Verh. Geol. Bundesanst. Wien, 1947: 2 S. — Wien 1947.
- (22) Die Säugetierfauna aus dem Unterpliozän von Gaiselberg bei Zistersdorf in Niederösterreich. — Jahrb. Geol. Bundesanst., 93: 83—97, 1 Abb. — Wien 1948.
- (23) Wunder der fossilen Erhaltung. — Natur und Technik, 2: 54—58, 9 Abb. — Wien 1948.
- (24) Neue Funde von Raubtieren aus dem Unterpliozän des Wiener Beckens. — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, 157: 243—262, 3 Abb. — Wien 1948.
- (25) Fossilfunde im Rettenbachkalk. — Anz. Österr. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., 1949/Nr. 13: 5 S. — Wien 1949.
- (26) Eine mittelmiozäne Säugetierfauna aus einer Spaltenfüllung bei Neudorf an der March (C.S.R.). — Anz. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., 1949/Nr. 7: 9 S. — Wien 1949.
- (27) Die Bedeutung der Wirbeltierpaläontologie für stratigraphische Fragen des Jungtertiärs im Wiener Becken. — Bergbau-Bohrtechniker- und Erdölzeitung, 65: 4 S., 2 Abb. — Wien 1949.
- (28) Das Metatarsale III von *Chalicotherium goldfussi* KÄUP. — Anz. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., 1949/Nr. 3: 7 S., 3 Abb. — Wien 1949.
- (29) Eine rhätische Fauna aus dem Gebiet des Eibenberges bei Ebensee in Oberösterreich. — Jahrb. O.Ö. Musealver., 94: 235—257, 1 Taf. — Linz 1949.
- (30) Eine ausgestorbene Giraffenart. — Die Umschau, 49: 210, 1 Abb. — Frankfurt/M. 1949.
- (31) Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Č.S.R.). Chiroptera. — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, 159: 51—64, 9 Abb. — Wien 1950.
- (32) Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Č.S.R.). Carnivora. — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, 159: 111—141, 17 Abb. — Wien 1950.
- (33) Fauna und Fazies des Rhät von Alland bei Baden. — Zwei Placodontierzähne aus dem Rhät von Niederösterreich. — Anz. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., 1950/Nr. 3: 11 S., 2 Abb. — Wien 1950.
- (34) Megalodontiden aus der Obertrias des südlichen Wienerwaldes. — Anz. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., 1950/Nr. 10: 8 S. — Wien 1950.
- (35) *Dinocyon thenardi* aus dem Unterpliozän von Draßburg im Burgenland. — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, 160: 227—241, 9 Abb. — Wien 1951.

- (36) Ein Geweihrest aus dem unterpliozänen Süßwasserkalk des Eichkogels bei Mödling. — Anz. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., 1951/Nr. 6: 6 S., 1 Abb. — Wien 1951.
- (37) Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Č.S.R.). Insectivora. — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, 160: 449—480, 15 Abb. — Wien 1951.
- (38) Ein Ichthyosaurierwirbel aus dem Lias der Nordalpen. — Jahrb. O.Ö. Musealver., 96: 185—187, 1 Abb. — Linz 1951.
- (39) Gem. mit J. VIRET: Sur quelques Soricidés miocènes. — Eclogae Geol. Helvetiae, 44: 411—426, 12 Abb. — Basel 1951.
- (40) *Rhinolophus grivensis* (DEP.) aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Č.S.R.). — Anz. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., 1952/Nr. 4: 2 S. — Wien 1952.
- (41) Die *Pliopithecus*-Funde aus der Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Č.S.R.). — Verh. Geol. Bundesanst., Sonderheft C: 5 S. — Wien 1952.
- (42) Eine bemerkenswerte Art der Erhaltung und des Vorkommens fossiler Gastropoden. — Archiv f. Molluskenkde., 81: 21—31, 5 Abb. — Frankfurt/M. 1952.
- (43) Krankheiten der Vorzeit. — Universum, 6: 299—302, 5 Abb. — Wien 1952.
- (44) Auferstandene Fossilien. — Universum, 7: 60—61, 1 Abb. — Wien 1953.
- (45) Der Auerochs auf dem Boden Wiens. — Universum, 8: 709—711, 3 Abb. — Wien 1954.
- (46) Ergebnisse einer Untersuchung über die Entstehung von Knochenlagerstätten in Karstspalten und Höhlen der geologischen Vorzeit. — Anz. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., 1953/Nr. 14: 3 S. — Wien 1953.
- (47) Das geologische Alter der Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Č.S.R.). — Verh. Geol. Bundesanstalt, 1953: 195—202. — Wien 1953.
- (48) Gem. mit S. SCHAUB: Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Č.S.R.). Simplicidentata. — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, 162: 181—215, 5 Abb., 3 Taf. — Wien 1953.
- (49) In: P. BECK-MANNAGETTA: Zur Kenntnis der Trias der Griffler Berge. — Skizzen zum Antlitz der Erde. — Kober-Festschrift: 133 u. 137. — Wien 1953.
- (50) Zur Altersfrage der Kohle von Langau bei Geras in Niederösterreich. — Berg- u. Hüttenmänn. Monatshefte, 98: 12—16, 2 Abb. — Wien 1953.
- (51) In: W. HEISSEL: Zur Stratigraphie und Tektonik des Hochkönigs (Salzburg). — Jahrb. Geol. Bundesanst., 96: 347—348. — Wien 1953.
- (52) Gem. mit H. KÜPPER & A. PAPP: Zur Kenntnis der Simmeringterrasse bei Fischamend a. d. Donau, NÖ. — Verh. Geol. Bundesanst., 1954: 153—161, 2 Abb. — Wien 1954.
- (53) Gem. mit F. BACHMAYER: Zur Geschichte der Erde und des Lebens. — Universum, 9: 449—460, 17 Abb. — Wien 1954.
- (54) Vorzeitliche Meere im Wiener Becken. — Universum, 9: 468—476, 18 Abb. — Wien 1954.
- (55) Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Č.S.R.). Proboscidea. — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, 163: 71—87, 2 Abb., 2 Taf. — Wien 1954.
- (56) Beiträge zur Erklärung der Entstehung von Knochenlagerstätten in Karstspalten und Höhlen. — Zeitschr. Geologie, Beiheft 12: 3—60, 12 Abb., 1 Taf. — Berlin 1954.
- (57) Tierfalle im Erdöl. — Natur und Volk, 85: 283—289, 8 Abb. — Frankfurt/M. 1955.
- (58) In: P. BECK-MANNAGETTA: Der Bau der östlichen St. Pauler Berge. — Jahrb. Geol. Bundesanst., 98: 74—76. — Wien 1955.
- (59) Niederösterreichs Tierwelt zur Zeit der Mammutjäger. — Universum, Sonderheft: 1—7, 9 Abb. — Wien 1956.

- (60) Der eiszeitliche Riesenhirsch im Wiener Becken. — *Universum*, Sonderheft: 12—13, 3 Abb. — Wien 1956.
- (61) Gem. mit F. BACHMAYER: Ein Mastodon am Neusiedler See. — *Universum*, Sonderheft: 15—18, 5 Abb. — Wien 1956.
- (62) Gem. mit F. BACHMAYER: Ein Mastodon-Fund aus Hohenwarth, NÖ. — *Universum*, 11: 65—68, 6 Abb. — Wien 1956.
- (63) Gem. mit L. DREXLER: Ein pathologisches Skelett von *Smilodon* aus der argentinischen Pampasformation. — *Zeitschr. Geologie*, 5: 288—307, 2 Abb., 3 Taf. — Berlin 1956.
- (64) Die geologische Altersstellung österreichischer Kohlenlagerstätten nach dem gegenwärtigen Stand der Kenntnis. — *Berg- und Hüttenmänn. Monatshefte*, 101: 71—81. — Wien 1956.
- (65) Ein bedeutender Mastodon-Fund aus dem Unterpliozän von Niederösterreich. — *Neues Jahrb. Geol. Paläont., Abh.*, 104: 382—406, 3 Abb., 4 Taf. — Stuttgart 1957.
- (66) Das Meer der alpinen Trias. Seine Organismen und seine Ablagerungen. — *Universum*, Sonderheft: 19—27, 16 Abb. — Wien 1957.
- (67) Versteinerte „fliegende Fische“. — *Universum*, Sonderheft: 27—29, 2 Abb. — Wien 1957.
- (68) Die Quastenflosser (Crossopterygier) — Fischvorfahren der Landwirbeltiere. — *Universum*, Sonderheft: 29—31, 4 Abb. — Wien 1957.
- (69) Flugsaurier. Ein bemerkenswertes Objekt der Geol.-Paläont. Schausammlung. — *Universum*, Sonderheft: 32, 2 Abb. — Wien 1957.
- (70) Tierfallen im Karst — Die Ursachen zu fossilen Skelettanhäufungen in Spalten und Höhlen. — *Die Umschau*, 57: 40—41, 4 Abb. — Frankfurt/M. 1957.
- (71) Gem. mit J. HÜRZELER: Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Č.S.R.). Primates. — *Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I*, 166: 113—123, 1 Taf. — Wien 1957.
- (72) Dachsteinkalk und „Dachsteinmuscheln“. — *Natur und Volk*, 87: 87—94, 7 Abb. — Frankfurt /M. 1957.
- (73) Ein Dokument zur Geschichte der Paläontologie. — *Natur und Volk*, 88: 93—96, 1 Abb. — Frankfurt/M. 1958.
- (74) Die Entstehung fossilreicher, knochenführender Ablagerungen in Höhlen und Karstspalten. — *Mitt. Anthropol. Ges. Wien*, 87/1957: 98—101. — Wien 1958.
- (75) Die Fauna der Werfener Schichten vom Ulrichsberg bei Klagenfurt in Kärnten. — *Verh. Geol. Bundesanst. Wien*, 1958: 10 S. — Wien 1958.
- (76) Primatenfunde im Jungtertiär des Wiener Beckens und anderer Fundorte in Österreich. — *Veröffentl. a. d. Naturhist. Mus., NF 1*: 1—5, 4 Abb. — Wien 1958.
- (77) Gem. mit F. BACHMAYER: Eine Höhle vor 10 Millionen Jahren. — Die Ausgrabung einer vorzeitlichen Tierwelt. — *Veröffentl. a. d. Naturhist. Mus., NF 1*: 6—9, 6 Abb. — Wien 1958.
- (78) Faziesfragen des alpinen Mesozoikums. — *Verh. Geol. Bundesanst. Wien*, 1959: 122—128. — Wien 1959.
- (79) Results of the Research on the Skeleton of *Pliopithecus (Epipliopithecus) vindobonensis* ZAPFE & HÜRZELER. — *Amer. Journ. Phys. Anthrop.*, NS 16/1958: 441—458, 2 Abb., 1 Taf. — Philadelphia 1959.
- (80) Untersuchungen im obertriadischen Riff des Gosaukammes, Dachsteingebiet, OÖ. I. Beobachtungen über das Verhältnis der Zlambach-Schichten zu den Riffkalken im Bereich des Großen Donnerkogels. — *Verh. Geol. Bundesanst. Wien*, 1960: 5 S. — Wien 1960.
- (81) Gem. mit E. FLÜGEL: Aufnahmsarbeiten im Gebiet des Gosaukammes unter besonderer Berücksichtigung stratigraphischer Fragen. — *Verh. Geol. Bundesanst. Wien*, 1960: 1 S. — Wien 1960.

- (82) Der ostafrikanische Australopithecinen-Fund. — Verh. Geol. Bundesanst. Wien, 1960: S. 88—89. — Wien 1960.
- (83) Die Primatenfunde aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Devinská Nová Ves), Tschechoslowakei. Mit Anhang: Der Primatenfund aus dem Miozän von Klein Hadersdorf in Niederösterreich. — Schweizer. Paläont. Abh., 78: 1—293, 115 Abb. 55 Tab., — Basel 1960.
- (84) Gem. mit E. FLÜGEL: Stratigraphisch-Paläontologische Aufnahmsarbeiten am W-Ende des Gosaukammes (Oberösterreich). — Verh. Geol. Bundesanst. Wien, 1961: 1 S. — Wien 1961.
- (85) *Placochelys*, ein eigenartiges Meeresreptil in der alpinen Obertrias. — Veröffentl. a. d. Naturhist. Mus., NF 3: 13—15, 3 Abb. — Wien 1960.
- (86) Gem. mit F. BACHMAYER: Paläontologische Ausgrabungen des Naturhistorischen Museums — Erschließung einer neuen Fundstelle. — Veröffentl. a. d. Naturhist. Mus., NF 3: 21—23, 5 Abb. — Wien 1960.
- (87) Mammutherden in der eiszeitlichen Landschaft von Wien. Ein Großgemälde in der Geologisch-Paläontologischen Schausammlung. — Veröffentl. a. d. Naturhist. Mus., NF 3: 24—26, 1 Abb. — Wien 1960.
- (88) Gem. mit F. BACHMAYER: Neue Funde aus einer eiszeitlichen Bärenhöhle. — Veröffentl. a. d. Naturhist. Mus., NF 3: 26—29, 5 Abb. — Wien 1960.
- (89) A New Fossil Anthropoid from the Miocene of Austria. — Current Anthropology, 1: 428—429. — Chicago 1960.
- (90) Franz Xaver SCHAFER. Obituary Notice. — Proc. Geol. Soc. London 1960: 144—145. — London 1960.
- (91) Höhlenrestformen und Spalten in Österreich als Fossilagerstätten. — Österr. Hochschulztg. (Sondernummer anläßl. d. 3. Intern. Kongr. f. Speläologie in Wien—Obertraun—Salzburg), 13: 10, 1 Abb. — Wien 1961.
- (92) Ein eiszeitlicher Hyänenhorst. — Universum, 16: 402—404, 4 Abb. — Wien 1961.
- (93) Gem. mit F. BACHMAYER: Tiere vor zehn Millionen Jahren. — Universum, 17: 190—192, 4 Abb. — Wien 1962.
- (94) Gem. mit F. BACHMAYER & R. HELMER: Eine vorzeitliche Tierwelt aus dem Boden des Marchfeldes. — Natur und Land, 47: 128—129, 1 Abb. — Wien 1961.
- (95) Der Gosausee mit dem Dachstein. Ein Großgemälde im Naturhistorischen Museum in Wien. — Universum, 17: 2 S., 1 Abb. — Wien 1962.
- (96) Stratigraphisch-Paläontologische Aufnahmsarbeiten im Gosaukamm (Dachsteingebiet) OÖ. — Verh. Geol. Bundesanst. Wien, 1962: 1 S. — Wien 1962.
- (97) Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe. Ein Massenvorkommen von Gastropoden im Dachsteinkalk des Tennengebirges, Salzburg. — Ann. Naturhist. Mus., 65: 57—69, 4 Abb., 2 Taf. — Wien 1962.
- (98) Ein Primatenfund aus der miozänen Molasse von Oberösterreich. — Z. f. Morphologie u. Anthropol., 51: 247—267, 5 Abb. — Stuttgart 1961.
- (99) Ergebnisse einer Untersuchung der *Austriacopithecus*-Reste aus dem Mittelmiozän von Klein Hadersdorf, NÖ. und eines neuen Primatenfundes aus der Molasse von Trimmelkam, OÖ. — Sber. Akad. Wiss., mathem.-natw. Kl., Abt. I, 170/1961: 8 S. — Wien 1962.
- (100) Gem. mit M. MITZOPOULOS: Fossile Hyäniden-Koprolithen aus Pikermi. — Praktika Akad. Wiss. Athen, 36/1961: 3 S., 1 Taf. — Athen 1962.
- (101) Gem. mit F. BACHMAYER: Reste von *Struthio* aus Pikermi. — Praktika Akad. Wiss. Athen, 37: 247—253, 3 Taf. — Athen 1962.
- (102) Untersuchungen im obertriadischen Riff des Gosaukammes (Dachsteingebiet, Oberösterreich). IV. Bisher im Riffkalk des Gosaukammes aufgesammelte Makrofossilien (exkl. Riffbildner) und deren stratigraphische Auswertung. V. Vergleichende

- Untersuchungen in den dem Gosaukamm benachbarten Riffen ähnlicher geologischer Stellung. — Verh. Geol. Bundesanst. Wien, 1962: 346—361, 2 Abb. — Wien 1962.
- (103) Der Boden Mariahilfs. — In: Das Wiener Heimatbuch — Mariahilf. — S. 7—18, 1 Tab., 1 Taf. 1 Abb. — Wien 1963 (Verl. Austria Press).
- (104) Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe. Zur Kenntnis der Fauna des oberrhätischen Riffkalkes von Adnet, Salzburg (exkl. Riffbildner). — Ann. Naturhist. Mus. 66: 207—259, 1 Abb., 3 Taf. — Wien 1963.
- (105) Aptychen-Lumachellen. — Ann. Naturhist. Mus., 66: 261—266, 1 Taf. — Wien 1963.
- (106) Gem. mit O. KÜHN: Hofrat Prof. Dr. Friedrich TRAUTH zum 80. Geburtstag. — Ann. Naturhist. Mus., 66: 91—100, 1 Porträt. — Wien 1963.
- (107) Lebensbild von *Megaladapis edwardsi* GRANDIDIER. Ein Rekonstruktionsversuch. — Folia Primatologica, 1: 178—187, 2 Abb. — Basel, New York 1963.
- (108) Fossile Menschenaffen im Wiener Becken. — Natur und Museum, 93: 395—404, 8 Abb. — Frankfurt/M. 1963.
- (109) Gem. mit F. BACHMAYER: Die Geschichte der Erde und des Lebens — ein Überblick. Eine Besichtigung der Geologisch-Paläontologischen Sammlung. — Veröffentl. a. d. Naturhist. Mus., NF 5: 8—19, 19 Abb. — Wien 1964.
- (110) Das Meer der alpinen Trias — seine Organismenwelt und seine Ablagerungen. — Veröffentl. a. d. Naturhist. Mus., NF 5: 82—94, 20 Abb. — Wien 1964.
- (111) Meere des alpinen Jura. — Veröffentl. a. d. Naturhist. Mus., NF 5: 94—102, 9 Abb. — Wien 1964.
- (112) Das Meer der alpinen Gosauformation. — Veröffentl. a. d. Naturhist. Mus., NF 5: 111—117, 10 Abb. — Wien 1964.
- (113) Die vorzeitlichen Meere im Wiener Becken. — Veröffentl. a. d. Naturhist. Mus., NF 5: 118—130, 16 Abb. — Wien 1964.
- (114) Die jungtertiäre und eiszeitliche Landtierwelt in der Gegend von Wien. — Veröffentl. a. d. Naturhist. Mus., NF 5: 130—142, 21 Abb. — Wien 1964.
- (115) Aus der Arbeit der Geologisch-Paläontologischen Abteilung. — Veröffentl. a. d. Naturhist. Mus., NF 5: 142—148, 15 Abb. — Wien 1964.
- (116) Das Mesozoikum in Österreich. — Mitt. Geol. Ges. Wien, 56: 361—399, 2 Tab. — Wien 1964.
- (117) Gem. mit F. BACHMAYER: Vor 10 Millionen Jahren — Hyänen im Burgenland. — Universum, 19: 206—208, 3 Abb. — Wien 1964.
- (118) Gem. mit H. KOLLMANN: Stratigraphisch-Paläontologische Aufnahmsarbeiten in der Obertrias des Gosaukammes, OÖ. — Verh. Geol. Bundesanst. Wien, 1964: 1 S. — Wien 1964.
- (119) Eduard SUESS zum 50. Todestag. — Ann. Naturhist. Mus., 67: 169—173. — Wien 1964.
- (120) Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe. Zur Kenntnis der Megalodontiden des Dachsteinkalkes im Dachsteingebiet und Tennengebirge. — Ann. Naturhist. Museum, 67: 253—286, 4 Abb., 7 Taf. — Wien 1964.
- (121) Untersuchungen im obertriadischen Riff des Gosaukammes (Dachsteingebiet, Oberösterreich). VI. Das Alter des Hornsteinkalkes im Liegenden des Riffes. — Verh. Geol. Bundesanst., 1965: 4 S. — Wien 1965.
- (122) Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe. Die Fauna der „erratischen Blöcke“ auf der Falmbergalm bei Gosau, Oberösterreich (Brachiopoda, Scaphopoda, Gastropoda, Cephalopoda). — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 68: 279—308, 1 Taf. — Wien 1965.
- (123) Gem. mit H. SUMMESBERGER: Stratigraphisch-paläontologische Aufnahmsarbeiten in der Obertrias des Gosaukammes, OÖ. — Verh. Geol. Bundesanst., 1965: 1 S. — Wien 1965.

- (124) Die Höhlenbärenreste. — In: K. EHRENBURG u. Mitarb.: Die Teufels- oder Fuchsenlucken bei Eggenburg (NÖ.). — Denkschr. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., 112: 15–22. — Wien 1966.
- (125) Die übrigen Carnivoren (außer Höhlenhyäne und Höhlenbär). — In: K. EHRENBURG u. Mitarb.: Die Teufels- oder Fuchsenlucken bei Eggenburg (NÖ.). — Denkschr. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., 112: 23–38, 2 Abb. — Wien 1966.
- (126) Lebensspuren. — In: K. EHRENBURG u. Mitarb.: Die Teufels- oder Fuchsenlucken bei Eggenburg (NÖ.). — Denkschr. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., 112: 109–122, 2 Abb., 4 Taf. — Wien 1966.
- (127) Gem. mit F. BACHMAYER: Ein Lebensbild aus dem Tertiär. Rekonstruiert nach den Ausgrabungen bei Kohfidisch im Burgenland. — *Universum*, 21: 80–81, 1 Abb. — Wien 1966.
- (128) LOTTE ADAMETZ † — *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 69: 11–13, 1 Portr. — Wien 1966.
- (129) *Ancyloltherium* im Obermiozän des Wiener Beckens. — *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 70 (KÜHN-Festschr.): 401–411, 2 Abb., 1 Taf. — Wien 1967.
- (130) Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe. Die Fauna der Zlambach-Mergel der Fischerwiese bei Aussee, Steiermark (exkl. Coelenterata und Mikrofossilien). — *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 70 (KÜHN-Festschr.): 413–480, 1 Abb., 9 Taf. — Wien 1967.
- (131) Gem. mit J. A. JELETZKY: Coleoid and Orthocerid Cephalopods of the Rhaetian Zlambach Marl from the Fischerwiese near Aussee, Styria (Austria). — *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 70 (KÜHN-Festschr.): 69–106, 1 Abb., 4 Taf. — Wien 1967.
- (132) Donau und Urdonau. Eine Episode aus der Geschichte des Donaustromes bei Wien. — *Universum*, 22: 20–23, 3 Abb. — Wien 1967.
- (133) Fragen und Befunde von allgemeiner Bedeutung für die Biostratigraphie der alpinen Obertrias. Untersuchungen im obertriadischen Riff des Gosaukammes (Dachsteingebiet, Oberösterreich). VIII. — *Verh. Geol. Bundesanst.*, 1967: 13–27. — Wien 1967.
- (134) Hofrat Prof. Dr. FRIEDRICH TRAUTH † — *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 73: 15–17, 1 Portr. — Wien 1969.
- (135) Akad. Maler Prof. FRANZ ROUBAL † — *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 73: 19–23, 1 Portr. — Wien 1969.
- (136) OTHMAR KÜHN † — *Österr. Hochschulztg.*, 21/No. 9: 7. — Wien 1969.
- (137) Primates. — In: *Catalogus Fossilium Austriae*, 13/3: 1–16, 1 Abb., 1 Tab. — Wien 1969.
- (138) Das Vorkommen fossiler Landwirbeltiere im Jungtertiär Österreichs und besonders des Wiener Beckens. — *Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I*, 177: 65–87, 2 Abb. — Wien 1969.
- (139) Steppenwisente in der eiszeitlichen Wiener Landschaft. — *Universum*, 24: 489–490, 1 Abb. — Wien 1969.
- (140) Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe. Rhaetomegalodonten aus dem Dachsteinkalk der niederösterreichischen Voralpen. — *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 73: 141–160, 4 Abb., 1 Taf. — Wien 1969.
- (141) Gem. mit F. BACHMAYER: Redaktion und Neubearbeitung von „Schätze im Boden. Bilder aus Österreichs geologischer Vergangenheit“. — *Veröffentl. a. d. Naturhist. Museum*, NF 5, 2. Aufl.: 1–181, 218 Abb., 1 Karte. — Wien 1969.
- (142) Gem. mit F. BACHMAYER: Die Fauna der altpliozänen Höhlen- und Spaltenfüllungen bei Kohfidisch. Geologische und biostratinomische Verhältnisse der Fundstelle, Ausgrabungen. — *Ann. Naturhist. Museum Wien*, 73: 123–139, 2 Abb., 5 Taf. — Wien 1969.
- (143) Gem. mit F. BACHMAYER: OTHMAR KÜHN † — *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 74: 671–672, 1 Portr. — Wien 1970.

- (144) OTHMAR KÜHN (Nachruf). — Almanach Österr. Akad. Wiss., 120: 288—293, 1 Portr. — Wien 1970.
- (145) Vorzeitliche Tierreste im Heimatboden. — In: O. SCHILDER (Herausgeb.): Der politische Bezirk Gänserndorf in Wort und Bild. — S. 75—86, 3 Abb. — Gänserndorf 1970.
- (146) Die Stratotypen des Anis, Tuval und Nor und ihre Bedeutung für die Biostratigraphie und Biostratinomie der alpinen Trias. — Ann. Inst. Geologici Hung., 54/fasc. 2/1969: 579—590. — Budapest 1971.
- (147) Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe. Die Fauna der Zlambach-Mergel der Fischerwiese bei Aussee, Steiermark (exkl. Coelenterata und Mikrofossilien). Berichtigung. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 74: 657. — Wien 1970.
- (148) *Paleptesicus* nom. nov. für „*Pareptesicus*“ (Chiroptera) aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (ÖSSR). — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., 107: 93—94, Wien 1970.
- (149) Gem. mit R. LEIN: Ein karnischer „Dachsteinkalk“ mit Pachyodonten in den Mürztaler Alpen, Steiermark. — Anz. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., 1970: 5 S., 2 Abb. — Wien 1970.
- (150) Prof. G. ROSENBERG 1897—1969. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 74: 675—681, 1 Portr. — Wien 1970.
- (151) Gem. mit H. SCHAEFER: *Chalicotherium grande* (BLAINV.) und *Chalicotherium goldfussi* KAUF. Odontologische und osteologische Unterschiede. — Verh. Naturf. Ges. Basel, 81: 157—199, 30 Abb. — Basel 1971.
- (152) Mesozoikum in Österreich (Überblick über die stratigraphische Forschung 1963—1972). — Mitt. Geol. Ges. Wien, 65: 45 S., 9 Abb. — Wien.
- (153) Gem. mit J. A. GRANT-MACKIE: *Otapiria* (Monotidae, Bivalvia) aus den Zlambach-Schichten des Salzkammergutes, OÖ. — Anz. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., 1973: 4 S. — Wien 1973.
- (154) Index Palaeontologicorum Austriae. — In: Catalogus Fossilium Austriae, 15: 1—140. — Wien 1972.
- (155) *Cornucardia hornigii* (BITTNER) in einer „Dachsteinkalk-Fazies“ der Nordalpen. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 76: 587—604, 1 Taf., 2 Abb. — Wien 1972.
- (156) Gem. mit F. BACHMAYER: Die Fauna der altpliozänen Spaltenfüllungen bei Kohfidisch, Burgenland (Österreich). Proboscidea. — Ann. Naturhist. Mus., 76: 19—27, 2 Taf. — Wien 1972.
- (157) Gem. mit F. BACHMAYER: Gazellen im Burgenland. Sechzehn Jahre Ausgrabungen in Kohfidisch. — Universum, 27: 3 S., 8 Abb. — Wien 1972.
- (158) Gem. mit F. BACHMAYER: Exkursion nach Kohfidisch. — Exk. Führer Tagung Paläont. Ges. 1972: 141—148, 1 Abb. — Graz 1972.
- (159) Hofrat Dr. OSKAR TROLL-OBERGFELL † — Mitt. Geol. Ges. Wien, 64: 3 S., 1 Portr. — Wien 1972.
- (160) Prof. Dr. phil. ERWIN KAMPTNER † — Mitt. Geol. Ges. Wien, 64: 2 S. — Wien 1972.
- (161) OTTO H. SCHINDEWOLF (Nachruf). — Almanach Österr. Akad. Wiss., 122: 313—317, 1 Portr. — Wien 1972.
- (162) Trias in Österreich. — Schriftenreihe Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss., 2: 245—251, 1 Tab. — Wien 1974.
- (163) Prof. Dr. JOHN T. C. YEN † — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 77: 471—477, 1 Portr. — Wien 1973.
- (164) Gem. mit F. BACHMAYER: In memoriam Dr. phil. ERWIN KAMPTNER. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 77: 463—469, 1 Portr. — Wien 1973.
- (165) Gem. mit N. SYMEONIDIS & F. BACHMAYER: Ausgrabungen in Pikermi bei Athen (Griechenland). — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 77: 125—132, 5 Abb., 2 Taf. — Wien 1973.

- (166) Gem. mit N. SYMEONIDIS & F. BACHMAYER: Grabungen in der Zwergelafanten-Höhle „Charkadio“ auf der Insel Tilos (Dodekanes, Griechenland). — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 77: 133–139, 1 Abb., 1 Taf. — Wien 1973.
- (167) Gem. mit N. SYMEONIDIS: Ein bedeutender Fund von *Chalicotherium goldfussi* KAUP (Mammalia, Perissodactyla) aus dem Altplozän von Pikermi (Griechenland). — Anz. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., 1973: 132–134. — Wien 1973.
- (168) *Otapiria* (Monotidae, Bivalvia) aus der alpinen Trias. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 77: 149–158, 1 Abb., 1 Taf. — Wien 1973.
- (169) Gem. mit K. KOWALSKI: *Pliopithecus antiquus* (BLAINVILLE 1839) (Primates, Mammalia) from the Miocene of Przeworno in Silesia (Poland). — Acta Zool. Cracov., 19: 19–30, 1 fig., 1 pl. — Kraków 1974.
- (170) GEORGES DEFLANDRE (Nachruf). — Almanach Österr. Akad. Wiss., 124: 441–445 1 Portr. — Wien 1974.
- (171) Gem. mit N. SYMEONIDIS & F. BACHMAYER: Entdeckung von Zwergelafanten auf der Insel Rhodos (Ausgrabungen 1973). — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 78: 193–202, 4 Abb., 2 Taf. — Wien 1974.
- (172) Ein schizotheriiner Chalicotheriide aus pannonischen Schottern der Umgebung von Krems, Niederösterreich. — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, 182: 289–299, 1 Abb. — Wien 1974.
- (173) Upper Triassic of the Tethys Realm. — Verh. Geol. Bundesanst., 1975, A 143. — Wien 1975.
- (174) Ein großer Ichthyosaurier aus den Kössener Schichten der Nordalpen. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 80: 239–250, 3 Abb., 1 Taf. — Wien 1976.
- (175) Gem. mit F. BACHMAYER: Ein bedeutender Fund von *Dinotherium* aus dem Pannon von Niederösterreich. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 80: 145–162, 1 Abb., 8 Taf., 1 Farbt. — Wien 1976.
- (176) Gem. mit N. SYMEONIDIS, F. BACHMAYER & R. SEEMANN: Die Ausgrabungen in der Zwergelafanten-Höhle „Charkadio“ auf der Insel Tilos (Dodekanes, Griechenland) in den Jahren 1974 und 1975. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 80: 113–144, 10 Abb., 5 Taf. — Wien 1976.
- (177) Gem. mit N. SYMEONIDIS & F. BACHMAYER: Eine jungpliozäne Wirbeltierfauna aus der Höhle von Vraóna (Attika, Griechenland). — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 81: 221–227, 1 Abb., 1 Taf. — Wien 1978.
- (178) Gem. mit F. BACHMAYER: MARTA CORNELIUS FURLANI † — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 81: 643–646, 1 Portr. — Wien 1978.
- (179) Gem. mit N. SYMEONIDIS: Primatenzähne (Cercopithecidae) aus einer pliozänen Spaltenfüllung im Steinbruch Tourkobounja, Athen. — Ann. Géol. des Pays Helléniques, 28: 207–214, 3 Taf., 1 Tab. — Athen 1977.
- (180) Ergebnisse der österreichischen Projekte des Internationalen Geologischen Korrelationsprogramms (IGCP) bis 1976. — Schriftenr. Erdwiss. Komm., Österr. Akad. Wiss., 3: 333–338, 1 Abb. — Wien 1978.
- (181) Indo-Austrian Expedition into the Himalayas. — Episodes, Geological Newsletter, 1979/No. 1: 1–33, 1 fig. — Ottawa 1979.
- (182) Paläontologie und Höhlenkunde. — Veröff. a. d. Naturhist. Mus. Wien, NF. 17: 46–51. — Wien 1979.
- (183) Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (ČSSR). *Chalicotherium grande* (BLV.). — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, 185: 91–112, 3 Abb. — Wien 1976.
- (184) Gem. mit H. A. KOLLMANN: Hofrat Prof. Dr. FRIEDRICH BACHMAYER zum 65. Geburtstag. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 82: 1–9, 1 Portr. — Wien 1979.

- (185) Gem. mit N. SYMEONIDIS & F. BACHMAYER: Pikermi. — In: Field Guide to the Neogene of Attika. — Publ. Dept. of Geology & Paleont. Univ. of Athens, (Ser. A), No. 33: 1–25, 6 figs. — Athens 1979.
- (186) *Chalicotherium grande* (BLAINV.) aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Děvinská Nová Ves), Tschechoslowakei. — Neue Denkschr. Naturhist. Mus. Wien, 2: 1–282, 156 Abb., 3 Taf. — Wien 1979.
- (187) Gem. mit N. SYMEONIDIS & F. BACHMAYER: Ergebnisse weiterer Grabungen in der Höhle von Vraóna (Attika, Griechenland). — Ann. Geol. des Pays Helléniques, 30: 7 S., 2 Abb., 2 Taf. — Athen 1980.
- (188) Neue Reptilienfunde aus der Mitteltrias der Gailtaler Alpen (Kärnten, Österreich). — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, 189: 18 S., 2 Abb., 2 Taf. — Wien 1980.

Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	13—23	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	-------	---------------------

Vom Wandel der Anschauungen in den Erdwissenschaften am Beispiel des Steinheimer Beckens (Württemberg)

Von KARL DIETRICH ADAM ¹⁾

(Mit 5 Abbildungen, 1 Tafel und 2 Tabellen)

Manuskript eingelangt am 19. September 1979

Einführung

Das nahe bei Heidenheim an der Brenz in die Hochfläche der Ostalb eingesenkte Steinheimer Becken machte schon früh durch die Unmengen kleiner und kleinster Gehäuse tertiärer Schnecken von sich reden, die beim Abbau der vielfältig genutzten dortigen Schneckensande von alters her zutage kamen und seit Anfang des 18. Jahrhunderts wieder und wieder, bis heutigentags, Beachtung und Erwähnung fanden.

Wohl als erster, und zwar unter dem Datum vom 5. Juli 1709, stellte der herzoglich württembergische Leibarzt Rosinus LENTILIUS (1657—1733) die Frage nach der Herkunft dieser Schälchen, die ihm als Steingebilde weder Naturspiele noch Gehäuse von Schnecken zu sein schienen, und der Tübinger Professor der Medizin Elias CAMERARIUS (1672—1734) führte zur nämlichen Zeit die schalengestaltigen Fossilien unbeschadet ihrer ihm fraglichen Natur gar als Zeugen gegen die von John WOODWARD (1665—1728) erfolgreich vertretene naturhistorische Deutung und Wertung der biblischen Sündflut ins Feld. Für den bereits einer jüngeren Generation angehörenden Johann Georg KEYSSLER (1693—1743) waren die fossilen Schälchen dagegen, wie einem Schreiben vom 1. September 1729 zu entnehmen, als Petrefakten dem Regnum animale zuzuordnen und damit ohne Zweifel Lebensreste einstiger, nach Größe und Form ihrer Gehäuse unterscheidbarer Schnecken. Deren im Steinheimer Süßwasserkalk erstaunliche Formenfülle erstmals umrissen und gültig dargestellt zu haben, bleibt ein Verdienst des königlich württembergischen Regimentsarztes Adolph von KLEIN (1805—1892), der in den vierziger Jahren des letzten Jahrhunderts eine vortreffliche Bearbeitung der tertiären und quartären Konchylien Württembergs zur Veröffentlichung brachte.

Weltweite Beachtung erhielten die Schneckensande von Steinheim am Albuch zwei Jahrzehnte später, als Franz HILGENDORF (1839—1904) den

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Karl Dietrich ADAM, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg. — BRD.

Wandel der Gehäusegestalt bei Planorben von Schicht zu Schicht aufzuzeigen vermochte und die gewonnenen Erkenntnisse am 19. Juli 1866 als frühen, gewichtigen Beitrag der Paläontologie für Charles DARWINS (1809—1882) Bemühen, die Entstehung der Arten aufzuhellen, der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften vorlegen konnte. Die von ihm aufgestellten Stammreihen waren ein bedeutsames Ergebnis, das, obschon vielfach angezweifelt und angegriffen, sich dennoch durchsetzen sollte; denn die Befunde hielten im Grundsätzlichen jeder Nachprüfung stand, wurden bestätigt und ergänzt, vor allem durch Franz GOTTSCHICKS (1865—1927) langjähriges Forschen. Offen und umstritten aber blieb die Frage nach der Ursache der Gehäuseumformung: stammesgeschichtliche Entwicklung oder umweltbedingte Abwandlung, Evolution — also Mutation und Selektion — oder Modifikation? Hier brachten die neuen Untersuchungen von Hans MENSINK (* 1927) die wohl entscheidende Klärung und Antwort: In den Steinheimer Planorben ist ein Beispiel für die Artbildung, die Speziation, und somit ein dokumentarischer Nachweis für die Evolution gegeben.

Aber nicht nur der Schnecken wegen oder dank der reichen Funde an Fischen, Lurchen und Kriechtieren, Vögeln und Säugetieren ist Steinheim am Albuch eine vielgenannte Lokalität, auch die Ansichten über die Entstehung des Beckens verdienen eine Würdigung, spiegelt sich doch in der Abfolge der Deutungen ein gut Stück Geschichte der Geologie wider — weit hinausgreifend über die engen Grenzen des württembergischen Landes.

Entstehung des Steinheimer Beckens

Der erste, der sich über die Eigenart des Steinheimer Beckens und über die dortigen Ablagerungen aus tertiärer Zeit nicht nur beiläufig Gedanken machte, war der in Hamburg geborene, zum Wiener gewordene und in Vöslau verstorbene Ami BOUÉ (1794—1881) — einer der Großen unter den Geologen des vergangenen Jahrhunderts. Wie kaum ein anderer durchstreifte er, getreu dem Wahlspruch *Mente et Malleo*, offenen Sinnes Europa von Nord nach Süd, von West nach Ost, und schon früh führte ihn der Weg auch ins Heidenheimer Umland, nach Steinheim am Albuch. Eine mehrseitige Mitteilung über diese ihm der Beachtung werthe Lokalität wurde 1824 veröffentlicht; in ihr beschreibt Ami BOUÉ die an Fossilien reichen tertiären Sedimente und erkennt sie als Ablagerungen eines einstigen Süßwassersees, aus dem die Höhen des heutigen Klosterbergs und Steinhirts als Insel herausragten, bis daß das angestaute Wasser die trennende Barriere zum Stubental durchbrach. Der in französischer Sprache vorgelegte Bericht erschien zwei Jahre später auch in deutscher Übersetzung, und 1829 ergänzte und bereicherte Ami BOUÉ seine nochmaligen Ausführungen über das Steinheimer Becken durch eine geognostische Kartenskizze: Als Süßwasserablagerung tertiären Alters gedeutet, erhebt sich ein Hügel inmitten der von dem anstehenden Juragebirge umgrenzten Niederung des nahezu runden Kessels, der als vorgegeben betrachtet wird und dessen Entstehung folglich noch nicht der Erörterung bedarf.

Zu einem Problem sollte sie erst werden, als man in den sechziger Jahren des vorigen Jahrhunderts bei der Aufnahme des Blattes Heidenheim an der Brenz erkennen mußte, daß die zentrale Erhebung von tertiären Ablagerungen lediglich ummantelt, in ihrem Kern jedoch von älteren Gesteinen gebildet wird, die nicht, wie zu erwarten, gleich den umgebenden Höhen der Albhoch

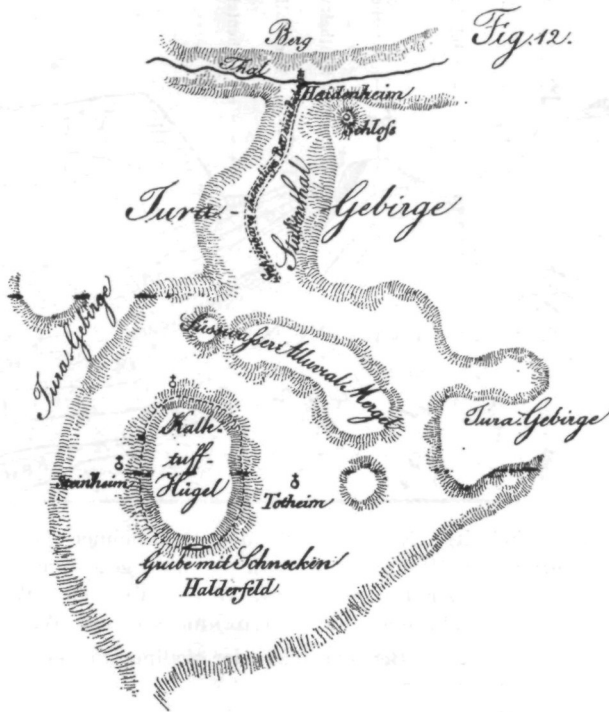


Abb. 1. Geognostische Karte des Steinheimer Beckens von Ami Boué (1827). Unteres Stubental nach Osten verlaufend. Stubental oberhalb von Heidenheim an der Brenz stark verkürzt gezeichnet.

Die für ihren Reichtum an Gehäusen tertiärer Schnecken von alters her bekannte Steinheimer Sandgrube ist am Rande des Halder- oder Heiderfelds gegen den Westhang des als Kalktuffhügel bezeichneten Klosterbergs und Steinhirts in die Karte eingetragen; unmittelbar nördlich der Erhebung liegt Steinheim am Albuch in der Niederung des nach diesem Ort benannten, vom Juragebirge umschlossenen Beckens, in das von Westen das Hirschtal einmündet und das gegen Osten durch die Anhöhen von Knill, Bürgel und Galgenberg von dem zur Brenz führenden Stubental abgesetzt erscheint.

fläche dem oberen Weißen Jura zugehören, sondern höheren jurassischen Alters sind. Diese Beobachtung abzuklären, war dem hier wie vielerorts im Lande eingesetzten Hilfsgeognosten Jakob HILDENBRAND (1826—1904), einem gelernten schwäbischen Zeugweber, aufgetragen, dessen 1865 aufgenommene, von Heinrich BACH (1813—1870) zum Druck vorbereitete Karte des Klosterbergs und Steinhirts den Begleitworten zum Geognostischen Atlas beigelegt wurde. Die durch die Kartierung sichtbar gewordene, erstaunliche Vielfalt

an Gesteinen auf engem Raum, zumal von Schichten, die tief im Untergrund verborgen sein sollten, zu deuten, stand der treffliche Jakob HILDENBRAND nicht an. Er mutmaßte eine inselartige Grundgebirgsauftragung und demzufolge geringere Mächtigkeit der sich hier an- und auflagernden Deckgebirgs-

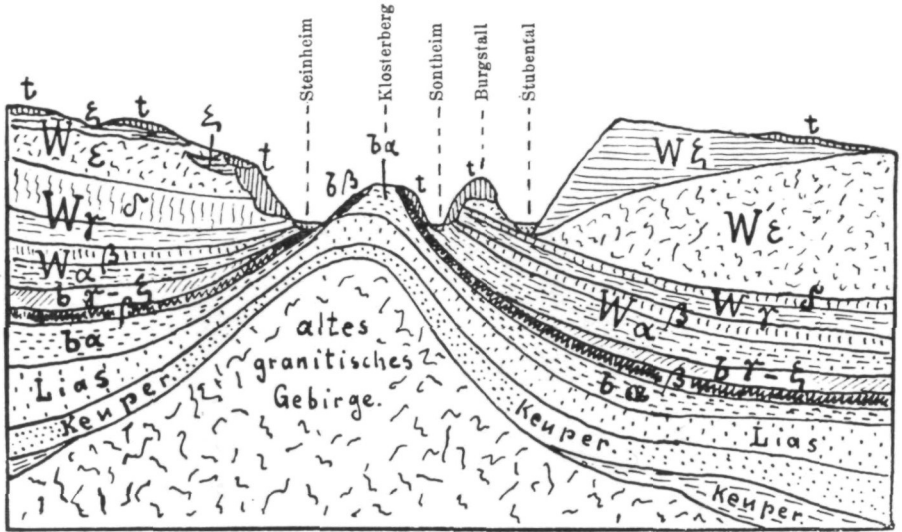


Abb. 2. Geologischer Schnitt (N–S) durch das Steinheimer Becken von Jakob HILDENBRAND (1897). Profil stark überhöht gezeichnet.

Erläuterung: b = Dogger oder Brauner Jura, W = Malm oder Weißer Jura, t = Tertiär; Beschriftung der Zeichnung Jakob HILDENBRANDS von Walter KRANZ 1924.

Entstehung des Steinheimer Beckens nach der Sedimentationstheorie von Jakob HILDENBRAND.

Abfolge des Geschehens.

1 Inselartige Grundgebirgsauftragung als Ursache geringerer Mächtigkeit der sich an- und auflagernden Deckgebirgsschichten von Trias und Jura im weiteren Bereich des späteren Steinheimer Beckens.

2 Keine Ablagerung oder baldige Abtragung des mittleren und oberen Weißen Juras im engeren Bereich des späteren Steinheimer Beckens infolge steiler Flanken des umbrandeten Grundgebirgskerns samt seines Deckgebirgsmantels.

3 Ausbilden des Steinheimer Beckens mit der zentralen Erhebung von Klosterberg und Steinhirt durch untermeerische Ausräumung bei der Anlage von Wen- und Hirschtal sowie Stubental im oberen Weißen Jura.

4 Abschießen des Steinheimer Beckens durch Einlagerung von Plattenkalken des obersten Weißen Juras in die untermeerisch angelegte Abflußrinne des erst im Quartär wieder freigelegten Stubentals.

schichten von Trias und Jura, dessen jüngste Glieder, falls überhaupt abgelagert, umgehender Abtragung zum Opfer gefallen wären. Durch ein Profil in späteren Jahren noch erläutert, ist dies ein der damaligen Zeit durchaus angemessener Versuch, die neugewonnenen Befunde auszulegen.

Von diesem Fleckchen schwäbischer Erde, wie er das Steinheimer Becken

nannte, ward auch Theodor ENGEL (1842—1933) wieder und wieder angezogen. Schon den jungen Vikar in Heubach lockte die weithin bekannte Fossilfundstätte, und als Pfarrherr von Ettlenschieß, einem Dorfe auf der Ostalb, suchte er, der Theologe und Geologe, die erd- und lebensgeschichtliche Bedeutung dieses Tertiärvorkommens in einem 1881 vorgelegten, mehrteiligen Bericht jedermann verständlich werden zu lassen. Von besonderem Gewicht ist dabei seine Feststellung, das Steinheimer Becken verdanke gleich dem Nördlinger Ries einstigem Wirken innenbürtiger, endogener Kräfte seine Entstehung. Er sieht Beziehungen zum Vulkanismus im Gebiet von Urach, in der mittleren Schwäbischen Alb und ihrem Vorland, sowie zu dem des Hegaus; er weist jedoch zugleich, und dies verdient Beachtung, auf die so unterschiedliche Äuße-

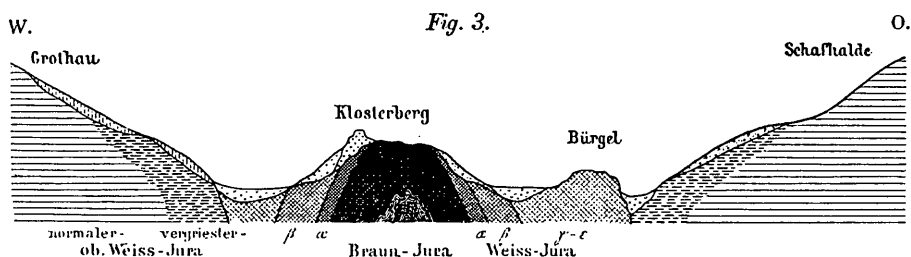


Abb. 3. Geologischer Schnitt (W—E) durch das Steinheimer Becken von Wilhelm BRANCO und Eberhard FRAAS (1905). Profil stark überhöht gezeichnet.

Entstehung des Steinheimer Beckens nach der Lakkolithentheorie von Wilhelm BRANCO und Eberhard FRAAS.

Abfolge des Geschehens.

1a Aufwölben der Deckgebirgsschichten im Bereich des späteren Steinheimer Beckens beim Entstehen des Lakkolithen durch Aufsteigen und Eindringen des Magmas.

1b Anlegen der zentralen Erhebung.

2a Absinken der Deckgebirgsschichten im Bereich des späteren Steinheimer Beckens beim Erstarren des Lakkolithen durch Abkühlen und Entgasen des Magmas.

2b Ausbilden der flachen Einsenkung.

rung vulkanischer Tätigkeit im Tertiär Südwestdeutschlands hin, die sich im Steinheimer Becken, so meint er, nur verborgen zu erkennen gibt, da der aus der Tiefe aufsteigende Schmelzfluß nicht zur Oberfläche durchzubrechen vermochte. Deshalb fänden sich hier weder Laven noch Tuffe als greifbare Beweise, es seien aber genug der Spuren des angenommenen vulkanischen Geschehens im Kern der zentralen Erhebung, im Klosterberg und Steinhirt, bewahrt. Hier nun hätte weiteres Forschen einsetzen können und sollen, doch wurde Theodor ENGELS Anregung in jenen Jahren nicht aufgegriffen.

Neue Impulse gab um die Jahrhundertwende die Erforschung des Nördlinger Rieses, war man doch seit den sechziger Jahren des 19. Jahrhunderts, seit Friedrich August QUENSTEDT (1809—1889) und Oskar FRAAS (1824—1897), davon überzeugt, daß dieses und das nahegelegene Steinheimer Becken nach Bau und Bildung vergleichbar sein dürften. So kamen denn Wilhelm

BRANCO (1844—1928) und Eberhard FRAAS (1862—1915) mit ihren im Ries gewonnenen Erfahrungen nach Steinheim am Albuch und mühten sich hier, durch Aushub von Gräben und Schächten am Klosterberg, im Sommer 1904 Einblick in den Untergrund zu erhalten. Dabei zeigte sich ein derart gestörter Bau des aus der Niederung aufsteigenden Hügels im Großen wie im Kleinen, daß man sich des einstigen Wirkens gewaltiger Kräfte gleichsam ansichtig wähnte. Hochsteigendes, an Schichtfugen ins Gestein eindringendes Magma habe als subvulkanischer Lakkolith das Deckgebirge im Bereich des Steinheimer Beckens aufgewölbt und dessen zentrale Erhebung gleich einem Pfropfen emporgetrieben; Abkühlen und Entgasen des erstarrenden, sein Volumen vermindernnden Schmelzflusses ließ dann die überlagernden Schichten zurücksinken und die kreisförmige, periphere Einsenkung entstehen. So glaubten Wilhelm BRANCO und Eberhard FRAAS das im Gelände Erkannte auslegen und damit die älteren Ansichten durch ihre Lakkolithentheorie ersetzen zu dürfen.

Bald schon sollte dieser Deutung — wiederum ausgehend vom Ries — eine weitere folgen: An Stelle eines evolutionären Ablaufs trat nun ein revolutionäres Ereignis. Angeregt von Eduard SUSS (1831—1914) und ermuntert von Albrecht PENCK (1858—1945), glaubte der im Pionierdienst erfahrene damalige Hauptmann Walter KRANZ (1873—1953), den Gegebenheiten nur durch die Annahme vulkanischer Sprengungen gerecht werden zu können. Durch hochdringende irdische Schmelze soll es, wohl bei der Entgasung des Magmas, in oberflächennahem Grundwasser — er mutmaßt im unteren und mittleren Weißen Jura — zu einer heftigen Wasserdampfexplosion, einer starken Sprengung, gekommen sein, bei der ein flacher, nur wenig tiefer Krater als Anlage des heutigen Beckens entstand; eine nachfolgende zweite vulkanische Explosion geringerer Stärke soll in größerer Tiefe, in Schichten des Schwarzen Juras oder Lias erfolgt sein, zu schwach, um das überlagernde Gestein herauszuschleudern, kräftig genug aber, um es aufzulockern und hochzutreiben zu dem Haufwerk an Schollen im Kern des jetzt von tertiären Sedimenten umgebenen Hügels. Der Streit der Meinungen entbrannte, Entgegnungen wurden geschrieben und Anschuldigungen erhoben, doch bereits 1915 starb Eberhard FRAAS noch in der Blüte seiner Jahre, und Wilhelm BRANCO, der sich jetzt BRANCA nannte, war des jahrelangen Gezänks überdrüssig geworden.

Es blieb also dem zum Major aufgestiegenen, 1916 an der Universität München promovierten und später dann zum Landesgeologen ernannten Walter KRANZ nunmehr dieses Feld schwäbischer Geologie überlassen, bis daß der Freiburger Geologe Otto STUTZER (1881—1936), angeregt durch eine Fahrt zum Meteorkrater in Arizona Ende Februar 1936, im Nördlinger Ries wie im Steinheimer Becken gleichfalls Einschlagkrater von Meteoriten zu erkennen glaubte. Im Mai nach Deutschland zurückgekehrt, suchte er diese Erkenntnis, sie klang erstmals 1904 in einem Aufsatz des Gmünder Kaufmanns Ernst WERNER (1837—1910) an, zu begründen: Bereits am 20. August reicht er der

Deutschen Geologischen Gesellschaft ein Manuskript ein, und auf den Tag eine Woche danach trägt er dessen Inhalt auf der nach Kassel einberufenen Hauptversammlung dieser Gesellschaft vor. Er war überzeugt, daß die Annahme meteoritischer Entstehung von Nördlinger Ries und Steinheimer Becken nicht nur naheliegend und wahrscheinlich, sondern auch den gängigen vulkanischen Deutungen überlegen sei, und deshalb mußte ihn die laut werdende Ablehnung überraschen. Einwände hoffte er bald schon entkräften, Bedenken

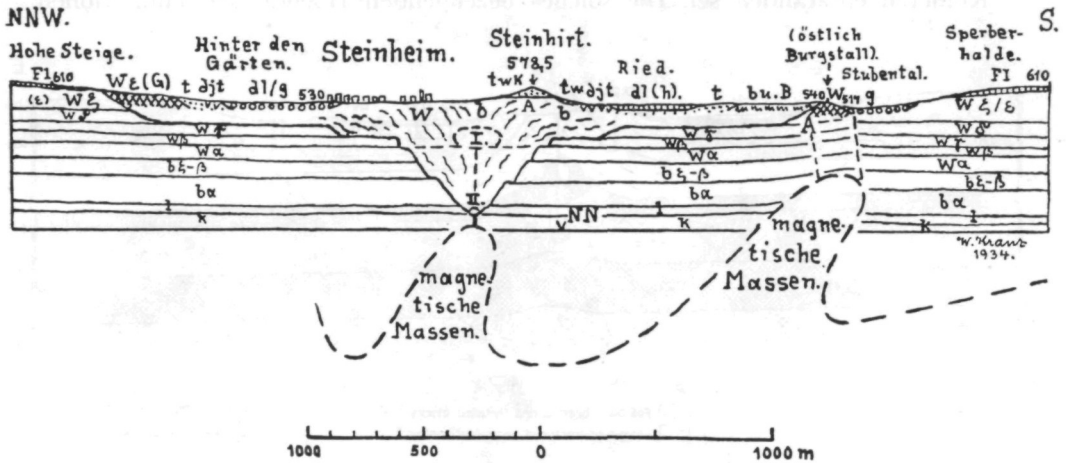


Abb. 4. Geologischer Schnitt (N–S) durch das Steinheimer Becken von Walter KRANZ (1934). Profil nicht überhöht gezeichnet.

Erläuterung: I/II = älterer und jüngerer Explosionsherd; k = Keuper, l = Lias oder Schwarzer Jura, b = Dogger oder Brauner Jura, W = Malm oder Weißer Jura, t = Tertiär, d = Quartär.

Entstehung des Steinheimer Beckens nach der Explosionstheorie von Walter KRANZ. Abfolge des Geschehens.

1a Explosion von Wasserdampf und Knallgas durch Eindringen vulkanischer Gase ins Grundwasser des Weißen Juras im Bereich des späteren Steinheimer Beckens.

1b Aussprengen des flachen Kraters.

2a Explosion geringerer Stärke von angesammelten vulkanischen Gasen in Schichten des Schwarzen Juras unter dem Zentrum des Steinheimer Beckens.

2b Aufwerfen des zentralen Hügels.

ausräumen zu können, doch da setzte am 29. September 1936 ein Herzschlag seinem Leben ein jähes und frühes Ende. So konnte denn Walter KRANZ weiterhin seine vulkanische Sprengtheorie vertreten und am 30. Dezember 1953 als Achtzigjähriger die müde gewordenen Augen in der Zuversicht schließen, er habe sich durchgesetzt.

Zur nämlichen Zeit jedoch gewann man durch Fortschritte der Hochdruckphysik sowie bei der Auswertung von Atomversuchen in den Vereinigten Staaten von Amerika neue Erkenntnisse, welche nicht nur weitere Beweise für die kosmische Bedingtheit des Meteorkraters in Arizona erbrachten, sondern es auch

andernorts möglich werden ließen, Einschlagkrater erfolgreich aufzuspüren und nachzuweisen, so mit Beginn der sechziger Jahre in Mitteleuropa den ausgerephten weiten Kessel des Rieses. Folglich mußte man sich jetzt der Frage stellen, ob das seit einem Jahrhundert wieder und wieder als Abbild des Nördlinger Rieses apostrophierte Steinheimer Becken samt der zentralen Erhebung des Klosterbergs und Steinhirts sein Entstehen in miozäner Zeit — wie allgemein angenommen — vulkanischen Gewalten verdanke, oder ob es gleichfalls vor an die 15 Millionen Jahren durch den Einschlag eines Meteorits oder eines Kometen entstanden sei. Die solches bezeugenden Hochdruckmodifikationen

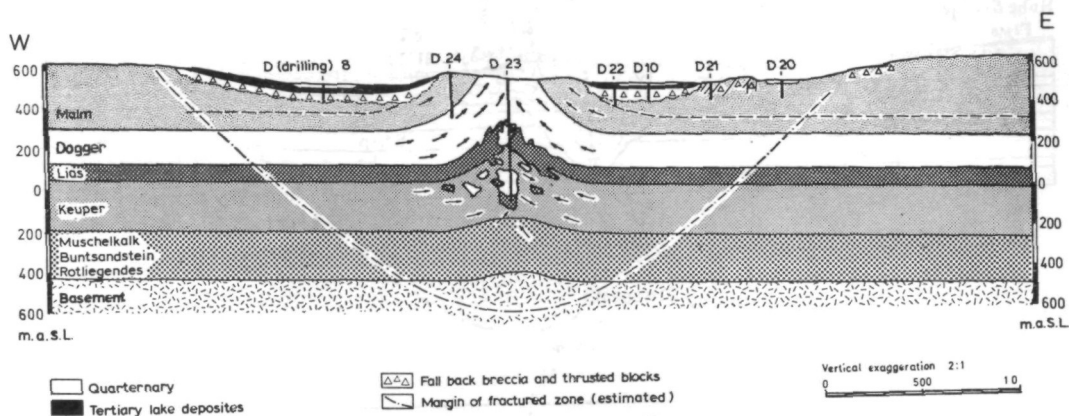


Abb. 5. Geologischer Schnitt (W—E) durch das Steinheimer Becken von Paul GROSCHOFF und Winfried REIFF (1979). Profil schwach überhöht gezeichnet.

Entstehung des Steinheimer Beckens nach der Meteoritentheorie von Paul GROSCHOFF und Winfried REIFF.

Abfolge des Geschehens.

1a Einschlagen des Meteorits und Ausbreiten der Stoßwelle im Bereich des späteren Steinheimer Beckens.

1b Aussprengen des flachen Kraters und Aufschütten des Ringwalls.

2a Einsetzen der Rückfederung und Ausschleudern von Gesteinstrümmern aus dem Zentrum des Steinheimer Beckens.

2b Aufsteigen von Gesteinsschollen und Ausbilden des zentralen Hügels.

des Quarzes ließen sich zwar bei Steinheim am Albuch nicht finden, doch lagen hier in den planaren Elementen, in den Strahlenkalken und in den Befunden aus über zwei Dutzend Bohrungen genug der Beweise für eine Antwort vor, so daß Paul GROSCHOFF (* 1909) und Winfried REIFF (* 1930) zu Recht feststellen können: Auch das Steinheimer Becken ist ein irdischer Einschlagkrater.

Rückblick

Der hier beispielhaft für das Steinheimer Becken skizzierte Wandel geologischer Vorstellungen erweist sich, rückblickend betrachtet, keineswegs allein durch die seit den Jahren des Biedermeiers erzielten Fortschritte des Wissens bedingt, ist er doch offensichtlich nicht minder den jeweiligen Forschern und

ihrer Zeit verhaftet. So nahm noch in den zwanziger Jahren des 19. Jahrhunderts Ami BOUÉ — Privatgelehrter dank ererbten Vermögens — das Steinheimer Becken als vorgegeben hin. Erst Jahrzehnte später folgte dann solch gleichsam statischer Betrachtungsweise eine dynamische, nach Ursachen fragende und suchende, und dies als der durch Fleiß und Können vom Zeugweber zum Hilfsgeognosten aufgestiegene Jakob HILDENBRAND seinen im Gelände gewonnenen Befund zu deuten sich mühte. Für ihn war, und zwar zur nämlichen Zeit, da Franz HILGENDORF aus den in der Schichtfolge sich abändernden Gehäusen der Steinheimer Planorben das Vorliegen von Stammreihen erschloß, die Bildung des Beckens von Steinheim am Albuch samt des inmitten sich erhebenden Hügels Ausdruck eines evolutionären Ablaufs, Ergebnis eines langdauernden Wirkens außenbürtiger Kräfte während des Erdmittelalters, des Mesozoikums. Dieser frühe Versuch einer Deutung konnte jedoch seinerzeit keine Beachtung finden, da er, einst zu den Akten genommen, erst Jahrzehnte später auszugsweise veröffentlicht wurde.

Neue, gewichtige Befunde gewannen dann zu Anfang dieses Jahrhunderts Wilhelm BRANCO und Eberhard FRAAS, die eine weit jüngere, im Käno- oder Neozoikum erfolgte Entstehung des Beckens vertraten. Derart verkürzte sich die Spanne verfügbarer Zeit des noch immer als Ablauf betrachteten Geschehens, das nunmehr — wie schon von Theodor ENGEL 1881 vorweggenommen — durch innenbürtige Kräfte verursacht und in den süddeutschen tertiären Vulkanismus eingebunden sein sollte. Gegen diese Wertung zweier auch und gerade als Paläontologen verdienter, mit Charles DARWINS Gedanken über den Wandel alles Lebens vertrauter Forscher erhob sich schon bald, kurz vor Beginn des Ersten Weltkriegs, heftiger Widerspruch von seiten des streitbaren Walter KRANZ. Jedwede Vorstellung eines allmählichen Ablaufs schien ihm, dem im Pionier- und Ingenieurdienst erfahrenen Offizier, suspekt, und so sah der nach eigenem Bekunden in der Sprengtechnik wohlbewanderte damalige Hauptmann — Vorstellungen von Eduard SUSS aufgreifend — im Steinheimer Becken das Ergebnis gewaltiger, durch aufsteigendes Magma ausgelöster Explosionen und damit eines revolutionären, kurzfristigen Ereignisses.

Dieser bis nach dem Zweiten Weltkrieg herrschenden Ansicht sollte, angeregt durch die Entwicklung und Erprobung der in ihrer Vernichtungskraft alles Bisherige weit übertreffenden Atomwaffen, eine neue, die bislang letzte in der Reihe der Deutungen, folgen. Bereits 1936 von Otto STUTZER im Jahre seines unerwartet frühen Todes konzipiert, gelangte die Annahme, Steinheim am Albuch liege in einem tertiären Einschlagkrater, durch die in Kriegs- und Nachkriegszeit geprägten Geologen Paul GROSCHOPF und Winfried REIFF zur Anerkennung; sie suchten und fanden in den sechziger Jahren die überkommenen Spuren vom Einschlag jenes aus dem Weltall stammenden Körpers, der in nur wenigen Minuten das Steinheimer Becken geschaffen und zugleich alles Leben in weitem Umkreis vernichtet hat — eine kaum vorstellbare irdische Katastrophe kosmischer Bedingtheit! Solches jedenfalls besagt bei

dem gegenwärtigen Wissensstand die derzeitige Lehrmeinung über dieses kleine, der Ostalb eigene Fleckchen schwäbischer Erde, das sich eingebunden erweist in jene weltweite geowissenschaftliche Forschung, welche neuerdings den altvertrauten Bereichen der endogenen und exogenen Dynamik, dem Wirken der innen- und außenbürtigen Kräfte, noch die durch Impakt kosmischer Körper, durch Einschlag von Meteoriten und Kometen auf der Erde, verursachten geologischen Erscheinungen hinzufügt.

Schrifttum

In den Begleitworten zum Blatt Heidenheim an der Brenz gibt Walter KRANZ eine gewiß brauchbare, wenn auch nicht immer verlässliche, bis in die dreißiger Jahre fortgeführte Übersicht des umfänglichen Schrifttums zur Geologie und Paläontologie des Steinheimer Beckens. Berichtigungen hierzu sowie Ergänzungen bis in jüngste Zeit bringt eine demnächst erscheinende, der Forschungsgeschichte gewidmete Abhandlung des Verfassers.

KRANZ, W., K. C. BERZ & F. BERCKHEMER (1924): Begleitworte zur Geognostischen Spezialkarte von Württemberg. Atlasblatt Heidenheim mit der Umgebung von Heidenheim, Steinheim a. A., Weissenstein, Eybach, Urspring-Lonsee, Dettingen-Heuchlingen, Gerstetten. — 2. Aufl. — Stuttgart (Württ. Statistisches Landesamt).

KRANZ, W. (1936): Nachtrag zu den Begleitworten zur Geognostischen Spezialkarte von Württemberg. Atlasblatt Heidenheim II. Auflage, IV. Abschnitt: Das Steinheimer Becken. — Stuttgart (Württ. Statistisches Landesamt).

ADAM, K. D. (1980): Das Steinheimer Becken — eine Fundstätte von Weltgeltung. *Monumenta geologica et palaeontologica*. — Jh. Ges. Naturkunde in Württemberg, 135 (im Druck).

Tabelle 1

Entstehung des Steinheimer Beckens

Wandel der Deutung	Anlaß und Befund
Sedimentationstheorie 1865 bis 1900 von J. HILDENBRAND	Vorkommen älterer Schichtglieder im zentralen Hügel als neuer Befund beim Kartieren im Jahre 1865 Durchführen dieser Aufnahme im Rahmen der Herausgabe des Geognostischen Atlases von Württemberg
Lakkolithentheorie ab 1905 von W. BRANCO und E. FRAAS	Auftreten wirrer Schichtlagerung im zentralen Hügel als neuer Befund beim Schürfen im Jahre 1904 Ausführen dieser Arbeiten mit Mitteln der Königlich Preußischen Akademie der Wissenschaften
Explosionstheorie ab 1914 von W. KRANZ	Erfahrungen im Pioniersprengdienst und ihre Anwendung auf das Nördlinger Ries als Anregung zu neuer Deutung Befunde zu deren Prüfung und Stützung durch Kartieren im Steinheimer Becken bis zum Jahre 1923
Meteoritentheorie ab 1966 von P. GROSCHOFF und W. REIFF	Erkenntnisse aus Atomversuchen und ihre Übertragung auf das Nördlinger Ries als Anregung zu neuer Deutung Befunde zu deren Prüfung und Stützung durch Bohren im Steinheimer Becken seit dem Jahre 1964

Tabelle 2
Entstehung des Steinheimer Beckens

Wandel der Deutung		Ursache	Zeitdauer und Zeitstellung
Sedimentations- theorie 1865 bis 1900	von J. HILDENBRAND	exogene Kräfte	im Mesozoikum
Hinweis 1881	von T. ENGEL	Vulkanismus	evolutionärer langdauernder Ablauf
Lakkolithen- theorie ab 1905	von W. BRANCO und E. FRAAS	endogene Kräfte	im Tertiär
Explosions- theorie ab 1914	von W. KRANZ		
Hinweis 1936	von O. STUTZER	Impakt	revolutionäres kurzfristiges Ereignis
Meteoriten- theorie ab 1966	von P. GROSCHOFF und W. REIFF	kosmischer Körper	im Tertiär

Tafelerklärungen
Tafel 1

Luftbild des Steinheimer Beckens von Albrecht BRUGGER (1968). Steinheim am Albuch von Süden gesehen. Aufnahme vom Regierungspräsidium Stuttgart unter der Nummer 2/27814 freigegeben.

Deutlich heben sich auf dem Bilde die bereiften Höhen von den Niederungen des in die Albhochfläche eingetieften Steinheimer Beckens und des ihm südlich vorgelagerten Stubentals ab. Durch dieses zieht die Straße von Sönnstetten nach Heidenheim an der Brenz, von der beim Sontheimer Wirtshäusle die den Beckenrand am Burgstall durchbrechende Sontheimer Straße abzweigt; vorbei am Hang des Steinhirts führt sie nach Steinheim am Albuch, das mit seinem alten Kern nördlich des Klosterbergs gelegen ist, sich neuerdings jedoch westwärts bis in das Hirschtal hinein erstreckt.



**K. D. ADAM: Vom Wandel der Anschauungen in den Erdwissenschaften
am Beispiel des Steinheimer Beckens (Württemberg)**

Tafel 1

Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	25—28	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	-------	---------------------

Ein fossiler Vogelrest aus den Diatomeen-Schiefern (Miozän, Ottnangien) von Limberg, Niederösterreich

Von FRIEDRICH BACHMAYER ¹⁾

(Mit 4 Tafeln)

Manuskript eingelangt am 11. Jänner 1978

Aus den Diatomeenschiefern der Umgebung von Limberg bei Maissau (Niederösterreich) sind im Laufe der Zeit eine größere Anzahl fossiler Fische zum Vorschein gekommen. Auch Pflanzenreste wurden gefunden. Nur sehr selten waren die fossilen Reste gut erhalten. In letzter Zeit konnte in dem Diatomeenschiefer — Aufschluß zwischen Oberdürnbach und Unterdürnbach bei Limberg auch ein fossiler Insektenrest (Fliege) beschrieben werden (BACHMAYER 1974).

Herrn Michael WAGNER, einem Mitarbeiter des Wiener Naturhistorischen Museums, gelang es nun ebenfalls in diesen Schichten einen Vogelrest zu finden. Es waren zwei Diatomeenschieferplatten, die zusammengefügt einen ziemlich großen Teil des Knochenskelettes eines größeren Vogels ergaben. Die Geologisch-Paläontologische Abteilung des Naturhistorischen Museums konnte diesen interessanten fossilen Vogelrest im Tausch vom Finder erwerben. Wir sind deshalb Herrn Michael WAGNER für die Überlassung dieses Fundes sehr dankbar.

Der fossile Vogelrest mußte sofort präpariert werden, da die Gefahr bestand, daß die dünnen, kreideartigen Schichten auf der Oberfläche nach kurzer Zeit zu Staub zerfallen. Die Härtung wurde mit Nitrolack verschiedener Konsistenz aus Spray-Dosen erfolgreich durchgeführt.

Der Vogelrest wurde von mir näher untersucht. Da es sich um einen seltenen Fund handelt — es ist der erste fossile Vogel aus den Diatomeenschiefern — ist eine Veröffentlichung sicherlich gerechtfertigt.

Die Fundstelle und das Alter der Schichten

Das Fundobjekt stammt aus dem Diatomeenschiefer-Abbau im Gebiete von „Schatz“ (vgl. BACHMAYER 1974). Dieser Abbau liegt südlich von Limberg zwischen den beiden Ortschaften Oberdürnbach und Unterdürnbach.

¹⁾ Anschrift des Verfassers: HR Dr. Friedrich BACHMAYER, Geolog.-Paläont. Abteilung, Naturhistorisches Museum Wien, Burgring 7, Postfach 417, A-1014 Wien. — Österreich.

Die Diatomeenschiefer haben ein miozänes Alter (Ottunangien). Es sind dünnsschichtige, in einigen Lagen opalisierte Sedimente, die reichlich Kieselalgen (Diatomeen und Silicoflagellaten) enthalten.

Erhaltung des fossilen Vogelrestes

Der Vogelrest befindet sich auf einer Sedimentfläche des Diatomeenschiefers.

Die Erhaltung und die Einbettung des Restes im Sediment ist sehr eigenartig und es ist notwendig, am heutigen Meeresstrand nach vergleichbaren Funden zu suchen. W. SCHÄFER hat zahlreiche aktuopaläontologische Beobachtungen zur Fossilisation an rezenten Vögel durchgeführt und in einigen Arbeiten die Ergebnisse veröffentlicht (SCHÄFER W. 1962, 1972 und 1976). Insbesondere gleicht eine Abbildung im wesentlichen der Fundsituation im Diatomeenschiefer.

Da der gesamte Schultergürtel mit den Flügeln beim fossilen Fund fehlt, muß ein längeres Triften des abgestorbenen Vogels angenommen werden. Es war also bei der Einbettung im Sediment bereits ein fortgeschrittenes Stadium des Zerfalls erreicht. Auch Federn oder Federabdrücke konnten auf der Fossilplatte nicht mehr festgestellt werden. Nach wochenlangem Triften wurde der Restkadaver an den Strand gespült und dort eingebettet. SCHÄFER beschreibt überaus anschaulich diesen Vorgang: „Schwimmfähigkeit und guter Zusammenhalt der Teile bewirken auch im Strandbereich einer Flachmeerküste einen langen Weg vom Augenblick des Todes bis zu einer letzten Einbettung im Sediment. Strandung, Wiederaufgenommenwerden vom steigenden Wasser, erneutes Stranden, teilweise Demontage folgen immer wieder aufeinander. Im Feuchten bleiben die Gelenke passiv beweglich, sodaß bei jeder Strandung ein neues „letztes Bild“, das durch Verlust einzelner Teile von Strandung zu Strandung immer einfacher wird, entsteht“ (SCHÄFER 1976: 276—277); (Taf. 1). — Schließlich wird der Überrest am Strand vom Sediment überdeckt und fossil (Tafel 2 zeigt den Versuch, die Situation mit rezenten Vogelknochen nachzubilden).

Von der Knochensubstanz ist nicht mehr viel erhalten, nur die Schädelkapsel und einige Knochen zeigen noch eine bräunliche, staubartige Masse. Im Wesentlichen sind nur mehr die Abdrücke der Knochen zu sehen, aber diese sind oft sehr deutlich. Am Tibiotarsus ist genau zu erkennen, daß dieser Knochen schon bei der Fossilisation eingedrückt wurde. Die Knochen sind ja pneumatisiert und sind dadurch gegen Druck (Sedimentdruck) nicht sehr widerstandsfähig.

Beschreibung des fossilen Vogelskelettes

(vergl. Tafel 3 und 4)

Der Schädel ist etwas zusammengedrückt und ist teilweise in Substanzerhaltung. Er ist kurz und breit, auch der Schnabel ist kurz und kräftig (Raubvogelschädel). Dentale und Supraangulare sind zu erkennen.

Das Becken ist noch mit feinem Sediment bedeckt und kann nur durch seine Umrißform identifiziert werden. Ilium, Ischium und Pubis sind zu erkennen.

Recht deutlich, aber ebenfalls von feinem Sediment überdeckt sind der rechte und linke Femur zu sehen.

Besonders gut erkennbar sind die beiden Tibiotarsen, von denen das distale Ende des linken mit seiner Trochlea am besten erhalten ist. Die Fibula ist abgelöst und verschoben. Der rechte Tarsometatarsus überkreuzt in seinem unteren Teil den darunterliegenden etwa in der Mitte.

Die Krallenphalangen sind zum Teil recht gut zu erkennen, zum Teil sind sie ebenfalls vom Sediment überdeckt. Die Krallen sind kurz und kräftig.

Abmessungen:	fossiler Vogelrest	zum Vergleich rezenten Rötelfalke
Länge des Schädels:	43 mm	40 mm
Breite des Schädels (etwas zusammengedrückt):	30 mm	28 mm
Länge des Femur:	39 mm	36 mm
Länge des Tibiotarsus:	52 mm	49 mm
Dicke des Tibiotarsus:	3,2 mm	3,2 mm
Länge des Tarsometatarsus:	31 mm	30 mm

Zu welcher Vogelfamilie gehört der fossile Rest?

Diese Frage ist nicht leicht zu lösen, denn es fehlen viele Kriterien, die in der rezenten Systematik angewendet werden. Ich habe Skelette von vielen rezenten Vogelfamilien mit dem fossilen Rest aus dem Diatomeenschiefer verglichen. Der breite, kurze Schädel, der kräftige, aber kurze Schnabel paßt am besten zu einem Greifvogel oder einer Eule. Auch die Krallen, die kurz und kräftig sind, sprechen für eine solche Zuordnung. Gegen eine Zugehörigkeit zu den Eulen spricht jedoch das distale Tibiotarsusende. Zwar sind die Ösen eines Retinaculum durch den etwas verquetschten Zustand des Knochens nicht zu erkennen, doch bilden die Schaftenden beider Tibiotarsen keineswegs die tiefe Rinne aus, die bei allen Eulen ein Retinaculum ersetzt.

Die Größe des Vogels, die Extremitäten, die Länge des Tibiotarsus stimmt am besten mit einer kleinen Falkenart überein.

Der fossile Vogelrest dürfte mit großer Sicherheit der Ordnung der Greifvögel (Falconiformes) zuzuordnen sein. Größenmäßig herrscht weitgehende Übereinstimmung mit einem Rötelfalken (*Falco naumanni* FLEISCHER, 1818).

Falco cf. naumanni FLEISCHER aus den miozänen Diatomeenschiefern von Limberg ist somit der älteste Vogelrest aus Österreich. Es ist dies auch das erste zusammenhängende Skelett eines fossilen Vogels, das auf österreichischem Gebiet gefunden wurde.

Herrn Prof. Dr. W. SCHÄFER, Forschungsinstitut Senckenberg, verdanke ich die Belegfotos zu den aktuopaläontologischen Befunden an einem Mövenskelett (Taf. 1). Von der 1. Zoologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums halfen Dr. H. SCHIFTER durch die Bereitstellung von Vergleichsmaterial, Dr. K. BAUER durch Literaturhinweise und ganz besonders Dr. Petra WOLFF durch Unterstützung bei der Interpretation des Fundes.

Literatur

- BACHMANN, A. (1973): Die Silicoflagellaten aus dem Stratotypus des Ottnangien. — In: Chronostratigraphie und Neostatotypen, Miozän der zentralen Paratethys., 3: 275. — Bratislava.
- BACHMAYER, Fr. (1974): Erster fossiler Insektenrest aus den Diatomeenschiefern (Miozän, Ottnangien) von Limberg, Niederösterreich. — Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. mathem.-naturw. Kl., Abt. I, 183/1—3: 1—3. — Wien.
- BERGER, W. (1955): Ein Fächerpalmenrest (*Sabal haeringiana* UNG.) aus den miozänen Diatomeenschiefer von Limberg in Niederösterreich. — Anz. Österr. Akad. d. Wiss., mathem.-naturw. Kl., Jg. 1955/Nr. 11: 181—185. — Wien.
- BLOTZHEIM, Urs N. Glutz v., K. M. BAUER & E. BEZZEL (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. — Band 4: Falconiformes. — Frankfurt am Main (Akad. Verlagsges.).
- LAMBRECHT, K. (1933): Handbuch der Palaeornithologie. — Berlin (Verlag Gebrüder Borntraeger).
- (1964): Handbuch der Palaeornithologie. — Neudruck. — (A. Asher & Co.).
- SCHÄFER, W. (1962): Aktuo — Paläontologie nach Studien in der Nordsee. — 666 S. — Frankfurt a. M. (W. Kramer).
- (1972): Ecology and Palaeoecology of marine environments. — Translated by Irmgar Oertel, edited by G. Y. CRAIG. — Edinburgh (Oliver & Boyd).
- (1976): Aktuopaläontologische Beobachtungen. 10. Zur Fossilisation von Vögeln. — Natur u. Museum, 106: 276—279. — Frankfurt a. M.
- VAN TYNE, J. & BERGER, A. J. (1976): Fundamentals of Ornithology. — New York, London, Sydney, Toronto (J. Wiley & Sons).
- THENIUS, E. (1962): Niederösterreich. — Geologie der Österreichischen Bundesländer in kurzgefaßten Einzeldarstellungen. — Verh. Geol. B.-A., Bundesländerserie. — Wien.

Tafelerklärungen

Tafel 1

Beobachtungen am Meeresstrand:

Wirbelsäulenskelett der Silbermöve mit Kopf und Becken, jedoch befreit von Schultergürtel und den beiden Flügeln (aus SCHÄFER 1962, 1972 und 1976).

Tafel 2

Versuch, die Situation mit rezenten Rötelfalkenknochen nachzubilden, nat. Gr.

Tafel 3

Fossiler Vogelrest aus den Diatomeenschichten von Limberg, Niederösterreich (mit Bezeichnung der einzelnen Knochenelemente), nat. Gr.

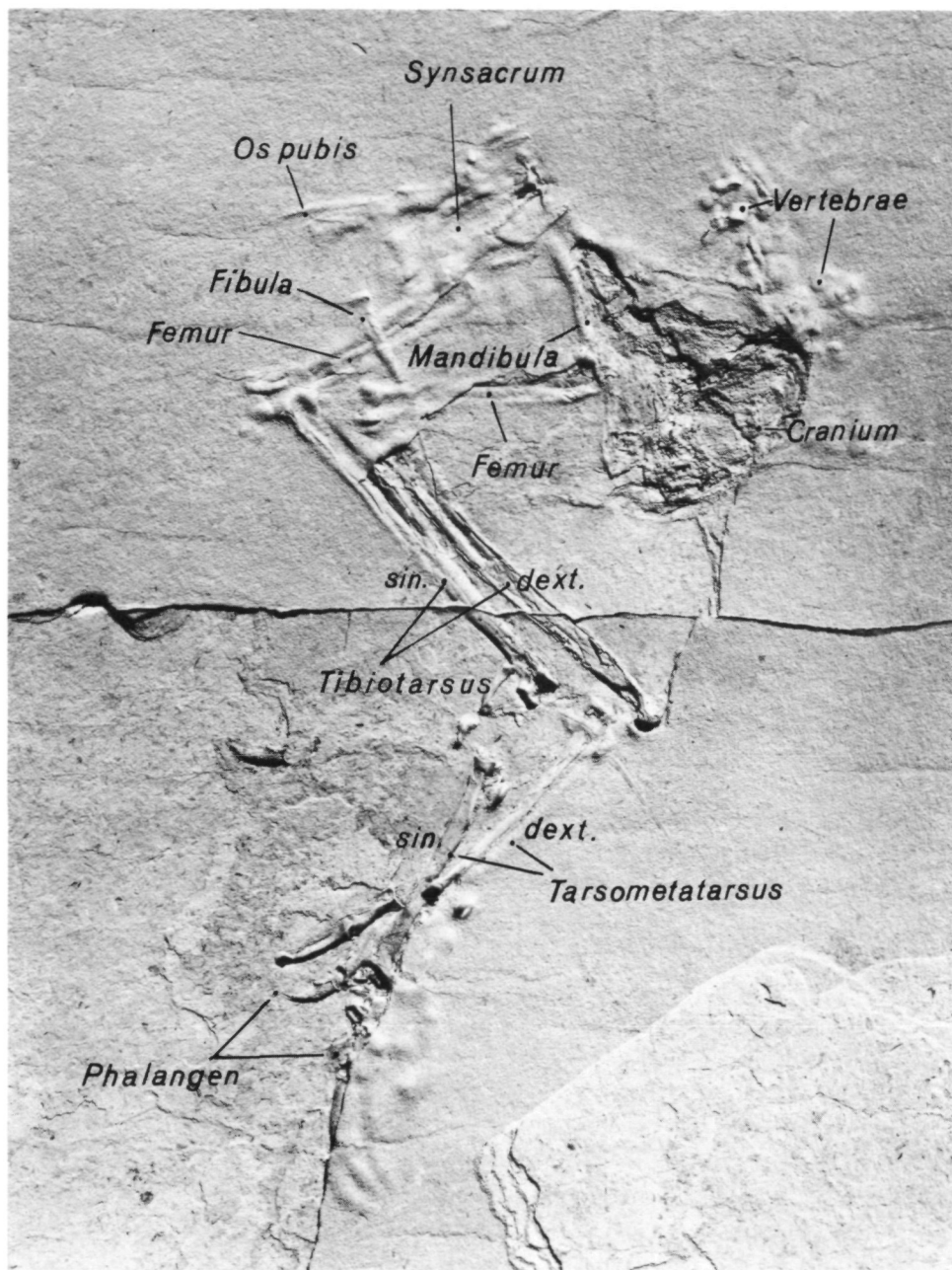
Tafel 4

Fossiler Vogelrest: *Falco* cf. *naumanni* FLEISCHER aus den miozänen Diatomeenschichten von Limberg, 2-fach vergr.

(Original im Naturhistor. Museum Wien, Geologisch-Paläontol. Abtlg. Akqu.-Nr. 1977/1913).







F. BACHMAYER: Ein fossiler Vogelrest aus den Diatomeen-Schiefen
(Miozän, Ottunangien) von Limberg, Niederösterreich

Tafel 4



Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	29—33	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	-------	---------------------

Eine fossile Schlangennadel (Syngnathidae) aus dem Leithakalk (Badenien) von St. Margarethen, Burgenland (Österreich)

VON FRIEDRICH BACHMAYER, ¹⁾

mit einem Beitrag von Fred RÖGL ²⁾ über die Stratigraphie des Fundortes

(Mit 1 Textabbildung und 2 Tafeln)

Manuskript eingelangt am 3. November 1979

Zusammenfassung

Es wird eine neue Art, *Nerophis zapfei*, aus den Fundschichten von St. Margarethen (Badenien) beschrieben und abgebildet. Es ist dies der erste fossile Fund einer Schlangennadel überhaupt.

Einleitung

Bei der Durchsicht der noch unbearbeiteten fossilen Fische aus dem Leithakalk von St. Margarethen, die seinerzeit von Herrn Robert und Frau Getrude WEICHSLEDER aufgesammelt worden sind, fand sich auch ein eigentümlicher Fischrest, der durch seine Länge und Schlankheit sowie durch charakteristische Hautskelettschilder auffiel. Dieses Fundobjekt ist der fossile Überrest einer Seenadel, beziehungsweise Schlangennadel. Da es sich um die erste fossile Schlangennadel aus dem Tertiär des Wiener Beckens handelt, ist es von besonderem Interesse, diesen Fund näher zu beschreiben und abzubilden.

Fundort

Der große Steinbruch von St. Margarethen ist schon seit der Römerzeit in Betrieb gewesen. Das Gestein besteht aus detritischen Leithakalk mit zahlreichen fossilen pflanzlichen und tierischen Resten, besonders Schnecken und Muscheln sind häufig darin zu finden. Die Nulliporen (Lithothamnien), aus denen das Material hauptsächlich besteht, sind für die Gesteinsbildung maßgebend gewesen.

In dem kleinen Aufschluß, südlich des großen Steinbruches, sind in den letzten Jahren zahlreiche Fischreste geborgen worden. Viele von diesen Fischen

¹⁾ Anschrift der Verfasser: HR. Prof. Dr. Friedrich BACHMAYER, Naturhistorisches Museum, Burgring 7, A-1014 Wien.

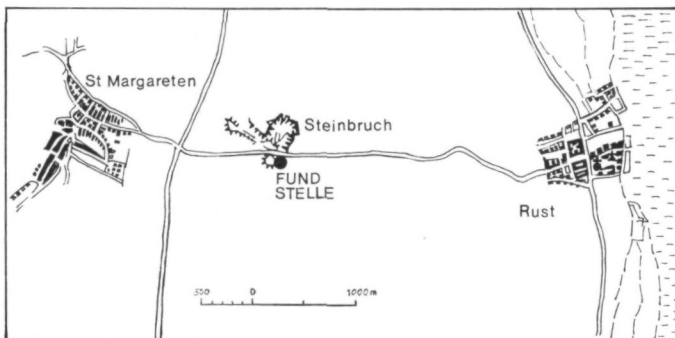
²⁾ Dr. Fred RÖGL, Geologisch-Paläontologische Abteilung, Naturhistorisches Museum, Burgring 7, A-1014 Wien.

sind recht gut erhalten, auch der Seenadelrest (Platte und Gegenplatte) stammt aus dieser Fundstelle (vgl. Fundortskizze). Außer fossilen Fischen sind auch Seeigeln, Bryozoen, Schnecken und Muscheln, aber auch Krebsreste zum Vorschein gekommen. Das Kalksandsteinsediment der Fundstelle wurde von Herrn Dr. Fred RÖGL mikropaläontologisch untersucht und das Ergebnis zur Verfügung gestellt.

St. Margarethen: Fischfundstelle

(F. RÖGL, 9. April 1979)

Kreide mit reichlich biogenem Detritus. Häufig Bryozoenreste, Ostracoden und nicht selten Echinodermenreste. Die Foraminiferenfauna führt nur benthonische Formen, kein Plankton.



Lageskizze der Fundstelle

Elphidium flexuosum flexuosum (d'ORB.) h.

E. fichtelianum fichtelianum (d'ORB.) ns.

E. cf. aculeatum (d'ORB.) s.

E. rugosum (d'ORB.) ns.

E. cf. reginum (d'ORB.), ohne Stacheln s.

Reussella laevigata CUSHMAN s.

Globulina gibba d'ORB. ss.

Asterigerina planorbis d'ORB. sh.

Glabrattella effusa (KRASHENINNIKOV) ns.

Glabrattella sp. (hochgewunden) s.

Discorbis obtusus (d'ORB.) ns.

Ammonia cf. beccarii (L.) s.

Cibicides lobatulus (WALKER & JACOB) sh.

Cibicides div. sp. s.

Heterolepa cf. dutemplei (d'ORB.) s.

s = selten, ns = nicht selten, h = häufig, sh = sehr häufig

Ablagerungsmilieu:

Küstennahes, ruhiges Ablagerungsmilieu einer Karbonatplattform mit Seegrasbewuchs. Dies zeigt die Häufigkeit von Arten, die am Seegras festsitzen. Salinität ist normal, es fehlen die Milioliden, die bei hypo- oder hypersalinarem Milieu auftreten würden. Gegen das offene Meer zu muß das Einspülen von Plankton behindert gewesen sein.

Alterseinstufung:

Badenien, nach dem Auftreten einer Vorläuferform von *Elphidium reginum* wahrscheinlich allerjüngstes Badenien (Rotalien-Zone).

Beschreibung des Fundes

Ordnung: Syngnathiiformes

Familie: Syngnathidae

Gattung: *Nerophis*

Nerophis zapfei nov. spec.

(Tafel 1, Fig. 1a, b, c und Tafel 2, Fig. 3 u. 5)

Material: Ein fossiler Schlangennadelrest, etwas mazeriert. Platte und Gegenplatte sind vorhanden. Das Knochenskelett ist in der gesamten Länge erhalten- nur die Schwanzflosse fehlt.

Holotypus: Naturhistorisches Museum Wien, Geologisch-Paläontologische Sammlung. Aqu. Nr. 1978/2118a, b; Coll. WEICHSLER.

Derivatio nominis: Zu Ehren meines Freundes Univ.-Prof. Dr. Helmuth ZAPFE zu seinem 65. Geburtstag!

Locus typicus: Kleiner Steinbruch, südlich des großen Steinbruches von St. Margarethen, an der Straße von St. Margarethen nach Rust (Lageskizze).

Stratum typicum: Sediment: Kalksandstein (Leithakalk), Badenien (Rotalien-Zone).

Differentialdiagnose: Eine neue Schlangennadel, die große Ähnlichkeit mit der rezenten *Nerophis maculatus* RAFINESQUE hat, sich von dieser jedoch durch folgende Merkmale unterscheidet: Die Skulpturierung der Hautskelettschilder ist bei der neuen Art kräftiger ausgebildet und bei allen Schildern ist das Leistengitter einfacher; das ist besonders bei den Zwischenschildern gut zu vergleichen. Auch die Seitenschilder sind in ihren Skulpturen einfacher und die geraden unverzweigten Rippen sind dominierend und treten daher kräftig hervor.

Beschreibung:

Der fossile Seenadelfund von St. Margarethen gehört auf Grund der Körperproportionen zu der Gattung: *Nerophis* (Schlangennadel), da die Schnauze (vom vorderen Augenrand bis zur Schnauzenspitze) gleich der Postorbitallänge ist, daher als kurz bezeichnet werden kann, und der Körper auffallend dünn ist.

Die Verhältnisswerte: Kopflänge (6 mm) zur Totallänge (98 mm) ist 0,061; die Schnauzenlänge (2,5 mm) zur Kopflänge (6 mm) ist 0,42; sie haben gute Übereinstimmung mit der rezenten Art: *Nerophis maculatus* RAFINESQUE.

Die Skulpturierung der einzelnen Hautskelettschilder (Seitenschilder und Zwischenschilder) ist bei der fossilen Art noch viel einfacher. Besonders bei den Seitenschildern treten die unverzweigten geraden Rippen kräftig hervor (vgl. Fig. 3 auf Tafel 2). Auch bei den Zwischenschildern ist das Leistengitter einfacher ausgebildet und nicht so verzweigt wie bei der rezenten Art.

Es ist daher anzunehmen, daß das Leistengitter, welches bei der fossilen Form noch nicht so speziell entwickelt war, also noch einfach war, sich erst im Laufe der Weiterentwicklung dieser Gruppe derart spezialisierte, da vielleicht auftretende mechanische Beanspruchungen der Grund für diese Entwicklung waren.

Abmessungen:

Länge: 98 mm

Breite: 3 mm

Kopflänge: 6 mm (von der Schnauzenspitze bis zum hinteren Ende des Kiemendeckels)

Schnauzenlänge: 2,5 mm

Vorderteil des Kopfes bis zum hinteren Augenrand: 3,5 mm

Lebensweise:

Heute sind nur wenige *Nerophis*-Arten bekannt. Die Schlangennadeln leben, wie auch die anderen Seenadeln, gesellig in den europäischen Küstengewässern, von der Ostsee (Finnischen Bucht), Norwegen, der Küste von England bis ins Schwarze Meer.

Die Art *Nerophis maculatus* bevorzugt *Posidonia*-Wiesen, wo sie zwischen den schwimmenden Pflanzenmassen lebt. Die Art *Nerophis ophidion* L. lebt zwischen Tangen. Diese Milieubeschreibung stimmt auch mit dem Ablagerungsmilieu der fossilen Art *Nerophis zapfei* nov. spec., wie im Bericht von F. RÖGL ausgeführt wird, vollständig überein.

Der Verfasser dankt Herrn Hofrat Dr. Paul KÄHSBAUER, Herrn Dr. Ortwin SCHULTZ und Herrn Dr. Rainer HACKER (Naturhistorisches Museum) für die Förderung dieser Arbeit und weiters Herrn Karl BILEK für die Präparation der rezenten Syngnathiden, die als Vergleichsmaterial für die Untersuchung sehr wertvoll waren. Der Verfasser dankt schließlich der J. & M. YEN-Stiftung für einen Druckkostenbeitrag.

Literatur

- BACHMAYER, F. & N. K. SYMEONIDIS (1978): Eine fossile Seenadel (Syngnathidae) aus dem Obermiozän von Ierapatra, Insel Kreta (Griechenland). — Ann. Naturhistor. Mus. Wien, 81: 121–127, 1 Abb., 3 Taf. — Wien.
- BERG, L. S. (1958): System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. — Hochschulbücher für Biologie, 4: 310 S., 263 Abb. — Berlin.

- DUNCKER, G. (1912): Die Gattungen der Syngnathidae. — Mitt. Naturhist. Mus. Hamburg, 29: 219—240. — Hamburg.
- (1915): Revision der Syngnathidae. — Mitt. Naturhist. Mus. Hamburg, 32: 9—120. — Hamburg.
- GÜNTHER, A. (1886): Handbuch der Ichthyologie. — 527 S., 363 Abb. — Wien.
- KALABIS, V. (1957): Rad Syngnathiformes BERG 1940 (Pisces) z moravského paleogènu. — Čas. miner. geol., 2: 261—274. — Praha.
- LUTHER, W. & K. FIEDLER (1961): Die Unterwasserfauna der Mittelmeerküsten. — Hamburg und Berlin (Verlag Paul Parey).
- MÜLLER, A. H. (1966): Lehrbuch der Paläozoologie, Bd. III, Vertebraten Teil: 1 (Fische im weiteren Sinne und Amphibien). — Jena.
- RAUTHER, M. (1925): Die Syngnathiden des Golfes von Neapel. — In: Fauna e Flora del Golfo di Napoli (Publicata dalla Stazione Zoologica di Napoli). — Roma und Berlin.
- SANDERS, M. (1934—1936): Die fossilen Fische der alttertiären Süßwasserablagerungen aus Mittel-Sumatra. — Verh. Geol. Mijnb. Genootsch. Nederlanden Kol., Geologische Serie, 11: 1—144, 9 Taf.
- SIMIONESCU, J. (1904): Asupra câtor-va Pesci fosili din tertiarul Românesc. — Akad. Româna, 12: B. (210). — Bucuresti.
- (1904): Vorläufige Mitteilung über eine oligocäne Fischfauna aus den rumänischen Karpathen. — Verh. Geolog. R.-A., 38/1904: 148. — Wien.
- STEINDACHNER, Fr. (1860): Beiträge zur Kenntnis der fossilen Fischfauna Österreichs. — I. Über einige fossile Fische des Wiener Beckens. II. Über einen fossilen Lepho-branchier von Radoboj in Croatien. — Sitzber. Akad. Wiss., math. naturw. Cl., 40: 555—572. — Wien.
- ZIGNO, A. (1874): Catalogo vagionato dei pesci fossili del Calcare eocene di M. Bolca. — 166—167. — Venezia.

Tafelerklärungen

Tafel 1

Fig. 1. *Nerophis zapfei* nov. spec. aus dem Leithakalk (Badenien) von St. Margarethen in Burgenland, Österreich. Holotypus: Naturhistorisches Museum in Wien, Geologisch-Paläontologische Abteilung Acqu. Nr. 1979/2118. — a. und b. Der Seenadelrest ist auf den beiden Platten (Platte und Gegenplatte) verteilt. Der Vorderteil der Seenadel ist 4-fach vergr. — c. *Nerophis zapfei* nov. spec. — gesamtes Exemplar in natürl. Gr.

Fig. 2. *Nerophis ophidion* L. eine rezente Schlangennadel aus der Varna-Bucht. Fische-sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien, Inv. Nr. 60 278 — zum Vergleich in nat. Gr.

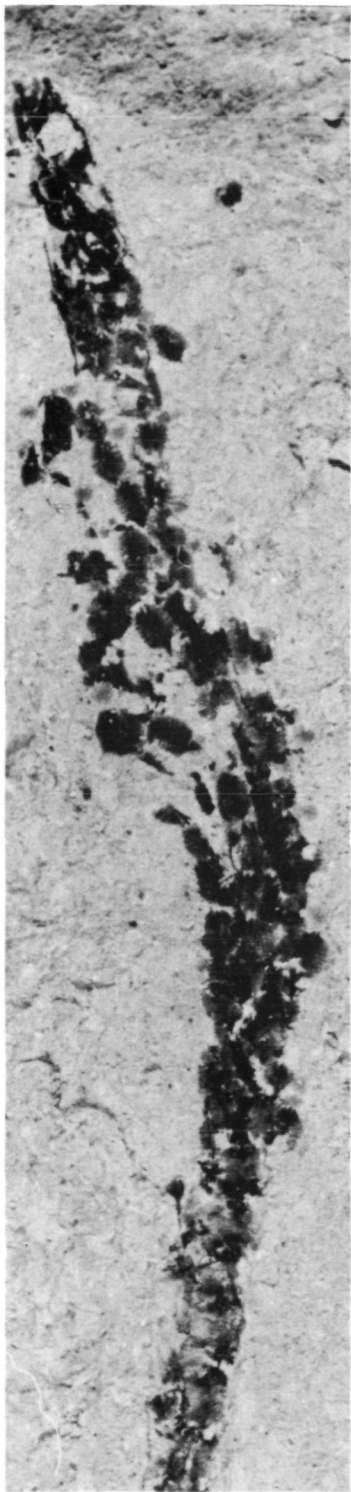
Tafel 2

Fig. 3. *Nerophis zapfei* nov. spec. aus St. Margarethen, Detailbild. Es sind zahlreiche Seitenschilder mit gut ausgeprägten Leistengitter zu erkennen. 15-fach vergr.

Fig. 4. *Nerophis maculatus* RAFINESQUE, rezent; Hautskelettschild zum Vergleich. 18-fach vergr.

Fig. 5. *Nerophis zapfei* nov. spec. aus St. Margarethen. Es sind zwei Zwischenschilder mit dem einfachen Leistengitter zu sehen. 32-fach vergr.

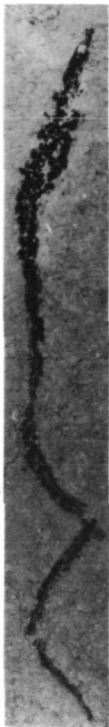
Fig. 6. Zwischenschild von der rezenten *Nerophis maculatus* RAFIN. zum Vergleich. 18-fach vergr.



1a



1b



1c



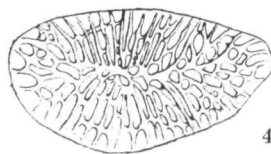
2



3



5



4



6

Ann. Naturhist. Mus. Wien	88	35—48	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	-------	---------------------

***Collarecodium oenipontanum* n. g., n. sp. — eine neue Kalkalge aus dem Wettersteinkalk (Ladin-Cordevol; Trias) der Innsbrucker Nordkette/Tirol**

VON RAINER BRANDNER & WERNER RESCH ¹⁾

(Mit 4 Abbildungen, 1 Tabelle und 4 Tafeln)

Manuskript eingelangt am 21. Juli 1980

Zusammenfassung

Höhere Teile des Wettersteinsriffkalkes an der Innsbrucker Nordkette enthalten unter anderem eine Biozönose mit ca. 15 cm hohen Codiaceenbüschen, die einer neuen Gattung angehören. Diese zeigt infolge guter Erhaltung der zylindrischen, vorwiegend dichotom verzweigten Thalli viele morphologische Details, wie Einschnürungen, kragen-ähnliche Vorstülpungen und differenzierte Ausbildung der Enden der Triebe, sowie Sporangien lateral am Thallus und Rhizoide an dessen Basis. Besonders an der Peripherie der Büsche treten starke Unregelmäßigkeiten in der Gestalt des Thallus auf. Der Aufbau des Zellfadengeflechts in Medulla und Cortex kann aufgrund selektiver Verkalkung weitgehend geklärt werden.

Summary

Collarecodium, a new genus of codiacean calcareous algae is described from the Cordevolian Wetterstein Limestone north of Innsbruck. This algae, growing in tufts up to 15 centimetres favours dwellings in wave protected reef environment. Its main function is baffling of mud.

The cylindrical, dichotomous branching thallus shows due to the well preservation a number of morphological details, i. e.: irregular segmentations and constrictions often connected with collar-like concentric rings, different conspicuous endings of the branches, sporangia as lateral outgrowths of the thallus and rhizoidal filaments at the basis. Irregular growth of the distal part of the thallus is typical. The selective calcification of medulla and cortex enables to reconstruct the rather simple arrangement of the threads.

Einleitung

Bei mikrofaziellen und palökologischen Untersuchungen in Riffen des Wettersteinkalkes an der Innsbrucker Nordkette fiel eine Rifforganismen-Assoziation auf, die fast ausschließlich von einer bisher unbekannten Kalkalge dominiert wird. Die Wettersteinkalkriffe oberhalb Innsbruck waren in neuerer Zeit wiederholt Gegenstand genauerer mikrofazieller Untersuchungen (SARN-

¹⁾ Anschrift der Verfasser: Dr. Rainer BRANDNER, Univ.-Doz. Dr. Werner RESCH, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Innsbruck, Universitätsstr. 4/II, A-6020 Innsbruck. — Österreich.

THEIN 1965, OTT 1967). Um so mehr überraschte der Fund dieser Kalkalge, die allerdings im Gelände bei oberflächlicher Betrachtung Büschen zartästiger Formen des weit verbreiteten Problematikums *Tubiphytes* sehr ähnlich sehen kann (Taf. 1, Fig. 1). Das örtlich gehäufte und damit riffbildende Auftreten der Kalkalge im Hafelekarrieff und auch die teilweise überaus gute Erhaltung, veranlaßten uns, diese an Merkmalen reiche Form genauer zu untersuchen.

Der Wettersteinkalk ist hier Teil einer generell nur wenig gestörten permotriassischen Schichtfolge, die zum tektonisch hangendsten Stockwerk am Südrand der Nördlichen Kalkalpen gehört. Mit diesem hangendsten Stockwerk („Inntaldecke“) grenzt zugleich auch eine nach N weit ausgedehnte Wettersteinkalk-Plattform nahe an den Kalkalpen-Südrand. Der Rand dieser

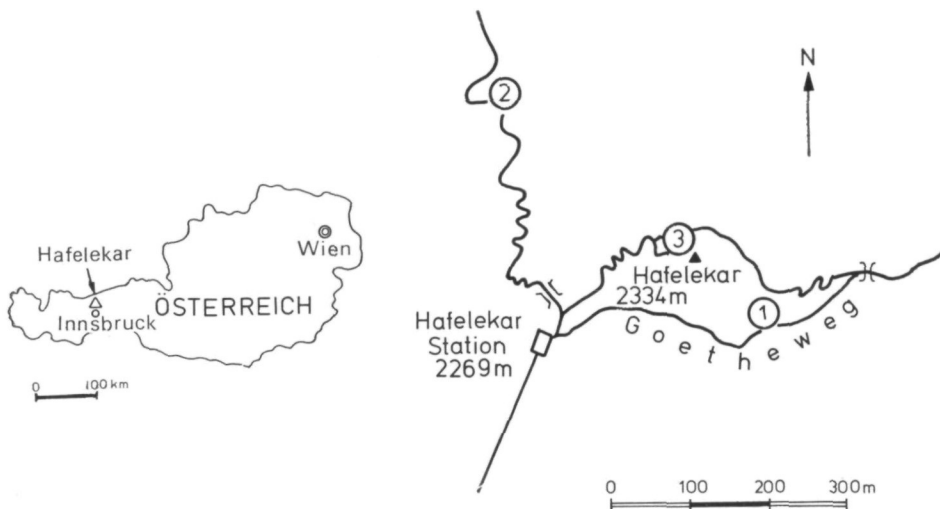


Abb. 1. Lageskizze der Fundpunkte von *Collarecodium oenipontanum* n. g., n. sp. an der Innsbrucker Nordkette, Tirol

Plattform weist an der Innsbrucker Nordkette eine starke morphologische Gliederung und damit verbunden eine mannigfaltige Riffentwicklung auf.

Der sehr flach zum südlichen Partnachbecken hin einfallende Hang („slope“) beinhaltet grundsätzlich zwei Rifftypen: tiefere, isolierte „patch reefs“ nahe der Wellenbasis wachsend und ausgedehnte Flachwasserriffe im oberen Teil des Hanges, der einer stärkeren Wasserbewegung ausgesetzt war. Die uns hier interessierenden Kalkalgen-Vorkommen sind an wellengeschützte Bereiche eines derartigen Flachwasserriffes (Hafelekarrieffkörper) gebunden. Wie die mikrofazielle Neuaufnahme gezeigt hat, zeichnet sich der Hafelekarrieffkörper in charakteristischer Weise durch eine deutliche Zonierung der Riffazies entsprechend der unterschiedlichen Wasserbewegung aus. Die Einteilung der wichtigsten Gerüstbildner (Korallen, Schwämme, *Tubiphytes*) nach ihren Wuchsformen und ihre flächenmäßige Verbreitung verdeutlicht deren strömungsabhängige Verteilung in einer marginalen Riffzone, in geschützten

Riffbereichen und in einem ausgedehnten reef flat Bereich. Auch in der Verteilung der Foraminiferen und anderer Mikrofossilien zeichnet sich diese Zonierung ab. Dies bedeutet, daß die einzelnen Rifforganismen bereits gut an das jeweilige Biotop angepaßt waren.

Im allgemeinen spielen kalkabscheidende Algen, abgesehen von den primitiven Blau-Grün Algen (z. B. *Ortonella*, *Zonotrichites*), in den ladinisch-karnischen Riffen selbst eine eher untergeordnete Rolle. Bestimmte Lagunenbereiche werden demgegenüber jedoch von Wirtelalgen dominiert, ja diese treten öfters sogar gesteinsbildend auf (OTT 1967). Rotalgen, in den heutigen Riffen sehr wesentlich an der Konsolidierung der Riffrandzonen beteiligt, sind in den Wettersteinkalkriffen oft nur örtlich angesammelt (Solenoporaceen, Squamariaceen). Wie durch die vorliegenden Untersuchungen gezeigt wird, haben in etwas geschützteren Riffzonen verschiedene Codiaceen dagegen eine größere Verbreitung.

Unsere „Codiaceen-Biozönose“ tritt im Riff durch ihre auffallende lithologische Homogenität hervor — die bis zu 15 cm hohen Codiaceen-Büsche bewirken eine Ansammlung von Schlamm und Feindetritus („Bafflestone“) (Taf. 1, Fig. 2) und führen damit zu einer weitgehenden Homogenisierung des im allgemeinen wirr gelagerten Riffschuttmaterials.

Systematische Beschreibung

Stamm Chlorophycophyta PAPENFUSS 1946

Klasse Chlorophyceae KÜTZING 1843

Ordnung Siphonales WILLE in WARMING (1889) orth. mut. BLACKMANN & TANSLEY, 1902

Familie Codiaceae (TREVISAN) ZANARDINI 1843

Gattung *Collarecodium* n. g.

Derivatio nominis: collare (lat.) = Kragen, nach den kragenähnlichen Querskulpturen des Thallus; -codium, als Hinweis auf die Zugehörigkeit zur Familie Codiaceae. — Nomenklatorisches Geschlecht: Neutrum.

Generotypus: *Collarecodium oenipontanum* n. sp.

Diagnose: Zylindrischer, sehr schlanker Thallus mit einer deutlich entwickelten Mark- und Rindenzone. Unregelmäßig auftretende Einschnürungen, gehäuft an den distalen Enden der Pflanze, gliedern den Thallus. Dieser verzweigt sich wiederholt dichotom, seltener trichotom. Kurz nach der Verzweigung wachsen die Triebe wieder in Richtung der Hauptachse weiter. Die Einschnürungen werden an ihrer Basis häufig von ringförmigen, kragenähnlichen Querskulpturen bzw. Vorstülpungen begleitet. Die Triebenden nach derartigen Einschnürungen liegen in unterschiedlicher kugelig bis keulenförmiger Ausbildung vor. Oft sind die Enden der Triebe auch als auffallende, knospenähnliche Gebilde mit radial angeordneten phylloidähnlichen Auswüchsen entwickelt. Außerhalb des Thallus, lateral an diesen angeheftet, können ovale Sporangien, teilweise mit einhüllenden Phylloiden vorkommen. Medulla und

Cortex sind gut differenziert. Locker und unregelmäßig in der Längsrichtung angeordnete Zellfäden der relativ breit entwickelten Medulla verzweigen nach außen rasch in quergestellte und dichtstehende Zellfäden der cortikalen Zone.

Beschreibung:

Der innere Aufbau des Thallus weist diese Gattung eindeutig der Familie Codiaceae zu (Taf. 4, Fig. 3—7). Die Einschnürungen hatten vermutlich die Funktion elastischer Biegestellen. Öfters ist der Thallus an derartigen Einschnürungen auch in der fossilen Erhaltung mehr oder weniger abgebogen bis abgeknickt, was die Deutung mancher Schliffbilder erschwert und bei entsprechender Schnittlage auch plötzliche Enden der Triebe vortäuschen kann. Nur sehr selten sind Querwände (Taf. 2, Fig. 2), meist unabhängig von den Einschnürungen, zu beobachten. Die dichotome Verzweigung ist sowohl gleichrangig wie auch sympodial. Außer Beispielen für trichotome Verzweigung finden sich Schnittbilder, die evtl. als quadrichotome Verzweigung gedeutet werden können (Abb. 2; Taf. 1, Fig. 3, Taf. 2, Fig. 1).

In den als Sporangien aufgefaßten, lateral am Thallus entspringenden Bildungen (Taf. 2, Fig. 3, 5) konnten keine Sporen beobachtet werden, wenn auch außerhalb der Pflanze in der mikritischen Grundmasse als Sporen deutbare Fossilien nicht selten sind. Wenn derartige Bildungen an den Einschnürungen der Thalli liegen, ist ihre Unterscheidung von jungen Seitentrieben nicht eindeutig möglich. Daß die auffallenden, knospenähnlichen, mit phylloiden Auswüchsen versehenen Triebenden bzw. die kugelig bis keulenförmig angeschwollenen Triebenden (Abb. 3) ebenfalls etwas mit Reproduktionsorganen zu tun haben, ist sehr unwahrscheinlich. Ausdrücklich sei hier betont, daß mit der „Knospenähnlichkeit“ mancher Triebenden von *Collarecodium* n. g. nur das in Schnitten beobachtbare Aussehen gemeint ist; von Knospen im Sinne entsprechender Organe höherer Pflanzen wird bei Algen nicht gesprochen.

Insgesamt wirkt der Aufbau dieser büschelig wachsenden Codiaceen, besonders distal, zumindest im Schliffbild fallweise auch etwas unregelmäßig. Lateral an den Thalli treten unregelmäßige Auswüchse bis bläschenförmige Ausbuchtungen auf.

Da die Gattung noch monotypisch ist, wird für Details auf die Artbeschreibung verwiesen.

Collarecodium oenipontanum n. sp.

Taf. 1—4; Abb. 2—4

Derivatio nominis: Oenipontanus = Adjektiv zu Oenipons (neulat. für Innsbruck); benannt nach dem Fundort Innsbruck im Jahr des 800jährigen Stadtjubiläums.

Holotypus: Als Holotyp wird das auf Taf. 1, Fig. 3 und Abb. 2/4 aus Schliff N 147/6 wiedergegebene Exemplar bestimmt.

Locus typicus: Innsbrucker Nordkette; Aufschluß am Goetheweg,

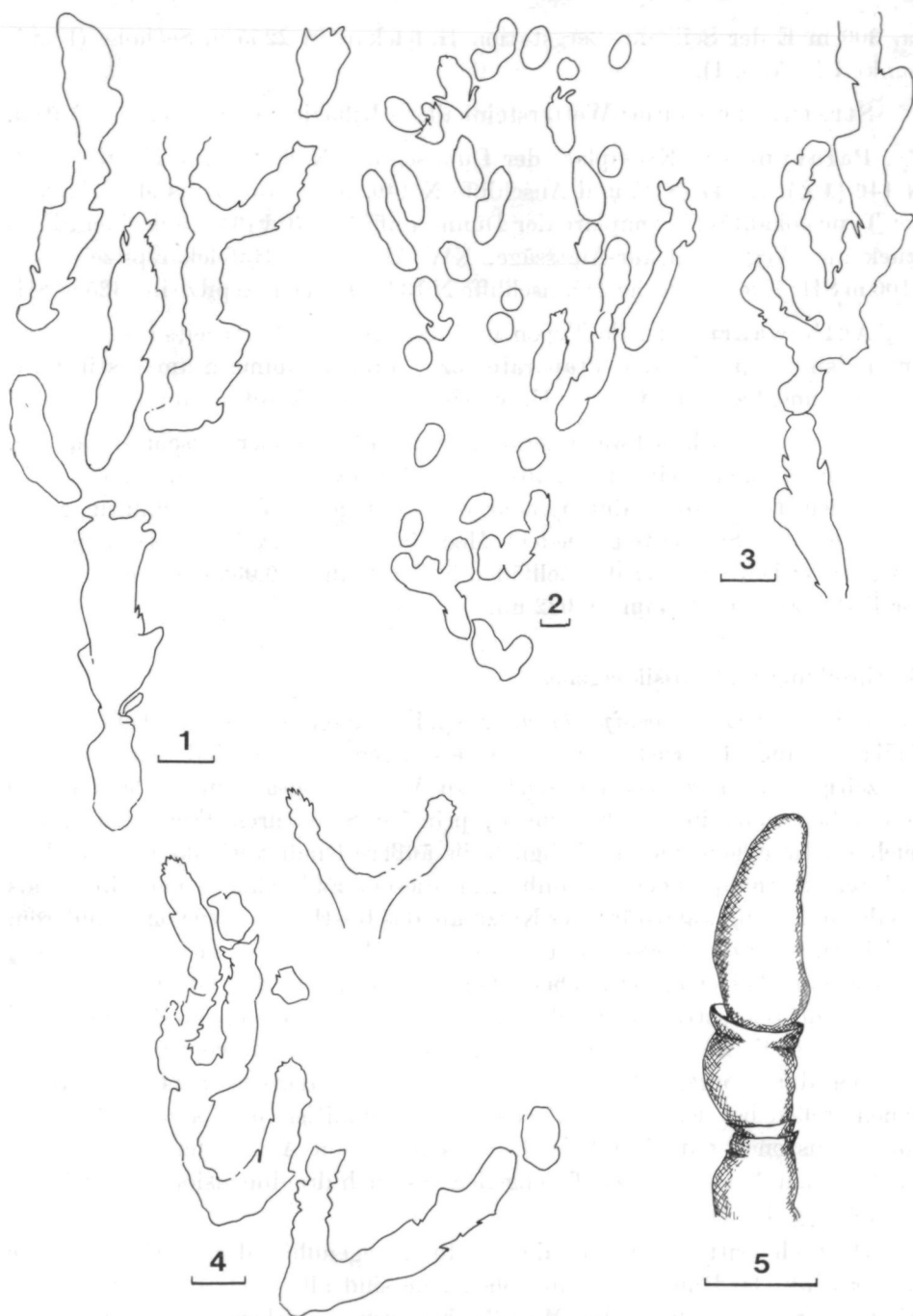


Abb. 2. Verzweigungstypen und Rekonstruktion von *Collarecodium*. 1) trichotome Verzweigung, Längsschnitt, Anschliff N 147d; 2) schräger Schnitt durch wohl zusammengehörenden Busch mit möglicher vierfacher Verzweigung an der Basis, Dünnschliff N 96b"; 3) sympodiale Verzweigung mit starker Gliederung von Seitenästen, Dünnschliff N 146/2; 4) dichotome Verzweigung mit typischem Einbiegen der Triebe nach der Verzweigung in Richtung der Längsachse, Dünnschliff N 147/6; 5) Rekonstruktionsversuch eines Triebendes mit Gelenk- und Kragenbildungen. Balkenlänge = 1 mm

ca. 300 m E der Seilbahn-Bergstation Hafelekarak, in 2255 m Seehöhe (Fundpunkt 1 in Abb. 1).

Stratum typicum: Wettersteinkalk in Riffazies; cordevolischer Anteil.

Paratypoiden: Exemplare der Dünnschliffe N 96a (3×), N 96b (3×), N 146 (4×), N 147 (8×) und Anschliffe N 146, N 147 (5×) aus Material von der Typuslokalität; Exemplare der Dünnschliffe N 170d (3×) aus einem Fallstück am Weg Hafelekarak-Amtssäge, NW Abfall der Hafelekarakspitze in ca. 2100 m SH; Exemplare der Dünnschliffe N 133a, Hafelekarakspitze in 2325 m SH.

Aufbewahrung: Alle Typen und das ergänzende Arbeitsmaterial sind unter den entsprechenden Präparate- bzw. Probennummern am Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Innsbruck aufbewahrt.

Diagnose: Sehr schwach verkalkter, bis 15 cm hoher, buschiger Thallus. Triebe unter einem Winkel von 40–60° (–120°) wiederholt verzweigt, durchschnittlich 1 mm dick, durch mehr oder weniger tiefe Einschnürungen in 1–8 mm lange Segmente gegliedert. Medulla vom ca. dreifachen Durchmesser des Cortex; Durchmesser der Zellfäden in der Medulla 0,032–0,1 mm, in der kortikalen Zone 0,016 mm–0,032 mm.

Beschreibung und Fossildiagenese.

Bei *Collarecodium oenipontanum* n. sp. ist der seltene Fall gegeben, daß bei Codiaceen auch Internstrukturen teilweise noch erhalten sind. Dies ist einer frühzeitigen, sehr schwachen, selektiven Verkalkungsart zu verdanken, die von außen nach innen abnehmend, primäre Strukturen (Zellfäden) nachzeichnet. Im allgemeinen ist lediglich die äußere Rinde verkalkt und die Alge dadurch überhaupt noch erkennbar. In diesem Fall schließt nach innen als Hohlraumfüllung wandständiger Kalzit an, das Restlumen wird von granularem Kalzitcement bzw. Dolosparit eingenommen. Bei gutem Erhaltungszustand, insbesondere bei einer schwachen Dolomitisierung ist das interne Zellfadengeflecht gut rekonstruierbar. Sehr früh dürfte hier im Bereich der Zellfäden vermehrt Mg in Form von Mg-Kalzit eingebaut worden sein, eventuell wurde das Mg auch durch organische Komplexe gebunden (MILLIMAN 1974: 311). Diese Zonen stellen bei der späteren, schwachen Dolomitisierung bevorzugte Dolomitisationszonen dar. Durch leichtes Anätzen von Anschliffen ist es damit möglich, den Aufbau des Zellfadengeflechtes auch dreidimensional zu erfassen (Taf. 4, Fig. 3–7).

Deutlich tritt die Breite der Medulla gegenüber der kortikalen Zone hervor (Tab. 1). Rindenzone und Markzone sind allerdings selten gleich gut erhalten. Sehr oft liegt die Medulla bei etwas stärkerer Dolomitisierung rekristallisiert als Dolosparit vor, Zellfäden sind dann keine mehr erkennbar. Der Unterschied in der Dicke der längsorientierten Zellfäden zu den quergestellten kortikalen Zellfäden, die nach außen hin dichotom verzweigen, ist trotz Übergängen charakteristisch.

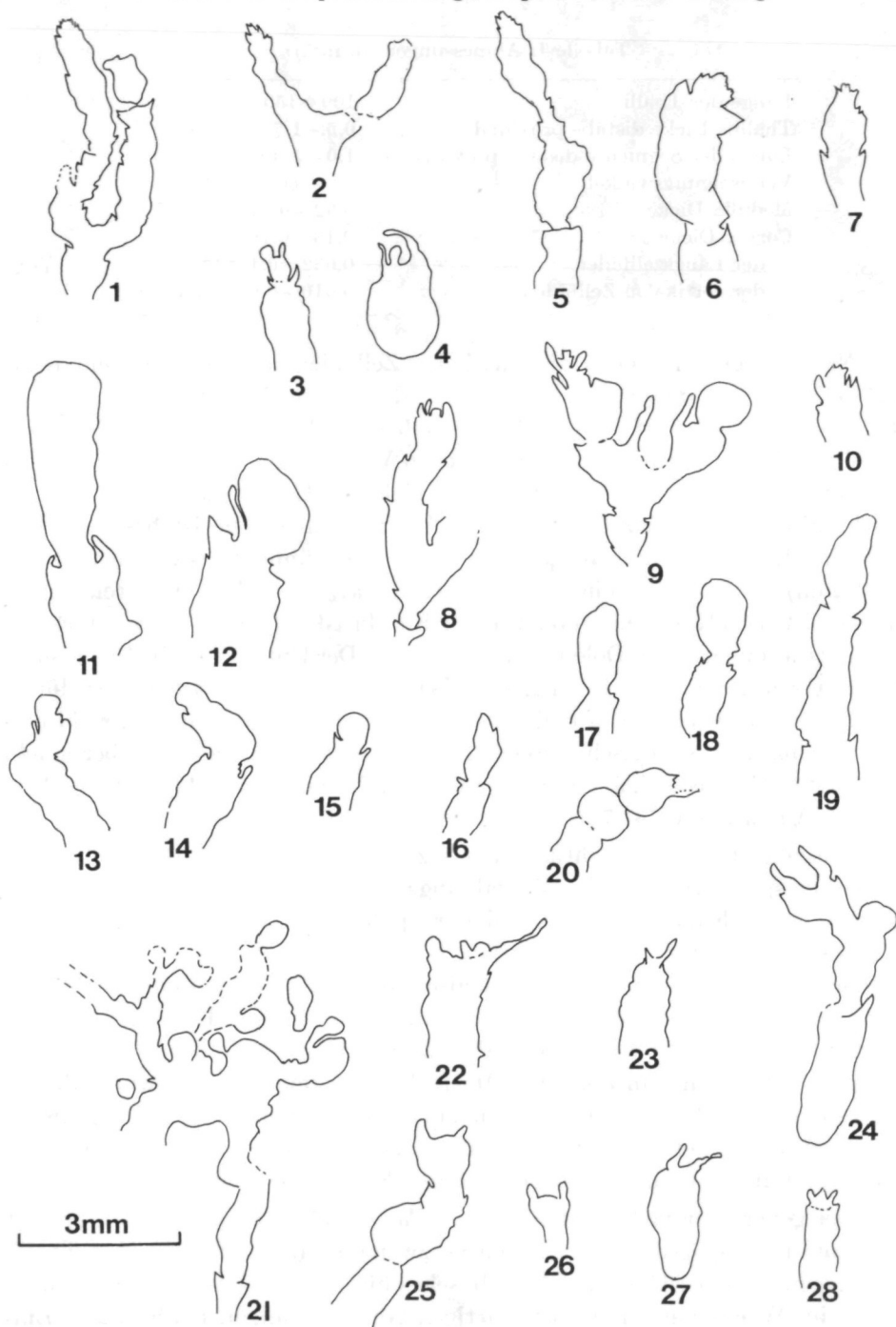


Abb. 3. Beispiele von Längsschnitten und schrägen Längsschnitten von Triebenden. 1–10) Triebenden mit radial angeordneten Phylloiden, bzw. eng stehenden Kragenbildungen; 11–19) keulen-birnenförmige und bläschenförmige Triebenden. 21) sehr differenzierte Auswüchse mit bläschenartigen Anschwellungen. 20, 22–28) Triebendentypen, die auf Abbrechen der Triebe an Gelenkstellen oder auf andere Verletzungen zurückführbar sind. Dazugehörige Dünnschliffe: 1, 2, 5, 7, 15, 16, 17, 21, 22, 25 = N 147/6; 3, 14, 27 = N 147/4; 4, 6, 11, 12, 26 = N 96a; 8, 20 = N 146/2; 9, 10, 13, 23 = N 96a; 18, 19, 24 = N 96b

Tabelle 1. Abmessungen (in mm):

Länge der Thalli	100–150
Thallus-Dicke distal–proximal	0,5–1,7
Länge der Segmente distal–proximal	1,0–5,0 (–8,0)
Verzweigungswinkel	40°–60° (–120°)
Medulla-Dicke	0,32–0,57
Cortex-Dicke	0,13–0,16
Ø der Längszellfäden	0,032–0,112
Ø der cortikalen Zellfäden	0,016–0,032 u. dünner

Nach außen hin stehen die cortikalen Zellfäden so dicht nebeneinander, daß der Cortex in diesem Abschnitt durch die Dolomitisierung öfters zu einer Rinde verschmilzt (Taf. 4, Fig. 5). Im subcortikalen Bereich sind die quergestellten Zellfäden noch vor der randlichen Verzweigung etwas lockerer angeordnet; damit ist diese Zone wieder etwas reicher an Kalzit, die Dolomitisierung beschränkt sich auf einzelne Zellfäden. An der Außenrinde ist besonders bei dolomitisch vorliegender Grundmasse noch eine dünne Kalkkruste (0,015–0,030 mm) mit feinkristallinem Sparit erkennbar, die nicht von Poren durchbrochen ist. Das Kalziumkarbonat dieser Kalkkruste bleibt selbst bei stärkerer Dolomitisierung frei von Dolomiteinlagerungen. Der Unterschied im Chemismus der Karbonatfällung im Bereich der Zellfäden und außerhalb dieser dürfte bereits primär angelegt sein und wurde, wie schon oben angedeutet, wohl biochemisch bzw. physiologisch gesteuert. Bemerkenswert erscheint diesbezüglich, daß rezente Codiaceen i. a. Aragonit anlagern, der nur sehr wenig Mg (<0,1%) enthält (MILLIMAN 1974: 72).

Ausgehend von Beobachtungen an rezenten Codiaceen (z. B. am Stiel von *Penicillus* sp.) wäre folgender Verkalkungsmodus denkbar (Abb. 4): Noch zu Lebzeiten der Kalkalge wurde von der epidermisähnlichen Außenwandung (hier als dünne Kalkkruste erhalten) nach innen abnehmend Kalziumkarbonat, wahrscheinlich in Form von physiologisch ausgefälltem Aragonit angelagert. Im Raum der Medulla erfolgte zu diesem Zeitpunkt keine Kalziumkarbonatfällung. Erst nach Absterben der Pflanze wurde im Bereich des Zellfadengeflechts Mg eventuell in Form von Mg-Kalzit angereichert. Dies würde die oft nur vereinzelte Erhaltung von Zellfäden in dieser Zone erklären. Die organische Substanz der epidermisähnlichen Außenwandung blieb wohl noch länger erhalten und dürfte schließlich durch stabilen Kalzit ersetzt worden sein.

Der generell einfache Aufbau von *Collarecodium oenipontanum* n. sp. mit dichotom und gelegentlich trichotom verzweigten, aufrecht stehenden Thalli, wird gegen die Oberfläche des Algenbusches hin komplizierter. Unregelmäßigkeiten im Wachstum mit bläschenartigen Anschwellungen (Abb. 3/21), Einschnürungen, blattförmigen Auswüchsen und Verzweigungen mit einem flachen Verzweigungswinkel herrschen hier vor. Dies mag einerseits eventuell mit einer Tendenz zur Vergrößerung der Oberfläche an der Peripherie zu tun haben, andererseits könnten die bläschenförmigen Anschwellungen z. B. auch

eine Schwimmblasenfunktion gehabt haben. Gasgefüllte Bläschen sind bei rezenten Algen, insbesondere Braunalgen, weit verbreitet.

Wie schon früher erwähnt, können die Einschnürungen mit Kragenbildungen als Gelenkstellen des verkalkten Thallus gedeutet werden (Taf. 2, Fig. 4, Taf. 4, Fig. 2). Die Bildung von Gelenkstellen steht sicherlich in Zusammenhang mit der frühen Verkalkung. Es sei hier nur auf die enge und in diesem Fall regelmäßige Segmentierung bei *Halimeda* verwiesen. Die Regelmäßigkeit in der Gliederung könnte möglicherweise ein Gradmesser des phylogenetischen Entwicklungsstandes der Pflanze sein. Die Zunahme der Kragenbildungen und Einschnürungen der Thalli bei *Collarecodium* zur

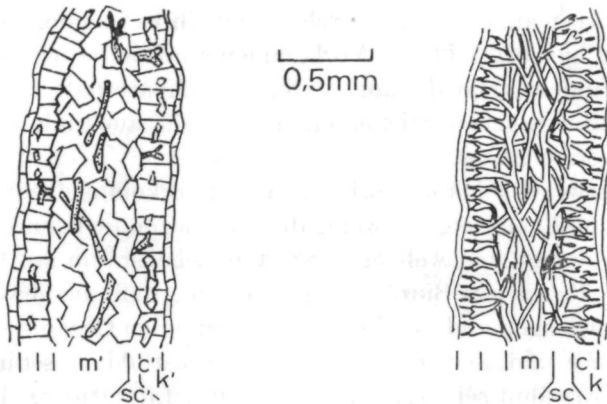


Abb. 4. Internstruktur bei *Collarecodium*. Links: diagenetisch verändert mit leichter Dolomitisierung; m' Medulla, Dolosparit mit Resten von Längszellfäden; c' cortikale Zone und sc' subcortikale Zone bestehen aus wandständigem Kalzit mit Resten von dolomitischen Quersellfäden und teilweiser Dolomitkrustenbildung; k' äußere dünne Kalkkruste. Rechts: Rekonstruktionsversuch; in der corticalen Zone c bereits zu Lebzeiten Kalziumkarbonatfällung (hier nicht gezeichnet!)

Peripherie des Algenbusches hin, wird auch damit zusammenhängen, daß die Oberfläche des Busches stärkeren Wasserbewegungen ausgesetzt ist, womit auch eine größere Beweglichkeit der distalen Enden der Thalli erforderlich wird.

An wenigen Exemplaren konnten an der Basis des Thallus kurz-spindel-förmige Rhizoide (Länge 0,4 mm, \varnothing 0,12) erkannt werden (Taf. 3, Fig. 7). Die Rhizoidausbildung dürfte dem schlammigen Substrat, vorwiegend Pelmi-krit, entsprechen. Allerdings sind daneben auch weniger markante, lappen-förmige Auswüchse an der Basis mancher Thalli vorhanden.

Nicht klar ist die Ursache für die Differenzierung der Triebenden in zwei verschiedene Typen (kugelig bis keulenförmig einerseits und knospenähnlich andererseits). Diesbezüglich sei auf die Diskussion im Schlußkapitel verwiesen. Becherförmige Enden (Abb. 3/22—28) entsprechen in ihrer Form und Größe den Kragenbildungen an Gelenkstellen und können durch Abbrechen der Triebe verstanden werden.

Palökologie — Mikrofazies und begleitende Organismen

Im Hauptvorkommen am Goetheweg tritt *Collarecodium oenipontanum* in größeren Beständen und beinahe gesteinsbildend auf. Bei der palökologischen Untersuchung der Rifffazies des Wettersteinkalkes wurde nach diesem Vorkommen eine eigene Biozönose („Codiaceen-Biozönose“) aufgestellt. Dabei handelt es sich um eine der am wenigsten diversen Organismenvergesellschaftungen unter den bisher genauer untersuchten fünf Riffbiozönosen (BRANDNER & RESCH, im Druck). Mikrofazielle Hinweise, wie das feinarenitische bis siltitische Substrat (Pelmikrit mit Bioklasten und Biogenen) und die gute Erhaltung der *Collarecodium*-Büsche lassen als deren Lebensraum niedrigerenergetische, also wellengeschützte, nicht allzu tiefe Areale im Riff annehmen. Als Grünalgen sind ja auch die Codiaceen auf eine gute Durchlichtung ihres Standortes angewiesen. Daß es sich beim hier betrachteten Vorkommen am Goetheweg um ein Biotop im Riff selbst handelt, zeigt die unmittelbare Nachbarschaft zu anderen, von typischen Riffbildnern gekennzeichneten Biozönosen, auch mit Hinweisen auf deren höhere Energieindizes.

Interessanterweise gehören gewissen Massenvorkommen von *Tubiphytes*, die als solche ebenfalls eine eigene, wenig diverse Biozönose kennzeichnen, auch einem mehr strömungs- und wellengeschützten Lebensraum an. Dabei ist der Codiaceen- und *Tubiphytes*-Biozönose gemeinsam, daß die jeweils namensgebenden, zartwüchsigen und buschförmig auftretenden Organismen vor allem als Sedimentfänger und weniger als massive Gerüstbildner sedimentologisch wirksam waren. Erwähnt sei hier, daß in der neuen Literatur (z. B. FLÜGEL & FLÜGEL-KAHLER 1980) auch *Tubiphytes* meist zu den Algen gerechnet wird.

Collarecodium wird entsprechend seinem Vorkommen in einem energiearmen Milieu mit feinarenitischer bis siltitischer Sedimentation oft in ganzen Exemplaren eingebettet, wobei die Feinkörnigkeit des Sediments auch eine der wichtigsten Voraussetzungen für die gute fossile Überlieferung der an sich nur wenig verkalkten Alge war.

Im Hauptvorkommen am Goetheweg ist eine generelle Orientierung der Algenbüsche parallel zu den Schichtflächen beobachtbar und zusätzlich eine Ausrichtung mit den distalen Enden der Thalli nach ungefähr Süd (bei zurückklappen der Bänke in die ursprünglich horizontale Lagerung). Diese Tatsache ist auch anhand der reichlich vorhandenen Geopetalgefüge (hauptsächlich als gradierte Kleinhöhlenfüllungen, oft mit Spatithauben) in Dünnschliffen von orientiert entnommenen Proben gut demonstrierbar. Die Art der Einbettung und gleichmäßigen Orientierung der Algenbüschel kann am besten mit einer Einregelung durch wohl nur leichte Wasserströmung gedeutet werden.

In der *Collarecodium*-Biozönose findet man als begleitende Organismen den im Riff allgegenwärtigen *Tubiphytes*, selbständig und sessil auf den Codiaceen, sowie auf beiden das Problematikum *Ladinella porata* OTT, meistens als überhaupt letzten Aufwuchs. Seltener siedeln auch Sphinctozoen (z. B. cf. *Annacoelia*) auf den Codiaceen.

Die übrige Begleitfauna ist eher spärlich und gern kleinwüchsig: Catenulate und röhrenförmige Sphinctozoen, seltener Inozoen, weiters Gastropoden, Bivalven, Brachiopoden und ? Serpuliden; noch seltener werden Ammoniten, öfters aber Filamente beobachtet. Echinodermenreste stammen von Crinoiden, Echiniden und Ophiuren.

An Mikrofossilien sind zu erwähnen: Foraminiferen (*Dendrophrya*, *Reophax*, *Ammobaculites*, *Trochammina*; „*Trochammina*“ *persublima* KRISTAN-TOLLMANN; Duostominiden, Rotaliina niederen systematischen Ranges), glattschalige Ostrakoden; häufige röhrenförmige Mikroproblematika, die zum Teil Bruchstücke von *Dendrophrya* sein können; Schwammnadeln. Eine mikropaläontologische Untersuchung von Proben durch Auflösen in Essigsäure steht noch aus.

Die Mikrofazies und Fossilführung der als Fallstück gefundenen Probe N 170 (Fundpunkte 2), die vermutlich aus dem reef flat oder aus einer dem Rückriff nahen Position stammt, ist völlig ident mit der des Hauptvorkommens am Goetheweg.

Den Vorkommen von *Collarecodium oenipontanum* in Fundpunkt 1 und im Fallstück des Fundpunktes 2 steht bisher nur noch das eher seltene Vorkommen in den Proben N 133a und N 134 von Fundpunkt 3 (unmittelbar N vom Hafelekargipfel; im Profil etwa 100 m hangend von Fundpunkt 1) gegenüber. Bei diesem Vorkommen handelt es sich um eine Calcispongia-Biozönose mit stengeligen (?) Hydrozoen. Entsprechend den begleitenden Organismen und der Mikrofazies kann auch hier auf ein Biotop etwas geschützterer Areale des reef flat geschlossen werden. Zudem dürfte *Collarecodium* hier im Schutz der höher aufragenden Schwämme und (?) Hydrozoenstöcke gewachsen sein.

Mikrofaziell ähnlich sind Fallstück-Funde (Probe N 4) von der großen Schutthalde NE der Seilbahnstation Seegrube. Diese Proben führen aber zusätzlich noch detritische Korallen.

Diskussion

Beim Vergleich mit anderen Codiaceengattungen fällt die eigenständige und an Merkmalen reiche Ausbildung unserer Codiaceengattung auf. Bei keiner aus der Literatur bekannten fossilen Codiacee ist eine derartige Mannigfaltigkeit in der Morphologie entwickelt, wenn auch einzelne der beobachteten Merkmale bei bestimmten anderen fossilen und rezenten Codiaceen-Gattungen ebenfalls ausgeprägt und auch von systematischer Bedeutung sein können. Dies betrifft anatomisch die Art der Anordnung der Zellfäden und morphologisch besonders die zylindrische Form des Thallus, die Art der Verzweigung und die Segmentierung durch Einschnürungen.

Die kragenförmigen Vorstülpungen an Einschnürungen des Thallus können mit ähnlichen Bildungen bei *Lancicula* MASLOV verglichen werden. Allerdings sind bei dieser devonischen Gattung die hier als „Tassen“ bezeichneten Vorstülpungen sehr eng aneinandergereiht und damit vorherrschendes Element beim Aufbau des Thallus.

Ob die kragenartige distale Endigung der Segmente von *Collarecodium* ein Rest der bei *Lancicula* vorhandenen Segmentierung ist, müßte durch verbindende Formen erst bewiesen werden. Bei *Collarecodium* sind die Kragenbildungen jedenfalls nicht mehr von entsprechenden Ausbuchtungen der Medulla begleitet, sondern sind bloße Bildungen des Cortex. Bei der Gattung *Paralancicula* SHOYSKY sind die sehr plumpen, ringförmigen Krägen nicht mit nachfolgenden Einschnürungen des Thallus verbunden.

Die starke Differenzierung von *Collarecodium* vor allem in den distalen Bereichen des Busches zeigt Anklänge an die Ausbildung distaler Teile von Längszellfäden innerhalb des Thallus von *Palaeoporella* STOLLEY (KOZLOWSKI & KAZMIERCZAK 1968, Taf. 11). Allerdings betrifft dieser Vergleich keine homologen Pflanzenteile.

Trotz der eher schwachen subcortikalen bis medullären Verkalkung ist der Verlauf und Aufspaltungsmodus der den Thallus aufbauenden Zellschläuche bei *Collarecodium* schon ziemlich gut bekannt. Diesbezüglich scheint unsere Gattung im Gegensatz z. B. zu *Palaeoporella* aber verhältnismäßig einfach gebaut zu sein. Hier sind Vergleiche mit der rezenten Gattung *Codium* (z. B. *C. fragile*) oder mit dem Stiel von *Penicillus* leichter möglich.

Am wenigsten Vergleichsmöglichkeit mit fossilen Gattungen besteht bezüglich der Ausbildung und Differenzierung der Triebenden. Diese sind beim vorliegenden Material dank günstiger Fossilisationsbedingungen gut studierbar; bei den meisten fossilen Formen stehen derart detaillierte Beobachtungen noch aus. Schon oben wurden zwei Typen von Triebenden einander gegenübergestellt: bläschen- bis keulenförmige und knospenähnliche (Abb. 3/1—19). Soweit es der Erhaltungszustand erlaubt, geht aus dem Internbau hervor, daß die ersteren normal ausgebildeten Triebenden mit einer cortikalen Wandung entsprechen. Die phylloidschen Auswüchse bei den knospenähnlichen Triebenden dagegen können als vorragende Enden von Längszellfäden interpretiert werden (Taf. 3, Fig. 1—6; Taf. 4, Fig. 1). Auch bei rezenten Codiaceen ist ein verstärktes Spitzenwachstum der medullären Zellfäden zu beobachten, z. B. bei *Pseudocodium* (OLTMANN 1922, Bd. 1, S. 395). Dafür spricht bei *Collarecodium* auch die bei derartigen Triebenden verstärkt auftretende Dolomitisierung, die sonst im wesentlichen auf den Bereich der Medulla beschränkt ist.

Bei fossilen Codiaceen sind als Sporangien deutbare Bildungen bisher nicht sicher beobachtet worden. Umso bedeutsamer ist ihr Nachweis bei *Collarecodium* (Taf. 2, Fig. 3, 5), wo ihre Lage am Thallus gut zu deren Position bei vielen rezenten Codiaceen paßt. Ähnlich wie die Gametangien bei *Codium* dürften auch die Sporangien bei *Collarecodium* Bildungen der cortikalen Zellen darstellen.

Eine nur oberflächliche Ähnlichkeit besteht zwischen *Collarecodium* und *Axopora* SCHOLZ (1972). Bei *Axopora* handelt es sich jedoch ziemlich sicher um eine schlankwüchsige Form von *Tubiphytes* (siehe vor allem Taf. 5 und 6 bei SCHOLZ), wie Vergleichsmaterial aus den Cassianer Schichten vom Misurina See vermuten läßt.

Insgesamt dürfte die Gattung *Collarecodium* n. g. unter den Codiaceen eine phylogenetisch eher primitive Form darstellen. Dafür sprechen der ziemlich einfache Aufspaltungsmodus der Zellfäden, die Variabilität der Gesamtform des Thallus und die Differenzierung in der Ausbildung der Triebenden, die auch als relativ große Unregelmäßigkeiten im Wachstum interpretiert werden können.

Dank

Für die freundliche Aushilfe mit Literatur und Diskussionsmöglichkeiten danken wir Herrn Prof. E. FLÜGEL/Universität Erlangen-Nürnberg und Herrn Dr. G. GÄRTNER/Universität Innsbruck. Herr R. ZARDINI/Cortina d'Ampezzo stellte uns dankenswerter Weise Vergleichsmaterial aus den Cassianer Schichten zur Verfügung. Die Dünnschliffe wurden von Herrn W. HANKE angefertigt. Die Untersuchungen wurden teilweise von der Alpinen Forschungsstelle Obergurgl der Universität Innsbruck gefördert und die Geländearbeiten im Rahmen der Tätigkeit als auswärtige Mitarbeiter der Geologischen Bundesanstalt/Wien vorgenommen.

Literatur

- BRANDNER, R. & RESCH, W. (im Druck): Reef development in the Ladinian and Cordevolian of the Northern Limestone Alps near Innsbruck, Austria. — European Fossil Reef Models (ed. TOOMEY, D. F.), Spec. Publ. Soc. econ. Paleont. Mineral. — Tulsa/Oklah.
- CHAPMAN, V. J. & CHAPMAN, D. J. (1973): The Algae. — 512 S. — London (Macmillan).
- FLÜGEL, E. & FLÜGEL-KAHLER, E. (1980): Algen aus den Kalken der Trogkofel-Schichten der Karnischen Alpen. — Carinthia II, Sonderbd. 36: 113–182. — Klagenfurt.
- VAN DEN HOEK, C. & JAHNS, H. M. (Mitarb.) (1978): Algen. Einführung in die Phykologie. — 481 S. — Stuttgart (Thieme).
- JOHNSON, J. H. (1961): Limestone-building Algae and Algal Limestones. — 297 S. — Golden/Colorado (Colorado School Mines).
- KOZŁOWSKI, R. & KAZMIERCZAK, J. (1968): On two Ordovician Calcareous Algae. — Acta Palaeont. Polonica, 13/3: 325–358. — Warschau.
- MILLIMAN, J. D. (1974): Marine Carbonates. — Recent Sedimentary Carbonates, P. 1. — 375 S. — Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
- OLTMANN, F. (1922–1923): Morphologie und Biologie der Algen. — Bd. 1–3. — Jena (Fischer).
- OTT, E. (1967): Segmentierte Kalkschwämme (Sphinctozoa) aus der alpinen Mitteltrias und ihre Bedeutung als Riffbildner im Wettersteinkalk. — Abh. bayer. Akad. Wiss., N.F. 131: 1–96. — München.
- SARNTHEIN, M. (1965): Sedimentologische Profilreihen aus den mitteltriadischen Karbonatgesteinen der Kalkalpen nördlich und südlich von Innsbruck. — Verh. Geol. B.-A., 1965, H. 1/2: 119–162. — Wien.
- SCHOLZ, G. (1972): An Anisian Wetterstein Limestone Reef in North Hungary. — Acta Mineralogica–Petrographica, 20/2: 337–362. — Szeged.
- WRAY, J. L. (1977): Calcareous Algae. — Dev. in Palaeont. Strat., 4: 185 S. — Amsterdam, Oxford, New York (Elsevier).

Tafelerklärungen

Tafel 1

Collarecodium oenipontanum n. g., n. sp., Übersichtsaufnahmen:

Fig. 1. Massenvorkommen von Algenbüschen, auswitternd aus einer Bank am Goetheweg, Fundpunkt 1.

Fig. 2. Codiaceen-Biozönose (Bafflestone) aus dem wellen- und strömungsgeschützten Riffbereich. Durch das enge Geflecht der Algenhalli wurde der später schwach dolomitisierte Pelmikrit (hellgrau) festgehalten, die Hohlräume sind großoolithisch gefüllt. Angeätzter Anschliff, N 147d; $\times 1,47$.

Fig. 3. Holotypus mit charakteristischen morphologischen Merkmalen (dichotome Verzweigung, Endungen mit Kragenbildungen, verschiedene Triebenden). Dünnschliff N 147/6; $\times 5,05$.

Fig. 4. Ausschnitt aus *Collarecodium*-Busch mit differenzierter Triebendenausbildung. Dünnschliff N 96a; $\times 5,3$.

Tafel 2

Collarecodium oenipontanum n. g., n. sp., Details:

Fig. 1. Verzweigungsmodus vorwiegend dichotom, z. T. sympodial, in der Mitte möglicherweise vierfache Verzweigung, wobei ein Trieb aus der Dünnschliffebene herausfällt. Links oben Schnitte durch *Tubiphytes* (schwarz). Dünnschliff N 146/2; $\times 5,9$.

Fig. 2. Beispiel der seltenen Ausbildung von Querböden. Dünnschliff N 146/3; $\times 8,42$.

Fig. 3. Gegliederter Thallusabschnitt mit lateralem Sporangium. Angeätzter Anschliff N 147d; $\times 14,9$.

Fig. 4. Thallus mit Gelenkstellen und Kragenbildungen. Beim mittleren Trieb Trieb-Ende an Gelenkstelle abgebrochen. Dünnschliff N 147/6; $\times 16,2$.

Fig. 5. Sporangium lateral an Thallus, von Phylloiden eingehüllt. Distal möglicherweise schleifender Schnitt durch Öffnung des Sporangiums. Dünnschliff N 96b'; $\times 20,6$.

Tafel 3

Collarecodium oenipontanum n. g., n. sp., Detailaufnahmen:

Fig. 1–6. Triebendentypen vorwiegend mit phylloiden Auswüchsen. Dünnschliffe N 96b' ($\times 14$), N 96a ($\times 14$), angeätzter Anschliff N 147b ($\times 13$), Dünnschliffe N 96a ($\times 17,7$), N 96a ($\times 14,2$), N 96a" ($\times 11,7$).

Fig. 7. Spindelförmige Rhizoide an der Basis eines dichotom verzweigten Thallus. Dünnschliff N 147/2; $\times 20$.

Tafel 4

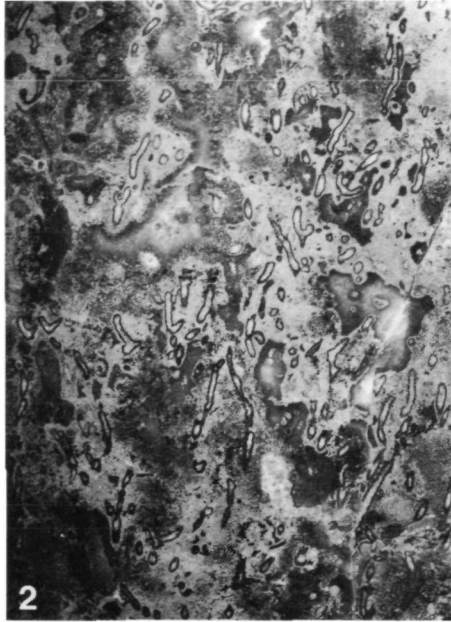
Collarecodium oenipontanum n. g., n. sp., Detailaufnahmen:

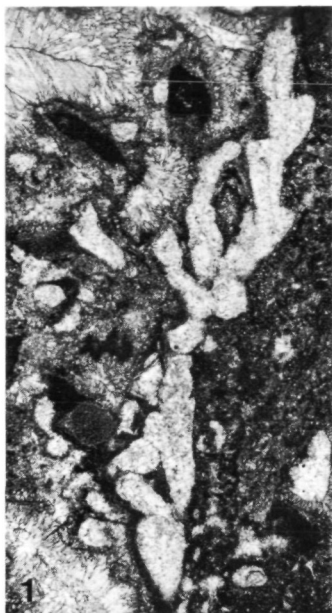
Fig. 1. Triebendentypen mit einer knospenähnlichen Ausbildung in der Mitte des Bildes. Dünnschliff N 96a"; $\times 9$.

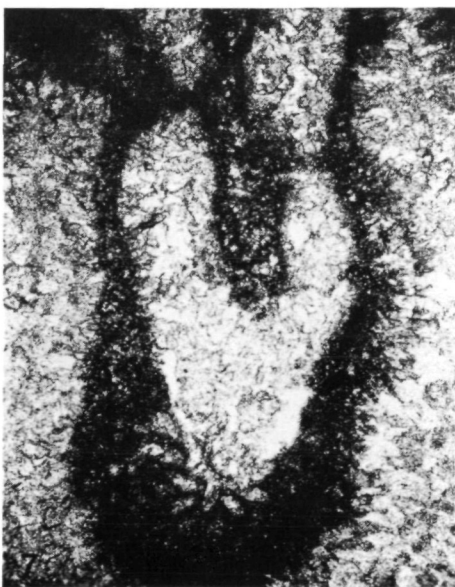
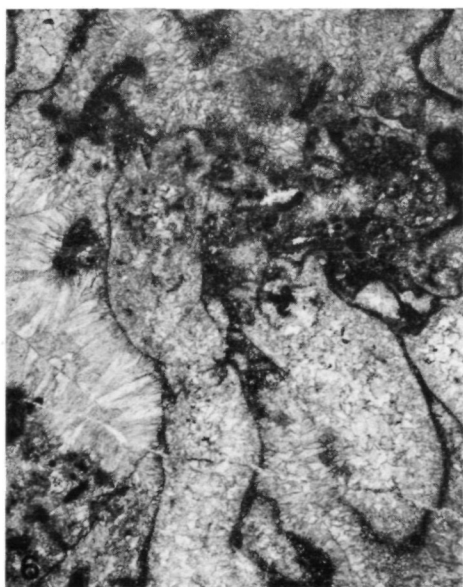
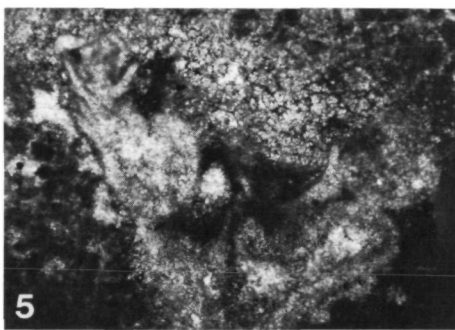
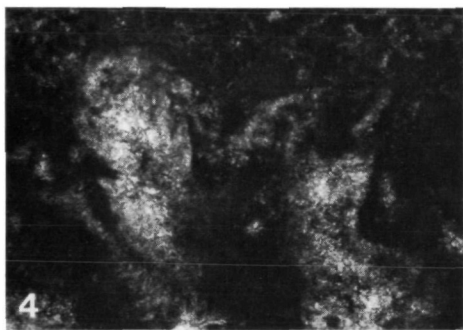
Fig. 2. Deutliche Gelenkbildung und Krägen am distalen Teil eines Triebes; das Oberende ist abgebrochen. Dünnschliff N 96a"; $\times 11,5$.

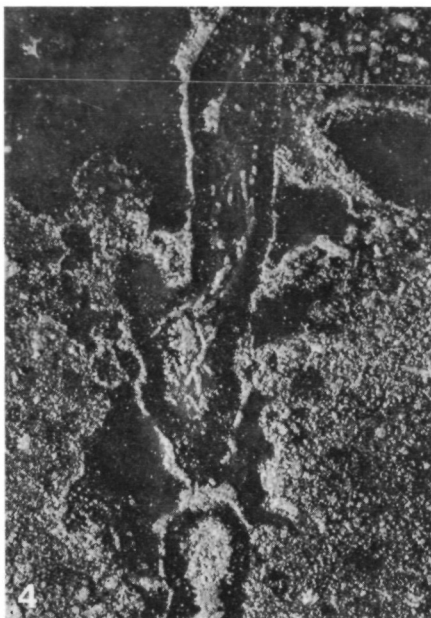
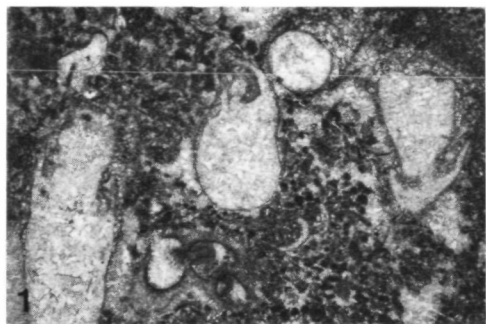
Fig. 3 und 5. Durch schwache Dolomitisierung deutlich sichtbare cortikale Zellfäden, radial verlaufend, mit dichotomer Aufspaltung. Angeätzte Anschliffe N 147b ($\times 16,8$) und N 147c ($\times 13,5$).

Fig. 4, 6 und 7. Durch selektive Dolomitisierung deutlich erkennbare medulläre Zellfäden, z. T. dichotom verzweigt. Angeätzter Anschliff N 147d ($\times 13$), Dünnschliff N 96a" ($\times 11,8$) und angeätzter Anschliff N 147b ($\times 9,2$).









Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	49—57	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	-------	---------------------

Über ein neues *Hyotherium* (Suidae, Schweine-Verwandte) aus der Oberen Süßwassermolasse Südbayerns

Von RICHARD DEHM ¹⁾

(Mit 4 Textabbildungen und 1 Tafel)

Manuskript eingelangt am 3. August 1979

Zusammenfassung

Ein Suiden-Unterkiefer aus der jungtertiären Oberen Süßwassermolasse von Thannhausen in Schwaben stellt sich durch seinen robusten M_2 und seinen verbreiterten M_3 außerhalb der zum Vergleich heranzuziehenden *Hyotherium soemmerringi soemmerringi* und *Conohyus simorreensis*: *Hyotherium soemmerringi bavaricum* n. ssp. Dem Vergleich ist besonders die etwas ältere Population des *Hyotherium soemmerringi* aus der Oberen Süßwassermolasse von Sandelzhausen bei Mainburg dienlich; sie erlaubt, Entwicklungsrichtungen innerhalb des *Hyotherium soemmerringi* zu sehen.

Inhalt

Zusammenfassung	49
Einleitung	49
Beschreibung des Unterkiefers und der Zähne	51
Systematische Zugehörigkeit	52
Variabilität und phylogenetischer Prozeß	55
Schriftenverzeichnis	56

Einleitung

Der Anlaß, mich mit Suiden-Gebißresten aus der jungtertiären Oberen Süßwassermolasse Südbayerns näher zu beschäftigen, ist ein Unterkieferstück aus Thannhausen in Schwaben (Abb. 1), das sich einer raschen Bestimmung widersetzt. Wir verdanken den Fund Herrn Georg GEISSELMANN, Inhaber der Landschaftsgärtnerei Thannhausen. Herr GEISSELMANN hat seit dreißig Jahren in der auf seinem Anwesen am Eichberg in Thannhausen gelegenen und von ihm selbst betriebenen Sand- und Kiesgrube verständnisvoll und sorgfältig auf fossile Knochen, Kiefer und Zähne geachtet und dabei nicht nur große Objekte, wie Mastodonten-Stoßzähne und -Backenzähne, Dinotherien-Kieferstücke, Nashorn-Kiefer, -Zähne und -Knochen, sondern auch kleinere Zwerghirsch-Kiefer, Einzelzähne von mittelgroßen Huftieren, Raubtieren u. a. geborgen.

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. R. DEHM, Institut für Paläontologie und histor. Geologie der Universität, Richard-Wagner-Straße 10, 8000 München 2. — BRD.

Die meisten Objekte fanden sich nach seinen Angaben in bestimmten Lagen, vor allem jeweils an der Basis einer Feinsandschicht.

Mein Dank gebührt ferner für Hinweise und hilfreiches Gespräch Herrn Prof. Dr. Volker FAHLBUSCH und Herrn Dozent Dr. Norbert SCHMIDT-KITTLER, beide am Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität München, besonders bezüglich der für den Vergleich so wichtig gewordenen Fossilagerstätte Sandelzhausen bei Mainburg in Niederbayern, deren bis 1971 gewonnene Suiden-Gebißreste durch SCHMIDT-KITTLER (1971) bearbeitet worden sind.

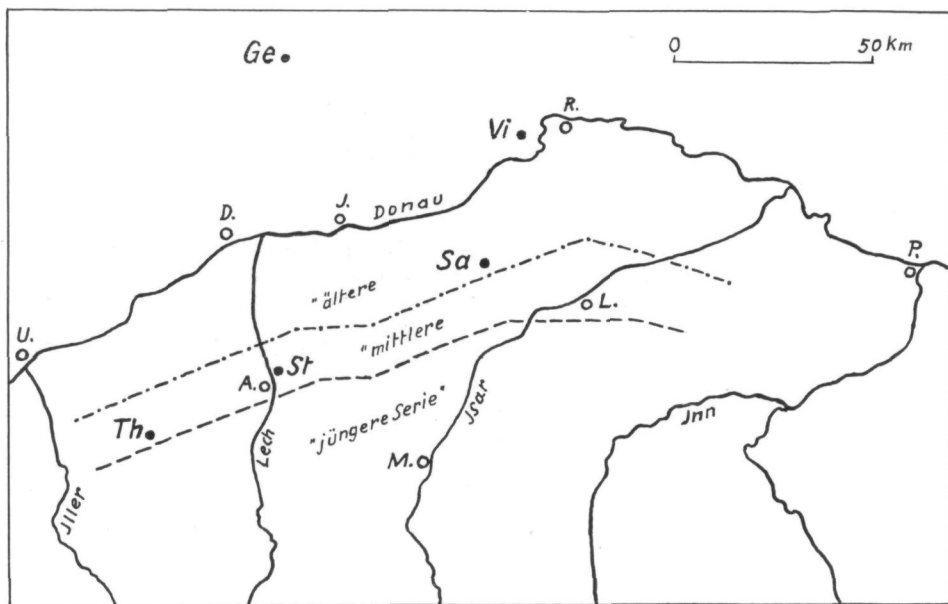


Abb. 1. Kartenskizze zur Gliederung der Oberen Süßwassermolasse in Südbayern
Fundorte: Ge = Georgensgmünd, Sa = Sandelzhausen, St = Stätzing, Th = Thannhausen, Vi = Viehhausen

Städte: A. = Augsburg, D. = Donauwörth, I. = Ingolstadt, L. = Landshut, M. = München, P. = Passau, R. = Regensburg, U. = Ulm.

Die Position der Sande und Schotter am Eichberg in Thannhausen innerhalb der Oberen Süßwassermolasse wird durch gute Gebißreste der Elefanten-Verwandten *Gomphotherium angustidens* (CUVIER) und *Dinotherium bavaricum* H. v. MEYER bestimmt; diese gehören der „mittleren Serie“ an (DEHM 1951: 146, 150; 1957: 83—84; 1960: 38); einige charakteristische Geweihabwürfe des *Stephanocemas elegantulus* (ROGER) sprechen insbesondere für Gleichaltrigkeit mit den Sanden und Kiesen von Stätzing bei Augsburg und damit für Zugehörigkeit zum jüngeren Teil der „mittleren Serie“, die — nach bisheriger Bezeichnung — dem Sarmatium zugerechnet wird.

Die Hauptfauna von Stätzing stammt aus den Sand- und Kiesgruben im oberen Teil des Ortes; davon getrennt zu halten sind die tieferen Lagen, die „tief am Gehänge gegen die Lechaue“ (W. FREUDENBERG 1928: 211) einen Kiefer von *Pliopithecus antiquus* geliefert haben.

Beschreibung des Unterkiefers und der Zähne

Stück des rechten Unterkiefers mit Vorderwurzel des P_3 und angekauten P_4 — M_3 ; Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München; Inventar-Nummer 1976 VI 15. Das Stück war, wie Sedimentreste an Bruchstellen zeigen, bereits zerbrochen in Grobsand eingebettet gewesen.

Der Unterkieferknochen verdickt sich rasch von vorne nach hinten, entsprechend der großen Breite des M_2 ; unterhalb von P_4 und M_1 beträgt die Dicke 15 mm und unterhalb des M_3 23,5 mm, während die Höhe nur von 40 auf 43 mm zunimmt. Foramina mentalia sind nicht zu bemerken; sie müssen noch vor der Hinterwurzel des P_3 gelegen haben.

Sämtliche Zähne sind angekaut, M_1 stark, P_4 und M_2 mäßig, M_3 wenig. Der Schmelz des M_1 ist halb so dick wie der der drei anderen Zähne. Die Schmelzoberfläche ist nicht durchgehend glatt, sondern etwas unruhig, am M_3 -Talonid horizontal feinst gestreift. Alle vier Zähne besitzen den bekannten Bau von Suiden-Zähnen; im einzelnen ist aber einiges zu bemerken.

Maße der Zahnreihe (mm): P_4 — M_3 74,2; M_{1-3} 59,8.

Maße der Einzelzähne (Länge; Breite vorne; Breite hinten. mm): P_4 15,2; 10,5; 10,8. M_1 15,8; 12,0; 13,2. M_2 18,7; 16,1; 16,0. M_3 25,2; 15,8; 11,5; Mitte 14,1.

Vom P_3 ist nur die Hinterwurzel erhalten geblieben; ihre geringe Breite zeigt an, daß der P_3 merklich schmaler als der P_4 gewesen sein muß.

Der P_4 besitzt gerundet rechteckigen Umriß; vom Vordercingulum getrennt, steigt an der Vorderseite des Haupthügels eine durch Usur schräg angeschliffene Kante empor; weder Labial- noch Lingualseite tragen ein Cingulum. Der Zahn ist durch Abkautung erniedrigt, läßt aber noch erkennen, daß hinter dem Haupthügel und zwar deutlich lingualwärts gerückt, ein kräftiger Innenhügel folgte. Dem verhältnismäßig kurzen Talonid war ein vom genannten Innenhügel scharf getrennter, kleiner, aber deutlicher Höcker in der Medianen aufgesetzt.

Der M_1 ist tief abgekaut und vorne und hinten durch die Berührungsusur mit den Nachbarzähnen verkürzt worden.

Der M_2 fällt durch seine Breite, welche diejenige des M_3 sogar überschreitet, und durch seine Länge auf. Ein vermutlich schwaches Vordercingulum ist durch die Berührungsusur mit dem M_1 verschwunden; das Hintercingulum ist ziemlich breit und hat, wie die Abkaufläche zeigt, in der Medianen einen Höcker getragen.

Der M_3 wirkt durch seine massiven vier Haupthügel und durch das 11,5 mm breite Talonid besonders stark. Von den beiden hinteren Haupthügeln leitet in der Medianen ein kleiner Zwischenhöcker zum verbreiterten Talonidhöcker; dieser wird lingual von einem kaum halb so großen Nebenhöcker und labial von zwei kleinen Schmelzknospen eingerahmt. Der Hinterrand — ohne ein Cingulum — ist breit gerundet.

horizonte sorgfältig registriert werden, einen Einblick in die phylogenetische Abwandlung. Seit den umfassenden Untersuchungen von STEHLIN am Suidengebiet (1899—1900) hat sich immer wieder herausgestellt, daß die Einzelmerkmale der Backenzähne, etwa Stellung der Haupthügel zueinander, zusätzliche Nebenhöcker, Cingulum-Bildung, Talonid- und Talon-Besonderheiten, von einer starken Variabilität beherrscht werden und für Gattungs- und Artunterscheidung in der Regel unbrauchbar sind. Umso mehr Aufmerksamkeit ist daher den Größenverhältnissen zu widmen. HÜNERMANN (1961: Tab. 1—16) hat mit seinen Messungen an mehr als 700 Suiden-Zähnen aus dem Jungtertiär Süddeutschlands die Grundlage für die Beurteilung von Einzelzähnen nach ihren Ausmaßen geschaffen. Dabei kommt dem M_1 als dem meist am stärksten abgekauten Zahn geringe Bedeutung zu.

Der P_4 gehört zu den für Unterscheidung geeignetsten Zähnen. Nach ihm kann zunächst *Korynochoerus palaeochoerus* (KAUP) als zu groß und zu voluminös ausgeschlossen werden; bei ihm beträgt z. B. das Produkt aus Länge \times Breite nach den Maßen bei HÜNERMANN (1961: Tab. 3) 204, 16—269, 10 gegen $(15,2 \times 10,8 =) 164,16$ beim Thannhausener P_4 .

Sehr viel näher steht der P_4 des *Hyotherium soemmerringi* H. v. MEYER. Hier haben wir zum Vergleich das reiche Fundgut der Fossilagerstätte Sandelzhausen zur Verfügung; dessen besonderer Wert besteht darin, daß es von einer eng begrenzten Stelle mit etwa 20 Metern horizontaler Erstreckung aus einer Fundschicht von 10 bis 100 cm stammt (FAHLBUSCH, GALL & SCHMIDT-KITTLER 1972 und 1974). Die Sandelzhausener Suidenfunde können daher gewissermaßen als Population betrachtet werden und als Maßstab für die Variabilität innerhalb einer solchen dienen. Die von SCHMIDT-KITTLER (1971: 145, Abb. 11) erfaßten Unterkiefer-Zahnreihen werden durch einige seitdem neu gewonnene ergänzt; die vorliegenden 11 P_4 umfassen einen sehr geschlossenen Bereich (Abb. 2), in den auch die einzige Angabe bei HÜNERMANN (Tab. 3, Engelswies) fällt; die P_4 von Viehhausen bei Regensburg (RINNERT 1956: 3—5) und aus der Steiermark (THENIUS 1956: 378—379) gruppieren sich um Sandelzhausen; der Thannhausener Zahn steht nahe. Allerdings stellt er sich in seinem Verhältnis Breite : Länge mit 0,710 ein klein wenig außerhalb der Sandelzhausener Population, für die sich 0,573—0,698, Mitte = 0,624, errechnet. Sofern man überhaupt einem solch geringen Unterschied eine Bedeutung beimessen wollte, könnte er als Tendenz zu Maßverhältnissen gelten, wie sie bei *Conohyus simorreensis* (LARTET) bestehen mit Werten von 0,636—0,770, Mitte = 0,703 (nach den Maßen bei HÜNERMANN 1961: Tab. 13, ohne Abgüsse).

Der M_2 , der schon auf den ersten Blick sehr massig wirkt, befindet sich weit außerhalb der Werte der Sandelzhausener M_2 (Abb. 3), ebenso außerhalb der sonstigen, zu *soemmerringi* gestellten M_2 , insbesondere derjenigen von Georgensgmünd, der Typuslokalität für *soemmerringi*, und aus der Steiermark. Selbst wenn man beim P_4 eine schwache Tendenz zu *Conohyus simorreensis* hätte annehmen wollen, so bestätigt sich dieses am M_2 nicht; die Werte bei

HÜNERMANN (Tab. 14) und bei THENIUS (1956: 379) bilden ein geschlossenes Feld, dem der Thannhausener fernsteht.

Der M_3 (Abb. 4) bleibt in seinen Maßen, wenn auch nicht so weit wie der M_2 , außerhalb der Sandelzhausener Zähne. Der *soemmerringi*-Typus von Georgensgmünd (H. v. MEYER 1834: 45) und zwei *soemmerringi*- M_3 von Georgensgmünd, die HÜNERMANN (Tab. 9) aufführt, werden von den Sandelzhausener weder in der Breite noch vor allem in der Länge erreicht. Von der Sandelz-

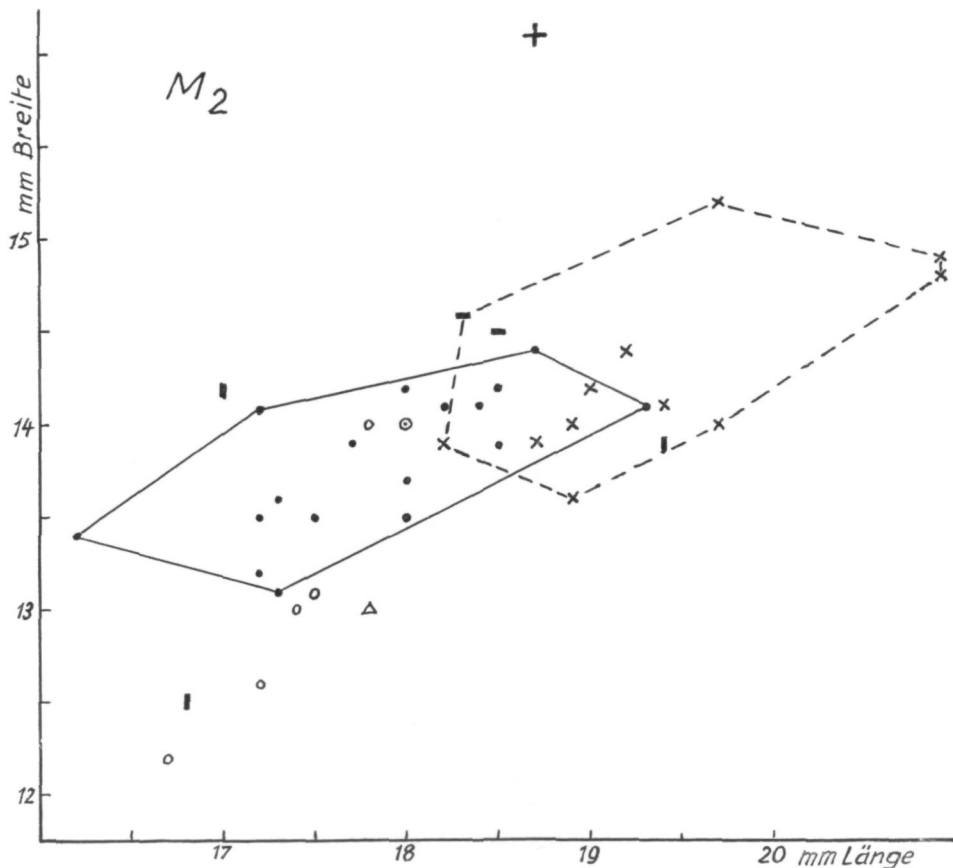


Abb. 3. Längen-Breiten-Diagramm für M_2 . Zeichen wie in Abb. 2

hausener Population aus gesehen tendieren die M_3 von Georgensgmünd in Richtung *Korynochoerus palaeochoerus*, der Thannhausener aber fällt in den Bereich der M_3 des *Conohyus simorreensis* und zwar nahe dessen Mitte.

Das Ergebnis dieses Vergleichs, der die Variabilität berücksichtigt, kann wohl nicht anders lauten: Der Thannhausener Suiden-Unterkiefer läßt sich wegen seines auffallend breiten M_2 weder mit den bisher bekannten Formen von *Hyotherium soemmerringi* noch mit *Conohyus simorreensis* vereinigen; während zu *Conohyus simorreensis* der M_3 paßt, der P_4 aber nicht, liegt der P_4 nahe *Hyotherium soemmerringi*. Da bei den jungtertiären Suiden den beiden

letzten Prämolaren ein stärkeres Gewicht für die Unterscheidung beigemessen werden muß, so scheint mir die Thannhausener Form nicht dem *Conohyus simorreensis*, sondern dem *Hyotherium soemmerringi* näher zu stehen; ich betrachte sie als dessen neue Unterart mit der Diagnose:

Hyotherium soemmerringi bavaricum n. ssp., mit besonders kräftigem M_2 und verbreiterten P_4 und M_3 .

Von 16 einzeln vorliegenden, zum Teil abgerollten Suiden-Zähnen aus Thannhausen hat HÜNERMANN einen I^2 (1961: Tab. 1), einen P_3 (Tab. 3) und zwei M^2 (Tab. 9) zu *Hyotherium soemmerringi* gestellt. Die 12 später gefundenen Zähne, 6 Incisiven, 1 unterer Canin, 2 M_1 , 1 M^2 und 2 M^3 , passen gleichfalls zu dieser Art, manche davon auch zu *Conohyus simorreensis*. Ob sie die neue Unterart repräsentieren, kann weder bejaht noch verneint werden; die einzigen, direkt mit dem Unterkiefer vergleichbaren beiden M_1 stehen in ihren Maßen mit $16,0 \times 12,6$ und $16,1 \times 12,3$ dem durch die Berührungssur verkürzten M_1 des Unterkiefers — $15,8 \times 13,2$ — in der Länge nahe, erreichen ihn aber nicht in der Breite.

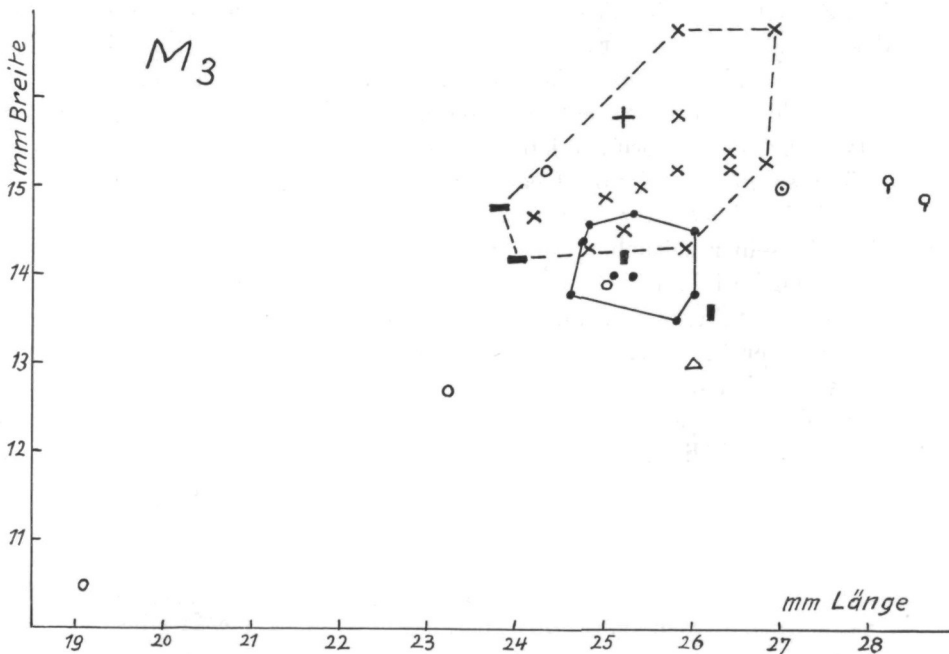


Abb. 4. Längen-Breiten-Diagramm für M_3 . Zeichen wie in Abb. 2

Variabilität und phylogenetischer Prozeß

Die Errichtung einer neuen systematischen Einheit, sei es Gattung, Art oder auch nur Unterart, bedarf einer abwägenden Wertung der Unterschiede zu den Vergleichseinheiten, insbesondere wenn dies, wie hier, innerhalb einer Gruppe geschieht, die für die Variabilität ihrer Gebißmerkmale bekannt ist. Von Variabilität im eigentlichen Sinne des Wortes kann bei fossilen Formen

natürlich nur dann gesprochen werden, wenn deren Gleichaltrigkeit gegeben ist oder — mangels noch sicherer Kenntnis — in Annäherung angenommen wird. In der Oberen Süßwassermolasse Südbayerns galten z. B. die Unterschiede in den Backenzähnen der Mastodonten als Ausdruck einer starken Variabilität; erst bei einer Überprüfung ihrer regional-stratigraphischen Verteilung stellte sich heraus, daß die einzelnen Fundstellen durchaus nicht gleichaltrig sind, sondern sich mehreren Serien von unten nach oben zuordnen lassen. Die vermeintliche Variabilität hat sich damit zu einem Teil als eine scheinbare erwiesen; in ihr war eine phylogenetische Größenzunahme verborgen (DEHM 1951). Größenzunahme ist auch bei den Suiden einer der phylogenetischen Prozesse; STEHLIN kam bei ihnen zu dem Ergebnis, daß „die morphologischen Wandlungen von einer Zunahme der Körpergröße begleitet und gewissermaßen getragen“ werden (1900: 464).

Für die phylogenetische Wertung des Thannhausener Suiden ist die nunmehrige bessere Kenntnis der Schichtfolge in der Oberen Süßwassermolasse hilfreich. Zu den frühesten Ablagerungen gehören die Braunkohlen am Nordrand des Molassebeckens, vor allem Viehhausen bei Regensburg, wo eine kleine Form des *Hyotherium soemmerringi* (Abb. 2—4) auftritt. Dann folgt Sandelzhausen, das der „älteren Serie“ der Oberen Süßwassermolasse angehört, mit einer etwas größeren Form. Wieder etwas größer erscheint der Typus des *Hyotherium soemmerringi* von Georgensgmünd in Mittelfranken; Georgensgmünd enthält *Dinotherium bavaricum*, das bei Sandelzhausen noch fehlt, und entspricht in seiner zeitlichen Stellung auch aus stratigraphischen Gründen der „mittleren Serie“. Dieser „mittleren Serie“ ist Thannhausen, wie in der Einleitung mitgeteilt, zuzurechnen. Die phylogenetische Größenzunahme von Viehhausen über Sandelzhausen zu Georgensgmünd und Thannhausen entspricht der zeitlichen Folge; das typische *Hyotherium soemmerringi soemmerringi* von Georgensgmünd erscheint als eine Weiterentwicklung mit vergrößertem M_3 und die Thannhausener Unterart *soemmerringi bavaricum* als Seitenzweig mit robustem M_2 und verbreiterten P_4 und M_3 .

Schriftenverzeichnis

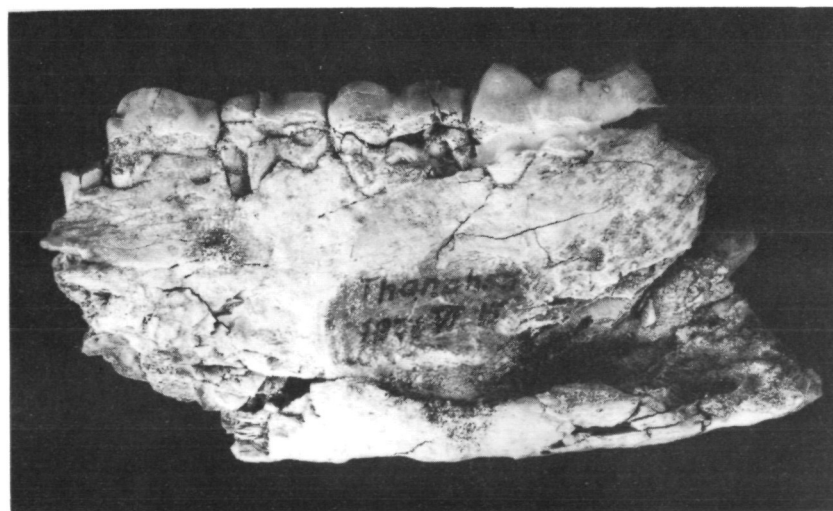
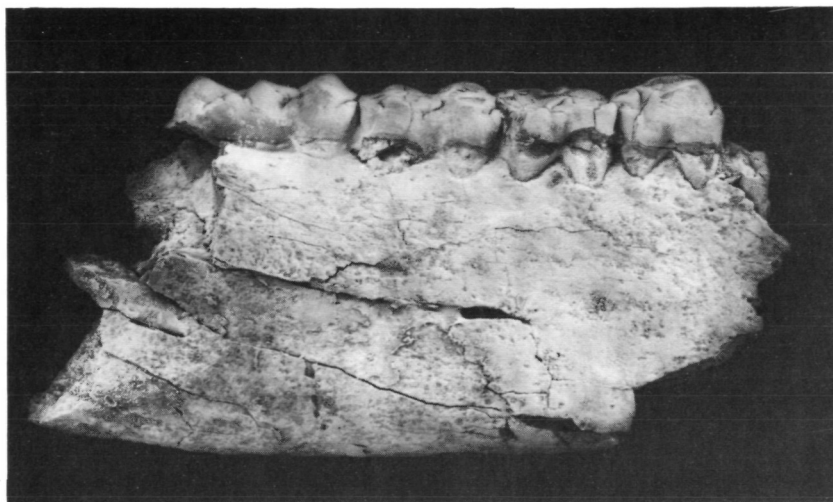
- DEHM, R. (1951): Zur Gliederung der jungtertiären Molasse in Süddeutschland nach Säugetieren. — Neu. Jb. Geol. Paläont., Mh. 1951: 140—152. — Stuttgart.
- (1957): Fossilführung und Altersbestimmung der Oberen Süßwassermolasse auf Blatt Augsburg 1: 50.000. — Erläut. geol. Karte Augsburg: 34—39. — Bayer. Geol. Landesamt. München.
- (1960): Zur Frage der Gleichaltrigkeit bei fossilen Säugetierfaunen. — Geol. Rundschau, 49: 36—40. — Stuttgart.
- FAHLBUSCH, V., H. GALL & N. SCHMIDT-KITTLER (1972): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 2. Sediment und Fossilinhalt — Probleme der Genese und Ökologie. — Neu. Jb. Geol. Paläont., Mh. 1972: 331—343. — Stuttgart.
- — — (1974): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 10. Die Grabungen 1970—73. Beiträge zur Sedimentologie und Fauna. — Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 14: 103—128. — München.

- FREUDENBERG, W. (1928): *Hipparion gracile* im oberbayrischen Flnz und das pontische Alter von Wilfershausen bei Augsburg. — Z. dt. geol. Ges., Mon. Ber. **80**: 207—214. — Berlin.
- HÜNERMANN, K. A. (1961): Die Suidae (Artiodactyla, Mammalia) aus den Dinotherien-sanden (Unterpliozän = Pont) Rheinhessens (SW-Deutschland). — Diss. Univ. Tübingen, 153 S.
- (1963): Die Hyotheriinae (Artiodactyla, Mammalia) aus dem Unterpliozän Rheinhessens. — Senck. leth., **44**: 341—355. — Frankfurt am Main.
- MEYER, H. v. (1834): Die fossilen Zähne und Knochen und ihre Ablagerung in der Gegend von Georgensgmünd in Bayern. — I—VIII, 1—124. — Frankfurt am Main (Sauerländer).
- RINNERT, P. (1956): Die Huftiere aus dem Braunkohlenmiozän der Oberpfalz. — Palaeontogr., **107** A: 1—65. — Stuttgart.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (1971): Die obermiozäne Fossilagerstätte Sandelzhausen. 3. Suidae (Artiodactyla, Mammalia). — Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **11**: 129—170. — München.
- STEHLIN, H. G. (1899—1900): Ueber die Geschichte des Suiden-Gebisses. — Abh. schweiz. paläont. Ges., **26—27**: 1—527. — Zürich.
- THENIUS, E. (1956): Die Suiden und Tayassuiden des steirischen Tertiärs. — Sitz. Ber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., Abt. I, **165**: 337—382. — Wien.
- (1970): Zur Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suidae (Artiodactyla, Mammalia). — Z. Säugetierk., **35**: 321—342. — Hamburg.
- (1972): *Microstonyx antiquus* aus dem Alt-Pliozän Mittel-Europas. Zur Taxonomie und Evolution der Suidae (Mammalia). — Ann. Naturhist. Mus. Wien, **76**: 539—586. — Wien.

Tafelerklärung

Tafel 1

Hyotherium soemmerringi bavaricum n. ssp. Rechter Unterkiefer mit P_4-M_3 . Nat. Gr. von rechts, von oben, von links; „Mittlere Serie“ der Oberen Süßwassermolasse; Thannhausen in Schwaben. Zähne bestäubt; phot. Franz Höck.



The Molasse of Paros Island, Aegean Sea

By M. DERMITZAKIS & D. PAPANIKOLAOU ¹⁾

with contributions of S. THEODORIDIS and R. MIRKOU

(With 7 textfigures)

Manuscript received on 17th of March 1980

Zusammenfassung

Auf der Insel Paros bildet die Molasse die höchste Formation der Marmara-Decke. Diese ist ein Teil der regionalen Kykladen-Decke und umfaßt alle vorobermiozänen, nichtmetamorphen Gesteine des Gebietes. Das Alter der Molasse und ihrer Transgression auf den Ophiolithen wurde mit Foraminiferen und kalkigem Nannoplankton als Burdigalien bestimmt. Daraus ergibt sich eine Platznahme der Kykladen-Decke in der Zeit nach dem Burgidalien und vor dem Messinien, da die frühesten autochthonen Sedimente auf Milos dieses Alter haben. Die Kykladen-Decke stammt wahrscheinlich aus einem Gebiet südlich der Kykladen, etwa aus dem jetzigen Kreta-Becken.

Abstract

The Molasse of Paros Island is the upper formation of Marmara nappe, which is part of the regional Cycladic nappe comprising all the pre-upper Miocene non-metamorphic rocks of the area. The age of the Molasse as well as of its transgression on the ophiolites was determined by foraminifera and calcareous nannoplankton as Burdigalian. Hence, the emplacement of the Cycladic nappe is of post-Burdigalian and of pre-Messinian age (from the age of the first autochthonous sediments of Milos). The origin of the Cycladic nappe is probably from the area south of Cyclades, approximately from the present Cretan Basin.

I. Introduction

The existence of Neogene sediments in the Cyclades was known since last century. PHILIPPSON (1901) showed the most important outcrops of Naxos, Paros and Myconos on his geological map of the Cyclades of scale 1/300000. However detailed studies were not available until recently and these sediments were considered as the result of a Neogene transgression on the metamorphic basement. On Naxos various ages were proposed ranging from Eocene to Miocene (NEGRIS & BOUSSAC 1914 a, b; NEGRIS 1915; OEKONOMIDES 1935), but they were mainly obtained by reworked fossils within the clastic sequences. More recent studies (ROESLER 1972, 1978; JANSEN 1973, 1977; ANGELIER

¹⁾ Department of Geology and Paleontology, University of Athens, 46 Akadimias str., Athens 143, Greece.

et al. 1978) concluded to ?Oligocene — lower Miocene ages. JANSEN (1973) was the first to propose an allochthonous origin of these neogene sediments, something later approved by many others (PAPANIKOLAOU 1977; ANGELIER et al. 1978; DÜRR et al. 1978; ROESLER 1978).

In Paros island the only stratigraphic determination of the Neogene has been reported by PAPAGEORGAKIS (1968b), based on Miocene corals. PAPANIKOLAOU (1977) distinguished some structural units in Paros, the higher of which — Marmara Unit — is composed of non-metamorphic rocks comprising ophiolites, Barremian limestones with a basal conglomerate and a transgressive ?Oligo-Miocene Molasse on top. This Marmara Unit constitutes a late nappe emplaced during middle-upper Miocene onto the metamorphic rocks of Paros.

A detailed geological research of the metamorphics of Paros including geological mapping at scale 1/50000 (PAPANIKOLAOU 1979c) gave the opportunity of a more detailed study of the Molasse with sampling of the more suitable sections. The results of this study are given in this paper with stratigraphic determinations based on planktonic foraminifera and calcareous nannoplankton.

II. Geology

I. Geological structure of Paros Island

According to PAPANIKOLAOU (1979c) the structure of Paros Island comprises three nappes: the Marathi nappe, the Dryos nappe and the Marmara nappe. The Marathi nappe is the lower one and comprises the three previously distinguished structural units of Paroikia, Marathi and Lefkes (PAPANIKOLAOU 1977), all metamorphosed in amphibolite facies. The Dryos nappe is made of very low grade metamorphic rocks comprising phyllites, greenschists and marbles of Permian age, found also in the nearby Antiparos Island. The Dryos nappe crops out in three regions along the southwestern coastline of Paros and at the area of Dryos in southeastern Paros, where it is underlain by the ophiolites of Marmara nappe (see also geological sketch within the geological map of fig. 1). The Marmara nappe crops out mainly at Northeastern Paros and at low altitudes (not higher than 150 m).

The only autochthonous sediments on Paros, except the Quaternary deposits, are some ?Pliocene travertine limestones and breccias, usually silicified. They correspond to a marine terrace very rich in algae (perfectly preserved) with gradual transition to a terrestrial terrace observed mainly at the area of Aghios Andreas to the southwest of Naoussa. These travertines are found transgressive either on the Molasse or on the ophiolites or on the metamorphic rocks.

2. The Molasse of Paros Island

The outcrops of the Molasse in Paros are not suitable for detailed sampling along big sections. This is due to the very smooth relief with extensive culti-

vation at northeastern Paros and to the intense tectonism which interrupts the sequences. Additionally, the lack of distinctive marker beds, hardens the observation of the continuity of the various horizons. Thus, a stratigraphic succession of the molassic formations is very difficult to be well documented. A very small percent of the marly horizons was fossiliferous and the best samples come from sections not surpassing 20—25 m of thickness. The localities of the best fossiliferous samples are shown on the geological map (fig. 1).

The transgression of the Molasse on the ophiolites is rarely observed. One of the best outcrops occurs at about 1200 m WSW of Naoussa and about

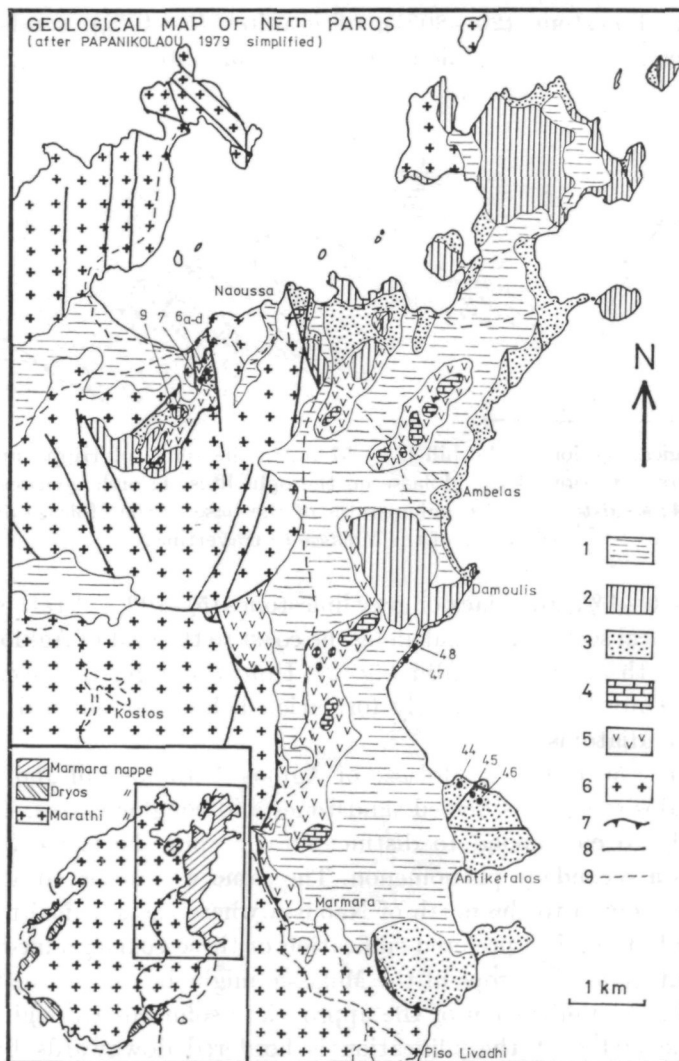


Fig. 1. Geological map of NE Paros. 1: Quaternary 2: Pliocene? travertines 3: Burdigalian Molasse 4: Barremian limestones 5: ophiolites 6: metamorphic rocks 7: overthrust 8: fault 9: main roads.

500 m south of Hippokampos Hotel (fig. 2). The ophiolites of this outcrop are found in tectonic contact to the marbles and orthogneisses of Marathi nappe. The Molasse begins with a marly limestone of 0,5—1 m of thickness which is overlain by some 10 m of sandstones and conglomerates. Then, a formation of gray-blue siltstones is observed with 2—3 decimetric beds of calcarenites and sandstones. The small klipp on top of the hill ($h = 57$ m) is made of the unconformable travertines which are silicified.

The lithology of the Molasse is dominated by sandstones and conglomerates while marls are rare. The thicker marly horizons hardly surpass the 15 m of thickness. The pebbles of the conglomerates are made of white marble or crystalline limestone (20—80%), of granites (5—40%), sandstones and conglomerates usually of red colour (5—30%), ophiolites (5—15%), gneisses &

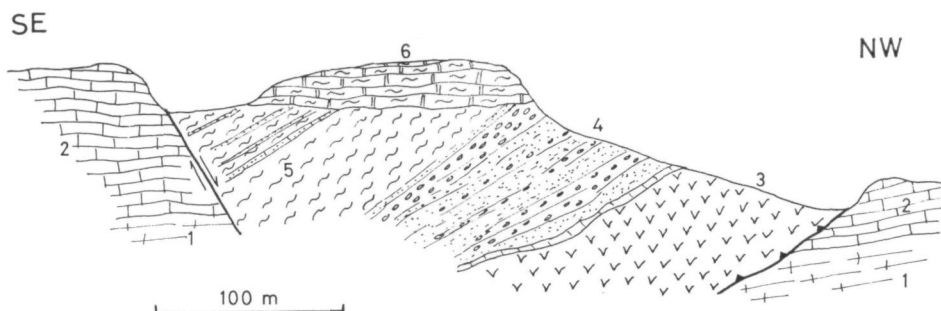


Fig. 2. Geological section of the hill $h = 57$ m, to the south of Hippokampos Hotel, showing the transgression of the Molasse on the ophiolites. 1: orthogneisses 2: marbles 3: ophiolites 4: sandstones and conglomerates of the base of the Molasse 5: marls and siltstones of the Molasse 6: travertines

amphibolites (0—5%) and black or gray limestones (5—10%). A rather representative lithological section is found along the coast to the east of Aghios Antonios hill to the north of Piso Livadhi (fig. 3). Unfortunately, this section is not fossiliferous. Only the upper marly formation below the silicified sandstones contains some diatoms.

The higher 50 m of the Molasse of Aghios Antonios hill and of Kefalos and Antikefalos are hard silicified sandstones and conglomerates. These rocks are not likely to correspond to distinct stratigraphic horizons, because the silification is a secondary phenomenon. The same was observed at the small island of Oikonomou to the north of Naoussa where the silicified rocks attain a thickness of 10 m. The preferred silification of these coarsegrained sediments of the present higher outcrops of the Molasse, might be due to the favourable conditions for the infiltration of the appropriate solutions through their high porosity. The fact that the silification is bordered downwards by the wall of some important marly horizons indicates that the role of atmospheric water is essential for the above process. The same phenomenon is also observed on the travertines of the area of Pyrgos to the south of Dryos.

The overlying travertines are found in angular unconformity to the molasse. This is observed at the area of Damoulis (fig. 4) and also at the northeastern extremity of Paros. The travertines are also found in transgression on the ophiolites at the area of Isteria village and on the metamorphic rocks at the area of Cape Tsakamaki. Their thickness varies but at the area of Isteria as well as at the northern peninsula of Paros it depasses 40 m.

An important tectonism is observed within the Molasse, with decametric folds trending N 20°—60° E, accompanied by thrusts and imbrications (see also ANGELIER 1977). An example in the mesoscopic scale is given in fig. 5.

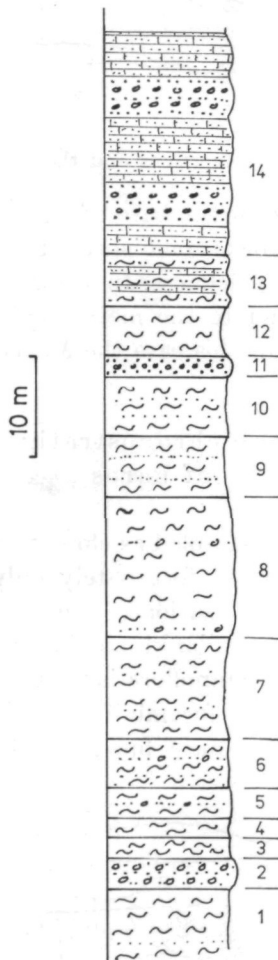


Fig. 3. Lithological section from the molasse along the coast to the east of Aghios Antonios hill. 1: gray-blue sandy marl 2: red sandstones and conglomerates 3: gray-blue marl 4: reddish sandy marl 5: reddish marl with sandstones and conglomerates 6: gray-blue marl with sandstones and conglomerates 7: gray-blue sandy marl 8: reddish sandy marl and conglomerates with ophiolitic detritus 9: alternations of blue and red sandy marls 10: blue marl with sandstones 11: yellow sandstone and conglomerate with granitic detritus 12: blue marl with diatoms 13: sandy marls and silicified calcareous sandstones. 14: silicified calcareous sandstones and conglomerates

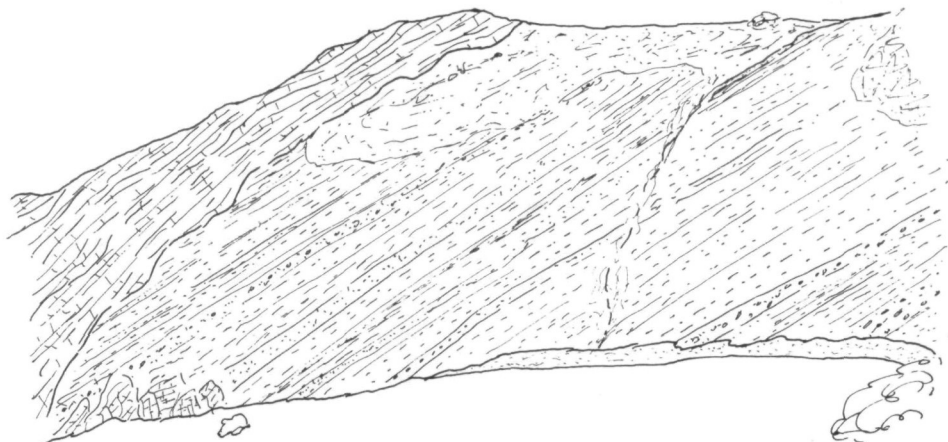


Fig. 4. The contact between the travertines and the Molasse at the area of Damoulis

The ophiolites usually form the base of the nappe. Almost all along the thrust on the metamorphic rocks some sheared ultramafic rocks are present, sometimes of only 1—2 m of thickness. In a few regions however the Molasse is found in immediate contact to the metamorphic rocks, as at the area of Marpissa and Piso Livadhi. In this case the Molasse is intensively tectonised with important breccification.

III. Biostratigraphy and chronostratigraphy of the Molasse of Paros

1. Introduction

The studied sections were sampled as closely as possible in order to arrive at a biostratigraphic conclusion. Unfortunately, only some samples are suitable for study because of recrystallizations. The samples generally contain a small number of Foraminifera. Planktonic Foraminifera are more frequent than the benthonic ones. The nannoflora is poor and not diversified. A qualitative analysis of the planktonic foraminiferal and calcareous nannoplankton associations recovered from the most fine-grained sediments was attempted.

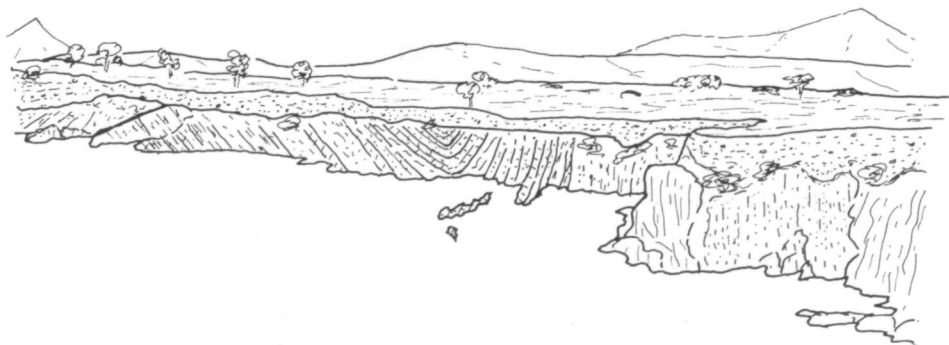


Fig. 5. Important folds with subvertical strata trending N 30° E along the eastern coast between Ambelas and Alyki seen from the North

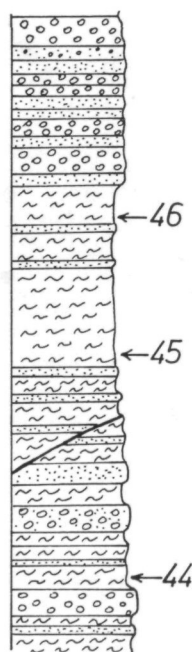
The stratigraphic columns of the studied sections are given schematically in fig. 6. The small length of the sections, the small thickness of the marly horizons and the existence of many faults characterize the conditions of study and underline the difficulties as far as stratigraphic correlations are concerned.

2. Planktonic Foraminifera

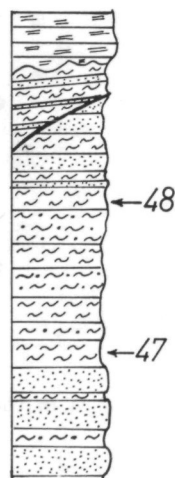
The distribution of planktonic foraminiferal taxa in the studied sections — Antikefalos, SW Damoulis, S Hippokampus Hotel, E Panayia — is represented in the range charts (fig. 7). The associations obtained from these sections will be discussed in more detail and some markers from the benthonic foraminifera will be also referred in the studied samples.

Section

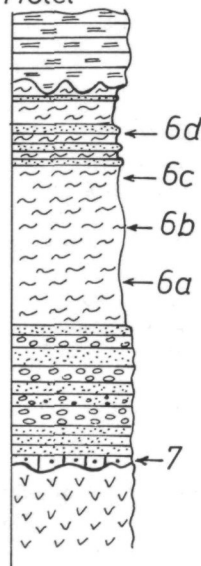
Antikefalos



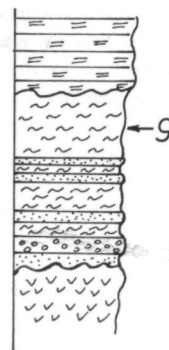
Section West of Damoulis



Section South of Hippokampus Hotel



Section East of Panayia



Travertines Pl?



Ophiolites



Marls



Conglomerates



Sandstones



Sandy marls



Marly limestones

Fig. 6. Schematic stratigraphic columns of the studied sections of the Molasse of Paros (scale 1 cm approximately 10 m)

i. Section Antikefalos

Three samples were studied in detail from this section. The associations derived from these samples contain *Neogloboquadrina mayeri*, *Globorotalia praescitula* and *Globigerinoides altiapturus*, while *Orbulina* is absent. The cooccurrence of *Globoquadrina altispira*, *Globoquadrina dehiscens*, *Globigerinoides trilobus* group, *Globigerina praebuloides* etc. allows a tentative correlation not younger as zone N₇ of BLOW. Consequently, the biostratigraphic data

species	sections and samples		Antikefalos		West of Damoulis	South of Hippokambos Hotel				East of Panayia
	44	45	46	47	48	7	6a	6b	6c	9
<i>Globigerina apertura</i> CUSHMAN					○				○	
<i>Globigerina bulloides</i> D'ORBIGNY	●	●	○		●	○	○	●	●	○
<i>Globigerina</i> cf. <i>ciperoensis</i> group			○	○			○	○		
<i>Globigerina obesa</i> (BOLLI)		○	○	○	○		○	○	○	
<i>Globigerina praebuloides</i> BLOW	●		○	●	○			○	○	○
<i>Globigerina pseudobesa</i> (SALVATORINI)			○		○		○	○		
<i>Globigerina quinqueloba</i> NATLAND				○						
<i>Globigerina woodi</i> JENKINS			○		○					○
<i>Globigerinita glutinata</i> (EGGER)										
<i>Globigerinoides altiapturus</i> BOLLI			○	●	●		○		○	●
<i>Globigerinoides bulloideus</i> CRESCENTI										
<i>Globigerinoides trilobus sacculiferus</i> type	●		●	○						
<i>Globigerinoides trilobus immaturus</i> type		●	●	●	●	●	○	●	○	●
<i>Globigerinoides trilobus</i> (REIS.)	●	●	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Globigerinoides subsacculiferus</i> CITA, PREM-SILVA & ROSSI	●	○		○	○		○	○		
<i>Globoquadrina altispira</i> (CUSHMAN & JARVIS)		○	○	○						
<i>Globoquadrina</i> cf. <i>baromoensis</i> (LE ROY)		○	○		○		○	○		
<i>Globoquadrina dehiscens</i> (CHAPMAN, PARR & COLLINS)		○		○			●	●	○	
<i>Globorotalia acrostoma</i> WEZEL					●	○			○	○
<i>Globorotalia praescitula</i> BLOW	●									
<i>Neogloboquadrina mayeri</i> (CUSHMAN & ELLISOR)	○			○	●		○	●		○

● frequent - common

○ rare

Fig. 7. The distribution of the planktonic foraminifera in the studied sections of the Molasse of Paros

demonstrates that the about 20 m of sediments of the section Antikefalos are of Burdigalian age.

ii. Section SW Damoulis

The associations derived from the terrigenous — clastic succession are fairly the best preserved from the studied samples. *Globigerinoides altiapturus* is included with forms of the typical morphology, accompanied by *Neogloboquadrina mayeri* with forms identical to *Neogloboquadrina siakensis*. *Globoquadrina dehiscens*, *Globoquadrina altispira*, *Globoquadrina* cf. *baromoensis*, *Globigerina praebuloides* etc. are also present. The cooccurrence of the above

taxa indicates the same biostratigraphic interval of zones N_6 and N_7 of BLOW, like in the previous section of Antikefalos. Consequently we may conclude that the sediments of the section SW Damoulis were deposited during the Burdigalian time-span.

iii. Section S Hippokampos Hotel

The associations recovered from four samples (Nos 6a—6d) can be correlated with zones N_6 and N_7 of BLOW with the same as previously evidence. This is indicated by the cooccurrence of *Neogloboquadrina mayeri*, *Globigerinoides altiaperturus* and the rest taxa.

Species of the genera *Spiroplectammina*, *Sigmoilopsis*, *Quinqueloculina*, *Gyroidina*, *Cibicides* etc. are also present in the benthonic foraminiferal associations. Specimens of the species *Haplophragmoides obliquicameratus*, whose biostratigraphic extinction is limited from Oligocene till Burdigalian age, were observed between them. It should be noted that the relatively higher percent of benthonic foraminifera observed in this section is probably related to the fact that they were derived from sediments lying only 15—30 m above the transgression on the ophiolites. On the contrary the sediments of the sections Antikefalos and W Damoulis are much higher from the transgression (more than 60 m).

The sample No. 7, which was taken from the base of the transgression does not contain characteristic taxa in order to conclude its biostratigraphic position with positive evidence. However the biostratigraphic evidence from the section S Hippokampos Hotel, based on the samples No. 6a—6d indicates a Burdigalian age.

iv. Section E Panayia

This section is located at about 600 m from the section S Hippokampos Hotel and with the same more or less geological conditions. The presence of *Globigerinoides altiaperturus* is significant but no other data allow us to consider its biostratigraphic position. However, the absence of *Orbulina* demonstrates that these sediments are tentatively placed in the lower Miocene.

3. Calcareous Nannoplankton

The calcareous nannoplankton content of the studied samples was generally poor and non diverse. The observed low diversity is possibly due to bad preservation which acts towards both solution and overgrowth and either masks the characteristics of the species, or has removed the less resistant ones.

In most samples only forms of *Reticulofenestra pseudumbilica*, *Coccolithus pelagicus* and *C. miopelagicus* were resistant enough to persist the extremes of preservation. Discoasters were extremely rare and non-identifiable when encountered. The same applies to *Sphenolithus* species.

In samples 45, 46 and 47 however, specimens of *Helicosphaera ampliaperta* were quite common and unexpectedly well preserved, not to be confused with solution morphotypes of the species.

Sphenolithus heteromorphus, a species quite conspicuous even under extreme overgrowth of solution, was not observed.

Provided that *Helicosphaera ampliaperta* is indigenous in the mentioned samples, a fact supported by its common occurrence, the samples 45, 46 and 47 belong to an interval equivalent to the zones NN₂ to NN₄ of MARTINI's zonation. On the other hand, the absence of *Sphenolithus heteromorphus* could limit the interval to zones NN₂ and the lower part of zone NN₃. However we should like this implication to be used only in conjunction with the data received from the study of the planktonic and benthonic foraminifera.

IV. Conclusive Remarks

The stratigraphic determinations of the molasse of Paros showed both on the basis of planktonic and benthonic foraminifera and of calcareous nannoplankton a Burdigalian age. It is important that this is also the age of the transgression of the molassic sediments on the ophiolites and on the relics of the Barremian limestones. It should be also noticed that the recent studies from the Mesohellenic trough in western Thessaly indicate a lower-middle Miocene age of the main molassic sediments along the western border of the trough (PAPANIKOLAOU & SIDERIS 1977; GEORGIADOU-DIKEOULIA et al. 1977). while the upper Eocene — Oligocene sediments (BRUNN 1956; SOLIMAN & ZYGOJANNIS 1977a, b; DESPRAIRIES 1979) are found in more restricted areas below the lower Miocene sediments.

The first autochthonous sediments in the area of Cyclades occur in Milos and they are of Messinian age (MEULENKAMP 1977). The radiometric ages reported on the granitic magmatism in central Cyclades (ALTHER et al. 1976; ANDRIENSEN et al. 1979) indicate that the granitic rocks observed below the nappe with the Burdigalian molasse are of Serravalian-Tortonian age. Thus, it is rather well documented that within the intermediate time-span characterized as "post-Burdigalian" to "pre-Messinian" extremely important events have taken place in the Cyclades and more particularly the emplacement of the "Cycladic nappe". This nappe comprises all the non-metamorphic rocks of the Cyclades, Ikaria and Samos islands also included, and crops out in Naxos (allochthonous unit of JANSEN 1973), in Paros (Marmara nappe of PAPANIKOLAOU 1977), in Myconos (DÜRR & ALTHER 1979), in Ikaria (Kefala Unit of PAPANIKOLAOU 1978), in Samos (Kallithea Unit of THEODOROPOULOS 1979 and PAPANIKOLAOU 1979b), in Thymaena (KÖHNE 1937 and PAPANIKOLAOU 1980) and in the surrounding islets of Naxos (ANGELIER et al. 1978 and DÜRR et al. 1978). DÜRR et al. (1978) have used the term "Pelagonian nappe" for this late nappe of the Cyclades, but we prefer the term Cycladic nappe because i) the term Pelagonian nappe is very confusing since its definition by AUBOUIN

(1959) is not valid after the new data on the metamorphic rocks of the former "Pelagonian zone" (for a detailed analysis see CELET & FERRIERE 1978) and ii) the Pelagonian nappe (or the Sub-Pelagonian nappe or what else terminology based on the "internal" Hellenides) is a term connected with a tectonism during Paleocene, while the nappe of the Cyclades was emplaced during upper Miocene.

The origin of the Cycladic nappe is of great importance for the Paleogeography and Geodynamics of the Aegean Region during the Miocene. At first sight a movement from North to South, concordant to the general movement of the Hellenides along the Aegean Arc seems suitable. However there are a series of indications which drive to the opposite conclusion of a movement from South to North. Some of them are the following:

— The molassic aspect of the Burdigalian molasse indicates that its tectonism is not necessarily related to the geometry of the tectonism of its basement.

— The age of the emplacement of the Cycladic nappe, being upper Miocene, confirms the "neotectonic" character of this movement. Thus, a rather different tectonic pattern than the Paleocene-Eocene one is expected.

— The stratigraphy of the basement of the molasse shows a great similarity with the "sub-Pelagonian zone" which mainly constitutes the basement of the Mesohellenic trough.

— If the origin of the Cycladic nappe was from the North, it should come from a more internal molassic basin, like the one of the Vardar zone; something not acceptable because i) the basement of the Burdigalian molasse does not have the characteristics of the Vardar zone and ii) the molasse of the Vardar zone is of upper Eocene to Oligocene age, the next younger sediments being the upper Miocene-Pliocene continental and paralic sediments (MERCIER 1973).

— The study of slip directions at the thrust of the nappe in Naxos and the neighboring islets (ANGELIER et al. 1978) showed a movement in direction N 10° W—N 50° E, something excluding a movement parallel to the tectonic zonation of the Hellenides.

— Finally DÜRR & ALTHERR (1979) based on the structures along the thrust at the base of the molasse in Myconos concluded a movement from South to North. The same conclusion was obtained by PAPANIKOLAOU (1980) in Thymaena island (between Ikaria and Samos), where 5 thrusts bring the middle Triassic formations onto the upper Triassic carbonates, with movement from South to North.

Based on the above indications DERMITZAKIS & PAPANIKOLAOU (1979) proposed the existence of a lower Miocene molassic basin at the area to the south of Cyclades, approximately at the area of the present Cretan Basin. This molassic basin is the probable prolongation of the Mesohellenic trough of continental Greece and of the molassic basin of Tavas of Southwestern Turkey.

References

- ALTHERR, R., W. KELLER, W. HARRE, A. HOHNDORF, H. KREUZER, H. LENZ, H. RASCHKA & J. WENDT (1976): Geochronological data on granitic rocks of the Aegean Sea. — 25th Congress and Plen. Ass. CIESM, Split.
- ANASTOPOULOS, J. (1963). Geological study of Antiparos island group. — *Geol. Geoph. Res. IGMR*, **7**: 231—375. — Athens.
- ANDRIESSEN, P., N. BOELRIJK, E. HEBEDA, H. PRIEM, E. VERDURMEN & R. VERSHURE (1979): Dating the events of Metamorphism and Granitic Magmatism in the Alpine Orogen of Naxos (Cyclades, Greece). — *Contrib. Mineral. Petrol.*, **69**: 215—225.
- ANGELIER, J. (1977): Sur l'évolution tectonique depuis le Miocène supérieur d'un arc insulaire méditerranéen: l'arc égéen. — *Rev. Géogr. Phys. Géol. Dyn.*, **19/3**: 271—294.
- , G. GLAÇON, & C. MÜLLER (1978): Sur l'existence et la position tectonique du Miocène inférieur marin dans l'archipel de Naxos (Cyclades, Grèce). — *C. R. Acad. Sc. Paris*, **286**: 21—24.
- AUBOUIN, J. (1959): Contribution à l'étude géologique de la Grèce septentrional: les confins de l'Epire et de la Thessalie. — *Ann. Géol. Pays Hellén.*, **10**: 1—483.
- (1974): Des tectoniques superposées et de leur signification par rapport aux modèles géophysiques. L'exemple des Dinarides, paléotectonique, tectonique, tarditectonique, néotectonique. — *Bull. Soc. géol. France*, **15**: 426—460.
- BRUNN, J. (1956): Contribution à l'étude géologique du Pinde Septentrional et d'une partie de la Macédoine Occidental. — *Ann. Géol. Pays Hellén.*, **7**: 1—358.
- CELET, P. & J. FERRIERE (1978): Les Hellenides internes: Le Pelagonien. — *Eclogae geol. Helv.*, **71/3**: 467—495.
- DERMITZAKIS, M. & D. PAPANIKOLAOU (1979): The Neogene of the Aegean area. — VII Int. Congress Medit. Neogene, Athens 1979 (lecture).
- DESPRAIRIES, A. (1979): Etude sédimentologique de formations à caractère flysch et molasse, Macédoine, Epire (Grèce). — *Mém. Soc. géol. France*, **136**: 1—80.
- DÜRR, S. & R. ALTHERR (1979): Existence de klippes d'une nappe composite néogène dans l'île de Myconos / Cyclades (Grèce). — *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **25/26/2a**: 33—34.
- , —, J. KELLER, M. OKRUSCH & E. SEIDEL (1978): The median Aegean crystalline belt: Stratigraphy, Structure, Metamorphism, Magmatism. — In *Alps, Apennines, Hellenides*, 455—477.
- FRANGATOS, D. (1951): Paros manganese deposits. — *Geol. Recon. Report, IGMR*: **13**.
- GEORGIADIS-DIKEOULIA, E., J. KOUMANTAKIS & A. MARCOPOULOU-DIACANTONI (1977): Polypiers du Miocène moyen dans les couches de base du sillon Meso-hellénique. — VI Coll. Geol. Aegean Region, Athens 1977, **III**: 1105—1113.
- JANSEN, J. B. H. (1973): Naxos Island. Geological map of Greece, scale 1/50000. — IGMR, Athens.
- (1977): The Geology of Naxos. — *Geol. Geoph. Res. IGMR*, **19/1**: 1—100. — Athens.
- KÖHNE, F. (1937): Petrographie und Geologie der Phurni Inseln bei Samos. — *N. Jb. Min. etc.*, **73 A**: 1—78.
- MERCIER, J. (1973): Etude géologique des zones internes des Hellénides en Macédoine centrale (Grèce). — *Ann. Géol. Pays Hellén.*, **20**: 1—792.
- MEULENKAMP, J. (1977): The Aegean and the Messinian salinity crisis. — VI Coll. Geol. Aegean Region, Athens 1977, **III**: 1253—1263.
- NEGRIS, P. (1915): Roches cristallophylliennes et tectonique de la Grèce. — 123 p. — Athènes.

- NEGRIS, P. & J. BOUSSAC (1914a): Détermination de l'âge lutétien supérieur du nummulitique de Naxos (Cyclades). — C. R. s. Soc. géol. France, (4) 14: 91–92.
- & — (1914b): Découverte du Miocène à Naxos (Cyclades). — C. R. s. Soc. géol. France, (4) 14: 143–144.
- OEKONOMIDES, G. (1935): Beiträge zur Kenntnis des Paläogens und Neogens auf der Insel Naxos. — Jahrb. Geol. Anstalt, 85: 333–342.
- PAPAGEORGAKIS, J. (1968a): A Cretaceous Outcrop on the island of Paros. — Prakt. Acad. Athens, 43: 163–174.
- (1968b): The presence of marine Miocene on the island of Paros. — Prakt. Acad. Athens, 43: 368–376.
- PAPANIKOLAOU, D. (1977): On the Structural Geology and Tectonics of Paros Island, Aegean Sea. — Ann. Géol. Pays Hellén., 28: 450–464.
- (1978): Contribution to the Geology of Ikaria Island, Aegean Sea. — Ann. Géol. Pays Hellén., 29/1: 1–28.
- (1979a): On the tectonic units of Southern Aegean Sea. — Rapp. Comm. int. Mer Médit., 25/26/2a: 51–52.
- (1979b): Unités tectoniques et phases de déformation dans l'île de Samos, Mer Égée, Grèce. — Bull. Soc. géol. France, (7) 19/6: 745–752.
- (1979c): Contribution to the Geology of Aegean Sea. The Island of Paros. — Ann. Géol. Pays Hellén., 30/1. (in press).
- (1980): Les écaillés de Thymaena; témoins d'un mouvement tectonique miocène vers l'intérieur de l'arc égéen. — C. R. Acad. Sc. Paris, 290: 307–310.
- & C. SIDERIS (1977): Contribution to the Study of Molasse in Greece. I. Preliminary research in the region of Kanalia, Karditsa (W. Thessaly). — Ann. Géol. Pays Hellén., 28: 387–417.
- PHILIPPSON, A. (1901): Beiträge zur Kenntnis der griechischen Inselwelt. — Peterm. Mitt. Ergänzungsheft, 134: 1–172. — Gotha.
- RENTZ, C. (1940): Die Tektonik der griechischen Gebirge. — Pragm. Acad. Athen, 8.
- ROESLER, G. (1972): Das Neogen von Naxos und den benachbarten Inseln. — Z. Deuts. Geol. Ges., 123, 523–525.
- (1978): Relics of non-metamorphic sediments on central Aegean islands. — In: Alps, Apennines, Hellenides, 480–481.
- SOLIMAN, H. A. & ZYGOJANNIS, N. (1977a): On the Biozonation of the Oligocene Sequences by Foraminifera in the South Mesohellenic Basin, Northern Greece. — VI Coll. Geol. Aegean Region, Athens 1977, III: 1085–1094.
- & — (1977b): Foraminiferal Assemblages from the Eocene of Mesohellenic Basin, Northern Greece. — VI Coll. Geol. Aegean Region, Athens 1977, III: 1095–1104.
- THEODOROPOULOS, D. (1979): Samos Island. Geological map of Greece, scale 1/50000. — IGMR, Athens.
- TRIKKALINOS, J. (1942): Über die ob. Kreidetransgression auf den kristallinen Schichten der Insel Paros. — Ann. Géol. Pays Hellén., 1: 1–6.
- (1954): Über die paläogeographische Bedeutung der Kyklades-Masse für die tektonische Entwicklung des östlichen Teiles Griechenlands. — Pragm. Acad. Athens, 18/2.

Einige Notizen zur Phylogenie der Rugosa

Von HELMUT W. FLÜGEL ¹⁾

(Mit 1 Textabbildung)

Manuskript eingelangt am 5. Juli 1979

Unsere Vorstellungen über die Phylogenie ausgestorbener Organismen stützt sich — soweit fossiles Material vorliegt — vor allem auf die Skelettmorphologie, ihren zeitlichen Wandel und ihre Ähnlichkeit mit der anderer Gruppen. Zufolge der Unsicherheit in der Beurteilung der Beziehungen des Skeletts zum unbekannten Weichkörper und damit der Funktion der Skelettelemente haben diesbezügliche Überlegungen jedoch meist einen hypothetischen Charakter. Dies gilt auch für die hier vorgelegten Notizen, die einige bisher nicht oder kaum beachtete Probleme der Phylogenie der Rugosa aufzeigen sollen.

Die Rugosa werden häufig als Vorfahren der Scleractinia betrachtet (z. B. SCHINDEWOLF 1942, IVANOVSKIY 1970). Dagegen lassen sich drei schwerwiegende Einwände vorbringen:

1. Zwischen dem Aussterben der Rugosa am Ende des Perm und dem Auftreten der ersten Scleractinia während der Mitteltrias liegt eine zeitliche Lücke von nahezu 10 Millionen Jahren.

2. Die Ontogenie der Septen zeigt eine unterschiedliche Zahl der Protosepten sowie eine andere Art der Septeninsertion (vgl. WEYER 1972, FLÜGEL 1975).

3. Das Skelett der Scleractinia besteht seit der Trias aus Aragonit, das der Rugosa mit großer Sicherheit aus Mg-Kalzit (RICHTER 1972, SORAUF 1977, 1978, ZORN 1977).

Diese Punkte lassen mich annehmen, daß die Rugosa eine an der Wende Perm/Trias nachkommenlos ausgestorbene Ordnung der Anthozoa sind.

Ihre ersten, bereits 3 Subordnungen angehörenden Genera (WEYER 1973) finden sich im unteren Caradocium von Estland, New South Wales und dem östlichen Nordamerika (SYTOVA 1977). Ob unter ihnen Gleichzeitigkeit herrscht läßt sich nicht sagen. Morphologisch am einfachsten ist *Primitophyllum* KALJO

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Helmut W. FLÜGEL, Institut für Geologie und Paläontologie, Universität Graz, Heinrichstraße 26, A-8010 Graz. — Österreich.

aus der *Climacograptus velifer*-Zone von Estland. Es handelt sich um einen kegelförmigen Korallit ohne Basalelemente, dessen monaktine kurze Septen weitgehend von stereoplasmatischen Ablagerungen eingehüllt sind. Theoretisch ist ein ähnlicher Bauplan am Beginn der Evolution zu erwarten (IVANOVSKIY 1968). Dies würde darauf hindeuten, daß die aus Nordamerika und New South Wales beschriebenen Gattungen evolvierte, jüngere Formen sind.

Skelett-tragende Vorläufer dieser frühen Rugosa kennen wir nicht. Cothionion A. & S. JELL 1977 aus dem Mittelkambrium von New South Wales ist sicher keine Rugose. Möglicherweise handelt es sich um eine unbekannte Molluskengruppe. Das Fehlen älterer Formen und das plötzliche weltweit einzeitige erste Auftreten mehrerer Genera zeigt, daß die Rugosa im tieferen Caradocium entstanden sein müssen. Das Skelett in Gestalt eines von einer Wand umhüllten und durch Septen gegliederten Kegels muß ein derartiger Vorteil gegenüber anderen Gruppen gewesen sein, daß sein Erwerb eine rasche Radiation und Entwicklung zur Folge hatte. Schon wenige Millionen Jahre nach dem ersten Auftauchen und noch im mittleren Ordovizium finden wir die Rugosa bereits mit mindestens 12 weiteren Genera im baltisch-skandinavischen Raum, in Nordamerika, Kalifornien, China, Sibirien, dem Ural, Australien usw. (KALJO & KLAAMAN 1973) und ab dem oberen Ordovizium sind sie zusammen mit Tabulata und Stromatoporen in Riff-Assoziationen weltweit verbreitet. Der große Adaptionsvorteil ihres Grundbauplanes zeigt sich darin, daß er — von ganz wenigen und rasch aussterbenden Ausnahmen bei den Cystiphyllidae und Calceolidae abgesehen — in der weiteren Entwicklung nicht mehr verlassen, sondern nur mehr variiert wurde. In der Ausbildung der Septen, der Basalelemente, der Kelchform usw. wurden dabei alle denkbaren Möglichkeiten durchgespielt und immer neue Modelle entwickelt, wobei die Selektion dafür sorgte, daß veraltete Typen sehr rasch „aus dem Verkehr gezogen wurden“. Nur sehr wenige, einfach gebaute Genera wie *Ufimia* haben auch längere Zeitabschnitte unverändert überdauert. Ein in dieser Hinsicht völlig anderes Evolutionsbild zeigen die Scleractinia, bei denen wir zahlreiche langlebige Gattungen kennen. Ein großer Teil der als Riffbildner wichtigen heutigen Formen wie *Acropora*, *Porites*, *Stylophora* oder *Pozillophora*, die, teilweise in den gleichen Riffen, in denen sie heute noch auftreten, z. T. seit dem Eozän nachweisbar sind, gehören hierzu. Sie haben dabei alle Veränderungen ihrer Umwelt, seien sie geologischer oder klimatischer Natur, Spiegelschwankungen des Meeres, biologische Eingriffe usw. ohne Veränderungen überstanden. Einige Gattungen wie *Gomophora*, *Favia*, *Madractis* usw. werden sogar bereits aus der Kreide angegeben, was auf eine Lebensdauer von 80 und mehr Millionen Jahre schließen läßt. Dabei ist zu bemerken, daß ihre Systematik ausschließlich auf Skelettmerkmalen beruht, was zeigt, daß ihr Weichkörper keine Entwicklung erfahren hat, sondern vollkommen dem der skelettlosen Corallimorpharia entspricht (SCHMIDT 1974). Das bedeutet, daß in der Evolution der Scleractinia die „Entdeckung“ des Kalzifikationsprozesses als Schlüsselereignis anzusehen ist und die weitere Evolution in der Abwandlung ihres Skeletts bestand.

Über die Physiologie dieses Prozesses sind wir relativ gut informiert. Er spielt sich in einer durch die Calzioblastenschichte des Ectoderms ausgeschiedenen Mukopolysaccharid-Matrix ab, in der das epitaktische Wachstum von Aragonit erfolgt. Von Interesse ist, daß bei verschiedenen Scleractinia die Hauptkomponente dieser Matrix Chitin ist (WAINWRIGHT 1963, YOUNG 1971). Dies und das Auftreten von Chitin bei Hydrozoa, aber auch Scyphozoa (CHAPMAN 1966) könnte andeuten, daß es unter den Vorläufern der heutigen Cnidaria solche mit einer Chitinhülle gab.

Die ältesten Anthozoa finden sich zusammen mit Hydrozoa und Scyphozoa in der präkambrischen Ediacara-Fauna Australiens (GLAESSNER & WADE 1966). Dies zeigt, daß die Entstehung der Cnidaria vor mehr als 600 Millionen Jahren erfolgt sein muß und daß zu diesem Zeitpunkt bereits die Aufgabelung der Anthozoa in Octocorallia und Hexacorallia (SCHMIDT 1974) bzw. deren Vorläufer vollzogen war. Bei der Suche nach den Vorfahren der Rugosa können wir uns daher auf die Zeit zwischen der Ediacara-Fauna und dem Ordovizium beschränken. Dies scheint die Ansicht zu stützen, daß die Rugosa von den seit dem Oberkambrium bekannten Tabulata abstammen, obgleich bereits HILL 1960 darauf hinwies, daß zwischen beiden Gruppen keine Übergangsformen existieren. SYTOVA 1977, wie bereits vor ihr DACQUE 1935 u. a. vertraten daher die Meinung, daß zu verschiedenen Zeiten aus skelettlosen Anthozoa die Tabulata, Rugosa, Heliolitida und Heterocorallia entstanden seien. Bedenkt man die auffallenden Unterschiede in der Skelettmorphologie, das Fehlen echter Septen bei den Tabulata und die Notwendigkeit, daß entgegen der normalen Leserichtung die Evolution in diesem Fall von einer durch ihre Stockbildung charakterisierten Gruppe zu solitären Formen gegangen sein müßte (vgl. LELESHUS 1978), dann wird man nicht umhinkönnen, die von SYTOVA angeführten Indizien zu akzeptieren. Das führt zur Frage, ob auch bei den Rugosa die „Entdeckung“ der Kalzifikation das Schlüsselereignis ihrer Evolution war und der Weichkörper unverändert übernommen wurde.

Überlegungen zum Weichkörper der Rugosa beruhen auf Vergleichen mit dem der Scleractinia, wobei die Ähnlichkeit der Skelettmorphologie und die angenommene phylogenetische Verknüpfung als Beweis dienen. Dem trat 1965 BIRENHEIDE mit der Frage, ob die Rugosa Mesenterien hatten, entgegen, wobei er dies verneinte. Er stellte sie daher zu einer Klasse „Eoanthozoa“, was SCHINDEWOLF 1967 und SCHOUPPE & STACUL 1968 zurückwiesen. In diesen Auseinandersetzungen blieb die Funktion der Mesenterien sonderbarerweise unberücksichtigt. Die Mesenterien der Scleractinia sind nicht nur Träger der für die Nahrungsaufnahme wichtigen Filamente, sondern ihre endodermalen Längsmuskelstränge bewirken, daß bei Kontraktion des Polypen das Wasser aus den Gastraltaschen völlig ausgetrieben und der Weichkörper zwischen die Septen zurückgezogen wird. Nur dadurch wird die Schutzfunktion, die das Skelett hat, voll erfüllt. Die Septen bei den Rugosa wären daher sinnlos, würden sie nicht gleichfalls zwischen Längsmuskel-tragenden Mesenterien gelegen haben. Dies bedeutet, daß wir bei den Rugosa auch ein als Reizleitung dienen-

des und die Muskel betätigendes „Nervennetz“ sowie Sinnesrezeptoren annehmen müssen. Aus dem Skelett heraus nicht zu beantworten ist hingegen die Frage, ob sie Cnidae, Tentakeln und Mesenterialfilamente hatten.

Die Existenz ersterer bei Hydrozoa, Scyphozoa und Anthozoa zeigt, daß diese schon vor der Aufspaltung der drei Klassen entstanden. Damit ist anzunehmen, daß auch die Rugosa Cnidae hatten. Das gleiche gilt für die Tentakeln, die bei allen Polypenformen der Cnidaria auftreten und den Zweck haben, die Nahrung zu erfassen und über Wimperströme der Mundöffnung zuzuführen.

Problematisch sind dagegen Mesenterialfilamente bei den Rugosa. Gleichgültig wie wir uns die Ausgangsform der Cnidaria vorzustellen haben und die Entwicklung des Gastralraumes erfolgte (vgl. REES 1966, SIEWIG 1976 u. a.), das Ergebnis dieser Entwicklung war eine Konzentration der Nahrungsaufnahme auf einen von äußeren Einflüssen geschützten Raum, was eine Ökonomisierung gegenüber dem Ausgangszustand bedeutet. Eine Vergrößerung dieses „Eßzimmers“ benötigt nicht nur die Entwicklung eines „Fließbandes“ (Cilien, Tentakeln, Siphonoglyphe) durch die die Nahrung herbeigeschafft wird, sondern die Nahrungsaufnahme selbst führt zur Notwendigkeit, daß bei gleichbleibender Größe des Polypen und seines Gastralraumes die Oberfläche des Endoderms vergrößert wird, da dadurch eine Vermehrung der phagozytierenden bzw. Enzym-absondernden Zellen möglich wird. Dies ist für die kontinuierliche Nahrungsaufnahme und damit den Stoffwechsel von Bedeutung. Letzterer liefert die Zwischenprodukte für den Aufbau körpereigener Substanzen sowie die für die Biosynthese und die Aufrechterhaltung der Lebensfunktionen benötigte chemische Energie. Jeder Schritt in der Verbesserung dieses Systems bringt einen Evolutionsvorteil. Die Bildung der Mesenterien erklärt sich somit aus der gezeigten Notwendigkeit der Oberflächenvergrößerung, wobei bei den Scleractinia die Nahrung extrazellulär enzymatisch im Gastralraum zerlegt und über die Mesenterialfilamente phagozytiert wird. Hierbei ist zu beachten, daß nicht nur für die Scleractinia, sondern auch für die Rugosa die Energie für die Kalksynthese eine wichtige Rolle spielt. Vor diesem Problem stehen die Korallen vor allem seit der Entwicklung von Riffen in den tropischen nährstoffarmen Meeren, in denen der Planktongehalt zu gering ist, um den Energiebedarf zu decken und wo sie daher zusätzliche Nahrungsquellen wie die direkte Aufnahme gelöster Stoffe über die gesamte Oberfläche oder die Stoffwechselprodukte der endodermalen Zooxanthellen als weitere Nahrungsquellen sich erschließen mußten (SCHUMACHER 1976, JOHANNES 1974, MUSKATINE 1973). Interessant ist in diesem Zusammenhang eine Bemerkung von JOHANNES, wonach möglicherweise die Entwicklung spezifischer Nahrungsmechanismen den hohen Artenreichtum, welcher in den relativ einheitlichen Riff-Environments beobachtbar ist, erklären könnte.

Die Skelettmorphologie ist ein Hinweis auf die Größe der inneren Oberfläche des Polypen. Die während der Evolution der Rugosa feststellbare Ausgestaltung des Kelches durch eine Komplikation seiner basalen Elemente, durch die Entwicklung einer Columella und eine starke Septenvermehrung spiegelt

damit den Trend zur Oberflächenvergrößerung des Gastralraumes bei Gleichbleiben der Polypengröße wider. Dieser Trend könnte seine Erklärung darin finden, daß bei den Rugosa die enzymatische Vorverdauung im Gastralraum noch kaum oder gar nicht entwickelt war und daher eine Vergrößerung des Endoderms als Fläche der Nahrungsaufnahme eine wichtige Rolle spielte. Zwangsweise mußte dieser Trend in Kollision zur Entwicklung des Skelettes geraten, da mit ihm eine vermehrte Skelettausscheidung und ein erhöhter Energiebedarf notwendig wurde, was zu einem Kreislauf führen mußte. Möglicherweise ist darin die Ursache für die erwähnte Kurzlebigkeit der Genera und ihren raschen Ersatz durch neue, das Problem gleichfalls nicht meisternde Formen zu suchen. Eventuell steht auch die bei den Scleractinia nicht bekannte Entwicklung einer Fossula mit diesem Problem in Zusammenhang (vgl. FLÜGEL 1975).

Bereits SPASSKY 1967, FLÜGEL 1972 und EASTON 1973 haben die Columella mit einer Vergrößerung der Oberfläche des Endoderms, d. h. indirekt mit dem Stoffwechsel in Zusammenhang gebracht. Ihre große Bedeutung geht sehr deutlich aus der Evolution der Rugosa hervor. Sie zeigt eine auffallende Krise an der Wende Devon/Karbon, die fast zum Aussterben der Ordnung führte (FLÜGEL 1974). Während vor diesem Zeitpunkt Achsialstrukturen Ausnahmefälle darstellen, finden wir danach weit verbreitet und mit verschiedensten Typen und Formen die Columella als das dominierende morphologische Merkmal der Rugosa. Dies führt zur Vorstellung, daß es der Versuch war, das Stoffwechselproblem durch die Entwicklung einer Columella zu lösen, welche die Rugosa für über mehr als 100 Millionen Jahre vor dem Aussterben bewahrt hat, ohne jedoch, wie die trotzdem weiter anhaltende rasche Entwicklung neuer Genera zeigt, letztlich eine Lösung zu bringen.

In diesem Zusammenhang ist von Interesse, daß der Krise am Ende des Devons der Zusammenbruch der Riff-Ecosysteme im tieferen Oberdevon voranging, nachdem es im Mitteldevon mit dem Aufblühen der Riffe zu einer großen Diversität der altpaläozoischen Rugosenfaunen gekommen war. Es sei daran erinnert, daß im Gegensatz zu den rezenten Riffen in deren Aufbau die Scleractinia dominieren, in den paläozoischen Riffen die Rugosa gegenüber Tabulata und Stromatoporen deutlich zurücktreten (COOPER 1974). Es verwundert daher nicht, daß dieser Zusammenbruch nicht nur zu einer fast tödlichen Katastrophe für die Rugosa führte, sondern das Ende der Stromatoporen sowie eine sehr deutliche Reduktion mit Veränderung in der Zusammensetzung der Tabulata bedeutete. Die Ursache dieser Entwicklung kennen wir nicht. Es ist jedoch nicht unmöglich, daß auch hier das Stoffwechsel- und damit Energieproblem eine wichtige Rolle spielte und entsprechend der Vorstellung von TAPPAN 1969 diese Krise durch die Entwicklung des Mikroplanktons bestimmt wurde, umsomehr als Änderungen der anorganischen Umwelt bei einem Vergleich mit der Evolution der Scleractinia ausscheiden dürften (vgl. S. 74).

Wie angedeutet, stellt der Kelch bei den Rugosa ein wichtiges Merkmal dar. Seine Form ergibt sich aus der Ausbildung der basalen Skelettelemente.

Ihre vielfältige und systematisch wichtige Abwandlung zeigt, daß die Kelchform für den Polypen so bedeutungsvoll war, daß bereits geringe Veränderungen Vorteile ergaben. Funktionsmorphologisch diente der Kelch nicht nur der Verankerung des Polypen, sondern auch der Vergrößerung seiner Oberfläche. Die Unklarheit über diese Bedeutung sowie den Mechanismus der diskontinuierlichen Hebung des Weichkörpers vor Ausscheidung der basalen Skelettelemente hat dazu geführt, daß deren Form und Anordnung bisweilen fälschlicherweise als rein umweltabhängig angesehen wurde. Hinsichtlich der Hebung des Weichkörpers werden drei Theorien angeboten. In der Ersten üben die kontinuierlich emporwachsenden Septen einen Zug auf die basalen Polypenteile aus, was zu ihrer zeitweisen Höherschaltung führen soll. Dieser Zugtheorie steht die Drucktheorie gegenüber. Sie nimmt an, daß es an der Basis des Weichkörpers örtlich zu einer Ausscheidung von Gas oder Flüssigkeit kam, die den Polypen an diesem Punkt in die Höhe drückte. Beide Vorstellungen können die räumliche und generische Bindung der Basalelemente ebensowenig klären, wie die Entstehung durchhängender Dissepimente oder Tabellae. Für einfache Tabulae wird als dritte Möglichkeit ihre Bildung in peripheren blendenartigen Einfaltungen des Weichkörpers, die zu einer Abschnürung tieferer Teile führte, diskutiert. Dies würde zwar eine durch den genetischen Code gegebene Determiniertheit von Form und Position erklären, ist jedoch abgesehen von Gründen die FEDOROWSKI 1978 anführte, bei kompliziert gebauten Elementen, wie z. B. der Columella, kaum denkbar.

Keine dieser Theorien berücksichtigt den Weichkörperbau des Polypen und seine aktiven Möglichkeiten. Dieser Weichkörper besteht aus Ecto- und Endoderm sowie zwischen beiden als versteifendes Element, das Collagenewebe der Mesogloea (CHAPMAN 1966). An ihr setzte bei den Anthozoa die Längs- und Ringmuskulatur an. Ihre Kontraktion bewirkt eine örtliche Verformung des Polypen. Es wäre somit vorstellbar, daß durch eine aktive Betätigung dieses Muskelnetzes eine örtliche Lösung und Neuformung der Polypenbasis als skelettabscheidende Fläche erfolgte. Diesem Netz käme damit eine ähnliche Funktion zu, wie dem Gitter im Stahlbetonbau. Hierbei sind Stelle und Form der Hebung genetisch fixiert, wobei umweltbedingt innerhalb einer gewissen Breite Abweichungen denkbar sind. Die Auslösung und Steuerung dieses Vorganges könnte über mechanische Rezeptoren in Zusammenhang mit dem Wachstum der Septen bei Reizübertragung auf das Nervennetz erfolgen. Untersuchungen an rezenten Korallen sollten klären, ob eine derartige Vorstellung zutrifft oder nicht.

Aufgrund der bisherigen Ausführungen wird angenommen, daß die Vorläufer der Rugosa skelettlose Anthozoa mit Tentakeln, Cnidae, Mesenterien, Muskeln und einem Nervennetz, jedoch vermutlich noch ohne Mesenterialfilamente waren. Ob es sich hierbei um sessile Polypen gehandelt hat, bleibt offen — umsomehr als auch schwimmende Actiniaria bekannt sind (ROBSON 1966). Bei ihnen erfolgt das Schwimmen durch Kontraktion des Körpers, wobei die Tentakeln eine wichtige Rolle spielen.

Bei den Scleractinia kommt es während des Larvenstadiums nacheinander zur Bildung von 6 Mesenterienpaaren (Protocneme) innerhalb der nach Festheftung der Planula gleichzeitig die 6 Protosepten entstehen. In dorso-ventraler Folge entwickeln sich nunmehr die weiteren Mesenterien, wobei nach Abschluß jedes Zyklus gleichzeitig die neuen Septenzyklen entstehen. Wir können nicht a priori annehmen, daß die Rugosa bzw. ihre Vorläufer den gleichen Entwicklungsmodus hatten. Dies zeigt vor allem die Septenentwicklung der Rugosa, bei der die Protosepten nacheinander gebildet wurden und als erstes Element das Haupt- und Gegenseptum erscheint. Wenn die Septenbildung so wie bei den Scleractinia innerhalb der Mesenterienpaare erst nach „Festsetzung“ der Larve erfolgte, könnte in diesem frühen Entwicklungsmodus der Septen ein Hinweis dafür gegeben sein, daß bei den Rugosa während des Planulastadiums nur zwei Mesenterienpaare entstanden, nach Festheftung (?) der Planula die Entwicklung der beiden ersten Septen erfolgte und erst in der weiteren Ontogenie die späteren Mesenterien und Septen sich entwickelten. Dies würde bedeuten, daß entsprechend den Vorstellungen von HUDSON 1936 und WRIGHT 1969 nur Haupt- und Gegenseptum echte Protosepten im Sinne einer Bildung innerhalb von vier larval angelegten Protocnemen sind. Eine Stütze findet diese Vorstellung darin, daß auch die Scyphozoa vier Mesenterien besitzen. Ähnlicherweise hat bereits REES 1966 für die Ausgangsform der Cnidaria bzw. THIEL 1966 für die der Anthozoa und Scyphozoa die Existenz eines Polypen mit vier Mesenterien gefordert.

In diesem Zusammenhang taucht die Frage der systematischen Stellung der Conulata auf.¹⁾ Diese in der Trias ausgestorbene Gruppe wird aufgrund ihrer tetrameren Symmetrie meist als Subklasse der Scyphozoa betrachtet. MOORE & HARRINGTON 1956 vertraten die Ansicht, daß ihr chitinophosphatisches Skelett eine ectodermale Ausscheidung sei, wobei auch die vier in das Innere des Pyramidenstumpfes reichenden Septen das Resultat kontinuierlicher Ectodermausscheidung wären. Die beiden Autoren wiesen dabei auf die ectodermalen peristomalen Trichter und Muskelfahnen der rezenten Scyphozoa hin. Dieser Vergleich kann jedoch nicht als funktionelle Gleichsetzung angesehen werden. Die vier Mesenterien der Scyphozoa besitzen Mesenterialfilamente. Sie sind bewegliche Teile, in deren Mesogloea die der Kontraktion dienenden ectodermalen Muskelstränge verlaufen. In der Rekonstruktion von MOORE & HARRINGTON stellen die Septen dagegen starre Bildungen dar, die eine Kontraktion des Polypen nicht erlaubten. Eine Beweglichkeit etwaiger Mesenterialfilamente würde dadurch sehr eingeschränkt und die Nahrungsaufnahme erschwert werden. Es fragt sich daher, ob wir nicht eher die Conularien als eine einseitig spezialisierte Gruppe mit einem ectodermal ausge-

¹⁾ Bedauerlicherweise wurde mir erst nach Abfassung vorliegender Arbeit die wichtige Publikation von BISCHOFF, G.: "Internal structures of conulariid tests and their functional significance, with special reference of Circonulariina n. suborder (Cnidaria, Scyphozoa)", Senck. leth., 1978, bekannt.

schiedenen Chitin-Skelett betrachten müssen, bei der die Septen beiderseits so wie wir es für die Rugosa annehmen und es bei den Scleractinia der Fall ist, von Mesenterien flankiert waren, deren Muskeln nicht der Kontraktion des Tieres, sondern dem Verschuß der dünnen Chitindeckel dienten. In dieser Rekonstruktion müßten wir vier Mesenterienpaare annehmen. Systematisch ergäbe sich dadurch die Notwendigkeit, die Conulata als eigene Ordnung der Anthozoa anzusehen.

Zusammenfassend lassen sich die hier kurz wiedergegebenen Gedanken über die systematische und phylogenetische Beziehung der Cnidarien und insbesondere der Anthozoen in folgendem Schema darstellen.

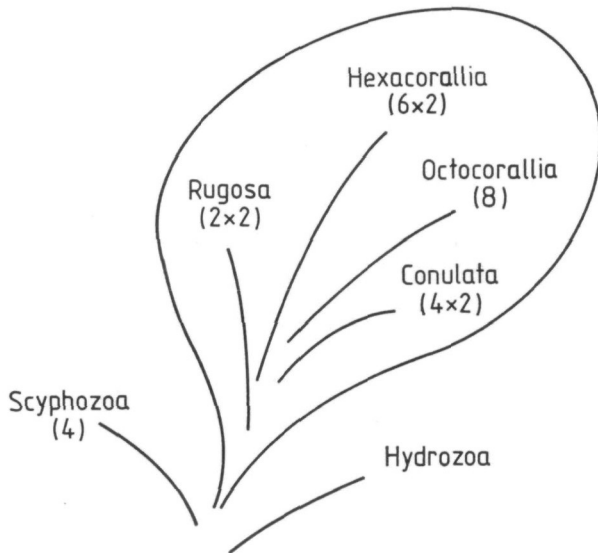


Abb. 1. Phylogenie und Systematik der Cnidaria (Zahl ? der im Larvenzustand gebildeten Mesenterien bzw. Mesenterienpaare)

Literatur

- BIRENHEIDE, R. (1965): Haben die rugosen Korallen Mesenterien gehabt? — Senck. leth., **46**: 27—34. — Frankfurt am Main.
- CHAPMAN, G. (1966): The structure and functions of the Mesogloea. — In: REES, W.: The Cnidaria and their Evolution, 147—168. — London.
- CHAPMAN, D. M. (1966): Evolution of the Scyphistoma. — In: REES, W.: The Cnidaria and their Evolution, 51—75. — London.
- COPPER, P. (1974): Structure and development of early paleozoic reefs. — Proc. Second Int. Coral Reef Symp. **1**: 365—386. — Brisbane.
- DACQUE, E. (1935): Organische Morphologie und Paläontologie. — **8**: 1—476. — Berlin.
- EASTON, W. H. (1973): On the Tetracorals *Acrocyathus* and *Lithostrotionella* and their septal morphology. — Jour. Paleont., **47**: 121—135, 1 Taf. — Lawrence.
- FEDOROWSKI, J. (1978): Some aspects of coloniality in rugose corals. — Palaeontology, **21**: 177—224, Taf. 14—23. — London.

- FLÜGEL, H. W. (1972): Die paläozoischen Korallenfaunen Ost-Irans 2. Rugosa und Tabulata der Jamal-Formation (Darwasian ?, Perm). — *Jahrb. Geol. B.-A.*, **115**: 49–102. — Wien.
- (1974): Die Entwicklung der rugosen Korallen im Bereich der Devon/Karbon-Grenze. — *Sept. Congr. Int. Strat. Geol. Carbonif.*, **3**: 81–87. — Krefeld.
- (1975): Skelettentwicklung, Ontogenie und Funktionsmorphologie rugoser Korallen. — *Paläont. Z.*, **49**: 407–431. — Stuttgart.
- GLAESSNER, M. F. & WADE, M. (1966): The late precambrian fossils from Ediacara, South Australia. — *Palaeontology*, **9**: 599–628, Abb. 97–103. — London.
- HILL, D. (1960): Possible intermediates between Alcyonaria Tabulata, Tabulata and Rugosa, and Rugosa and Hexacoralla. — *Int. Geol. Congr.*, **XXII**: 51–58. — Copenhagen.
- HUDSON, R. G. S. (1936): The development and septal notation of the Zoantharia Rugosa (Tetracoralla). — *Proc. Yorks. geol. Soc.*, **23**: 68–78, 7 Abb. — Wakefield.
- IWANOWSKI, A. B. (1968): The Evolution of the Ordovician and Silurian Rugosa. — *Proc. IPU XXIII Int. Geol. Congr.*, 69–78. — Prag.
- (1970): Multiple divergence of corals. — *Doklady Akad. Nauk SSSR*, **192**: 896–898. — Moskau.
- JELL, P. A. & JELL, J. S. (1976): Early Middle Cambrian corals from western New South Wales. — *Alcheringa*, **1**: 181–195, 12 Taf.
- JOHANNES, R. E. (1974): Sources of nutritional energy for reef corals. — *Proc. Sec. Int. Coral Symp.*, **1**: 133–137. — Brisbane.
- KALJO, D. & KLAAMANN, E. (1973): Ordovician and Silurian Corals. — In: HALLAM, A.: *Atlas of Palaeobiogeography*, 37–45. — Amsterdam (Elsevier).
- LELESHUS, V. L. (1978): On one feature in the evolution of rugose corals. — *Paleont. J.*, **12**: 28–31. — Washington (Übersetzt aus dem Russ.).
- MOORE, R. C. & HARRINGTON, H. J. (1956): Conulata. — In: MOORE, R.: *Treatise on Inv. Paleont.*, F 54–F 66. — Kansas.
- MUSCATINE, L. (1973): Nutrition of corals. — In: JONES, O. & ENDERBURY, R.: *Biology and Geology of Coral Reefs*, **2** (1): 77–119. — New York.
- REES, W. J. (1966): The evolution of the Hydrozoa. — In: REES, W.: *The Cnidaria and their Evolution*, 199–222. — London.
- RICHTER, D. K. (1972): Authigenic Quartz preserving skeletal Material. — *Sedimentology*, **19**: 211–218, 1 Abb., 1 Tab. — Amsterdam.
- ROBSON, E. A. (1966): Swimming in Actiniaria. — In: REES, W.: *The Cnidaria and their Evolution*, 333–360, 11 Figs. — London.
- SIEWING, R. (1976): Probleme und neuere Erkenntnisse in der Großsystematik der Wirbellosen. — *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, **1976**: 59–83. — Stuttgart.
- SORAU, J. E. (1977): Microstructure and magnesium content in Lophophyllidium from the Lower Pennsylvanian of Kentucky. — *J. Paleont.*, **51**: 150–159, 2 Figs., 3 Taf. — Lawrence.
- (1978): Original structure of composition of Permian rugose and Triassic scleractinian corals. — *Paleontology*, **21**: 321–339, Taf. 30–33. — London.
- SPASSKIY, N. Ya. (1967): Paleoeology of Tetracorals. — *Paleont. J.*, **2**: 1–6. — Moskau (Übers. AGI).
- SYTOVA, V. A. (1977): On the origin of Rugose Corals. — *Mem. B. R. G. M.*, **89**: 65–68. — Paris.
- SCHINDEWOLF, O. H. (1942): Zur Kenntnis der Polycœlien und Plerophyllen. — Eine Studie über den Bau der „Tetrakorallen“ und ihre Beziehungen zu den Madreporarien. — *Abh. R. A. Bodenforsch.*, (n. F.), **204**: 324 S., 155 Abb., 36 Taf. — Berlin.

- SCHINDEWOLF, O. H. (1967): Rugose Korallen ohne Mesenterien? — *Senckenbergiana Lethaea*, **48**: 135–145, 7 Abb. — Frankfurt am Main.
- SCHMIDT, H. (1974): On evolution in the Anthozoa. — *Proc. Sec. Int. Coral Reef Symp.*, **1**: 533–560. — Brisbane.
- SCHOUPPE, A. v. & STACUL, P. (1968): Zur Bildung der Septen und Mesenterien bei den Pterocorallia. — *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, **130**: 47–77, 11 Abb. — Stuttgart.
- SCHUHMACHER, H. (1976): Korallenriffe. — 275 S., 205 Abb. — München (BLV-Verlag).
- TAPPAN, H. (1969): Microplankton, Ecological Succession and Evolution. — *Proc. North Amer. Pal. Conr.*, **2**: 1058–1103. — Lawrence.
- THIEL, H. (1966): The evolution of Scyphozoa a review. — In: REES, W.: *The Cnidaria and their Evolution*, 77–117. — London.
- WAINWRIGHT, St. A. (1963): Skeletal organization in the Coral, *Pocillopora damicornis*. — *Quart. J. microscop. Sci.*, **104**: 169–183, 6 Abb., 1 Tab. — London.
- WEYER, D. (1972): Zur Morphologie der Rugosa (Pterocorallia). — *Geologie*, **21**: 710–738, 7 Abb., 2 Taf. — Berlin.
- (1973): Über den Ursprung der Calostylidae ZITTEL 1879 (Anthozoa Rugosa, Ordoviz-Silur). — *Freiberger Forschungshefte, C* **282**: 2 Abb., 15 Taf. — Leipzig.
- WRIGHT, A. J. (1969): Notes on tetracoral Morphology. — *J. Paleont.*, **43**: 1232–1236, 2 Abb. — Tulsa.
- YOUNG, St. D. (1971): Organic Matrices Associated with CaCO_3 Skeletons of Several Species of Hermatypic Corals. — In: LENHOFF, H. & al.: *Experimental Coelenterate Biology*, 260–264. — Honolulu.
- ZORN, H. (1977): Zur Skelettstruktur und Mineralogie devonischer und triassischer Korallen und anderer Rifforganismen. — *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.* **1977**: 343–357. — Stuttgart.

***Parvancorina* — an arthropod from the Late Precambrian (Ediacarian) of South Australia**

By MARTIN F. GLAESSNER ¹⁾

(With 1 textfigure and 3 plates)

Abstract

After consideration of the preservation of the remains of the flexible integuments of some 60 specimens of *Parvancorina minchami* GLAESSNER, 1958, from Ediacara, available details of their morphology are reviewed and interpreted in terms of growth, feeding and locomotion. Insufficient detail of their limbs is preserved to define unequivocally the systematic position and phylogenetic significance of *Parvancorina*. Resemblances with other fossils support assignment to the Arthropoda. The genus is believed to be related to Marrellomorpha which appear to be phylogenetically close to ancestral Trilobitomorpha. These are considered to have diversified into divergent lines of descent leading to Crustacea and Chelicerata, but *Parvancorina* is unlikely to have direct descendants among the living arthropods.

Zusammenfassung

Etwa 60 Exemplare von *Parvancorina minchami* GLAESSNER, 1958, von der Fundstelle Ediacara wurden untersucht. Die Fossilisation ihrer oft deformierten und ursprünglich biegsamen Körperhülle wird beschrieben und Wachstum, Nahrungsaufnahme und Bewegung werden dargestellt. Der Bau der Gliedmaßen ist nicht in Einzelheiten erkennbar, so daß die systematische und phylogenetische Einordnung der Gattung nicht präzisiert werden kann. Auf Grund der beobachteten Merkmale von *Parvancorina* und Ähnlichkeiten mit anderen Fossilien ist der Schluß berechtigt, daß sie zu den Arthropoden gehört. *Parvancorina* zeigt Verwandtschaftsbeziehungen zu Marrellomorpha und steht primitiven Trilobitomorpha nahe, aus denen nach heutigen Ansichten die Crustacea und Chelicerata hervorgegangen sind. Sie ist jedoch nicht als Ahnenform von rezenten Arthropoden anzusehen.

1. Material and preservation

The re-examination of the enigmatic fossil *Parvancorina* from the Ediacara fauna is based on about 60 specimens. They were collected at the original locality by my colleagues and students and myself and their study was carried out, with long interruptions, in the course of the past 20 years. Further specimens from correlated strata in the Flinders Ranges are not included in the present detailed study. The material represents various stages of growth, from about 2 mm to about 30 mm in length (GLAESSNER 1979, Fig. 18, p. A106). The

¹⁾ Address: Prof. Dr. Martin F. GLAESSNER, Department of Geology and Mineralogy, University of Adelaide, Adelaide, South Australia 5000.

shield-like fossils are preserved on the lower surfaces of layers of sandstone or quartzite which are separated by thin clay or silt layers. The convex elements of their sculpture are invariably directed upward. Distortions of the outlines occurring in many specimens are caused not by tectonic movements but by pushes in various directions from moving water or sediment. This and particularly the folding-over of some specimens indicates that the integument was soft and pliable, probably like thin leather. The matrix consists mostly of sand grains with diameters of about 0.1 to 0.5 mm, so that preservation of fine detail cannot be expected. However, fine, thread-like structures about 0.5 mm wide are not infrequently seen, apparently imprinted in the surface shield. Unfortunately, the pronounced convex ridges on the surface of the carapace were so stiff that they prevented the preservation of imprints of the underlying proximal parts of the appendages. No organic matter is preserved in the matrix of the Ediacara fossils. They are generally seen as external moulds. It is essential to study together with the natural moulds also latex casts of these fossils and the following descriptions are based on such casts (positive).

The preservation of essentially soft-bodied fossils in the coarse sediments of the Pound Quartzite at Ediacara can be explained as follows. The bodies settled during short periods of quiet sedimentation on smooth or gently wavy surfaces of sediment in muddy pools between sand ridges. The recurrence of the dominant higher-energy regime moved sand waves over the clay pans. Their sediments were subsequently reduced by compaction to thin partings between thicker lenses of sand. The sand was of the right size and composition to act like a form sand in metal casting technology. It produced on its lower bedding surfaces replicas of the upper surfaces of the clay pans, with their mechanical current lineations, locomotion traces, sessile organisms, impressions left by bodies which had decayed, and resistant bodies resting on the clay or silt surface, such as clay pellets or organisms. *Tribrachidium*, *Spriggina*, *Parvancorina* and others are invariably found as impressions on the lower surfaces of sandstone slabs. During the deposition of the fossiliferous strata at Ediacara the movement of the sand waves was gentle enough not to obliterate the fossils or their traces, yet fast enough to cover and replicate them before they were destroyed by decay or removed by stronger water currents. There were no macrophagous predators or animals feeding on dead bodies, but bacterial action must have affected their organic matter. Decay products were apparently totally removed after their migration from the compacting clay and silt lenses by water flushing the porous sand deposits.

2. Morphology

The shield-shaped area is described as a carapace. It apparently incorporates the tergites of all body somites rather than being a backward extension of the head as in the Crustacea. It is unsegmented but appendages emerge in regular series from its median zone, indicating metameric composition

of its underlying body. DALLE CAVE & SIMONETTA (1975) proposed the alternative view that *Parvancorina* represents not a carapace but a compressed three-dimensional body. The presence of appendages under it supports the original assumption. The smooth, anchor-shaped marking on the shield is a convex surface configuration which resists compression, not an infilled gut with caeca. It could have covered these internal organs. It is very rarely eliminated by compaction but tends to retain its essential shape even where the margins of the shield are distorted. Where the anterior or posterior portion of the shield is folded over (no sagittally folded specimens are known), the inside of the shield is visible rather than the underside of the animal. In one instance (Pl. 3, Fig. 14) it includes a U-shaped section of the median ridge where it was torn from the lateral ridges. The peripheral margins are strengthened by a faint raised rim and the areas between the ridges are thin, contrary to what would be expected if they were the integument of the body. The broadly convex margin of the shield is considered as anterior; the posterior end is pointed and lacks a telson or appendages. The raised anchor-shaped mark consists of one median and two anterolateral ridges which are joined without external separation. Several specimens show 4—5 narrow elevated structures, separated by grooves, in the areas between the anterolateral ridges and the median ridge. One or two of them tend to bisect the angle formed by the ridges and others are more or less parallel to it. In most specimens in which they are preserved, they are gently convex toward the median ridge but in one or two they trend in different directions. They are provisionally named anterolateral appendages. Suggestions that they might represent the maxillary glands which are visible through the carapace in living and fossil Crustacea Notostraca have been considered but found unacceptable because there are no loops between them. They may be comparable with the larger, anterior appendages of *Marrella*, *Mimetaster* and *Vachonis* (see below). Behind them are 15—20 thread-like posterior appendages arising from the edge of the median ridge. They trend obliquely or transversely toward the posterolateral margin or are slightly sinuous, and they overlap each other in some specimens and some places. The appendages are 0.3—0.6 mm wide. They have not been seen to cross the peripheral margin of the shield. The anterolateral and posterior appendages may cross over each other in one or two specimens but this is uncertain. Altogether, about 12 specimens with appendages were found, 5 with both kinds and 3—4 each with either one or the other kind. The probably largest number counted was 5 anterolateral and 15—20 posterior appendages. These are generally weaker and become very faint posteriorly. They exhibit no segmentation and their curvature, where observed, is sinuous. In a few specimens (particularly P 12901/1, Pl. 1, Fig. 2, 3, Pl. 3, Fig. 15) the bases of the anterolateral appendages appear as projections on the posterior margins of the ridges, separated by indentations, and posterior appendages show a similar relation to the edges of the median ridge in one or two specimens. This appearance is interpreted as the result of compression which causes the resistant ap-

pendages to raise the edges of the normally overlying ridges while the spaces between them are indented. In the numerous small specimens the appendages would be so small that they could not be moulded in the coarse matrix but the flanks of a considerable number of large, well preserved carapaces are also perfectly smooth. It is probable that in these individuals the appendages decayed before fossilisation, or alternatively they may be moults. Where preserved, the appendages vary in position relative to each other as well as to the outlines of undisturbed carapaces. There is no doubt about their motility. Although the relatively coarse matrix does not permit observation of their fine structure or segmentation, they are considered as organs of locomotion (and/or respiration). An alternative interpretation would consider them as intestinal coeca but lack of branching and positional and configurational evidence for their motility tends to oppose this interpretation. Concerning the anterolateral appendages, their relation to the ridge margins and their general similarity to the posterior appendages point in the same direction for both kinds.

There are no traces of any other organs, either within or outside the carapaces. There are no antennae but it is probable that they would have been too thin to be preserved. There are no traces of sessile or stalked eyes and there is no caudal furca and no tail spine. The posterior spine figured by H. and G. TERMIER (1968a, p. 188, fig. 387b, see Pl. 2, Fig. 8) is an accidental groove behind one particular specimen. Such grooves occur commonly on bedding planes. A few specimens show evidence of shifting after deposition, resulting in partially double impressions. There are also bedding plane lineations within the areas of the fossil specimens and accidental longitudinal or transverse wrinkling of anterior ridges. The median ridge is never segmented.

An attempt was made to examine biometrically the effect of growth of *Parvancorina* on the length/width ratio of the carapace. This proved inconclusive because of postmortal distortion of the outline which can vary from almost circular to transversely or longitudinally elliptical (Pl. 3, Fig. 13). It may also show irregular indentations. Although no reliable numerical data can be presented, several observers agree that small (young) specimens (including the holotype) tend to have a greater length/width ratio than larger specimens, indicating allometric growth. There are also indications of at least three moulting stages in the grouping of these ratios but this remains to be confirmed by more measurements of undistorted specimens.

The available morphological data can be tentatively interpreted in functional terms. The organism was probably able to feed on small detritus particles when the mud of the sea floor was stirred up by its locomotory movements. It was capable of nectobenthic locomotion by swimming or crawling with its stronger anterolateral and weaker posterior appendages. The latter probably moved like the limbs of branchiopod crustaceans but the body to which they were attached was fused with the carapace. An additional function for the anterolateral limbs is suggested by their different position relative to the axis of the body and the proximity of their bases to the assumed position

of the mouth below the junction of the median and anterolateral ridges. These limbs may have had small gnathobasic processes acting as jaws for the grasping of food particles. The locomotive appendages would have filled the space under the carapace between the anterolateral and median ridges, with the internal organs confined mainly to the space under the ridges, with possible extensions in the narrow spaces under the flanks.

3. Systematic position

When *Parvancorina* was first described, the affinities of this fossil were stated to be "entirely unknown" (GLAESSNER 1958, p. 187) and this remained unchanged when possible traces of appendages were first observed (GLAESSNER 1959, p. 380). A resemblance to Notostraca (Crustacea Branchiopoda) was noted later (GLAESSNER 1962, p. 484) but the genus remained unassigned to any phylum (GLAESSNER & WADE, 1966). H. and G. TERMIER (1966, 1968a, b) considered that *Parvancorina* "semble un Arthropode incontestable. Il suggère étonnamment une jeune larve de Trilobite (Protaspis), mais d'une taille gigantesque" (1968b, p. 75, 1966, p. 1684, also 1968a, 1976). On this and very few other questionable examples they built their "Nymphoid" hypothesis. It maintains that mature animals in the form of gigantic larvae, known today only as early ontogenetic stages, precede the explosive evolution of the first coelomates. No further factual evidence in favour of this generalisation is available. It advances our understanding no more than the oversimplified and much criticised version of HAECKEL's biogenetic law which considered existing larval stages as representatives of adult organisms of the past. *Parvancorina* is not a gigantic crustacean nauplius nor a trilobite protaspis as it lacks many distinctive characters of these larval stages, nor is it an overgrown larva of a chelicerate though it has vague resemblances with early ontogenetic stages of these arthropods. Without entering into far-reaching speculations it can be added that the broadly oval and almost flat dorsal shield of the metanauplius of the branchiopod crustacean *Lynceus* (LINDER 1946) resembles the carapace of *Parvancorina*, while the cruciform head of this larva resembles the spiny head of *Marrella*. A thin, flat, rounded shield together with indications of a small number of somites is present also in *Onega* FEDONKIN (in KELLER & FEDONKIN 1976). It was found in the Vendian of Northern Russia and was placed in the family Vendomiidae KELLER, of uncertain position within the Arthropoda. Appendages are unknown, unless the asymmetrically displayed metameric structures along a sagittal groove are interpreted as limb gnathobases. At present, possible resemblances in the body morphology to Trilobitomorpha and Chelicerata cannot be properly evaluated. This applies also to *Parvancorina* which shares with the Chelicerata the fusion of the carapace with the thoracic somites.

DELLE CAVE & SIMONETTA (1975, p. 77—79) indicated that the Middle Cambrian (Burgess Shale) *Skania fragilis* WALCOTT, 1911 is "comparable only

to *Parvancorina minchami* GLAESSNER, 1958". Their Italian summary uses the words "appare essere sostanzialmente affine" with reference to this comparison. Unfortunately, only hypotheses which "appear far fetched" resulted from it, due to poor preservation of all known specimens of *Skania*. In the absence of detailed knowledge of the limb structure, the systematic position of such fossils as *Parvancorina* or *Skania* must remain questionable. The fact that the small appendages of *Parvancorina* cannot have their segments (podomeres) preserved in a coarse, sandy matrix becomes obvious when the limbs of fossils from the

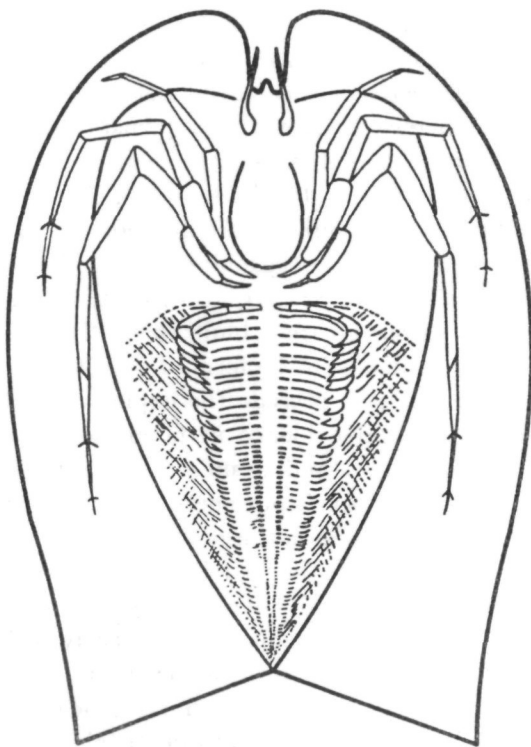


Fig. 1. *Vachonisia rogeri* (LEHMANN). Tentative reconstruction in ventral view. About $\times 2$. (Reproduced from STÜRMER & BERGSTRÖM, Paläont. Z., 50: 92, Fig. 10, 1976, by permission)

Burgess Shale are compared with what is visible in specimens from the Pound Quartzite. The assignment of *Parvancorina* to the Arthropoda rests not only on the presence of a carapace but also on certain similarities with *Marrella* WALCOTT, *Mimetaster* GÜRICH, and *Vachonisia* LEHMANN. The latter two genera are of Lower Devonian age. The resemblance of the anterolateral ridges of *Parvancorina* to the lateral cephalic spines of *Marrella splendens* WALCOTT, 1912, has been noted. The resemblance of the carapace of *Parvancorina* to that of *Vachonisia* and of the differentiation of the limbs into four or five anterior (oblique) and numerous (20—80) undifferentiated posterior (transverse) appendages in the two genera is remarkable (Text fig. 1). In both

the carapace is fused with the body somites. The ventral “marginal flat shelf” surrounding the heart-shaped central area in which the posterior “appendages are sheltered” (STÜRMER & BERGSTRÖM 1977, p. 92) is not a distinctive character of *Limulus* or other Merostomata but occurs convergently also in Malacostraca (Crustacea Decapoda) such as the Eryonidae and Scyllaridae. The appendages in the three Palaeozoic genera of the Marrellomorpha are biramous and unlike those of the Branchiopoda Notostraca. Exites resembling those of *Vachonisia* could not be preserved in the matrix of *Parvancorina* in which the appendages are known only incompletely and approximately. Their presence is in general agreement with what is known of the structure of the Marrellomorpha. The presence of different kinds of major spines in *Marrella* and *Mimetaster* and of a shield-like carapace in *Vachonisia* indicates a closer relation of *Parvancorina* (and possibly *Skania*) with the latter genus but their joint placement in family-group or higher taxa would be premature. The Order Acerostraca (LEHMANN 1955) is formally available for *Vachonisia* but after STÜRMER & BERGSTRÖM’s (1977) revision, little of its diagnosis (TASCH 1969) remained valid. The assignment of the family Parvancorinidae GLAESSNER (1979, p. A105) to the Crustacea Branchiopoda had to be corrected in proof when this revision appeared after completion of the Treatise manuscript in 1976.

The question of the phylogenetic relations of *Parvancorina* should be considered in a wider framework of a discussion on the early diversification of the Arthropoda. In the context of the present revision of this genus it is, however, relevant to refer to the widely held view that the Marrellomorpha represent a branch of very primitive Arthropoda and that they had affinities with Trilobitomorpha, Crustacea, and possibly also the ancestors of the Chelicerata. Phylogenetic trees (CISNE 1974; HESSLER & NEWMAN 1975) summarise modern views on principal lines of arthropod evolution. A precise place for *Parvancorina* has yet to be found but available data tend to place the two Late Precambrian arthropod families, the Vendomiidae (see KELLER & FEDONKIN 1976, GLAESSNER 1979) and the probably marrellomorph Parvancorinidae near the point of branching of the ancestral Trilobitomorpha into Crustacea and Chelicerata though not among the direct ancestry of either.

References

- CISNE, J. L. (1974): Trilobites and the origin of arthropods. — *Science*, **186**: 13–18.
DALLE CAVE, L. & A. M. SIMONETTA (1975): Notes on the morphology and taxonomic position of *Aysheaia* (Onychophora?) and of *Skania* (undetermined phylum). — *Monitore zool. Ital.*, (N. S.) **9**: 67–81.
GLAESSNER, M. F. (1958): New fossils from the base of the Cambrian in South Australia (Preliminary Account). — *Trans. roy. Soc. S. Australia*, **81**: 185–188.
— (1959): Fauna. — In: M. F. GLAESSNER & B. DAILY: The geology and Late Precambrian fauna of the Ediacara Fossil Reserve. — *Rec. South Australian Mus.*, **13**: 377–401.
— (1962): Precambrian fossils. — *Biol. Rev.*, **37**: 467–494.
— (1979): Precambrian. — In: *Treatise on Invertebrate Paleontology* (R. A. ROBISON and C. TEICHERT, eds.), Pt. A: A79–A118.

- GLAESSNER, M. F. & M. WADE (1966): The Late Precambrian fossils from Ediacara, South Australia. — *Palaeontology*, **9**: 599—628.
- HESSLER, R. R. & W. A. NEWMAN (1975): A trilobitomorph origin for the Crustacea. — *Fossils and Strata*, No. 4: 437—459.
- KELLER, B. M. & M. A. FEDONKIN (1976): Novye nakhodki okamenelostey v valdayskoy serii dokembriya po r. Syuzme. — *Izv. Akad. Nauk SSSR, Ser. Geol.*, (1976) No. 3: 38—44 (in Russian).
- LEHMANN, W. M. (1955): *Vachonia rogeri* n. g. n. sp., ein Branchiopod aus dem unter-devonischen Hunsrückschiefer. — *Paläont. Z.*, **29**: 126—130.
- LINDER, F. (1946): Affinities within the Branchiopoda with notes on some dubious fossils. — *Arkiv f. Zool.*, **37A**/No. 4: 1—28.
- STÜRMER, W. & J. BERGSTRÖM (1976): The arthropods *Mimetaster* and *Vachonisia* from the Devonian Hunsrück Shale. — *Paläont. Z.*, **50**: 78—111.
- TASCH, P. (1969): Branchiopoda. — In: *Treatise on Invertebrate Paleontology* (R. C. MOORE, ed.) Part R, (Arthropoda 4/1), R128—191.
- TERMIER, H. & G. (1966): Sur les modalités de l'apparition des premiers coelomates. — *C. R. Acad. Sci. Paris*, **262**, sér. D: 1684—1685.
- (1968a): Evolution et biocinèse. — 242 p. — Paris (Masson et Cie.).
- (1968b): Biologie et écologie des premiers fossiles. — 213 p. — Paris (Masson et Cie.).
- (1976): Ediakarskaya fauna i evolutsiya zhivotnogo mira. — *Paleont. Zhurnal*, 1976/No. 3: 22—29.

Explanation of Plates

Plates 1—3. *Parvancorina minchami* GLAESSNER, Late Precambrian, Pound Quartzite, Ediacara, South Australia.

Plate 1

Fig. 1. External mould showing some anterolateral and (on left) some posterior appendages. (P 14190, $\times 5$).

Fig. 2. Latex cast showing appendages (P 12901/1, $\times 2$).

Fig. 3. Same, with visible structures outlined.

Plate 2

Fig. 4. External mould, showing appendages (F 17027, $\times 5$).

Figs. 5—12. Adult specimens. 5: External mould (P 14190), 6—12: Latex casts (F 17027, P 14248, P 12887, P 14243, P 14244, 531, P 12091/2. Photos by Dr. M. WADE. $\times 1$).

Plate 3

Figs. 13—14. Latex casts of deformed specimens (493, P 14251; $\times 2.8$).

Figs. 15—16. External moulds of specimens with traces of appendages. (P 12901/1, $\times 3$; 542, $\times 3.8$).

(Note: Specimens with numbers prefixed F in the collections of the South Australian Museum; others in the collection of the Department of Geology, University of Adelaide).



1



2



3



4



5



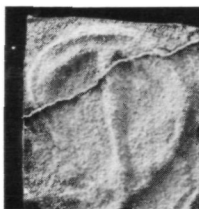
6



7



8



9



10



11



12



13



14



15



16

Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	91–104	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	--------	---------------------

Faziesindikatoren in der basalen Gosau von Kainach

Von WALTER GRÄF, FRITZ EBNER und FLORIAN FLADERER ¹⁾

(Mit 1 Tafel und 1 Abbildung)

Manuskript eingelangt am 14. Mai 1980

Zusammenfassung

Aufgrund neuer Funde wird die Fazies der Basiskonglomerat-Folge der Kainacher Gosau diskutiert und in das Entwicklungsbild des gesamten Ablagerungsraumes eingebaut.

Summary

The facies of the "Basiskonglomerat-Folge" and the environment of the Kainach-Gosau, Styria, Austria is discussed in account of sedimentary features.

1. Zur Fazies und Paläogeographie der „Kainacher Gosau“

Die Schichtfolge setzt im Nordteil des Beckens mit einer bunten Konglomeratfolge ein, deren Erscheinungsbild von W. GRÄF 1975: 83 ausführlich beschrieben wurde („Basiskonglomerat-Folge“). Besonders hervorzuheben ist das charakteristische Spektrum der Geröllvölker, das bei einer Vormacht von ortsständigem Paläozoikum einen nicht unbedeutenden Anteil mesozoischer Gerölle, z. T. deutlich südalpinen Gepräges, aufweist. Andererseits fehlen Hinweise auf das heute benachbarte Gleinalm-Stubalm-Kristallin ebenso, wie der Nachweis von eindeutigem Schöckelkalk innerhalb der breiten Palette paläozoischer Varietäten.

Die von W. GRÄF 1975: 88 angedeutete Vermutung, wonach die Basiskonglomerat-Folge die Füllung einer seichten Vortiefe darstellt, die vom eigentlichen, im Süden anschließenden Becken durch eine flach liegende Grundgebirgsschwelle getrennt wird, hat durch seismische Untersuchungen eine Stützung erfahren (A. KRÖLL & R. HELLER 1978: 32). Der Vorgang der Füllung selbst war zweifellos stark fluviatil beeinflusst. Dabei mag für die monomikten Brekzien und Konglomerate, welche die Basiskonglomerat-Folge einleiten (W. GRÄF 1975: 84) das von P. HERMANN und W. WASCHER 1972: 307 für die Basiskonglomerate der Krappfeldgosau diskutierte Modell Anwendung

¹⁾ Anschrift der Verfasser: Univ.-Doz. Dr. Walter GRÄF, Univ.-Doz. Dr. Fritz EBNER, Abt. für Geologie, Paläontologie u. Bergbau, Landesmuseum Joanneum, Raubergasse 10, A-8010 Graz, Österreich. — Florian FLADERER, Abt. für Geologie u. Paläontologie, Universität Graz, Heinrichstraße 26, A-8010 Graz, Österreich.

finden. Höher im Profil ist an eine stärkere Beteiligung von Gleitvorgängen zu denken, was angesichts der Masse grober Gerölle beachtliche Reliefenergien und steile Böschungen erfordert, ein Umstand, der sich im \pm steilen Verfläichen der Konglomeratbänke auch deutlich ausdrückt. Die wechselnd starke Rotfärbung der Sedimente kann wohl am besten auf unterschiedlich starke Einschwemmung lateritischer Abtragungsprodukte des nahen Liefergebietes zurückgeführt werden.

Erst mit den *Trochactaeon*-Bänken in den Hangendanteilen (W. GRÄF 1975: 88) werden Marineinflüsse klar nachweisbar. Aufgrund der Gesamtsituation ist dabei am ehesten an das alte Modell zu denken, wonach „Actaeonellen“ Brackwasserbedingungen in seichten Buchten in der Nähe von Flußmündungen anzeigen (G. POKORNY 1959), wenn auch nach den Untersuchungen von H. A. KOLLMANN 1967 besonders die Gattung *Trochactaeon* als weit weniger faziesgebunden gelten muß, als bis dahin angenommen. So gelang etwa V. SCHENK 1972 in der Gosau von Brandenburg mit der Auffindung eines *Radiolites-Trochactaeon*-Horizontes der Nachweis des Vordringens dieser Gattung ins Vollmarin.

Für die Verhältnisse in der Kainacher Gosau ist ein zusätzliches Detail dieses Tiroler Vorkommens von Interesse, nämlich, daß *Trochactaeon* dort von Knollenrasen von Kalkalgen bedeckt ist. Dies ist insofern interessant, als die im Kainacher Becken im Raum westlich des Römas-Kogels auftretenden *Trochactaeon*-Bänke hinsichtlich ihrer Position weitgehend den weiter unten beschriebenen Onkoid-Horizonten östlich des Römas-Kogels entsprechen und damit Beziehungen zueinander herstellen lassen.

Am Ost- und Westrand der Kainacher Bucht werden die für den Norden charakteristischen Basiskonglomerate durch eine Folge dunkler, bituminöser Mergelkalke, Mergel und kalkiger Sandsteine vertreten („Bitumenmergel-Folge“ W. GRÄF 1975: 89). Sie galten lange Zeit als Ablagerungen kleiner, abgeschnürter Randbecken. W. GRÄF 1966: A 26 vermutete erstmals eine größere und zusammenhängendere Verbreitung. Die Bohrung AFLING U1 der ÖMV-AG bestätigte dies und wies die Bitumenmergel auch im Liegenden der zentralen Beckenbereiche nach.

Zahlreiche kleine Kohlenflöze, häufige Pflanzenreste und eine insgesamt sehr zarte und kleinwüchsige, artenarme Molluskenfauna weisen die Bitumenmergel als limnische Folge aus. Das bituminöse, pyritreiche, feinschichtige Sediment zeigt faulen Zustand ungenügend durchlüfteten Wassers an. Rasch auskeilende Geröllhorizonte und Schillbänke markieren Bereiche stärkerer Strömung, durch Trockenrisse überprägte Rippelmarkenhorizonte kennzeichnen örtliche Auftauchbereiche.

Besonderes Interesse verdient das Auftreten von Erdöl und Kohle in dieser Folge: Der aus zahlreichen Öls Spuren bekannte und durch Analysen der ÖMV-AG überprüfte bituminöse Charakter der Schichtfolge (W. GRÄF 1975: 90) fand in starken Gasanzeichen im Verlauf der Bohrung AFLING U1 seine Bestätigung. Wie die Analyse zeigt, handelt es sich um „fettes“ Gas, wie es in

Begleitung flüssiger Kohlenwasserstoffe auftritt (A. KRÖLL & R. HELLER 1978: 28). Damit stimmen völlig die Untersuchungen überein, welche von M. TEICHMÜLLER 1979 liebenswürdigerweise an 2 „Kohleproben“ der Bitumenmergelfolge westlich Abraham durchgeführt wurden. Darnach handelt es sich bei einer der beiden Proben (Nr. 16.957) „um einen kalkreichen ehemaligen Ölschiefer (Kupferschiefer-Fazies), der sich jedoch schon im Stadium der Erdölreife befindet, d. h. einen großen Teil seines Bitumens in Form von Erdöl abgegeben haben muß. Die Grundmasse ist tonig-mergelig. Der Gehalt an karbonatischen Fossilresten (Schalenbruchstücke) ist sehr hoch, ebenso der Pyritgehalt. Die organische Substanz liegt vorwiegend in Form einer unfigurierten Grundmasse, als schichtparallel angeordnete Schlieren (Vitrinit) und als ‚Zwickelbitumen‘ vor. Die Reflexion ist in allen drei Fällen die gleiche: 0,80% Rm ($n = 60$, $S = 0,025$). Starke gelbe Fluoreszenz wurde beobachtet an \pm tröpfchenförmigen, oft perlschnurartig angeordneten Einschlüssen in Karbonaten, relativ oft in tierischen Schalenresten. Hierbei scheint es sich um Einschlüsse von flüssigem Öl auf feinsten Rissen zu handeln“.

Die zweite Probe (Nr. 16.958) „unterscheidet sich faziell deutlich von der zuvor beschriebenen durch ihren stark kohligen (statt bituminösen) Charakter. Es handelt sich um einen kohleführenden, stärker tonigen, pyritreichen Mergel mit Übergängen zu Brandschiefer. An Maceralen herrscht Vitrinit bei weitem vor. Liptinite sind selten. Stärker vertreten sind Inertinite, darunter relativ viel Fusinit. Reflexionsmessungen ergaben einen Mittelwert von 0,91% Rm ($n = 80$, $s = 0,035$), also Gasflammkohlenstadium“.

Aus diesen limnisch-fluviatilen bzw. brackischen Basisfolgen entwickelt sich eine vollmarine, vorwiegend sandig-siltig-tonige Schichtserie („Hauptbecken-Folge“) von zunächst Fluxoturbidit- dann Turbidit-Charakter mit einer breiten Palette von Merkmalen, wie sie für Flysch-Sedimente charakteristisch sind (W. GRÄF 1965: 107). Sie enthält in ihren höheren Anteilen die Typlokalität von *Placenticeras bidorsatum milleri* v. HAUER.

Im Südosten wird die Hauptbecken-Folge von einer Serie gut gebankter, heller Mergel und Kalkarenite mit Einschaltungen von Hippuritentrümmerkalken überlagert („Zementmergelfolge von St. Bartholomä“). Im Gegensatz zu der weithin versteinerungsfeindlichen Hauptbecken-Folge sind Fossilien in der Mergelfolge von St. Bartholomä nicht selten; zu den schon lange bekannten Makrofossilien, v. a. Hippuriten und Inoceramen, traten später auch Mikrofaunen, vornehmlich Globotruncanen (Zusammenstellung siehe W. GRÄF 1975: 94). Lebensspuren treten gegenüber der Hauptbecken-Folge stärker in den Vordergrund, die dort dominierenden Sohlmarken sind dagegen selten.

Eine fazielle Übersicht über die Ablagerungen der Kainacher Gosau zeigt eine deutliche Überschneidung von Merkmalen, wie sie für Molasse-sedimente charakteristisch sind (Wechsel von Süßwasser- und Marinbedingungen, Oszillationsrippeln und Trockenrisse, Stromatolithenlagen, Lumachelnbänke, Blätterlagen, Kohlebildung, starke Beteiligung von Konglomeraten und bituminösen Schiefern, Flaserschichtung, Schrägschichtung etc.) mit

Kennzeichen von Flyschsedimenten (rhythmische Wechsellagerung von klastischen Bänken und pelitischen Zwischenlagen, Gradierung, Sohlmarken mit spezifischer Vergesellschaftung von Strömungs-, Schleif- und Belastungsmarken u. a.). R. OBERHAUSER 1968: 130 bezeichnete die Kainacher Gosau daher als „weitgehend terrestrisch beeinflusst und faziell irgendwo zwischen Flysch und Molasse stehend und sehr lebensfeindlich“.

Diese Aussage sollte allerdings weniger als ein strukturelles Nebeneinander als vielmehr als ein zeitliches Nacheinander verstanden werden:

Die Umstellung des noch stark lokal betonten vorwiegend fluviatil-limnischen Milieus der Basiskonglomerat- und Bitumenmergelfolge in Richtung auf die marinen Turbidit-Serien der Hauptbecken-Folge bringt an der Wende Santon-Untercampan zwangsläufig den Umschlag von „molasseähnlichen“ zu „flyschähnlichen“ Bedingungen. Im Obercampan — Maastricht halten die vollmarinen Verhältnisse zunächst mit Rudistenriffen als ufernahen Flachwasseranzeigern, dann mit einer charakteristischen Globotruncanen-Mergel-Fazies des offenen Meeres an („Zementmergel-Folge von St. Bartholomä“).

Läßt sich auf diese Weise über die fazielle Entwicklung des Ablagerungsraumes der Kainacher Gosau wenigstens ein skizzenhaftes Bild entwickeln, so ist eine Aussage im Hinblick auf die paläogeographischen Verhältnisse ungleich schwieriger. W. GRÄF 1975: 96 hat verschiedene Denkmöglichkeiten diskutiert, die sich insgesamt an drei Bezugskreisen orientieren:

1. Hinsichtlich der faziellen Beziehungen zu anderen Gosauvorkommen weist R. OBERHAUSER (1968: 130, 1973: 98, 104) darauf hin, daß die zentral-alpinen Gosauvorkommen viel mehr an Ungarn und Dalmatien anschließen, als an die Nördlichen Kalkalpen. Dies dokumentiert sich auch deutlich in der Schwermineralassoziaton (G. WOLETZ 1967: 315, 317). Durch diese starken Anklänge an die dinarische Gosauausbildung leitet die Kainacher Gosau zu den Verhältnissen im alpinen Südstamm über (A. TOLLMANN 1977: 469), eine Ansicht, welche in ähnlicher Weise bereits von M. KAUMANN (1960: 93, 1962: 293) aufgrund der Hippuriten-Fauna geäußert worden war.

2. Die von J. FÜLÖP 1961 und F. HORUSITZKY 1961 kartenmäßig ange-deutete Verbindung zur ungarischen Kreide konnte in keiner der bisher im Raum der Oststeiermark niedergebrachten Tiefbohrungen bestätigt werden, deutet sich aber eventuell in der jüngsten Bohrung Radkersburg 2 an. Auch der von F. v. BENESCH 1914: 188, 194 vermutete Zusammenhang zwischen der Kainacher Gosau und den Oberkreidevorkommen des Remschnigg-Poßruckgebietes konnte bisher in keiner Bohrung verifiziert werden.

3. Bleibt eine Analyse der Gerölle, die sich sowohl am überraschenden Vorhandensein einer Gruppe von „Exoten“ orientieren, wie auch eine Erklärung für das nicht weniger überraschende Fehlen einer an sich zu erwartenden Geröllgruppe suchen muß. Im ersten Fall ist dies die große Zahl von Geröllen aus einem heute weit entfernten Mesozoikum, im zweiten das völlige Fehlen von Kristallingeröllen aus der heute umrahmenden Gleinalm—Stubalm.

W. SCHMIDT hat dies 1922: 96, 97 ganz klar mit der Feststellung ausgedrückt, wonach die Gesellschaft der Gosaukonglomerate mit ihrer jetzigen geologischen Umgebung unvereinbar ist.

Zwei Gruppen von Erklärungsversuchen hierfür wurden von W. GRÄF 1975: 97 diskutiert: einmal die Annahme einer während der Gosausedimentation noch vorhanden gewesenen mesozoischen Bedeckung des Gleinalm-Kristallins (in etwas abgewandelter Form u. a. bei A. ALKER 1962: 20, H. FLÜGEL 1961: 87, 1963: 67, R. OBERHAUSER 1968: 130, G. RIEHL-HERWIRSCH 1973: 25 und A. TOLLMANN 1968: 131, 1977: 475) und zum anderen die Annahme eines Ferntransportes eines Teiles der Gerölle (A. ALKER 1962: 19, W. GRÄF 1965: 107, 1972: 276, H. P. SCHÖNLAUB in A. KRÖLL & R. HELLER 1978: 29).

Eine dritte Denkmöglichkeit möge hier kurz ventiliert werden: die von A. TOLLMANN 1966: 41, 73, 1968: 228 aus dem Raum Kainach aufgrund von Literaturangaben angeführten Beobachtungen, welche hier das vorgosauische Alter der Hauptüberschiebung von Ober-Ostalpin auf Mittel-Ostalpin beweisen sollen (übergreifende Lagerung der Gosau auf Kristallin, Beteiligung von Kristallingeröllen am Basiskonglomerat), konnten durch neuere Kartierungsergebnisse nicht bestätigt werden (W. GRÄF 1975: 99, siehe auch A. TOLLMANN 1977: 469). Schon vorher hatte R. OBERHAUSER 1968: 122 diesen Beweis hier ebenso abgelehnt wie ähnliche Feststellungen im Hinblick auf die zentralalpine Gosau des Lavanttales. 1973: 98 wies derselbe Autor eindringlich darauf hin, daß wir im oberostalpinen Raum nirgends Kreide-Sedimente finden, welche auf Kristallin transgredieren. Er unterstrich nochmals den Umstand, daß sich die drei Gosauvorkommen im zentralalpinen Raum südlich des Hauptkammes (Kainach, Lavanttal, Krappfeld) überraschenderweise als sehr verschieden von der Gosau auf den Nördlichen Kalkalpen erwiesen, sodaß wir im Süden mehr Beziehungen zum südalpinen, dinarischen und ungarischen Raum haben, als zu den Nördlichen Kalkalpen.

Das könnte nach R. OBERHAUSER 1973: 104 bedeuten, daß der Abstand der beiden Ablagerungsräume der Gosau während der höheren Oberkreide wohl eher größer war, als der ihrer heutigen Erosionsreste.

Betrachten wir überdies die exotischen Gerölle, speziell diejenigen südalpinen Gepräges (permischer Fusulinenkalk, Grödener Sandstein, roter Quarzporphyr, roter Gastropodenoolith etc.) in den Konglomeratfolgen der Kainacher Gosau vor diesem skizzierten Hintergrund, so drängt sich der Gedanke auf, ob nicht der Ablagerungsraum der Kainacher Gosau selbst weiter südlich zu suchen und der Einschub in die heutige Position — auf dem Rücken des Grazer Paläozoikums ²⁾ — erst nachgosauisch erfolgt ist. Nach

²⁾ Das Fehlen eindeutiger Gerölle von Schöckelkalk in den Basiskonglomeraten und das gleichzeitige Fehlen von sicheren Transgressionskontakten zwischen Schöckelkalk und Gosau könnte an eine bereits ursprünglich andere Beheimatung dieses Faziesraumes gegenüber der Rannach- und Hochlantschfazies denken lassen.

R. OBERHAUSER 1968: 112 wäre jedenfalls angesichts der Tatsache, daß die zentralalpine Gosau nirgends eine Deckengrenze verklebt, auch eine nach-gosauische Einordnung einer derartigen Großüberschiebung noch möglich, wenn auch nicht wahrscheinlich.

Von besonderem Interesse im Hinblick auf paläogeographische Überlegungen sind die Schlußfolgerungen, welche M. TEICHMÜLLER 1979 an die von ihr durchgeführten Inkohlungsgrad-Bestimmungen von Probenmaterial aus der Kainacher Gosau knüpft (siehe S. 97). Sie kommt zum Schluß, „daß sich alle untersuchten Proben im Gasflammkohlen-Stadium bzw. im Stadium der Erdölreife befinden. Es ist daher nicht verwunderlich, daß Erdöl-Spuren in der Gosau beobachtet wurden. Das Gasflammkohlen-Stadium (mit 0,8—0,9% Rm, wie hier gemessen) setzt eine Versenkungstiefe von ca. 3.000 m voraus, bei einem geothermischen Gradienten von ca. 30° C/km. Bei höheren Gradienten genügt eine entsprechend geringere Versenkungstiefe zur Erlangung dieses Inkohlungsgrades. Ob die Versenkungstiefe durch autochthone Sedimentbedeckung oder durch Deckenüberlagerung erreicht worden ist, kann von hier aus nicht beurteilt werden“.

Bilanziert man die heute vorhandene Überlagerungsmächtigkeit, so stellt die Gosau selbst ca. 1.500 m zur Verfügung. Den fehlenden, nach obiger Forderung etwa gleich dicken Sedimentstapel, könnte das heute bis auf kleine Reste abgetragene Tertiär decken. Hierbei wäre die Überlegung reizvoll, ob wir nicht auch die in einem auffälligen Gürtel im Vorfeld der Kainacher Gosau aus dem Raum Zangtal bis in das Gebiet Gratwein—Gratkorn—Eisbach zu verfolgenden Eozängerölle in badenischen Schottern (H. FLÜGEL 1975: 115) als Reste einer ehemaligen Eozän-Bedeckung diesem Fehlbestand zurechnen dürfen. In diesem Zusammenhang gewinnen auch die alten Funde von *Actaeonellen* im Plabutschgebiet (W. GRÄF 1975: 88, Fußn. 5) wieder Aktualität. Sie beweisen ebenso wie ein neuer Fund eines Gosausandsteingerölles mit *Astarte gümbeli* ZITTEL (ded. R. SIEBER 1976, unpubl.) im Tertiär des Gratkorn—Gratweiner Beckens eine Einschüttung von Abtragungsmaterial aus der Kainacher Gosau gerade in jene Bereiche, in der sich auch die Eozängerölle finden.

2. Wegprofil Geistthal—Römaskogel

Das Wegprofil entlang der Fahrstraße auf den Römaskogel schließt hangende Bereiche der Basiskonglomerat-Folge auf. Es ist im Bereich vom Geistthalerbach auf SH 480 W von Geistthal bis zur südlich davon auf ca. 525 m SH gelegenen ersten größeren Straßenkurve in zwei Abschnitte zu gliedern.

Der liegende Profilschnitt setzt sich aus ca. 120 m mächtigen, relativ locker gepackten Grobkonglomeraten (max. Ø bis 35 cm) zusammen, die ein rotes sandig/siltiges Bindemittel besitzen. Schichtcharakter ist nur andeutungsweise erkennbar.

Der hangende, ca. 150 m mächtige Abschnitt stellt eine Wechsellagerung von Grobkonglomeraten, Feinkonglomeraten, Sand- und Siltsteinen mit ausgeprägter Bankung dar. Dabei ist in den gröber klastischen Profilabschnitten die Sedimentfarbe überwiegend grau, während die siltig/sandigen Einschaltungen eine dem Oxidationsgrad entsprechende, oft auf engstem Raum wechselnde, grüne oder rote Färbung zeigen.

Die Geröllgrößen der Grobkonglomerate, wie auch das mengenmäßige Auftreten der Grobkonglomerate nimmt innerhalb des aufgenommenen Profils vom Liegenden zum Hangenden hin ab. Hinsichtlich Geröllführung dominieren im Liegendabschnitt paläozoische Komponenten (Kalke, Dolomite, div. Grüngesteinsvarietäten). Im hangenden Profilabschnitt treten bei durchschnittlich geringeren Korngrößen Quarz/Quarzit-Gerölle gegenüber den übrigen Komponenten in den Vordergrund. Lydite/Hornsteine finden sich im gesamten Profil mengenmäßig untergeordnet. Sporadisch sind in einigen Bereichen Karbonatgerölle mit mesozoischem Habitus und Ankeritgerölle zu beobachten. Die Form der Gerölle ist stets gerundet bis abgeplattet, eine Einregelung ist nur stellenweise zu beobachten.

„Polierte Gerölle“ [Eisen(hydr)oxidüberzüge siehe W. GRÄF 1975: 84] treten vornehmlich bei Grüngesteinen in tieferen Profilabschnitten auf. Auffallend ist im gesamten Profil auch das relativ häufige Auftreten von rot/grünen, sandig/siltigen Geröllkomponenten („Matrix“-Gerölle in Abb. 1), die in ihrem Habitus den lagigen Silt/Sandstein-Einschaltungen im Profil gleichen.

Im hangenden, sandig/siltig-dominanten Profilabschnitt treten einige, max. 2 cm mächtige, lateral rasch auskeilende Glanzkohlenbändchen und verkohlte Pflanzenhäcksel auf.

Eine Probe (Nr. 16.956) wurde liebenswürdigerweise von M. TEICHMÜLLER 1979 untersucht und darüber wie folgt berichtet: „Die Probe war mulmig, staubförmig und machte makroskopisch einen verwitterten Eindruck. Unter dem Mikroskop zeigte sich, daß reiner Vitrit ohne Zellstruktur vorliegt, der mäßig viel oxydierte Pyrite führt. Die Kohle selbst ist größtenteils noch nicht sichtbar oxydiert. Reflexionsmessungen ergaben einen Mittelwert von 0,76% Rm (n = 33, s = 0,02). Danach liegt Gasflammkohlen-Stadium vor“.

Nach der auf ca. 525 m SH gelegenen Kurve bis zum ca. 150 m weiter SW situierten Onkoidfundpunkt auf SH 540 m, ist die lithologische Abfolge aufgrund der schlechten Aufschlußverhältnisse mächtigkeitsmäßig nicht erfaßbar.

Zuerst treten graue Siltsteine und Siltschiefer auf, die in einigen Lagen reiche Überreste von Pflanzen (Schilf-)stengeln führen. Daran schließen graue Sandsteine mit Einschaltung vereinzelter Feinkonglomeratbänke und siltiger Lagen, wieder mit Schilffresten, an. Die Geröllführung der Feinkonglomeratlagen zeigt zu dem oben beschriebenen und in Abb. 1. dargestellten Detailprofil keine wesentliche Änderung. Danach folgt, durch eine Störung getrennt, ein grau gefärbtes, relativ gering verfestigtes Sedimentpaket; es zeigt folgende Gliederung:

Über Feinkonglomeraten mit Dominanz weißer Quarze und untergeordnetem Auftreten von schwarzen und roten Siltschiefern, Lyditen/Hornsteinen und roten, spätigen Kalken liegen 2—3 m kaum verfestigte Kiese und Sande, dann ca. 6 m mächtige ebensolche Silte und Sande, in denen in zwei Niveaus Onkoidlagen auftreten, wobei die Onkoide des tieferen Niveaus unverkittet sind. 1,5 m darüber folgt das 1,2 m mächtige hangende Niveau. Es ist dreigeteilt: Zuunterst treten in 20 cm mächtigen, gering verfestigten Silt- und Sandsteinen reichlich inkohlte Pflanzenreste und nur vereinzelt Onkoide auf, während in den folgenden 80 cm eine nichtverfestigte dichte Onkoidpackung vorliegt, in der nur wenig siltig/sandige Matrix auftritt. Die hangendsten 20 cm des Onkoidhorizontes sind durch ein sandiges Bindemittel zu einem Onkoid-sandstein verfestigt.

Den Abschluß des Profils bilden nach ca. 2 m mächtigen, gering verfestigten Silt/Sand-Rhythmiten Feinkonglomerate, die durch ihre herausgelösten Karbonatkomponenten auffallen. An der Basis dieser Feinkonglomerate bzw. in den hangenden Anteilen der Rhythmite wurden Rippelmarkenhorizonte mit teilweiser reicher Flora und Belastungsstrukturen festgestellt.

E. KNOBLOCH 1977: 417³⁾ erwähnt von hier neben schlecht erhaltenen Farnblättern *Pandanus austriacus* ETTINGSHAUSEN. In den heutigen Tropen stellt diese Gattung ein typisches Element der Strandflora dar. Außerdem fanden sich Blätter von *Eucalyptus*, *Sapindopsis* (?) und *Salix* sowie zahlreiche *Phragmites*-Stengel.

3. Beschreibung der Onkoide

Form — Größe:

Das Formenspektrum der Onkoide reicht von kugeligen, gelängten, zylindrischen, dick oder dünn scheibenförmigen, gewölbten oder linsenförmigen Typen bis zu knolligen Aggregaten.

Der größte \varnothing der Einzelonkoide schwankt zwischen 6 und 70 mm. Häufig treten im unteren Onkoid-Horizont subellipsoidische Formen mit einem max. \varnothing zwischen 10 und 20 mm auf; der mittlere größte \varnothing im oberen Onkoidhorizont liegt bei 500 Messungen um 21,4 mm.

Kerne:

Als mögliche Kerne treten Extraklaste, Intraklaste, Sparitkerne und Biogenreste auf. Weiters wurden flache Onkoide ohne festen Kern festgestellt.

Die Extraklaste (verschiedene Kalktypen, feldspatreiche Sandsteine, Lydite) besitzen einen besseren Rundungsgrad als die unregelmäßig geformten und teilweise eckigen Intraklaste (Silt-, Sandsteine bis Grauwacken mit zu geringem Teil karbonatischer Matrix).

Längliche, stabförmige Sparitkerne treten in zylindrischen Onkoiden auf. Ihre Entstehung wird mit einer Umkrustung von Holzästchen erklärt, wobei

³⁾ Der Fundpunkt ist bei E. KNOBLOCH unzutreffend beschrieben.



nach Zersetzung des Primärkernes der Hohlraum mit Schlamm gefüllt wurde. Durch Ersatz und Sammelkristallisation entstand daraus der Sparitkern (vgl. P. FREYTET & J.-C. PLAZIAT 1965, A. SCHÄFER & K. STAPF 1978).

Die als Nuclei festgestellten Schalen- bzw. Skelettreste konnten bisher nicht weiter identifiziert werden.

Flachgeformte Onkoide zeigen keinen Kern. Das Algenwachstum dürfte in diesen Fällen auf Blattresten oder gekappten Algenmatten angesetzt haben.

Krusten:

Die Dicke der Krusten überschreitet 20 mm nicht. Im allgemeinen scheinen größere Kerne von dünneren Krusten umgeben zu sein. Petrografisch bestehen die Krusten fast nur aus mikritischem Calcit, in dem Detritus in Silt- bis Sandgröße lagenweise angehäuft ist.

Makroskopisch erscheinen die Krusten um den Kern als unregelmäßig konzentrisch angeordnete Lagen verschiedener Helligkeit (nach F. WAGNER & G. LAMPRECHT 1974, unterschiedlicher Gehalt an organischer Substanz) und Festigkeit. Auf jede dunkle Lage folgt mit scharfer Grenze eine hellere, die mit verschiedenem Gradient nach außen zu dunkler wird. Die Mehrzahl der Lagen ist wellig, hügelig bis warzig, z. T. gekräuselt, seltener entlang einer größeren Strecke einer Schicht regelmäßig eben. Die Dicke einer Lage kann bis über 3 mm betragen; Schwankungen innerhalb einer Lage sind mäßig. Stärkere bis vollkommene Reduzierung läßt sich nur in den innersten Lagen flachgeformter Onkoide feststellen.

Im Mikrobereich ist eine Lamination zu erkennen, die den konzentrischen Lagenbau und seine Differenzierungen bestimmt. Die Dicke dieser Lagen beträgt bei Extremwerten von 10–80 μ meist um 40 μ . Zusammengesetzt sind sie aus pfeilerartig angeordneten rund 10 μ breiten hellen und dunklen Elementen. Die dunklen entsprechen der primären mikritischen Kalkhülle der Algenfilamentbündel, die hellen der sekundären Hohlraumfüllung nach Zersetzung der Filamente (vgl. P. FREYTET & J.-C. PLAZIAT 1965). Diese Lagen zeigen immer Reduzierungen ihrer Dicke bis zum völligen Ausfallen; ein echter konzentrischer Bau ist in der Mikrostruktur somit nicht gegeben.

Als Differenzierungen des Lagenbaus treten isoliert wachsende und Zapfen bildende Warzen, Büschel verschiedener Enge der basalen Einschnürung und sogenannte thrombolitische Lagen auf (C. MONTY in M. R. WALTER 1976). Die Warzen können nach außen miteinander in Verbindung treten und so zur wolkigen Erscheinungsform vieler Lagen führen. Thrombolitische Lagen sind schon makroskopisch durch ein „klumpiges“, z. T. turbates Gefüge gekennzeichnet, das durch brekziierte Krusten erzeugt wird. Die Zwischenräume sind entweder siltig-sandig oder mit Sparit gefüllt. Meist schließen detritusreiche Lagen derartige Differenzierungen ab. Heller Sparit füllt auch echte fenestrale Hohlräume mit gerader Unterfläche und gewölbter Dachlage. Sie können mit einer Ablösung der oberen Algenmatte von der unteren durch Gasbildung während der Photosynthese und Bakterientätigkeit bzw. durch Aufdomung

durch starkes Wachstum bei beschränktem Platzangebot erklärt werden (C. MONTY in M. R. WALTER 1976).

Fazielle Folgerungen:

Onkoidbildende Organismen scheinen Ausdruck einer Anpassung an Weichböden und/oder niedrigenergetische Bereiche geringer Sedimentation bei zeitweilig höherer Turbulenz zu sein (E. FLÜGEL 1978, A. SCHÄFER & K. STAPF 1979, u. a.). Dieses Environment, wie auch verschiedene Wachstumszyklen von meist mehreren Organismengruppen in der Algenmatte, verursachen die Lamination, die unterschiedliche Anreicherung von Detritus und die Bildung unterschiedlicher Strukturen in „Ober-“ und „Unterseite“ einer Schicht. Daraus resultiert eine unterschiedliche primäre Porosität und letztlich auch die unterschiedliche Festigkeit. Lithoklaste im Grobsandbereich, die in der unmittelbaren Oberfläche der Onkoide „stecken“, bezeugen spongösen Bau. Die rasche Lithifikation der Knollen ist im vorliegenden Material an Spaltrissen zu erkennen, die im Inneren der Kruste an sehr dunklen Lagen enden. Diese Hardgrounds weisen auf stark verlangsamte bis stillstehende Sedimentation und dürften auf Eisenhydroxidlagen zurückzuführen sein. Kurzzeitiges Trockenliegen kann nicht ausgeschlossen werden.

Die Biologie des zyklischen Lagenbaus ist selbst bei rezenten Blaugrünalgen noch nicht vollkommen geklärt (D. K. RICHTER et al. 1979), sodaß Angaben über die Wachstumsgeschwindigkeit bei fossilen Onkoiden als rein hypothetisch zu betrachten sind. Neben der Annahme eines allgemeinen Wechsels von günstigen und ungünstigen Bedingungen wird als Ursache für die periodische Calcitausscheidung auch ein Jahreszyklus erwähnt (A. STIRN 1964). Nach rezentbotanischen Studien an fluviatilen Algenmatten werden zusammenhängende Kalkalgen während des dichten Wachstums zur Blütezeit im Frühling bei geringerer Wassertemperatur gebildet; von Mai bis Januar bilden die Filamente bei abnehmendem Wachstum lockere Bündel. Nach P. FREYTET & J.-C. PLAZIAT 1965 entspricht die Zonierung dem nicht einheitlichen aber zyklischen Wachstum der Algen. Die fluviatil-lakustrinen Onkoide (pisolites), die sie aus der Oberkreide und dem Eozän Südfrankreichs beschreiben, sind in Struktur und geologischem Auftreten (in Konglomeraten und Sandsteinen) sehr gut mit den Onkoiden vom Römaskogel vergleichbar: in der ersten Phase eines Zyklus entfaltet sich die Algenvegetation bei günstigen Bedingungen; dabei werden die hellen, lockeren, allgemein dickeren Lagen gebildet (microfaciès lacuneux). In der 2. Phase kommt es bei zunehmend ungünstigeren Bedingungen zu nur mehr geringer Kalzifikation und zu einer Anreicherung an organischer Substanz (microfaciès compact).

Onkoide treten im marinen Bereich in der tieferen Gezeitenzone und im oberen Subtidalbereich auf (B. W. LOGAN et al. 1964, E. FLÜGEL 1978 u. v. a.). Im lakustrinen Bereich sind Onkoide heute aus Seen (z. B. im Bodensee, M. SCHÖTTLE & G. MÜLLER 1968, A. SCHÄFER & K. STAPF 1978) und fließenden Gewässern bekannt (A. STIRN 1964). Zwar lassen sich fossile Onkoide allgemein

besser mit rezenten Süßwasseronkoiden vergleichen, als mit marinen, eindeutige Belege für die lakustrine Natur liefern jedoch vor allem paläontologische Kriterien: Im Gegensatz zu den südfranzösischen Onkoiden von P. FREYTET & J.-C. PLAZIAT 1965, wo gut erhaltene Süßwassergastropoden als Onkoidkerne (Mumien) lakustrines Environment belegen, konnte im Material vom Römaskogel noch kein derartiger Hinweis gefunden werden.

Dasselbe gilt für zwei weitere Vorkommen von Onkoiden innerhalb der Basiskonglomerat-Folge (Bereich Jagel-Wirt/N Kainach bzw. Bereich Kreuzwirt/S Geistthäl). Mit den hier beschriebenen phänomenologisch völlig übereinstimmende Onkoide fanden sich jedoch auch in der Bitumenmergel-Folge östlich Geistthäl und hier treten als Kerne neben häufigen Sandsteinbröckchen nicht selten die gleichen kleinen Süßwassergastropoden auf, die sich auch in den Bitumenmergeln selbst finden.

Typische Onkoide kommen fossil meist in Räumen feinkörniger Kalksedimentation vor und werden fast nie gemeinsam mit groben Klastika gefunden. Diese Beobachtung stimmt nach A. SCHÄFER & K. STAPF 1978 mit der Beobachtung an rezenten lakustrinen und marinen Bildungen überein. Die Tatsache, daß die Algenknollen vom Römaskogel fast nur aus Karbonat bestehen, wobei der geringe Prozentsatz von karbonatischer Matrix im Nebengestein auffällt, läßt darauf schließen, daß die onkoidbildenden Algen weniger sedimentfangend als vielmehr kalkfällend waren (vgl. auch F. WAGNER & G. LAMPRECHT 1974). Nach C. D. GEBELEIN in H. FÜCHTBAUER & G. MÜLLER 1977 überwiegen echt verkalkende Blaugrünalgen in ruhigen Süßwasserseen.

4. Literatur

- ALKER, A. (1962): Über Gerölle aus der Gosau von Kainach in Steiermark. — Joanneum, Mineral. Mittbl., 1962: 19–20, 2 Abb. — Graz.
- BENESCH, F. v. (1914): Die mesozoischen Inseln am Poßruck. — Mitt. Geol. Ges. Wien, 7: 173–194. — Wien.
- FLÜGEL, H. (1961): Die Geologie des Grazer Berglandes. — Mitt. Mus. Bergb. Geol. & Techn. Landesmus. Joanneum, 23: 212 S., 4 Abb., 46 Tab. — Graz.
- (1963): Das Steirische Randgebirge. — Samml. geol. Führer, 42: 153 S., 15 Abb., 4 Taf. — Berlin/Nikolasee (Borntraeger).
- FLÜGEL, E. (1978): Mikrofazielle Untersuchungsmethoden von Kalken. — 454 S., 68 Abb., 57 Tab., 33 Taf. — Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
- FREYTET, P. & PLAZIAT, J.-C. (1965): Importance des constructions algaires dues à des Cyanophytes dans les formations continentales du Crétacé supérieur et de l'Eocène du Languedoc. — Bull. Soc. géol. Fr., (ser. 7) 7: 679–694. — Paris.
- FÜCHTBAUER, H. & MÜLLER, G. (1977): Sedimente und Sedimentgesteine. — Sediment-Petrologie (ENGELHARDT, W. v., FÜCHTBAUER, H., MÜLLER, G., Hrsg.), Teil II: 784 S., 341 Abb., 70 Tab. — Stuttgart.
- GRÄF, W. (1965): Erster Bericht über geologische Untersuchungen im Gosau Becken von Kainach, Steiermark. — Anz. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., 1965: 104–111. — Wien.
- (1966): Bericht über Aufnahmen 1965 auf Kartenblatt 163 (Voitsberg). — Verh. geol. Bundesanst., 1965: A 26. — Wien.
- (1972): Gosau von Kainach. — In: Wandertagung der Geologischen Gesellschaft

- in Wien: „Tertiär, Vulkanismus und Randgebirge der südlichen Steiermark“. — Mitt. Geol. Ges. Wien, **63**: 275–278. — Wien.
- GRÄF, W. (1975): Ablagerungen der Gosau von Kainach. — In: FLÜGEL, H. W.: Die Geologie des Grazer Berglandes, 2. Aufl., Mitt. Abt. Geol. Paläont. Bergb. Landesmus. Joanneum, SH 1: 83–102. — Graz.
- HERRMANN, P. & WASCHER, W. (1972): Basiskonglomerate der Krappfeldgosau bei Rottenstein/Kärnten. — Verh. geol. Bundes-Anst., 1972: 299–308, 5 Abb. — Wien.
- HORUSITZKY, F. (1961): Die Triassischen Bildungen Ungarns im Spiegel der Großtektonik. — Jahrb. Ung. geol. Anst., **49**: 345–363, Beilg. I. — Budapest.
- KAUMANN, M. (1960): Zur Faunenstratigraphie der Kainacher Gosau. — Unveröff. Diss., 105 S., 28 Taf., 5 Tab. — Wien.
- (1962): Zur Stratigraphie und Tektonik der Gosauschichten. II. Die Gosauschichten des Kainachbeckens. — Sitzungsber. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., (I), **171**: 289–314, 8 Abb., 3 Taf. — Wien.
- KNOBLOCH, E. (1977): Fossile Pflanzenreste aus der Kreide und dem Tertiär von Österreich. — Verh. geol. Bundes-Anst., 1977: 415–426. — Wien.
- KOLLMANN, H. A. (1967): Die Gattung *Trochactaeon* in der ostalpinen Oberkreide. Zur Phylogenie der Actaeonellidae. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, **71**: 199–261, 9 Taf., 7 Abb. — Wien.
- KRÖLL, A. & HELLER, R. (1978): Die Tiefbohrung AFLING U 1 in der Kainacher Gosau. — Verh. geol. Bundes-Anst., 1978: 23–34, 3 Abb. — Wien.
- LOGAN, B. W., REZAK, R. & GINSBURG, R. N. (1964): Classification and environmental significance of algal stromatolites. — J. Geol., **72**, 68–83. — Chicago.
- OBERHAUSER, R. (1968): Beiträge zur Kenntnis der Tektonik und der Paläogeographie während der Oberkreide und dem Paläogen im Ostalpenraum. — Jahrb. geol. Bundesanst., **111**: 115–145. — Wien.
- (1973): Stratigraphisch-paläontologische Hinweise zum Ablauf tektonischer Ereignisse in den Ostalpen während der Kreidezeit. — Geol. Rdsch., **62**: 96–106. — Stuttgart.
- POKORNY, G. (1959): Die Actaeonellen der Gosauformation. — Sitzungsber. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., (I), **168**: 945–978, Taf. 1–2. — Wien.
- RICHTER, D. K., HERFORTH, A. & OTT, E. (1979): Pleistozäne, brackische Blaugrünalgeriffe mit *Rivularia haematites* auf der Perachorahalbinsel bei Korinth (Griechenland). — N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **159**/1: 14–40. — Stuttgart.
- RIEHL-HERWIRSCH, G. (1973): Bemerkungen zur Geröllgesellschaft der „Gosau von Kainach“, Stmk. — Der Karinthin, **68**: 23–26. — Klagenfurt.
- SCHÄFER, A. & STAPF, K. R. G. (1978): Permian Saar-Nahe Basin and Recent Lake Constance (Germany): two environments of lacustrine algal carbonates. — Spec. Publs. int. Ass. Sediment., **2**: 83–107.
- SCHENK, V. (1972): Zur Regressionsfazies (Biofazies und Ökologie) der Mittleren Gosau (Oberkreide von Brandenburg, Tirol). — N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 1972: 236–256, 3 Abb., 1 Tab. — Stuttgart.
- SCHMIDT, W. (1922): Zur Phasenfolge im Ostalpenbau. — Verh. geol. Bundesanst., 1922: 92–114, 3 Abb. — Wien.
- SCHÖTTLE, M. & MÜLLER, G. (1968): Recent carbonate sedimentation in the Gnadensee (Lake Constance), Germany. — In: Recent Developments in Carbonate Sedimentology in Central Europe (MÜLLER, G. & FRIEDMAN, G. M., Hrsg.), 148–156. — New York (Springer).
- STIRN, A. (1964): Kalktuffvorkommen und Kalktufftypen der Schwäbischen Alb. — Abh. Karst- u. Höhlenkde., E, **1**: 91 S. — München.

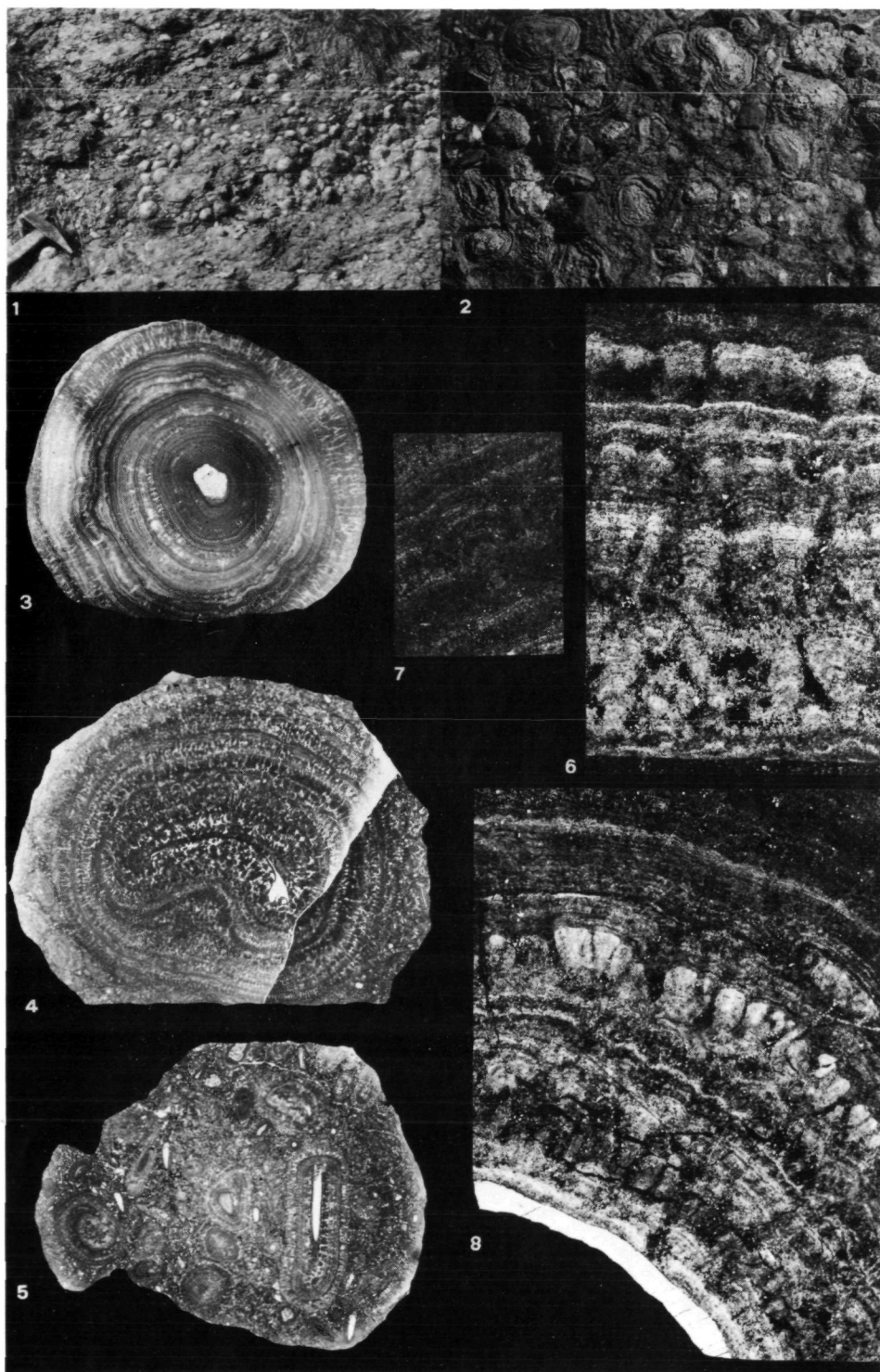
- TEICHMÜLLER, M. (1979): Inkohlungsgrad-Bestimmung an Kohlen und Mergelsteinproben aus der Kainacher Gosau (Obersanton-Untercampan) des Grazer Berglandes, Österreich (Probe Nr. 16.956–16.958). — Unveröff. Brief, 5. 10. 1979, 3 S., Krefeld.
- TOLLMANN, A. (1966): Die alpidischen Gebirgsbildungs-Phasen in den Ostalpen und Westkarpaten. — Geotekt. Forsch., **21**: 1–155. — Stuttgart.
- (1968): Die paläogeographische, paläomorphologische und morphologische Entwicklung der Ostalpen. — Mitt. österr. geograph. Ges., **110**: 224–244. — Wien.
- (1977): Geologie von Österreich. — Bd. 1: 766 S., 200 Abb., 25 Tab. — Wien (Deuticke).
- WAGNER, F. & LAMPRECHT, G. (1974): Limnische Algen-Stromatolithen aus dem Perm des Saar-Nahe-Beckens. — Neues Jb. Miner., Mh. 1974: 63–68. — Stuttgart.
- WALTER, M. R. (Hrsg.) (1976): Stromatolites. — Developments in Sedimentology, 20. — Amsterdam.
- WOLETZ, G. (1967): Schwermineralvergesellschaftungen aus ostalpinen Sedimentationsbecken der Kreidezeit. — Geol. Rdsch., **56**: 308–320. — Stuttgart.

Tafelerklärungen

Tafel 1

- Fig. 1–2: Aufschlußbilder von Onkoidvorkommen in der Kainacher Gosau.
- Fig. 1. Untere Onkoidlage an der Straße Geistthal-Römaskogel.
- Fig. 2. Angewitterte Onkoide im oberen Onkoidhorizont an der Straße Geistthal-Römaskogel. Ca. nat. Größe.
- Fig. 3–5: Schliffe von Onkoiden (positiv) aus der Kainacher Gosau.
- Fig. 3. Basiskonglomerat-Folge, Jagelwirt/N Kainach; Vergr. 1,25×.
- Fig. 4. Bitumenmergel-Folge, E Geistthal. Onkoid mit hohem Anteil an thrombolitischen Lagen. Verkl. 0,8×.
- Fig. 5. Bitumenmergel-Folge, E Geistthal. Onkoide deren Nuclei teilweise Süßwassergastropoden darstellen. Verkl. 0,8×.
- Fig. 6–8: Schliffdetails (negativ) von Onkoiden. Basiskonglomerat-Folge, Straße Geistthal-Römaskogel. Vergr. 11×.
- Fig. 6. Onkoid mit lockerem Krustenbau mit hohem Anteil an Detritus.
- Fig. 7. Onkoid mit regelmäßiger Lamination und Büschel im mittleren Bildbereich.
- Fig. 8. Onkoid mit lyditischem Nucleus (weiß) und Lagen verschiedenster Ausbildung (thrombolitische Differenzierung im inneren, hohe isolierte Warzen im mittleren und regelmäßige Feinlamination im äußeren Krustenbereich).

Das Belegmaterial wird unter den Inv. Nr. 62.498–62.500 an der Abteilung für Geologie, Paläontologie und Bergbau am Landesmuseum Joanneum aufbewahrt.



Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	105—118	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	---------	---------------------

***Trapa zapfei* BERGER aus dem Untermiozän von Langau bei Geras (NÖ.) — eine Hydrocharitacee**

VON HANS-JOACHIM GREGOR ¹⁾

(Mit 2 Tafeln und 5 Abbildungen)

Manuskript eingelangt am 25. September 1978

Zusammenfassung

Die aus dem Untermiozän von Langau bei Geras (Niederösterreich) beschriebenen Fossilien von *Trapa zapfei* BERGER konnten als Samen einer Hydrocharitaceen-Verwandten erkannt werden. Es handelt sich um die erste mit stachelartigen Auswüchsen versehene *Stratiotes*-Form des europäischen Tertiärs. Es werden die Neubeschreibung (*Ceratostratiotes* nov. gen.), die Neukombination, Gedanken morphogenetischer Art sowie Vergleiche mit den bekannten fossilen Arten der Gattung *Stratiotes* L. vorgelegt. Die vergesellschaftete Pflanzenassoziation ist gemäßigt und läßt ein subtropisches Klima zur damaligen Zeit vermuten.

Summary

Ceratostratiotes zapfei (BERGER) nov. comb., a new fossil member of the Hydrocharitaceae, was found in Early Miocene sediments near Langau (Geras, Northern Austria). Some English Eocene and Oligocene species of *Stratiotes* LINNE, *St. headonensis* CHANDLER, *St. hantonensis* CHANDLER and *St. minutissimus* CHANDLER have a somewhat similar morphology, with a hooked base and a sigmoidal outline.

In contrast to them the new genus *Ceratostratiotes* has thornlike outgrowths (apical, basal, lateral) and a pitted surface. The seed-body measures $5 \times 3,5$ mm and the spines extend up to 5 mm. These seeds might represent an endemic short living member of the Hydrocharitaceae, perhaps growing under marine influence.

Glyptostrobus europaeus (BRONGN.) HEER, *Myrica boveyana* (HEER) CHANDLER, *Chionanthus kornii* GREGOR, *Stratiotes kaltennordheimensis* (ZENKER) KEILHACK and *Carpolithus hafniensis* HARTZ occur with *Ceratostratiotes* and let suppose autochthonous conditions.

These deciduous elements indicate a fossil Mixed-mesophytic Forest in a subtropical climate with about $12-15^{\circ}$ C mean annual temperature and an annual rainfall of 1200—1500 mm.

Einleitung

Bei einem Besuch des Naturhistorischen Museums Wien konnte fossiles Frucht- und Samen-Material verschiedener Lokalitäten untersucht werden. Dabei fielen besonders Samenreste von Langau bei Geras (Niederösterreich)

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Dr. Hans-Joachim GREGOR, Richard-Wagner-Straße 10, Institut für Paläontologie und historische Geologie, Abt. Paläobotanik, D-8000 München 2.

auf, die von BERGER (1957) als *Trapa zapfei* beschrieben wurden. Es erschien mir unwahrscheinlich, daß es sich um solch untypische *Trapa*-Nüsse handeln sollte und ich untersuchte die Exemplare nach Dehiscenz, Innervation und Oberflächenstruktur, wobei sofort die Verwandtschaft zur Gattung *Stratiotes* LINNE deutlich wurde.

Eine Aufsammlung an der Lokalität Langau und die Untersuchung der Pollenflora konnten die paläobotanischen Ergebnisse weiter abrunden. Der Großteil des geborgenen Fossilmaterials liegt im Naturhistorischen Museum Wien, ein kleinerer Teil in der Bayer. Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München.

Für die Möglichkeit, das Material neu zu bearbeiten und die Resultate zu publizieren, möchte ich dem Naturhistorischen Museum Wien meinen herzlichen Dank aussprechen. F. RÖGL (Wien) danke ich vor allem für stratigraphische Hinweise.

Frau E. KÖSTLER vom Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität München hatte die Freundlichkeit, das Manuskript zu schreiben. Bei den fotografischen Aufnahmen half Herr F. HÖCK vom selben Institut. Die REM-Fotos übernahm Fr. M. WERNER vom Institut für Allgemeine und angewandte Geologie der Universität München (Abt. Geochemie und Lagerstättenkunde), K. DOSSOW übernahm die Zeichnung der geographischen Karte, Frl. M. LARISCH machte die Pollenpräparate und Fr. H. THIELE-PFEIFFER (alle München) untersuchte sie auf den Polleninhalte hin. Allen genannten Personen danke ich hiermit herzlichst.

Fundort und Material

(Österr. Karte 1 : 50.000, Blatt Nr. 8, Geras, Rechtswert 15° 44' 6", Linkswert 48° 50' 50")

Der heute stillgelegte Braunkohlentagebau Langau bei Geras in Niederösterreich liegt in einem flachen Becken auf dem moldanubischem Grundgebirge. Eine Beschreibung der Schichtfolge gibt ZAPFE (1953). Danach findet sich in durchschnittlich 10 m Tiefe das Hauptflöz, das Oberflöz ist in mehreren Teilmulden mit wechselndem Relief ausgebildet und liegt manchmal nur einige Meter über dem Hauptflöz. Das Zwischenmittel und das Hangende bestehen aus grauen, tonigen Fein- bis Mittelsanden. An der Basis des Hauptflözes ist ein ca. 10 cm starkes Kohlenblatt abgespalten und im 10—20 cm starken Zwischenmittel von sandigem Kohlenton fand sich eine Fauna von Landsäugethieren und marinen Wirbeltieren (*Mastodon*, *Rhinocerotidae*, *Metaxytherium krahuletzki*, Crocodilier, Haifischzähne). Diese Fauna war ausschlaggebend für die Einstufung der Kohlen in das „Burdigal“.

Das Liegende des Hauptflözes besteht aus grünen, sandigen Tonen, Ton und tonigem Sand, der nach unten in Schotter übergeht. Etwa 60 cm unter der Kohle ist eine 10 cm mächtige Lage einer Lumachelle von Cerithien und

Cyrenen eingeschaltet. Der kristalline Untergrund wurde bei Bohrungen nicht erreicht, so daß die vollständige Schichtfolge nicht bekannt wurde.

Die von BERGER (1957) beschriebenen Samen stammen aus dem Hangenden des Hauptflözes im Abbaufeld C. Außer einem einzigen Haifischzahn (*Lamna* sp.) wurden dort keine weiteren Fossilien gefunden.

HOCHULI geht 1978 (S. 41) auf die Mikroflora von Langau ein und stellt sie in das Ottnangian (vgl. Näheres unter „Stratigraphische Einstufung“).

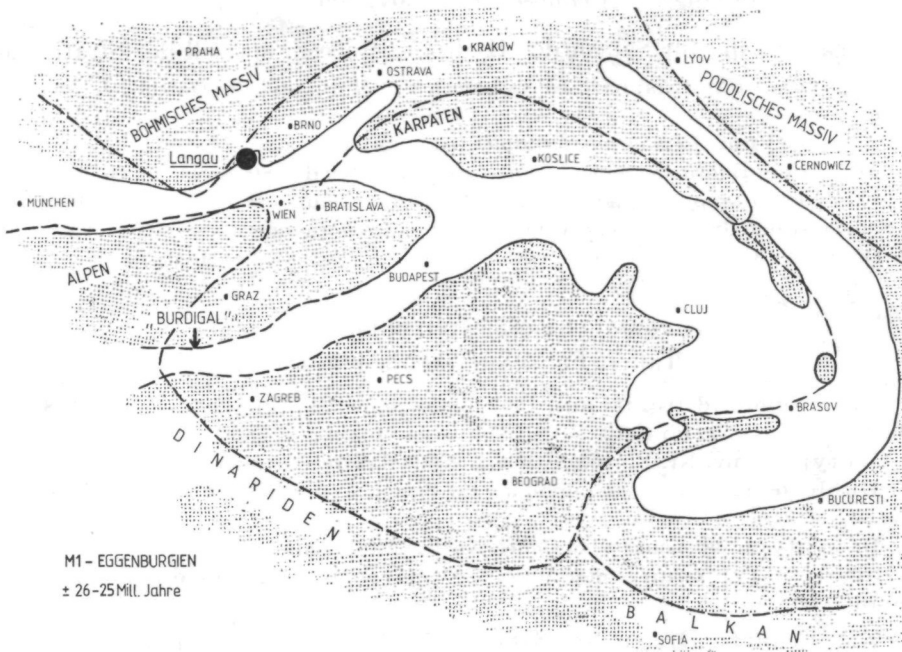


Abb. 1. Der Fundpunkt Langau bei Geras im Zusammenhang mit der untermiozänen Meeresbedeckung der Paratethys im südlichen Mittel-Europa (nach ČIČHA 1970; STEININGER & SENES 1971; STEININGER, RÖGL & MARTINI 1976 und Karte M₁-Eggenburg vom IGCP-Arbeitskreis 1978)

Zur paläogeographischen Lage des Fundpunktes wäre zu bemerken, daß er sich am Nordrand des untermiozänen Meeres der Zentralen Paratethys befand. Nur wenige Kilometer gegen Südosten und Osten lagern die untermiozänen Meeresablagerungen der Molassezone auf dem Kristallin der Böhmisches Masse auf. Eine Übersicht gibt Abb. 1 mit der Verbreitung des Meeres der Paratethys im Untermiozän.

Das Fossilmaterial liegt in einem grauen, harten und zähen, glimmerreichen Tonstein mit sandigen Komponenten und viel fein verteiltem Schwefel-eisen. Diese Ausbildung hinderte sehr stark bei der Präparation der Fossilien — ein Aufschlännen war nicht möglich. Es wurde nun ein eigenes Verfahren angewandt, wobei das Sediment um die darin steckenden Samen erst mit der

Präpariernadel angeritzt und sodann mit 10%-iger Peroxidlösung tropfenweise behandelt wurde. Dies geschah unter dem Binokular und konnte durch Wasserbeigaben bzw. Erhitzung durch Lampenlicht etwas gesteuert werden. Abspülung durch Wasser, langsame Trocknung und Behandlung mit Klarlack erbrachten beste Ergebnisse.

Systematische Beschreibung

Ceratostratiotes nov. gen.

Organgattung für Samen der Hydrocharitaceen, speziell der Stratioteae.

Derivatio nominis: nach Keros (griech.) = Horn, und der Gattung *Stratiotes* L. benannt.

Generotypus: *Ceratostratiotes zapfei* (BERGER) nov. comb.

Diagnose: Eiförmige Samen, dem allgemeinen Bau der *Stratiotes*-Samen ähnlich — mit subbasaler Mikropyle, apikaler Chalaza und einem häutigem Tegmen. Die Oberfläche der Samen ist mit Grübchen versehen und weist einige dorn- oder flossenartige Auswüchse auf. Die Raphe verläuft von apikal entlang der „Rückenflosse“ nach außen.

Ceratostratiotes zapfei (BERGER) nov. comb.

Taf. 1, Fig. 1—8, Taf. 2, Fig. 1—10

Basionym und Holotypus: 1957 *Trapa zapfei* BERGER, *Phyton* 7, 1—3, S. 157, Abb. 1 A. — Inv. Nr. Pb 453/I Naturhistorisches Museum Wien.

Isotypen: Inv. Nr. Pb 453/2—468/2, Naturhistorisches Museum Wien.

Dubletten: Bayer. Staatssammlung für Paläontologie und hist. Geologie München, o. Nr.

Locus typicus: Langau bei Geras, Nieder-Österreich.

Stratum typicum: Unter-Miozän, Ottnangien, Hangendes des Braunkohlen-Hauptflözes.

Emendierte Diagnose: Samen $4,5\text{--}6,5 \times 2,5\text{--}4,0$ mm groß, eiförmig, und dem allgemeinen morphologischen Bau nach den Samen von *Stratiotes* LINNE (rezente und fossile Arten) ähnlich. Dehiszenzlinie entlang des größten Umfanges, den Samen in zwei symmetrische Hälften zerlegend. Mikropyle basoventral gelegen; Chalaza apikal (vgl. Abb. 2B); die innere Samentesta ist dünnhäutig und längsgestreift. Die Oberfläche der Samen ist großgrubig (ca. 0,2 mm) ornamentiert (vgl. Taf. 1, Fig. 7, 8) und nicht mit der der meisten fossilen *Stratiotes*-Arten zu vergleichen. Als Besonderheit sind sowohl am Dehiszenzrand als auch lateral kamm-, buckel-, horn-, zapfen- oder dornartige Auswüchse entwickelt, die bis 5 mm lang werden können. Von diesen sind zu unterscheiden (die Nummern beziehen sich auf die Abb. 2 A, C, D):

- 1: ein dorsales, meist flossenartiges Paar, in das von apikal herlaufend die Raphe einmündet und am vorderen Rand entlang nach außen läuft (die Variabilität vgl. in Abb. 2)
- 2: ein basolaterales Stachel-Paar
- 3: ein meist dornartiges apikolaterales Paar
- 4: ein oft weit klaffendes apikoventrales Paar

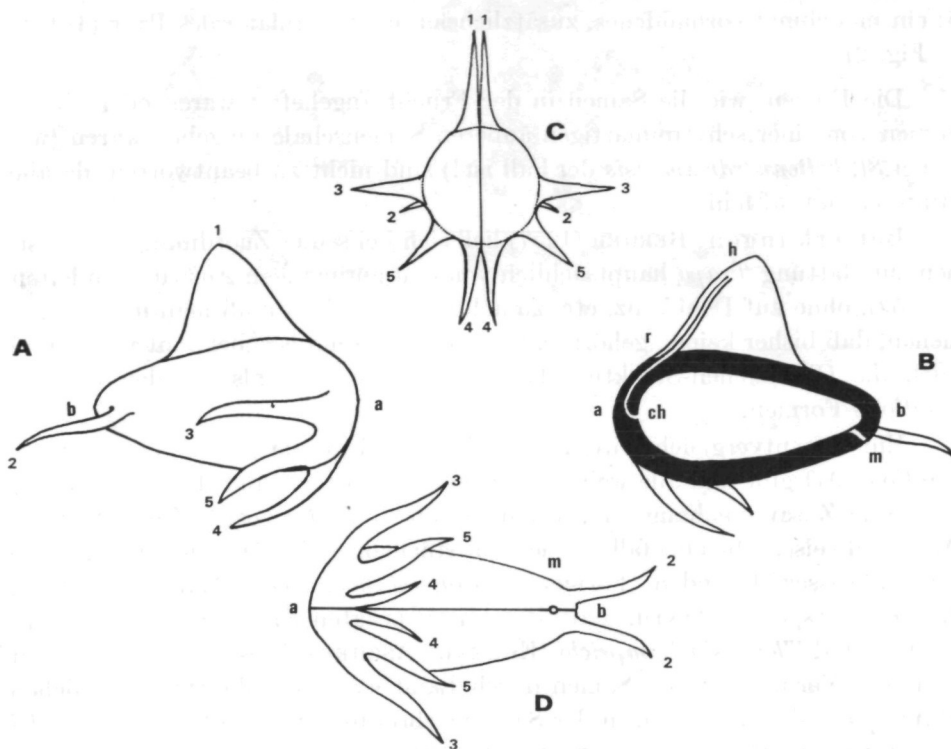


Abb. 2. Schemata zur Morphologie von Samen der Art *Ceratostratiotes zapfei* (BERGER) nov. comb.; A: von der äußeren Seite; B: von innen; C: von vorne; D: von ventral; schwarz = innere Samenschale; a = apikal; b = basal; m = Mikropyle; ch = Chalaza; r = Rapheleitbündel; h = Hilum;

Auswüchse: 1 = dorsales Paar 4 = apikoventrales Paar
 2 = basolaterales Paar 5 = apikoventrolaterales Paar (manchmal
 3 = apikolaterales Paar zusätzlich vorhanden)



Abb. 3. Variable Ausbildung der dorsalen Auswüchse von *Ceratostratiotes zapfei* (BERGER) nov. comb.

5: ein manchmal vorhandenes, zusätzliches apikoventrolaterales Paar (Taf. 2, Fig. 2).

Die Fragen, wie die Samen in der Frucht angeheftet waren oder ob die Samen von einer schwammartigen äußeren Samenschale umgeben waren (wie es bei *St. kaltennordheimensis* der Fall ist!) sind nicht zu beantworten, da alle Hinweise darauf fehlen.

Bemerkungen: BERGER (1957) ließ sich bei seiner Zuordnung der Fossilien zur Gattung *Trapa* hauptsächlich von den hornartigen Auswüchsen leiten (S. 153), ohne auf Dehiscenz, etc. zu achten. Allerdings muß man in Betracht ziehen, daß bisher keine „gehörnten“ *Stratiotes*-Exemplare bekannt waren und auch die Oberflächen-Struktur etwas anders aussieht als bei den meisten *Stratiotes*-Formen.

Ein Rezentvergleich wird hier nicht vorgelegt, da es nur eine rezente *Stratiotes*-Art gibt und alle weiteren Arten ausgestorben sind. Interessant mag in diesem Zusammenhang sein, daß nahe mit *Stratiotes* verwandte Gattungen Arten aufweisen, die ebenfalls Samen mit stacheligen Anhängseln haben, so die im Süßwasser lebenden Formen *Blyxa echinosperma* (CLARKE) MAXIM., *Blyxa ceratosperma* MAXIM. und die marin geprägten *Enalus acoroides* (L. fil.) STEUD., und *Thalassia Hemprichi* (EHRENB.) ASCHERS. Diese Ausbildung dient z. T. der Verbreitung der Samen durch Landtiere und gibt einen möglichen Hinweis auf die Bedingungen der Samenverbreitung bei *Ceratostratiotes zapfei* (vgl. HARTOG 1970 und ASCHERSON & GÜRKE 1889, S. 245).

Vergleich mit fossilen *Stratiotes*-Arten

Die Gattung *Stratiotes* L. war schon mehrfach Gegenstand eingehender monographischer Untersuchungen und so kann ich vor allem auf CHANDLERS (1923), HOLY & BŮŽEKS (1966) und PALAMAREVS (1978) Werke verweisen, in denen Vergleichsdaten, Morphologie und ökologische Aspekte behandelt werden.

Ich kann mich des Eindrucks nicht erwehren, daß die fossilen Arten, bis auf *Stratiotes aloides* L. f. *intermedius* HARTZ, einer anderen, nahe verwandten, ausgestorbenen Gattung angehören, da die Morphologie der rezenten und fossilen Arten sehr unterschiedlich ist. Speziell die bei den fossilen Arten auftretende schwammartige, äußere Samenschale (fast nie erhalten) mit ganz wenig ornamentierter bis glatter Oberfläche, deren Dicke etwa der der inneren Schicht entspricht, ist bei der rezenten Art nicht ausgebildet. Bei einer neuerlichen Untersuchung der ganzen Gruppe müßten auch histologische Nachweise erbracht werden.

Ein Vergleich mit den häufigsten Arten von *Stratiotes* aus dem europäischen Tertiär ist auf den ersten Blick wenig Erfolg versprechend — wenn man die Oberflächenstruktur und Gesamtmorphologie betrachtet. Nur die Innervation, die häutige Samentesta und die Größe stimmen relativ gut überein. Die meist mit basalem Kragen und warzig-rugoser Oberfläche versehenen, mit den österreichischen Fossilien verglichenen Samen gehören zu folgenden Arten:

St. kaltennordheimensis (ZENKER) KEILHACK; *St. neglectus* CHANDLER; *St. websteri* (BRONGN.) ZINND.; *St. acuticostatus* CHANDLER; *St. tuberculatus* E. M. REID; *St. zinndorfi* KIRCHHEIMER; *St. sibiricus* DOROFEEV (vgl. zu allen CHANDLER, 1923; REID & CHANDLER, 1926; KIRCHHEIMER, 1957 und DOROFEEV, 1963). Weiterhin sind die rezente *St. aloides* L. und die dieser morphologisch nahestehenden fossilen Formen, *St. aloides* L. f. *intermedius* HARTZ, *St. thalictroides* (BRONGN.) CHANDLER und *St. inversus* NIKITIN zu lang und schmal, aber auch zu glatt (auf der Oberfläche der Samenschale — äußere Schicht?) (vgl. HARTZ 1909; CHANDLER 1923 und NIKITIN 1965).

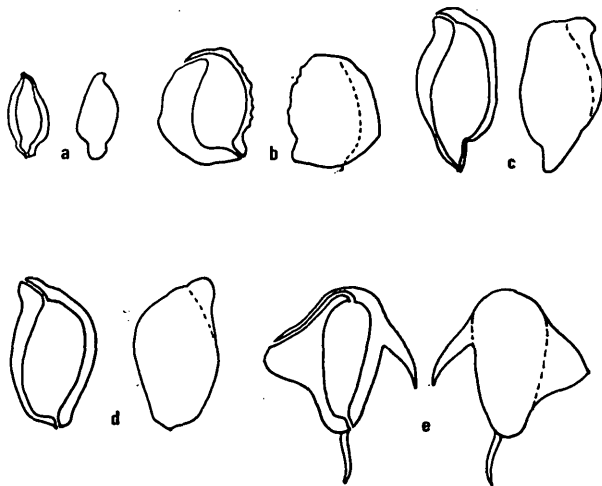


Abb. 4. Morphologischer Vergleich einiger fossiler *Stratiotes*-Samen sigmoider Form, z. T. mit leistenartigen Auswüchsen; links oben das Hilum bzw. Chalaza, basal die Mikropyle

a) *Stratiotes minutissimus* CHANDLER

d) *Stratiotes websteri* (BRONGN.) ZINNDORF

b) *Stratiotes headonensis* CHANDLER

e) *Ceratostratiotes zapfei* (BERGER) nov. comb.

c) *Stratiotes hantonensis* CHANDLER

Es gibt nun aber eine Gruppe von *Stratiotes*-Arten, die näher zu einem Vergleich in Frage kommt, wenn sie auch eine kleingrubige Oberflächenstruktur, meist mit in Reihen stehenden Warzenleisten aufweist — und noch dazu meist kleinere Samen hat. Es sind dies die Arten *St. headonensis* CHANDLER, *St. hantonensis* CHANDLER und *St. minutissimus* CHANDLER (vgl. dazu CHANDLER 1960, S. 222—223, Taf. 33, Fig. 87—95; 1963 a, S. 339, Taf. 27, Fig. 11—19 und 1963 b, S. 62—63, Taf. 7, Fig. 38—44, Taf. 8, Fig. 1—32). Gemeinsam ist ihnen eine sehr unregelmäßige Form — “hooked at the base, sigmoidal in outline” (CHANDLER 1963 b, S. 62) und ein z. T. deutlich leisten- oder flügelartig angelegter Kiel (vgl. Abb. 4). Es läßt sich schön zeigen, daß hier morphologische Details vorliegen, die „unausgereift“ wirken, immer im Hinblick auf *Ceratostratiotes zapfei*, wo die Auswüchse wirklich ausgebildet sind. Die eben erwähnten Arten aus England und Rumänien sind aus dem mittleren Eozän bis zum

unteren Oligozän bekannt. Es ist durchaus möglich, daß es sich bei den unregelmäßigen Formen um homologe Ausbildungen handelt, die keinerlei nähere Verwandtschaftsverhältnisse bedeuten. Interessant ist jedoch, daß auch die rugosen Formen bereits im Eozän vorhanden waren und es sich also um zwei Hauptlinien der Entwicklung handeln könnte. Zudem hat PALAMAREV (1973, S. 94) bei *St. hantonensis* neue Formen aufgestellt, die die Variabilität der Art zeigen und bereits ein Bild vermitteln zwischen den „sigmoiden“ und den „normallänglich-eiförmigen“ Typen (vgl. Abb. 4).

Schließlich sei noch eine Idee erwähnt, die den dorsalen Buckel unseres Fossils (Abb. 5b) mit der Rapheleitung betrifft. Vergleicht man die Samen von *St. websteri* (Abb. 5a) und *St. thalictroides* mit anderen fossilen Samen, so fällt das apikale Hilum auf einem höckerartigen Auswuchs auf. Bei allen anderen Arten (*St. kaltennordheimensis* z. B., Abb. 5c) liegt das Hilum median bis basal

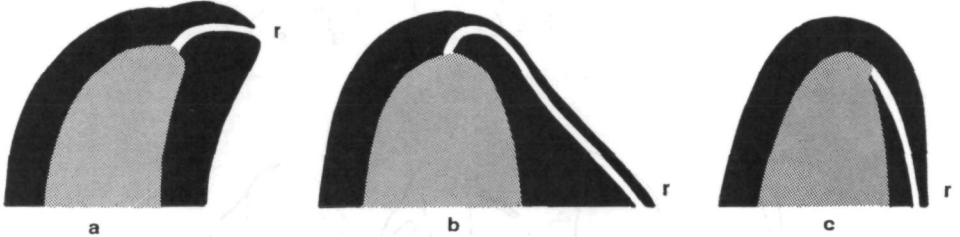


Abb. 5. Rapheverlauf (r) bei *Stratiotes websteri* (a), *Ceratostratiotes zapfei* (b) und *Stratiotes kaltennordheimensis* (c); schwarz = Samenschale; grau = Samenfach

(vgl. Abb. 5). Vielleicht bestehen auch hier wiederum Beziehungen zu den untermiozänen Langauer Fossilien. *St. websteri* und *St. thalictroides* stammen aus mittel- bis ober-oligozänen Sedimenten Frankreichs und Deutschlands (vgl. CHANDLER 1923, S. 128, Taf. VI, Fig. 1 und S. 129, Taf. VI, Fig. 7).

Geographische, ökologische und morphogenetische Überlegungen

Wie bereits näher bei HOLY & BŮŽEK (1966, S. 108) dargelegt, ist die Gattung *Stratiotes* heute nur mit einer Art als Wasserpflanze in Europa und West-Sibirien verbreitet. Sie war früher bedeutend artenreicher vertreten und ist bis ins Eozän zurück zu verfolgen.

Unsere stacheligen Fossilien sind sensu PALAMAREV (1978, S. 113) als zu einer Art mit geringster geographischer und stratigraphischer Reichweite gehörig anzusehen — osteuropäischer Verbreitung und untermiozäner Einstufung.

Warum nun unsere Art plötzlich lange Auswüchse bekommen hat — und das nur an einer Lokalität in Europa — ist ein interessantes Phänomen *), zu

*) Allerdings gibt es auch bei *Ceratophyllum pentecanthum* HAYNALD aus einem Teich der erzbischöflichen Parkanlage in Kalocsa (Ungarn) ähnliche „übertrieben“ ausgebildete Stachelfortsätze.

dem PALAMAREV (1978) für die Gattung *Stratiotes* einige Gedanken gebracht hat. Zuerst die Tatsachen: das tonige Zwischenmittel (mit viel Schwefelkies) zwischen dem Haupt- und dem Hangend-Flöz von Langau wird als marin beeinflusst angesehen (vgl. ZAPFE 1953, BERGER 1957, S. 152). Man könnte nun die Frage stellen, ob der Salzgehalt des nahen Meeres die Auswüchse an unseren Fossilien gefördert hat — dies bestätigt PALAMAREV (1978, S. 114) für *Stratiotes*. Er erwähnt ... „daß die Gattung eine ökologische Evolution erfahren hat, die mit den Veränderungen des Wassermilieus in Verbindung steht. So waren ihre Urvertreter Bewohner der sog. Übergangsküstenzonen oder Ökotone, in denen der Einfluß des Meerwassers noch vorhanden ist ...“.

Wir haben also für die „sigmoide Gruppe“ extreme physikalische Bedingungen, aber trophisch sehr günstige, in schwach ausgesüßten Meeresbecken, ebenso aber auch eine große Arten- und Individuenzahl (ibid. S. 115). Wie bereits oben erwähnt, gehören *St. headonensis*, *St. hantonensis*, *St. orbicularis* und *St. minutissimus* zu dieser Gruppe von fast eurithermen und euryhalinen Formen der Hydrocharitaceen, zusammen mit *Ceratostratiotes zapfei*.

Dieser ersten Gruppe steht eine zweite gegenüber, die in bereits ausgesüßten Meeresbereichen bzw. im Süßwasser lebt und zu der vor allem *St. websteri* gehört, aber auch schon *St. kaltennordheimensis*. Die dritte Gruppe ist dann an reine Inland-Süßwasserbedingungen angepaßt (*St. aloides*).

Über die mit unseren Fossilien vergesellschaftete Phytozönose sind nur bedingt Aussagen zu machen, da nur wenige weitere Pflanzenreste vorliegen. Diese wurden bei einem Besuch auf der Halde der ehemaligen Kohlengrube Langau im August 1978 gefunden. Sie lagen z. T. in den kohligen und tonigen Sedimenten, z. T. wurden sie aus den mitgenommenen Proben ausgeschlämmt. Leider ist die stratigraphische Lagerung der Sedimente nicht mehr zu eruieren. Möglicherweise stammen die von mir auf Halde gefundenen Pflanzenreste aus einer anderen Tonlage als die Originale ZAPFES (in den ursprünglich vorliegenden Tonstein-Handstücken wurden keine weiteren Pflanzenfossilien gefunden!). Aus diesen neu aufgesammelten Proben ließ sich nun folgende Florula gewinnen:

Tonstein: *Glyptostrobus europaeus* (BRONGN.) HEER; (Zapfen, Samen). *Myrica boveyana* (HEER) CHANDLER; (Steinkerne). *Chionanthus kornii* GREGOR; (Steinkerne). *Stratiotes kaltennordheimensis* (ZENK.) KEILHACK; (Samen). *Ceratostratiotes zapfei* (BERGER) GREGOR; (Samen).

Kohle: *Glyptostrobus europaeus* (BRONGN.) HEER; (Samen). *Myrica ceriferiformoides* BŮŽEK & HOLÝ; (Steinkerne). *Carpolithus hafniensis* HARTZ (= *Spondiaecarpum turbinatum* MENZEL; (Steinkerne). *Stratiotes kaltennordheimensis* (ZENKER) KEILHACK; (Samen). *Spirematospermum wetzleri* (HEER) CHANDLER; (Samen).

Die Florula ist äußerst arm sowohl an Individuen als auch an Arten, was entweder am feuchten Standort liegen mag (Sumpfwald-Buschmoor-Tümpel), der wohl in der Nähe zu suchen ist — oder an der stratigraphisch tiefen Lage mit kühlem Subtropenklima und einer möglichen Pionierflora (Meeresrand?).

Manche Endokarprien von *Carpolithus hafniensis* aus der Kohle sind so stark abgeschliffen, daß auf einen längeren Transportweg oder sogar Um-

lagerung gedacht werden könnte (vgl. HARTZ 1909, S. 278). Die Kohle wäre demnach als semiautochthon oder sogar allochthon anzusehen, wobei aber die Unsicherheit der Aussage durch die wenigen Reste bedingt wird.

Eine vermutete Ähnlichkeit mit einer Zönose einer mangroveähnlichen Formation (vgl. PALAMAREV 1978, S. 117) bestätigt sich demnach nicht. Es lassen sich zusammenfassend zur damaligen Zeit eindeutige Sumpfbgebiete mit Wasserpflanzen (*Stratiotes* und *Ceratostratiotes*), aber auch mit Formen nur teilweise überfluteter Böden (*Glyptostrobus*, *Myrica*, *Carpolithus hafniensis*) oder trockener Inseln (*Chionanthus*) darin rekonstruieren. Ein paralischer Einschlag ist damit nicht beweisbar, aber auch nicht abzulehnen.

Eine kleine Probe des Sedimentes, das die Samen beinhaltete, wurde zusätzlich aufbereitet und auf den Pollengehalt hin untersucht. Fr. H. THIELE (Institut f. Paläontologie u. hist. Geol. München), die sich freundlicherweise der Präparate annahm, konnte folgende Taxa benennen, die die Zusammenstellungen von KLAUS (1952, S. 71) und vor allem von OBRITZHAUSER (1954, S. 331—359) bestätigen bzw. ergänzen:

Sporen: *Leiotriletes maxoides* (*Lygodium*; = *Lygodioisporites adriennis*); *Laevigatisporites haardti* (Polypodiaceae); *Baculatisporites primarius* (*Osmunda*).

Pollen: *Pinus*; *Picea*; „*Glyptostrobus*“; Ericaceae; Ulmaceae; *Myrica*; *Momipites punctatus* (cf. *Engelhardtia*); Oleaceae; *Liquidambar* (?); *Tripolporopollenites pseudocingulum*; als die häufigsten Taxa können die Pinaceen und Taxodiaceen gelten.

Aus dieser Aufstellung lassen sich folgende Rückschlüsse auf die Vegetation im Gebiet von Langau zur Zeit von *Ceratostratiotes zapfei* ziehen: die während der Braunkohlenbildung herrschenden Bedingungen mit Myricaceen-Betulaceen- oder Taxodiaceen-Cupressoideen-Bruchwäldern werden hier fortgeführt, wobei aber auch verschiedene allochthone Elemente mit eingeweht wurden. Ergänzend sei erwähnt, daß HOCHULI (1978, S. 41) aus Proben von der Halde in Langau vor allem Ulmaceen, aber auch Gramineen und viele Pinaceen nachweisen konnte.

Morphogenetische Überlegungen sind im Moment noch schwierig, aber es lassen sich, wie bereits erwähnt, im Eozän und Oligozän bereits Formen unterscheiden, die „beginnende“ Auswüchse bzw. Leisten aufweisen (vgl. Abb. 4), allerdings auch schon Arten mit rugosen Samenschalen, die normale Wanddicken haben. Im Miozän sind dann nur noch Arten ohne Auswüchse zu finden (außer unserem Fossil) und die meisten haben dann in Reihen liegende Warzen auf der kleingrubigen Oberfläche. Vergleicht man das morphogenetische Bild (in HOLÝ & BŮŽEK 1966, S. 122), so fällt z. B. die Langlebigkeit von *St. kaltenordheimensis* auf, gerade im Gegensatz zu den „marinen“ Typen, wie *St. hantonensis*, etc. Unser Fossil-Typ müßte als vermutlicher Endemit im Untermiozän eingefügt werden und stellt sicherlich einen sehr kurzlebigen Seitenzweig der Evolution dar. Es erscheint mir sicher, daß die Abzweigung der neuen Art nicht erst im Oligozän (z. B. von *St. websteri*) oder Eozän erfolgte, sondern noch früher. Für diese Theorie spricht die ausgefeilte morphologische Ausbildung von *Ceratostratiotes zapfei*.

Stratigraphische Einstufung

Stratigraphisch sind die Vertreter der Hydrochariteae seit dem Eozän bekannt und haben ein gehäuftes Vorkommen im Eozän, aber auch in mittelmiozänen autochthonen Sedimenten. Im Pliozän verschwinden die rugosen, gedrungenen Formen und machen länglich-schlanken, feinornamentierten Samen der rezenten Art Platz. *Ceratostratiotes zapfei* scheint auf das Untermiozän beschränkt zu sein und ist bisher noch an keiner anderen Fundstelle nachgewiesen worden. In dieser Zeit finden wir zusätzlich die Arten *St. sibiricus*, *St. zinndorfi* und *St. kaltennordheimensis*.

Die burdigale Einstufung der Liegendsedimente der Kohle von Langau wird von ZAPFE (1953, S. 14, 15), KLAUS (1952) und OBRITZHAUSER (1954) diskutiert. Unsere *Ceratostratiotes*-Fossilien gestatten keine stratigraphische Aussage. Die Begleitflora andererseits macht einen durchaus „mittelmiozänen“ Eindruck und könnte auch in der Oberpfälzer Braunkohle gefunden worden sein (vgl. GREGOR 1978 und 1980). Die einzelnen Arten gestatten dazu folgende Aussagen:

Spirematospermum wetzleri, *Glyptostrobis europaeus* und *Carpolithus hafniensis* sind als „autochthone Durchläufer“ zu betrachten und sind vom Oligozän bis zum Pliozän verbreitet. *Myrica boveyana* stellt ein altertümliches Element dar, ebenso wie die warzige *M. ceriferiformoides*. Erstere findet sich hauptsächlich im Eozän des London-Tons, im Oligozän von Bovey Tracey (beidesmal England) und im Mittel-Miozän der Lausitz und der Oberpfalz (Deutschland). Letztere kommt fast nur im Unter- und im Mittel-Miozän Böhmens, der DDR und der Oberpfalz vor. *Stratiotes kaltennordheimensis* ist vom Oligozän bis zum Obermiozän nachgewiesen und *Chionanthus kornii* vor allem im Mittelmiozän.

Ein Vergleich mit den ähnlich alten Floren des europäischen Raumes stellt sich folgendermaßen dar:

Die größte Ähnlichkeit hat die Langauer Flora mit der aus dem Chomutov-Most-Teplice-Becken (vgl. HOLÝ & BŮŽEK 1964) mit den gemeinsamen Arten *Glyptostrobis europaeus*, *Spirematospermum wetzleri*, *Stratiotes kaltennordheimensis*, *Myrica boveyana* (als *M. suppanii* bezeichnet) und *Myrica ceriferiformoides*. Diese tschechische Flora wird als „helvetisch“ oder „tortonisch“ angesehen. Mit der benachbarten Flora von Safov (KNOBLOCH 1978) hat unsere aus Langau nur *Glyptostrobis*, *Stratiotes* und *Myrica ceriferiformoides* gemeinsam (Ottwang bis Baden) und mit der aus Maiersch (Horner Becken, Niederösterreich; Eggenburgien) Formen wie *Stratiotes*, *Myrica boveyana* und *Carpolithus hafniensis*.

Der Prozentsatz verschiedener Pflanzenelemente der Langauer Flora liegt bei 57% paläotropischer und 43% arktotertiärer sowie 85% exotischer und 15% einheimischer Elemente. Diese Zahlen decken sich fast vollständig mit denen der Lokalität Viehhausen (Regensburg, Oberpfalz; vgl. GREGOR 1980, S. 66). Hier sind die Werte 54 und 46 sowie 81 und 19 Prozent. Die Flora von

Viehhausen wird in das Unter-Torton eingestuft, wobei besonders ein mittelmiozäner Faunenanteil zu erwähnen ist.

Weitere Florenvergleiche, vor allem mit solchen aus dem süddeutschen Bereich, können im Moment noch nicht durchgeführt werden, da eine Auswertung noch fehlt.

Pollenanalytische Untersuchungen der letzten Zeit haben eine starke Häufung der arktotertiären Elemente, sowie ein gehäuftes Auftreten der Gramineen gezeigt. Dies geht kongruent mit den Bedingungen anderer Floren aus dem Ottnang (vgl. HOCHULI 1978, S. 41). Andererseits erwähnt derselbe Autor eine stärkere Zunahme der thermophilen Elemente als sonst in Proben des gleichen Alters.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die artenarme Flora aus den hangenden Tonen und Kohlen von Langau vermutlich in den Zeitraum zwischen dem höheren Untermiozän und dem tieferen Mittelmiozän gestellt werden kann.

Die Klimadaten, die HOCHULI (1978, S. 44) angibt, können von den gefundenen Fruktifikationen her gesehen, nur bestätigt werden — höchstens noch minimal abgemildert werden. Die mittlere Jahrestemperatur dürfte 12—15° C betragen haben, die jährliche Regenmenge etwa 1200—1500 mm. Zum Vegetationsvergleich können die „Deciduous“- oder „Mixed-mesophytic Forests“ Chinas, Japans oder Nordamerikas herangezogen werden.

Literatur

- ASCHERSON, P. & GÜRKE M. (1889): Hydrocharitaceae. — In: ENGLER, A. & K. PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien, II, 6: 238—258. — Leipzig.
- BERGER, W. (1957): Eine neue fossile Wassernuß aus den untermiozänen Braunkohlenablagerungen von Langau bei Geras in Niederösterreich. — *Phyton*, 7/1—3: 152—158, 2 Abb. — Graz.
- BŮŽEK, C. & HOLÝ F. (1964): Small-sized Plant Remains from the Coal Formation of the Chomutov-Most-Teplice Basin. — *Sborn. geol. Ust. Čsl., pal.*, 4: 105—138, 3 Abb., 8 Taf. — Praha.
- CHANDLER, M. E. J. (1923): The Geological History of the Genus *Stratiotes*: An Account of the Evolutionary Changes which have occurred within the Genus during Tertiary and Quarternary Times. — *Quart. J. Geol. Soc. London*, 79: 117—138, 2 Taf. — London.
- (1960): Plant Remains of the Hengistbury and Barton Beds. — *Bull. brit. Mus. (natur. Hist.)*, Geol., 4/6: 193—238, Taf. 29—35. — London.
- (1963): Revision of the Oligocene Flores of the Isle of Wight. — *Bull. brit. Mus. (natur. Hist.)*, Geol., 6/3: 321—384, Taf. 27—35. — London (1963a).
- (1963). The Lower Tertiary Floras of Southern England. 3. Flora of the Bournemouth Beds, the Boscombe, and the Highcliff Sands. — *Brit. Mus. natur. Hist.*, XI+169 S., 25 Taf. — London (1963b).
- DOROFEEV, P. I. (1963): Die tertiären Floren Westsibiriens. — *Akademia Nauk SSSR, Bot. Inst. V. L. KOMAROV*, 287 S., 38 Abb., 50 Taf. — Moskau—Leningrad.
- GREGOR, H.-J. (1978): Die miozänen Frucht- und Samen-Floren der Oberpfälzer Braunkohle. I. Funde aus den sandigen Zwischenmitteln. — *Palaeontographica*, B 167/1—6: 8—103, Taf. 1—15, 4 Tab., Stuttgart.
- (1980): Die miozänen Frucht- und Samen-Floren der Oberpfälzer Braunkohle.

- II. Funde aus den Kohlen und tonigen Zwischenmitteln. — *Palaeontographica* B 174/1–3: 7–94, Taf. 1–15, 3 Tab. — Stuttgart.
- HARTOG, C. den (1970): *The Sea-grasses of the World*. — *Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Afd. Natuurk., Tweede Reeks*, 59/1: 275 S., 31 Abb. — Amsterdam.
- HARTZ, N. (1909): *Bidrag til Danmarks tertiaere og diluviale Flora*. — *Danmarks geol. Undersog., (II)* 20: 292 S., 13 Taf. — Kobenhavn.
- HOCHUL, P. A. (1978): Palynologische Untersuchungen im Oligozän und Untermiozän der Zentralen und Westlichen Paratethys. — *Beitr. Paläont. Österr.*, 4: 132 S., 14 Taf., 3 Tab. — Wien.
- HOLÝ, F. & BŮŽEK C. (1966): Seeds *Stratiotes* L. (Hydrocharitaceae) in the Tertiary of Czechoslovakia. — *Sborn. Geol. VED, pal.*, 8: 105–135, 10 Taf. — Praha.
- KIRCHHEIMER, F. (1957): *Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit*. — 672 S., 55 Taf., 1 Karte. — Halle/Saale (VEB W. Knapp-Verlag).
- KLAUS, W. (1952): Bemerkungen zur Palynologie der Hausruck-Kohlen. — *Anz. österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl.*, 1952: 69–77, 1 Tab. — Wien.
- KNOBLOCH, E. (1978): Die untermiozäne Flora von Safov in Südmähren. — *Vestn. Ustr. Ust. Geol.*, 53: 153–162, 2 Taf., 1 Abb. — Praha.
- NIKITIN, P. A. (1965): Die aquitane Samenflora von Lagernovo Sad (Tomsk). — 119 S., 23 Taf. — Tomsk (Hrsg. Tomsk Universität, W. W. KUIBISHEV).
- OBRITZHAUSER, H. (1954): Pollenanalytische (palynologische) Untersuchungen an der untermiozänen Braunkohle von Langau bei Geras, NÖ. — *Sitzb. österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. I*, 163: 225–374, 33 Abb., 1 Profil. — Wien.
- PALAMAREV, E. (1970): Fossile Floren aus drei Braunkohlenbecken in Südwestbulagrien. — *Bull. Inst. Bot.*, 20: 35–79, 5 Abb., 7 Taf. — Sofia.
- (1973): Die Eozäne Flora des Burgas-Beckens. — *Bull. Inst. Bot.*, 24: 75–124, 5 Abb., 7 Taf., 2 Tab. — Sofia.
- (1978): Aspekte über die ökologische Evolution und die Arealgestaltung der Gattung *Stratiotes* L. im Tertiär Eurasiens. — *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 30: 112–119. — Frankfurt a. M.
- REID, E. M. & CHANDLER M. E. J. (1926): *The Bembridge Flora. Catalogue of Cainozoic Plants in the Department of Geology, I*. — VIII+206 S., 12 Taf. — London (Brit. Mus. (natur. Hist.).
- ZAFFE, H. (1953): Zur Altersfrage der Braunkohlen von Langau bei Geras in Niederösterreich. — *Berg- und Hüttenm. Monatsh.* 98/1: 12–16, 2 Abb. — Wien.
- (1956): Die geologische Altersstellung österreichischer Kohlenlagerstätten nach dem gegenwärtigen Stand der Kenntnis. — *Berg- und Hüttenm. Monatsh.*, 101/4: 71–81, 4 Tab. — Wien.

Tafelerklärungen

Ceratostratiotes zapfei (BERGER) nov. comb.

Tafel 1

Fig. 1. Holotypus Inv. Nr. Pb 453 (BERGER 1957, S. 154, Abb. 1A). Untypisches Exemplar mit abgebrochenen Auswüchsen (r).

Fig. 2. Isotypus Inv. Nr. Pb 460/2. Same mit gut ausgebildeten Dornfortsätzen (r).

Fig. 3. Isotypus Inv. Nr. Pb 458/1 (BERGER 1957, S. 154, Abb. 1D). Z. T. zerbrochener Same (l).

Fig. 4. Isotypus Inv. Nr. Pb 462. Besterhaltenes Fossil mit dorsalen, basalen und apikalen Stachel-Auswüchsen (r).

Fig. 5. Isotypus Inv. Nr. Pb 453/2 (BERGER 1957, S. 154, Abb. 1B). Same mit kleiner dorsaler Flosse (l).

Fig. 6. Isotypus Inv. Nr. Pb 464. Same mit zwei deutlichen, apikalen, vorstehenden Auswüchsen (r).

Fig. 7. Isotypus Inv. Nr. Pb 458/2. Samenhälfte in Innenansicht, Tegmenresten und umgebogenem, dorsalem Auswuchs (r).

Fig. 8: Isotypus Inv. Nr. Pb 460/3. Samenhälfte im Tonstein liegend, mit schüssel-förmiger Samenhöhlung (l).

Tafel 2

Fig. 1. Isotypus Inv. Nr. Pb 462. Isolierte Samenhälfte (vgl. Taf. 1, Fig. 4) mit gut-erhaltenen Auswüchsen; a) von außen (r), b) von innen (l).

Fig. 2. Isotypus Inv. Nr. Pb 465. Samenhälfte mit drei apikalen Auswüchsen (vgl. Abb. 1) (r).

Fig. 3. Isotypus Inv. Nr. Pb 466. Ganzer Same von ventral, links die Mikropyle zeigend (r).

Fig. 4. Isotypus Inv. Nr. Pb 467. Samenhälfte von innen mit geradem dorsalem Auswuchs (l).

Fig. 5. Isotypus Inv. Nr. Pb 463. Samenhälfte von dorsal, zwei gut ausgebildete apikale Stacheln zeigend (r).

Fig. 6. Isotypus Inv. Nr. Pb 457. Samenhälfte mit kleiner dorsaler Flosse (r); (BERGER 1957, S. 154, Abb. 1L).

Fig. 7. Isotypus Inv. Nr. Pb 468/1. REM-Aufnahme der Samenoberfläche mit grubiger Skulptur; $\times 15$.

Fig. 8. Isotypus Inv. Nr. Pb 468/1. REM-Aufnahme der Samenoberfläche mit Grübchen-Ansicht; $\times 30$.

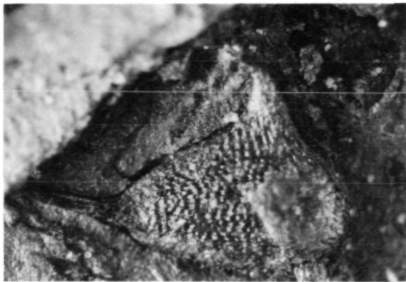
Fig. 9. Isotypus Inv. Nr. Pb 468/2. REM-Aufnahme des Samenschalen-Querbruches mit schwammartigen Zellen; $\times 75$.

Fig. 10. Isotypus Inv. Nr. Pb 468/2. REM-Aufnahme einzelner Zellen aus der Samenschalenwand mit Tüpfeln; $\times 370$.

Das Material befindet sich im Naturhistorischen Museum Wien. Die Vergrößerung, wenn nicht anders angegeben, ist $\times 4$. Die Orientierung der Fossilien ist jeweils so, daß der dorsale Auswuchs oben liegt; der apikale Bereich ist entweder links oder rechts gelegen und wird bei der Beschreibung der einzelnen Fig. mit l oder r angegeben.



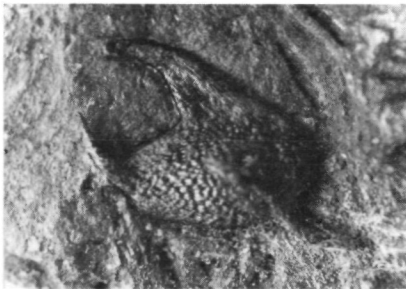
1



2



3



4



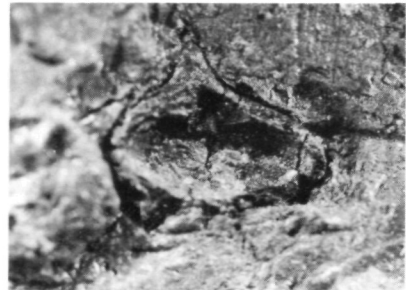
5



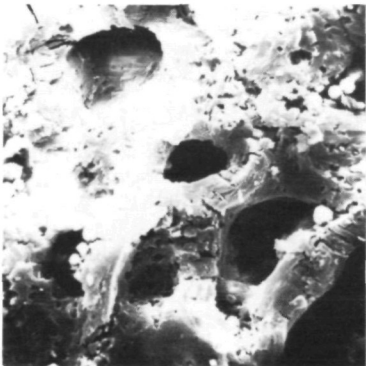
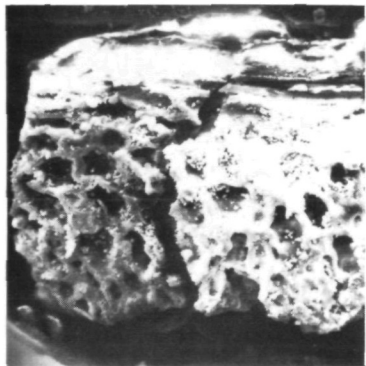
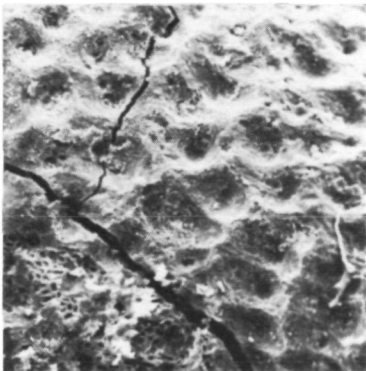
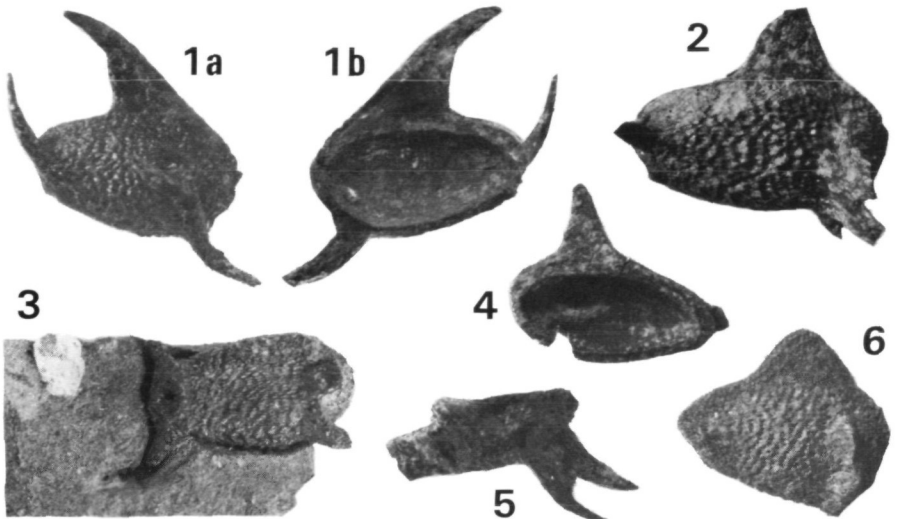
6



7



8



9 10

Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	119—125	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	---------	---------------------

Ein Nothosaurier-Schädel aus dem Muschelkalk des Wadi Ramon (Negev, Israel)

Von GEORG HAAS ¹⁾

(Mit 5 Tafeln)

Manuskript eingelangt am 27. April 1979

Schädelreste und andere zerstreute Skelett-Elemente von Nothosauriden gehören zu den häufigsten Resten von fossilen Wirbeltieren aus dem Trias-Gebiet des Wadi Ramon, etwa 100 km südlich von Beersheba. Über diese Funde liegen mehrere Arbeiten vor (SWINTON 1952, BROTZEN 1956, PEYER 1955, HAAS 1963).

Der Schädel, der das Thema dieser Mitteilung darstellt, ist insofern bemerkenswert, daß er im Rostralbereich nur wenig durch Gesteinsdruck verzerrt ist, und dank der Unvollständigkeit des Schädeldaches im Bereich des Parietale einen endokranialen Ausguß zeigt, der mit der Beschreibung eines solchen durch EDINGER (1921) verglichen werden soll. Caudalwärts macht sich der Gesteinsdruck durch eine beträchtliche Asymmetrie in der Längs- und Vertikaldimension drastisch bemerkbar durch eine Zerdehnung der linken Hinterpartie des Schädels verglichen mit der Gegenseite. Diese Hinterecke erscheint der rechten gegenüber etwas mehr abgeplattet, was in der Dorsal- und der Hinteransicht (Taf. 1 und 5) klar zum Ausdruck kommt. Bemerkenswert ist auch die Tatsache, daß der Unterkiefer in seinem natürlichen Verband mit dem Schädel sehr gut die Okklusion der beiden Zahnreihen zeigt.

Das Stück wurde vor etwa zwei Jahren von meinem Kollegen Prof. E. TCHERNOW gefunden, bisher das größte und vollständigste Exemplar eines Nothosaurier-Schädels aus dem Gebiet, mit einer Totallänge von rund 310 mm. Es möge nach dem Finder *N. tchernowi* benannt werden (siehe S. 123).

Die Oberansicht (Taf. 1) zeigt, daß die Schnauzenpartie vollständig ist, beiderseits bis zum Vorder- und Unterrand der Orbita; rechts ist auch die Postorbitalspange und auch ein Teil des vorderen Schädeldaches erhalten, während links der Matrixpfropfen in der Orbita deren Hinterrand genau wiedergibt. Eine deutliche Stufe im Verlauf der Matrix zeigt, der vollständig

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Georg HAAS, Dept. of Zoology, Hebrew University, Jerusalem. — Israel.

erhaltenen Gegenseite entsprechend, den vorderen und medialen Umriß der Temporalöffnung dank dem wohl erhaltenen Abdruck der fehlenden knöchernen Dachelemente. Im Bereich des Schläfendurchbruchs, der von einer mächtigen Masse der äußeren Adductoren ausgefüllt war, und dahinter, ist das Schädeldach verschwunden, aber ein Ausguß der encephalen Hohlräume im mittleren und caudalen Bereich ist gut erhalten. Leider fehlt auch der Knochen an der dorsalen, postero-lateralen Schädellecke. Nur rechts ist der volle Verlauf des Jochbogens ziemlich gut erhalten (vergleiche die Dorsal- mit der Lateralansicht, Taf. 1 und 2, Fig. 1).

Diese besser erhaltene Seite zeigt Taf. 2, die die überaus flache Schädelform mit den nach oben gerichteten, daher schlecht sichtbaren Nares und die sehr stark nach dorsal ausgerichtete Orbitalregion umfaßt. Der langsam schräg nach hinten ansteigende Jochbogen ist fast in seiner Gesamtlänge erhalten. In der sehr flachen Präorbitalpartie fallen die beiden weit dorsalwärts vorspringenden Fangzähne auf, die die benachbarten an Länge um das Doppelte übertreffen. Leider fehlt im Bereich der Temporalgrube die caudale hintere Profilgrenze; sie war zweifellos sehr niedrig und dürfte zum Teil tiefer gelegen sein als das Hinterende des Jochbogens. Die beiden ersten Abbildungen zeigen sehr klar, wie die vorderen Fangzähne beider Kiefer wie verschränkte Finger an einander vorbeiragten, ähnlich wie bei Krokodilen. Hinter dem Ende der Maxilla verschmälert sich der Jochbogen unvermittelt.

Das rechtwinklig gegen das Quadratum zu absteigende Hinterende ist wieder stark verbreitert. Diese beiden postmaxillaren Teile boten den Ursprung für seitlich am Unterkiefer ansetzende äußere Adduktoren, die indes zweifellos an Stärke weit hinter den aus dem Schläfenfenster entspringenden zurückblieben; auch in dieser Hinsicht zeigt sich eine gewisse Analogie mit den Krokodilen. Die Ventralansicht, Taf. 3, zeigt, daß große Teile des postero-lateralen und Okzipitalbereiches (mehr links als rechts) fehlen. Am Unterkiefer bemerkt man die angeschwollene Symphysen-Partie mit den fächerartig ausstrahlenden vordersten Fangzähnen. Weiter caudal zeigt sich, wie die obere Zahnreihe lateral von der des Dentale liegt, mit Ausnahme der schon erwähnten Fangzähne, die bei geschlossenen Kiefern lateral von der oberen zu liegen kommen. Bis auf zwei Defekte in etwa halber Schädellänge ist das sekundäre Gaumendach vollständig erhalten und zeigt, wie weit vorne die Choanen bei diesen Tieren lagen, ziemlich genau den Nares gegenüberliegend. Diese länglich-elliptischen Öffnungen sind dreimal so lang als breit (9×27 mm). Im Bild kommt nicht zum Ausdruck, daß hinter den Choanen der Gaumen in der Medianen etwas tiefer liegt als die Basen der Maxillarzähne, daß also im Querschnitt das Gaumendach eine mediane Konvexität besitzt. Nach caudal zunehmend kleiner werdende Zähne erreichen die Mitte der Temporalgruben-Länge, was für einen sehr großen Öffnungswinkel des Unterkiefers spricht. Links in der Abbildung sieht man eine Reihe Matrix-gefüllter Alveolen hinter der Orbita.

Die erhaltenen Schädelnähte und weitere Details

Die paarigen Prämaxillaria mit vier Paar Alveolen für die großen vorderen Fangzähne sind sehr lang und umschließen den Vorderrand der Nares, während die Nasalia den Großteil der medianen Umgrenzung bilden. Die Maxilla vervollständigt die laterale und caudale Umgrenzung der äußeren Nasenöffnung. Das unpaare Frontale grenzt, an die kleinen Lacrymalia anschließend, an den Vorder- und Mittelrand der Orbita, die eher runder ist als die von *Nothosaurus mirabilis*. Außerdem umgeben vorne die Maxillaria, lateral und caudal die Postorbitalia die Orbita wie sonst bei *Nothosaurus*. Das ungewöhnlich breite Frontale scheint lateral mit dem Paar der Postfrontalia verwachsen zu sein, da dieses hinten verbreitert, direkt die mediale Umgrenzung der Orbita bildet. Die hintere Hälfte des Jochbogens besteht (in Lateralansicht) aus dem Squamosum, das spitz in den außen konvexen vorderen Abschnitt einkeilt: dieser setzt sich dorsal aus einem Ast des Postorbitale, ventral aus einem in glatter Naht anschließenden Maxillare zusammen. Das Postorbitale bildet eine zackige Verzahnung mit dem Squamosum. Die geringe Ausdehnung des Lacrymale ist bemerkenswert. Nähte im Unterkieferbereich sind nicht klar erkennbar.

Die Ventralansicht zeigt im Bereich des Unterkiefers vorne 4 Paar von Fangzähnen, die fächerartig divergieren. Der linke Unterkiefer hat in der mittleren Partie eine längliche zylindrische Matrixfüllung, die die Lage des wahrscheinlich permanenten Meckelschen Knorpels wiedergibt. Leider fehlen die hinteren, seitlich vorspringenden Teile der Pterygoide und der an sie anschließenden Quadrata mit dem Unterkiefer-Gelenk. Die zackigen Nähte, die das Pterygoid, Ektopterygoid und Palatinum gegeneinander abgrenzen, sind ziemlich klar sichtbar und entsprechen etwa denen von *N. mirabilis* (siehe PIVETEAU, vol. V, p. 425, Abb. 4a). Die beiden artifiziellen Lücken in der Medianen des Gaumendaches lassen das sonst verdeckte Parasphenoid-Rostrum erkennen, besonders die größere vordere. Der flach gewölbte Condylus occipitalis in Taf. 3 und der Hinteransicht, Taf. 4, hat einen größeren Quer- als Höhen-Durchmesser. Zwei kleine, transversale Knochen kurz hinter dem Querabschluß des Pterygoiddaches sind schwer deutbar; sie könnten mit den Eustachischen Tuben im Zusammenhang gewesen sein und ihre topographische Lage spricht für eine Beziehung zum Viszeralskelett. Es ist aber kaum möglich, darüber mehr auszusagen. (Vielleicht ein stark modifizierter Stapes?). Die länglichen Choanen ($3 \times 9,5$ mm) sind durch einen Mittelsteg getrennt, der aus den beiden Vomeres besteht. Während die Gaumenpartie vor dem Adduktor-Fenster, wie vorher bemerkt, ventralwärts leicht konvex ist, zeigen die Pterygoide um diese Fenster rostral und besonders medial über 10 mm tief absteigende Ränder, die sich bis ans Ende der latero-caudal auseinanderstrebenden Pterygoidflügel verfolgen lassen (soweit diese erhalten sind). So erscheint der Innenrand des Muskel-Durchbruches stark ventralwärts vorgewölbt und gibt ohne Zweifel genau den medialen räumlichen Verlauf der tiefen Adduktor-

gruppe wieder (besonders der *Mm. pterygoidei* und der tiefsten anderen Adduktoren der Externi-Gruppe und auch des *M. pseudotemporalis*).

Der Ausguß der Schädelhöhle gibt die Handhabe zu einem Vergleich mit EDINGER's Befunden (1921: Über *Nothosaurus*. 1. Ein Steinkern der Schädelhöhle). Diese Arbeit diskutiert auch Details über dieses Thema in den beiden Arbeiten von KOKEN (1890 und 1893). Die drei Figuren in EDINGER's Arbeit erwiesen sich sehr nützlich für einen Vergleich mehrerer Einzelheiten. Das vorliegende Stück stimmte in vielen von EDINGER beschriebenen und benannten Details gut überein, so im Bau der langen tractus olfactorii, des Parietal-Komplexes dorsal, der Trigeminuswurzeln samt Ganglion Gasseri. Letztere sind in Dorsalansicht ganz tief unten zu erkennen. An unklaren Strukturen (laut EDINGER) sei der Querwulst hinter dem Parietelkomplex und der fragliche Austritt des nervus trochlearis erwähnt. Hinter diesem Nervenaustritt (siehe später mehr) ist eine zweite Querstufe im Ausgußkörper erkennbar, gefolgt von dem Raum der medulla oblongata. Die Dorsalansicht zeigt Reste von knöchernen, den Ausguß flankierenden Descensus-Wänden. Diese sind größtenteils absteigende Parietalwände, aber ähnliche Knochenwände längs der caudalen Schläfenregion dürften Teile des Epipterygoids sein, besonders die knapp vor dem Trigeminus-Ausguß. Die unpaare Ausfüllung der tractus olfactorii wird caudalwärts sehr langsam dicker und geht graduell in die Region der offenbar sehr unansehnlichen Hemisphären über (wie auch EDINGER bemerkt). Der Komplex der dorsalen vom Diencephalon-Dach ausgehenden Organe ist durch eine längsovale, kaminartige Erhebung des Ausgusses gekennzeichnet; knapp dahinter erweitert sich dieser abrupt, dorsal in Form des genannten Querwulstes mit cranialwärts gerichteter Konvexität. Dieser Wulst ist dorsal wie lateral deutlich. EDINGER beschreibt diesen „Wulst“, unterläßt aber jede morphologische Deutung mit der Bemerkung, daß kraniale Ausgüsse oft keineswegs das genaue Hirnrelief wiedergeben (was am Beispiel des Schädelausgusses der Krokodile im Vergleich mit dem Hirnbau gezeigt wird). Wenn man die Distanz zwischen Hinterrand des Querwulstes und den Hinterrand des Parietalkomplexes nach hinten projiziert (Taf. 4), sieht man, rechts besonders gut, einen Matrixbogen, einen quer nach oben, dann ventrad umbiegenden rundlichen Gesteinsausguß; von dem linken Partner dieses Paares ist nur der Ansatz im Dachbereich zu erkennen. Diese beiden sehr eigenartigen Bogen-Strukturen nehmen das mittlere Drittel des Querabstandes des Hirnausgusses ein. In EDINGER's Stück war beiderseits nur der Ursprung des hier rechts sichtbaren quer nach außen führenden Bogens sichtbar (IV. ? in EDINGER's Fig. 1). Trotz dieser viel zu weit hinter abgehenden Struktur betrachtete sie EDINGER als den Trochlearis wegen des weit dorsalwärts verschobenen Abgehens vom Hirndach, aber doch mit Zweifel. Immerhin läßt der vorliegende, vollständigere Ausguß wegen der Richtung seines distalen Endes nach vorne hin, die Möglichkeit offen, daß sich dieser Matrix-Bogen nach vorne fortgesetzt hat, aber die immerhin weite Entfernung von der Orbitalregion macht die EDINGER'sche Deutung höchstens wahrscheinlicher, aber nicht sicher. Der

Matrixbogen verläßt den zentralen Schädelausguß quer nach außen, aber die Bruchfläche am Ende zeigt, daß sich die Fortsetzung nach vorn und lateral gewendet haben muß. Hinter diesem Bogenpaar senkt sich das Dach des Ausgusses allmählich caudad: wahrscheinlich bezeichnet diese Stelle den Übergang Cerebellum-Medulla oblongata (Taf. 4), was eine merkwürdig kurze Strecke für die Medulla übriglassen würde. In der Dorsalansicht rechts sieht man ganz tief eine Nervenwurzel caudal vom Epiphysen-Komplex abgehen, fast sicher eine Trigeminiwurzel. Nur links zeigt die dort besser erhaltene caudo-laterale Schädelpartie Reste der Labyrinth-Ausfüllung. Vorläufig wurde davon Abstand genommen, Knochen abzutragen um die semizirkulären Kanäle freizulegen, die ja von anderen Exemplaren bekannt sind. Die Hinteransicht, Taf. 5, zeigt den fast kugeligen (20×17 mm) Condylus occipitalis und rechts erhebliche Teile der unvollständigen caudo-lateralen Schädellecke; die viel mehr beschädigte linke springt indessen weiter caudalwärts vor, ist also gegenüber der gestauchten rechten als zerdehnt zu betrachten. An ihr fehlt die Quadrat-Ecke, die rechts als Knochenmantel zum Teil erhalten ist, aber ausschließlich aus hintersten Teilen des absteigenden Astes des Squamosum besteht. Der nur aus dem Basioccipitale bestehende Condylus liegt unter dem relativ engen Foramen magnum. Ein Schädel-Durchbruch ist lateral von den dorsalwärts divergierenden Exoccipitalia zu sehen (Vagus — Austritt). Reste des Supraoccipitale sind nur links erhalten, oberhalb einer dorsalen Matrix-Brücke. Das oben erwähnte mehr laterale „Tympanalraum-Fenster“ liegt zwischen Squamosum, Quadratum oben und dem Pterygoidflügel unten.

Das beschriebene Stück erinnert in seiner beträchtlichen Größe, im Bau der Prämaxillaria mit den beiden tief in sie eingekeilten Caudalenden am ehesten an *Nothosaurus mirabilis* MÜNSTER, unterscheidet sich aber von dieser Art durch die relativ weniger verlängerte Rostralpartie, die parallelen, nicht nach vorne konvergierenden Nares und die mit den Frontale seitlich verwachsenen Postfrontalia, die deutlich rostralwärts konvergierenden Orbitae und die sehr kleinen Präfrontalia. Von einem ähnlich dimensioniertem Exemplar liegt ein zweites, mittleres Schädelfragment vor, das sehr deutlich die starke Konvexität des hinteren Gaumenteiles zeigt. Ich betrachte das vorher beschriebene Stück N° HJ-Pal. 3665 in der paläontologischen Sammlung des zoologischen Institutes (Hebrew University, Jerusalem) als Vertreter einer neuen Art, *Nothosaurus tchernowi*, benannt nach dem Finder, meinem Kollegen Prof. Dr. E. TCHERNOW.

Aus den erhaltenen Matrix-Füllungen und den an sie grenzenden Knochenpartieen, läßt sich gut auf die Gesamtform der anstelle der Matrix im Leben gelegenen Muskelmasse schließen. Während vom Jochbogen sicher nur relativ schwache Muskeln gegen die Außenseite der hinteren Unterkieferhälfte abgegangen sind, war die die Schläfengrube ausfüllende Muskelmasse sehr bedeutend. Tiefere Adduktoren, der M. pseudotemporalis (unklar ob einfach oder aus zwei Teilen zusammengesetzt) dürften die ganze Schläfengrube ausgefüllt haben, während der Ursprung des oder der Mm. pterygoidei vom Gebiet des

ventralen Pterygoidfensters, zusammen mit den genannten Muskeln, gegen die Innenseite des Unterkiefer hin angesetzt hat. Der *M. pterygoideus* wird wohl wie sonst bei Reptilien, das Hinterende des Unterkiefers zum Teil umspannt haben und einen „Kauballen“ lateral gebildet haben, aber auch caudale mediana Insertionsflächen besessen haben. Für das Vorhandensein von Schädel-Pterygoid-Muskeln fehlt wegen des akinetischen Schädelbaues jede Handhabe.

Frau Mary ROSENTHAL danke ich für die sorgfältige Präparation des Stückes und Herrn Abi NEEV für die Ausarbeitung der Photographien.

Literatur

- ARTHABER, G. v. (1924): Die Phylogenie der Nothosaurier. — *Acta zool.*, **5**: 439—516, 35 Abb. — Stockholm.
- BROTZEN, F. (1956): Stratigraphical Studies on the Triassic Vertebrate Fossils from Wadi Ramon, Israel. — *Arch. Miner. och Geol.*, **2** (9): 191—217, 5 Fig., Tab. I—VII.
- EDINGER, T. (1921): Ueber Nothosaurus. — *Senckenbergiana*, **3** (5/6, 6/4, 1/2): 129—192, 193—205, 37—42 (Auszüge aus der Dissertation).
- HAAS, G. (1963): *Micronothosaurus stensiövi*, ein neuer Nothosauride aus dem Oberen Muschelkalk des Wadi Ramon, Israel. — *Paläont. Z.* **37** (3/4): 161—178, Taf. 11—12.
- HUENE, F. v. (1956): Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. — I—XII, 716 S, 690 Fig. — Jena (G. Fischer).
- KOKEN, E. (1893): Beiträge zur Kenntniss der Gattung Nothosaurus. — *Z. Dt. Geol. Ges.*, **45** (3): 337—377, 11 Textfig., Taf. 7—11. — Berlin.
- KUHN-SCHNYDER, E. (1966): Der Schädel von *Paranothosaurus amsleri* Peyer aus dem Grenzbitumenhorizont der anisisch-ladinischen Stufe der Trias des Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz). — *Eclogae geol. Helvetiae*, **59**: 517—540, 2 Abb., 2 Taf. — Basel.
- MEYER, H. v. (1847—1855): Zur Fauna der Vorwelt. 2. Abt. Die Sauria des Muschelkalkes. — VIII, 167 S., 70 Taf. — Frankfurt a. M. (H. Keller).
- PEYER, B. (1939): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XIV. *Paranothosaurus amsleri* nov. gen. nov. spec. — *Abh. Schweiz. Paläont. Ges.*, **65**: 1—87, 24 Textfig., 8 Taf.
- (1955): Demonstration von Trias-Vertebraten aus Palästina. — *Eclog. Geol. Helv.*, **48** (2): 486—490.
- ROMER, A. S. (1965): Osteology of Reptiles. — XXI+772 p., 248 Textfig. — (Univ. Chicago Press).
- SAINT-SEINE, P. de (1955): Sauropterygia. — In: PIVETEAU, J.: *Traité de Paléontologie*, Vol. 5: 420—458, 27 figs. — Paris (Masson & Cie).
- SCHROEDER, H. (1914): Wirbeltiere der Rüdersdorfer Trias. — *Abh. Kgl. Preuss. Geol. Landesanst.*, N. F. **65**: 1—98, 30 Textfig., 7 Taf. — Berlin.
- SCHULTZE, H.-P. (1970): Ueber Nothosaurus, Neubeschreibung eines Schädels aus dem Keuper. — *Senckenbergiana lethäa*, **51**: 211—237, 15 Abb., 2 Taf.

Tafelerklärungen

Tafel 1

Nothosaurus tchernowi n. sp., Muschelkalk, Wadi Ramon, Israel. Dorsalansicht.

Tafel 2

Fig. 1. *Nothosaurus tchernowi* n. sp., Lateralsicht.

Fig. 2. *Nothosaurus tchernowi* n. sp., Hinteransicht.

Tafel 3

Nothosaurus tchernowi n. sp., Ventralansicht.

Tafel 4

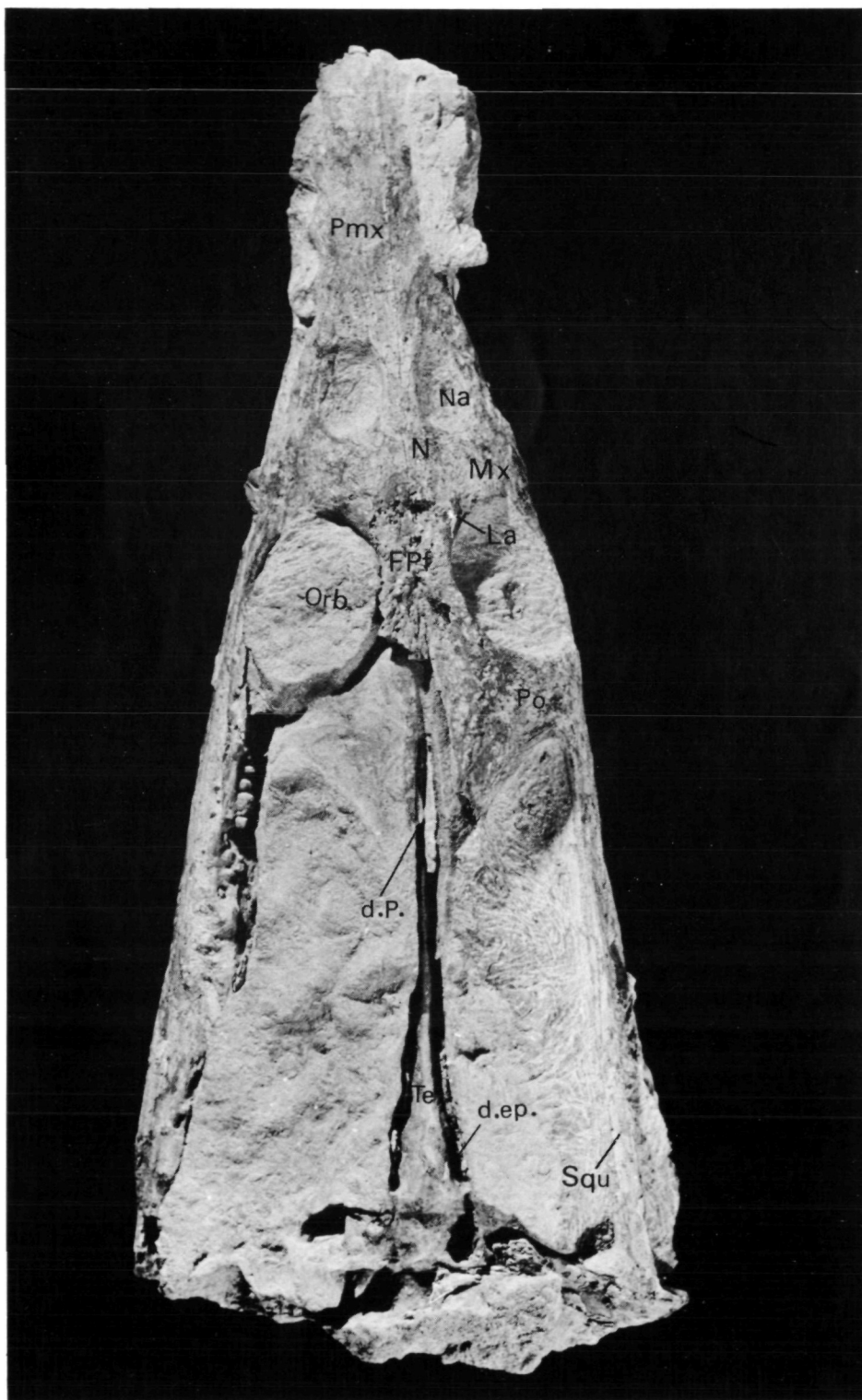
Nothosaurus tchernowi n. sp., Detail der Choanenregion.

Tafel 5

Nothosaurus tchernowi n. sp., Detail der Dorsalansicht.

Abkürzungen

Ch	= Choane	Orb.	= Orbita
Cocc	= Condylus occipit.	Pal	= Palatinum
d.ep.	= Epipterygoid (?)	Pmx	= Praemaxillare
dP	= descensus parietales	Po	= Postorbitale
Eo	= Exoccipitale	Psph	= Parasphenoid
Epi	= Epiphysen-Komplex	Ptf	= Posttemporalfenster
f.inf.	= Fossa infra-temporalis	Ptg	= Pterygoid
Fm	= Foramen magnum	Squ	= Squamosum
FPf	= Fronto/Postfrontale	Sym	= Symphysis
Fz	= Fangzahn	Te	= Telencephalon
La	= Lacrymale	Ty	= Tympanalraumfenster
Ma	= Matrix	Vo	= Vomer
meck	= Hohlraum für cart.meckeli	W	= Wulst
Mx	= Maxillare	?IV	= Trochlearis
N.	= Nasale	X	= Vagus
Na	= Naris		

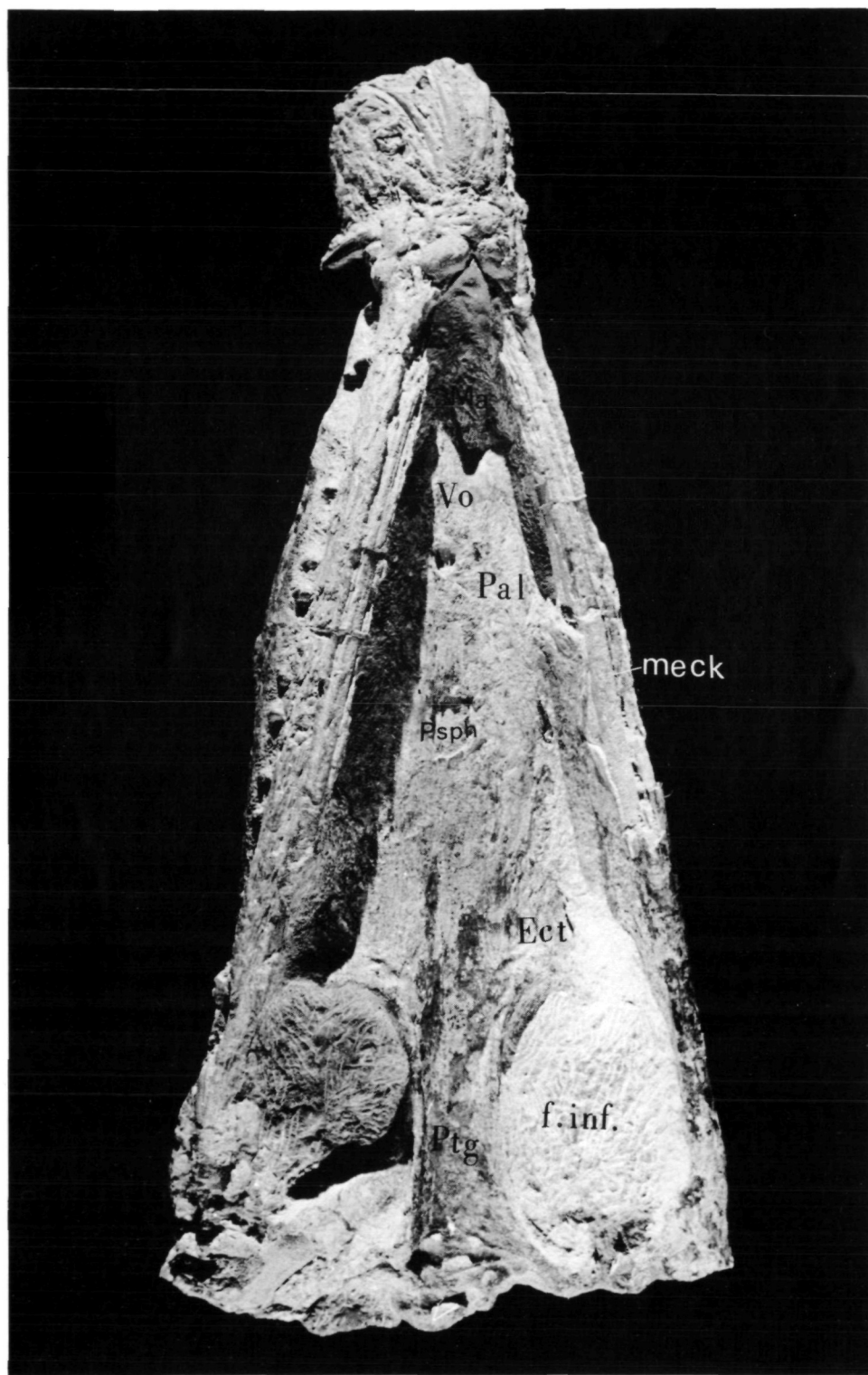


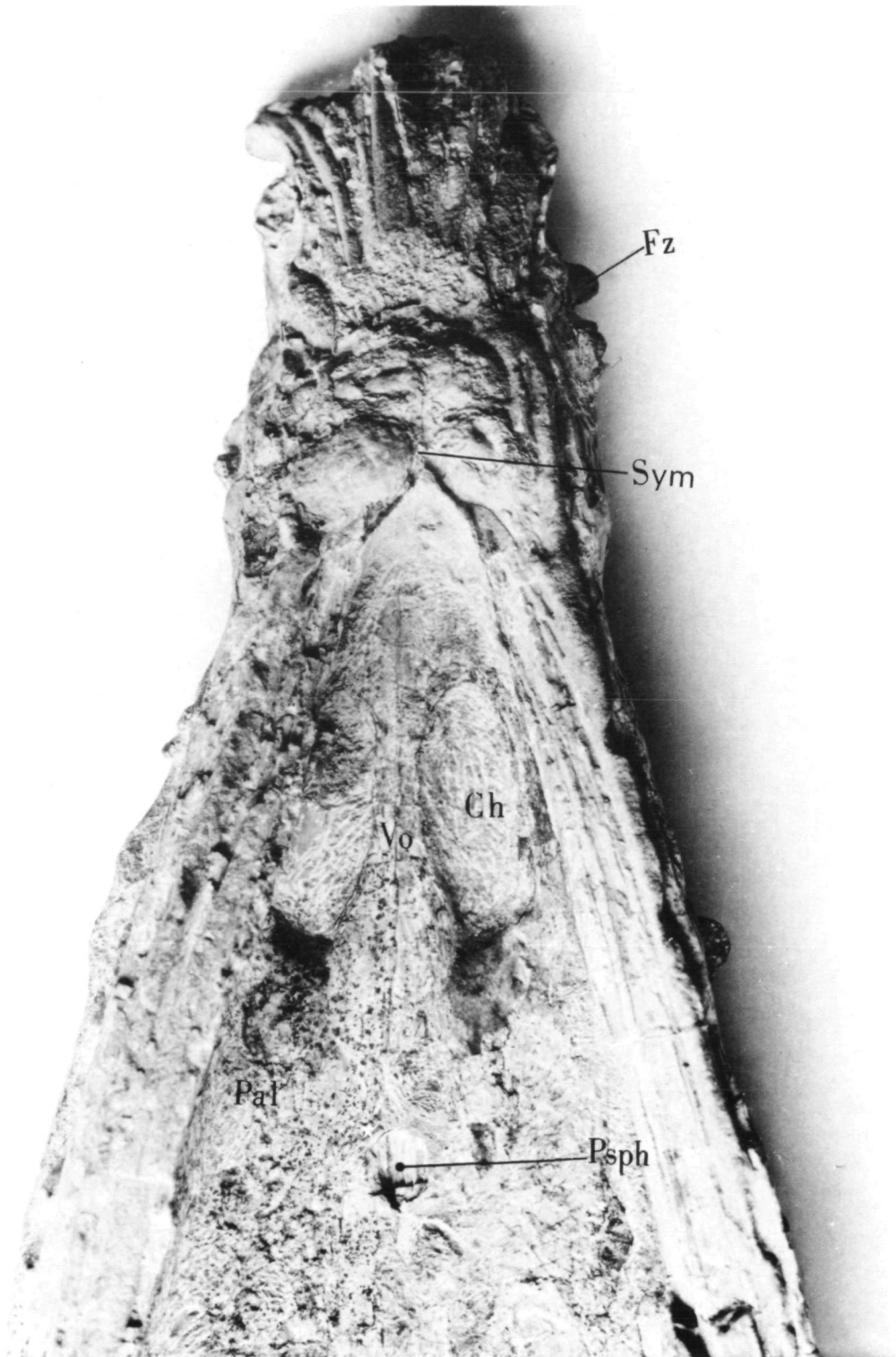


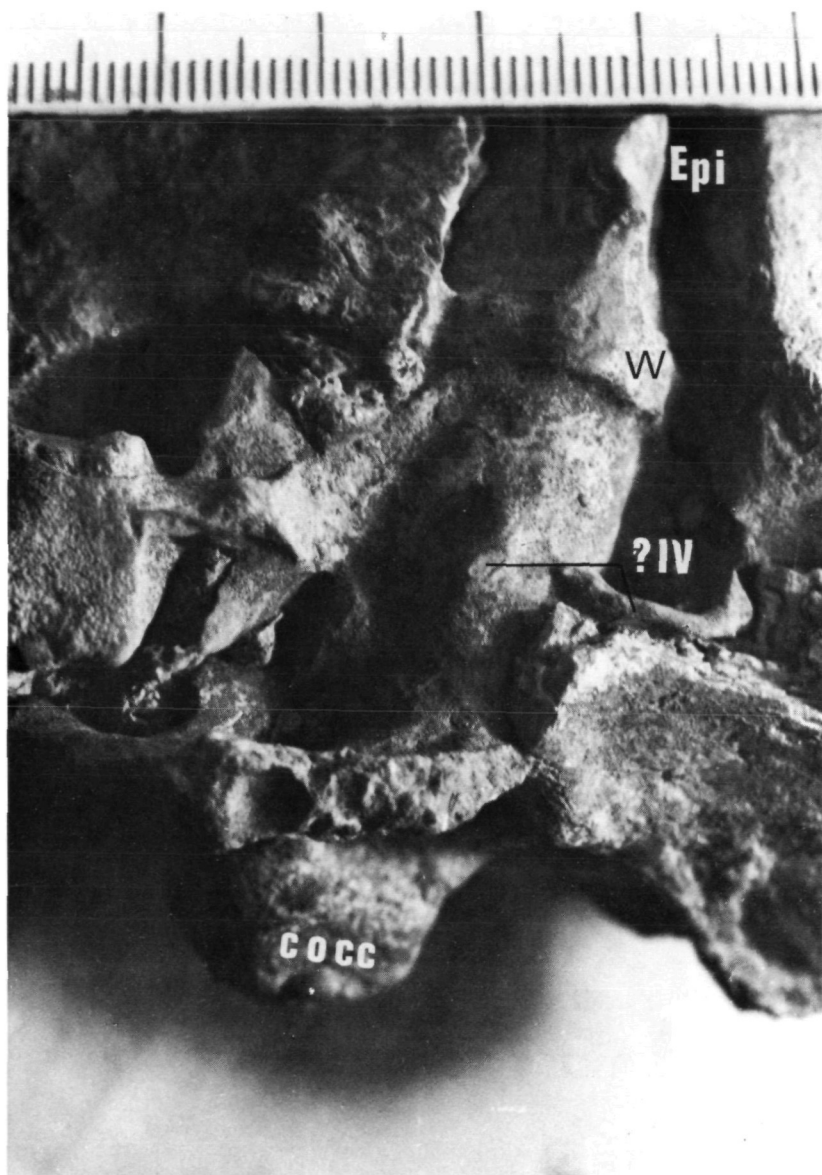
1



2







Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	127 – 133	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	-----------	---------------------

Zur Ergänzung tektonischer Grundlagen der westkroatischen Außendinariden

Von MILAN HERAK ¹⁾

(Mit 2 Textabbildungen)

Manuskript eingelangt am 14. Mai 1979

Zusammenfassung

Im Gebiet von der Adria bis Karlovac kann man vier tektonische Zonen unterscheiden. Die adriatische Zone ist durch geschuppte Falten gekennzeichnet. Die Rückenzone ist aufgewölbt und in verschiedene Subzonen verteilt. Die Teildeckenzone weist eine klare Allochthonie auf. In der nordöstlichen Berglandzone sind die älteren Faltenstrukturen (stellenweise auch Schuppung) durch jüngere Verwerfungen verschleiert. Das Ganze Gebiet ist, im allgemeinen, SW vergent, was auf eine tiefere Unterströmung gegen NE zurückzuführen ist.

Einleitende Bemerkungen

Die tektonische Gliederung der Dinariden ist meistens unter dem Einfluß der verschiedenartigen verallgemeinerten Ideen, ohne entsprechender spezifischer Beweisführung. Oft genügen nur vereinzelte neue Befunde um eine neue Idee, die aus einem anderen Boden herausgewachsen ist, zu verallgemeinern und auf das dinarische Gebiet anzuwenden. Das ist leicht ersichtlich, wenn man das Schriftenverzeichnis solcher Arbeiten durchblättert. Sie enthalten gewöhnlich eine sehr reiche Liste der allgemeinen Arbeiten, vergebens aber sucht man nach heimischen Detailarbeiten, welche die Beweise für oder gegen eine Konzeption liefern könnten.

Aus diesem Grund wurde auch der westkroatische Teil der Außendinariden bisher nur im allgemeinen behandelt. Das gilt auch für das Gebiet von Gorski Kotar (Abb. 1), obwohl die wichtigsten Grundlagen schon längere Zeit bekannt sind. Deswegen wird in dieser Arbeit vorwiegend über die tektonischen Grundlagen dieses Gebietes gesprochen, mit einer neuen Interpretation, welche in manchen Detailfragen noch einer Überprüfung bedürftig ist.

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Milan HERAK, Geolosko-Paleontoloski Institut, Soc. Rev. broj 8, Yu-41000 Zagreb. — Jugoslawien.

Lithostratigraphische Übersicht

Schon im Oberperm wurde das Gebiet der westlichen Außendinariden in verschiedenartige Sedimentationsareale geteilt. Während in Dalmation viele Lokalitäten durch Evaporite gekennzeichnet sind, ist das Gebiet vom Velebit-Gebirge und der Lika reich an Karbonatgesteinen. In Gorski Kotar, dagegen, überwiegen die Klastite, während die kalkige Fazies nur stellenweise zu finden ist (SALOPEK 1960). In der Grenzzone zwischen Perm und Untertrias sind auch Barite gefunden worden (ŠČAVNIČAR 1973).

Der Übergang vom Perm zur Untertrias ist nur stellenweise diskordant, worauf z. B. die Basalkonglomerate bei Egeljac am NE Fuß vom Velebit-Gebirge hinweisen. Zur gleichen Zeit herrschte eine kontinuierliche Sedimentation, z. B. die Karbonatablagerungen im Gebiet von Paklenica (SW-Abhang vom Velebit-Gebirge) und stellenweise in der Lika. In Gorski Kotar ist der Übergang meistens klastisch. Im Velebit-Gebirge und in der Lika ist eine alpinotype Mitteltrias vorhanden. Im Gorski Kotar fehlt sie vollkommen, während sie im nordöstlichen Hochland (angrenzend zu Innendinariden) meistens aus Dolomiten mit spärlichen kalkigen und klastischen Linsen besteht. Die Obertrias im Velebit-Gebirge und in der Lika folgt nach einer Lücke zwischen dem Ladin und dem Karn. Die karnischen Ablagerungen fangen mit den Klastiten ungleichmäßiger Mächtigkeit an. Stellenweise findet man auch die Spuren von Vulkaniten. Dann folgt eine Serie von Dolomiten, welche unaufhörlich in die Dolomite des Unterlias übergehen. Demgegenüber überlagern in Gorski Kotar die karnischen Klastite die Untertrias (HERAK & al. 1969, ŠČAVNIČAR 1973). Im Übergangsgebiet von Außen- zu Innendinariden ist die Mittel- und Obertrias mit einer lückenlosen Serie von Dolomiten, unter welchen nur spärliche kalkige Linsen zu finden sind, vertreten.

Der Jura besteht in allen Gebieten hauptsächlich aus Kalken und Dolomiten, mit stärkerer Faziedifferenzierung nur im Malm, wenn Riffkalke, Dolomite, Clypeinenkalke und Lemeš-Mergelkalke mit Hornsteinen entwickelt sind (ŠUŠNJAR & al. 1970).

Auch für die Unterkreide sind die Karbonatgesteine kennzeichnend. Man findet meistens Seichtwasserkalke und -dolomite. Nur zwischen Senj und Snežnik ist gewöhnlich eine Zone der Kalkbrekzien ausgeschieden, unter welchen auch die Unterkreidekalke zu finden sind (ŠUŠNJAR & al. 1970, ŠIKIĆ & al. 1972). Unter den Fragmenten findet man auch solche, welche dem Jura angehören. In diesem Fall sollte man die Existenz einer unterkretazischen Emersion annehmen. Es ist, aber, keine Übergangszone zu Kalken und Dolomiten vorhanden. Außerdem ist die Mächtigkeit der Kalkbrekzien sehr verschieden; die Emersion dürfte, also, zeitlich ungleichmäßig sein. Die Untersuchung der analogen kalkigen Grobklastite in der Lika hat erwiesen, daß es sich um paläogene Klastite handelt, welche reichlich an der Frontseite der tangential gestörten Zone ausgebildet sind. Es handelt sich eigentlich um ein kalkiges Analogon des Wildflysches (HERAK & BAHUN 1979). Diese Kalk-

brekzien sind während der Faltenüberkippung und der relativen Überschiebung entstanden, worauf auch die Verteilung der Bestandteile hinweist. Die jüngsten (paläogenen) Fragmente sind meistens in größter Entfernung vom angenommenen Scheitel der Antiklinalen zu finden. Je näher, desto älter sind die Fragmente, das heißt, daß sie geschaffen wurden, als die Abtragung schon vorgeschritten war. Die nachträglichen tektonischen Störungen haben die Verhältnisse noch mehr kompliziert und damit verursacht, daß heute verschiedenartige Elemente, darunter auch die Unterkreidekalke, zusammen vorkommen. Dieses Konzept kann man auch auf die Kalkbrekzien zwischen Senj und Snežnik anwenden, das heißt, daß die Annahme einer unterkretazischen Emersion überflüssig erscheint.

Die Ablagerungen der Oberkreide sind im mittleren Teil von Gorski Kotar nicht erhalten. Auf der adriatischen Seite sind sie meistens mit den Rudistenkalken und Dolomiten vertreten (ŠUŠNJAR & al. 1970, ŠIKIĆ & al. 1972). Im NE-Hochlandgebiet findet man auch Kalke und Dolomite mit dem Anzeichen einer Emersion, etwa im Turon (GRANDIĆ & al. 1978). Zugleich findet man spärliche Flyschablagerungen des Maastrichts.

Das Paläogen ist hauptsächlich im adriatischen Gebiet zu finden. Es handelt sich um Kalke, Flysch und grobe Karbonatklastite. Die paläozonen feinkörnigen Klastite findet man am NE-Rand der Berglandzone. Sie sind auf die Einflüsse aus den Innendinariden zurückzuführen.

Die geschilderten lithostratigraphischen Unterschiede sind nicht groß genug, um sie allein als Grundlage der verschiedenartigen tektonischen Verhältnisse anzuwenden. Dazu muß man auch die paläozoischen Strukturen in Betracht ziehen.

Strukturelle Gestaltung

Die Ausbildung der Permablagerungen im dinarischen Gebiet läßt mit großer Sicherheit auf eine Kontinentalkruste an der Perm/Trias-Wende schließen. Die Konsolidation aber war nicht überall gleichmäßig, weshalb relativ feste und mehr oder weniger mobile Areale zu unterscheiden sind. Darauf ist nicht nur die Variabilität der mesozoischen Gesteinsbildung zurückzuführen, sondern auch das Verhalten dieser Areale während der darauf folgenden subkrustalen Dynamik. Die herzynischen strukturellen Grundlagen haben auch die Mechanik der mesozoischen und känozoischen orogenetischen Veränderungen stark beeinflußt, nicht weniger als die mesozoische und paläogene lithostratigraphische Variabilität. Die festen Kerne haben nicht nur die triadischen strukturellen und epirogenen Veränderungen beeinflußt, sondern auch an jüngeren Bewegungen teilgenommen, unter welchen man Faltung, Schuppung, Teildeckenbildung und darauffolgende Aufbrüche unterscheiden kann.

Viele gestörte Synklinalen und Antiklinalen sind die Beweise für eine Initialfaltung vor den weitreichenden tangentialen Veränderungen am Ende

des Paläogen. Schon im Frühstadium sind inverse und überkippte Falten entstanden. Durch Verwitterung der Antiklinalscheitel wurde das erste Material für die paläogenen Kalkbrekzien vorbereitet. Die Intensivierung dieses Prozesses führte zur Schuppung und Teildeckenbildung mit ungleichmäßiger Verbreitung. Die jüngeren Verwerfungen und lokalen Aufbrüche haben zur rezenten Gestaltung beigetragen.

Über die lokalen und regionalen tektonischen Verhältnisse wurde schon manches veröffentlicht (KOCH 1924, HERAK & al. 1961, GERMOVŠEK 1962, SOKAČ 1969, ŠUŠNJAR & al. 1970, HERAK 1971, etc.), während die großtektonischen Betrachtungen meistens zahlreiche Einzelheiten entbehren (OLUIĆ & al. 1972, MILJUŠ 1973, ect.), weshalb bisher auch keine eingehende Unterteilung durchgeführt wurde.

Eine Überprüfung der veröffentlichten Angaben sowie einige neue Beobachtungen, vor allem in Gorski Kotar, lassen im Gebiet von der Adria bis zur Grenze der Innendinariden vier charakteristische Zonen unterscheiden (Abb. 1 und 2).

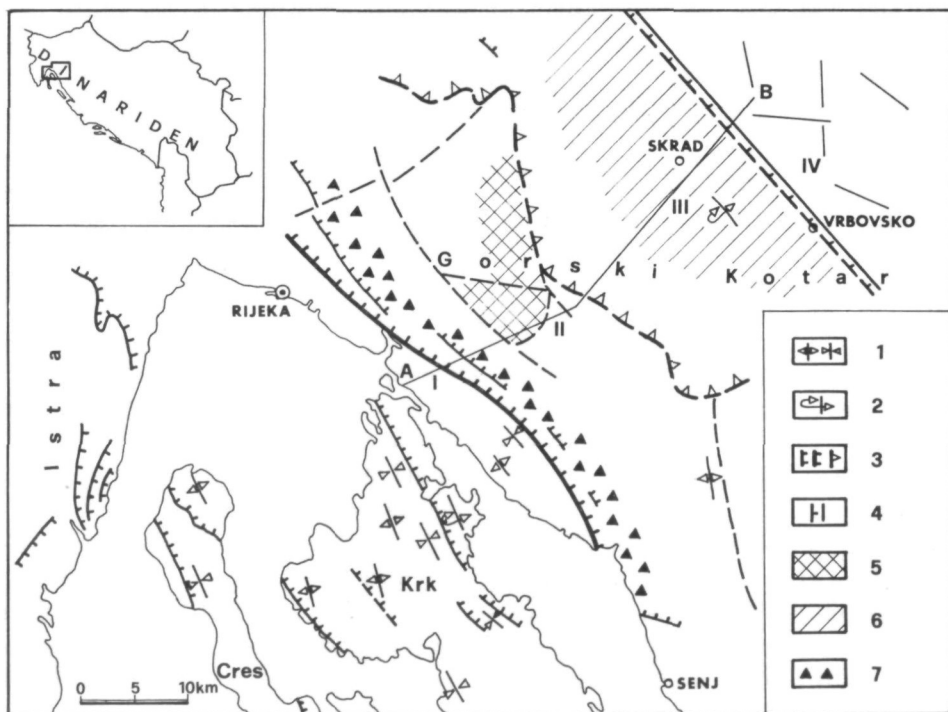


Abb. 1. Versuch einer tektonischen Unterteilung in den Aussendinariden Westkroatiens: (I) Adriatische Zone, (II) Rückenzone, (III) Teildeckenzone, (IV) Berglandzone; 1 normale Antiklinalen und Synklinalen, 2 überkippte Antiklinalen in (I) und inverse Einheiten in (III), 3 tangentielle Strukturen von der Schuppenstruktur zur Teildeckenbildung, 4 heterogener „Wurzelkontakt“, 5 Jungpaläozoikum in den Aufbrüchen, 6 Jungpaläozoikum, meistens in allochthoner Lage, 7 Kalkbrekzien zwischen Senj und Snežnik

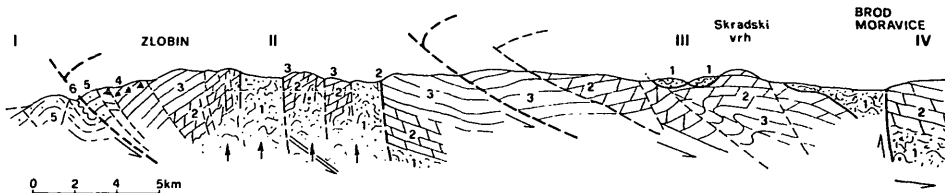


Abb. 2. Versuch einer tektonischen Rekonstruktion im Querschnitt von der Adria bis zur Wurzelzone (Brod Moravice): 1 Jungpaläozoikum, 2 Trias, 3 Jura, 4 Unterkreide mit paläogenen Kalkbrekzien, 5 Oberkreide, 6 Paläogen; Länge : Höhe = 1 : 2

(I) Die adriatische Zone ist im tektonischen Sinn durch geschuppte Falten gekennzeichnet. Sie sind aus kretazischen und paläogenen Gesteinen gebildet.

(II) Die darauffolgende Rückenzone ist aufgewölbt und durch Verwerfung in Subzonen verteilt. Im Kern liegt das Jungpaläozoikum, welches in mehreren Aufbrüchen zutage gekommen ist. Das Hangende ist von der Trias- und Juraablagerungen gebildet.

(III) Die Teildeckenzzone unterscheidet sich von der Rückenzone. Sie ist durch die inverse Lage lithostratigraphischer Einheiten gekennzeichnet: Jura/Trias/Jungpaläozoikum. Es gibt viele kleinere tektonische Fenster und Klippen innerhalb der Zone, wo das Jungpaläozoikum sowohl auf der Trias als auch auf dem Jura liegt. Die Zone selbst ist stark gestört, weshalb die primären Verhältnisse verschleiert sind.

(IV) Die nordöstliche Berglandzone umfaßt ein stark gestörtes Gebiet, welches eine vorangelegte Faltung (stellenweise auch Schuppung) aufweist, deren Spuren durch nachträgliche Verwerfungen meistens verschleiert sind. Die Hauptelemente sind die mesozoischen Karbonatgesteine. Nur am NE-Rand findet man stellenweise auch die feinklastischen Ablagerungen des Maastrichts und des Paläogen.

Schlußfolgerungen

In der alpidischen Orogenese hat das Gebiet der westlichen Außendinariden als eine mehr oder weniger starre Platte teilgenommen, deren strukturelle Grundlagen meistens schon am Ende des Perm geschaffen wurden, obwohl eine lebendige Dynamik bis zum Ende der Mitteltrias dauerte (Faziesunterschiede, Lücken, Vulkanismus).

Seit der Obertrias wurden hauptsächlich Karbonatgesteine abgesetzt. Spärlich erhaltene monogenetische kalkige oder dolomitische Brekzien sprechen nur für zeitweise Oszillationen. Am NE-Rand der Platte wurden die Bauxitablagerungen nach einer Lücke innerhalb der Oberkreide abgesetzt. Es gibt keine Spuren einer langdauernden und weit verbreiteten Emersion und darauffolgenden Transgression, zumal die s. g. „Unterkreidebrekzien“ als ein paläogenes syntektonisches Element aufzufassen sind.

Die ersten eindeutigen Spuren von stärkeren Unruhen sind an der Kreide/Paläogen Wende festzustellen (Diskordanz im adriatischen Gebiet und Flyschablagerungen am NE-Rand der Platte).

Die Haupttektogenese ist im Jungpaläogen vor sich gegangen, was die schon erwähnten syntektonischen Kalkbrekzien beweisen. Die Falten, Schuppen und kleineren Decken sprechen dafür, daß die ganze Platte tangential disloziert wurde (wahrscheinlich durch eine subkrustale Unterströmung, begleitet von relativ seichten intrasialischen Subduktionen). Die aufgewölbte Rückenzone übte dabei verschiedenartige Einflüsse aus. Auf einer Seite wirkte sie als eine relative Staumasse, auf der anderen als eine Schubmasse. Dabei wurde sie selbst wahrscheinlich erst leicht geschuppt, dann durch nachträgliche Aufbrüche, vor allem paläozoischer Komplexe, stark gehoben. Die Schubwirkung gegen NE hat eine relativ schmale Teildeckenzone verursacht. Ihre fazielle Gleichartigkeit mit den umgrenzenden Gebieten von Gorski Kotar, mit einer leitenden mitteltriadischen Lücke, beweist, daß sich die Wurzelzone an der Grenze zur Berglandzone (auf der Linie Vrbovsko-Brod Moravice und weiter gegen NW) befindet. Die ursprünglichen tangentialen Strukturen wurden während der Neotektogenese durch zahlreiche Verwerfungen mehr oder weniger gestört. Das kommt am stärksten in der nordöstlichen Berglandzone zum Vorschein, wo nur vereinzelte Spuren inverser Schichtenlage auf eine wahrscheinlich primäre Schuppung hinweisen.

Literatur

- GERMOVŠEK, C. (1962): O mlađšepaleozojskih in sosednjih mezozojskih skladih južno od Kočevja. (Upper Paleozoic and adjacent Mesozoic strata in the Kočevje region). — *Geologija*, 7: 85—100. — Ljubljana.
- GRANDIĆ, S., B. KAPOVIĆ & B. VUKSANOVIĆ (1978): Boksitonosno područje Dubravčani (NW Kordun). — Vodič eksk. III skupa sediment. Jugosl., Hrv. geol. dr., 7—10. — Zagreb.
- HERAK, M., L. BOJANIĆ, D. ŠIKIĆ & A. MAGDALENIĆ (1961): Novi elementi tektonike u području gornjega toka rijeke Kupe. (Neue Elemente der Tektonik im Gebiet des Oberlaufs des Kupa-Flusses). — *Geol. vjesnik*, 14 (1960): 245—251. — Zagreb.
- HERAK, M., B. SOKAČ & B. ŠČAVNIČAR (1969): Correlation of the Triassic in SW Lika, Paklenica and Gorski kotar, Croatia. — *Geol. Sbornik Slov. akad. vied (Geol. Carpathica)*, 18/2: 189—202. — Bratislava.
- HERAK, M. (1971): Tektonska osnova hidrogeoloških pojava u okolici Skrada, Gorski kotar. — *Ljetopis Jugosl. akad. znan. umjetn.*, 75 (1969—1970): 425—426. — Zagreb.
- HERAK, M. & S. BAHUN (1980): The role of the calcareous breccias (Jelar Formation) in the tectonic interpretation of the High karst zone of the Dinarides. — *Geol. vjesnik*, 31 (1979): 49—59. — Zagreb.
- KOCH, F. (1924): Geotektonische Beobachtungen im Alpino-Dinarischen Grenzgebiet. — *Spom. Jovanu Cvijiću*, 341—358. — Beograd.
- MILJUŠ, P. (1973): Geologic-Tectonic Structure and Evolution of Outer Dinarides and Adriatic area. — *Amer. Assoc. Petrol. geol. Bull.*, 57/5: 913—929. — Tulsa.
- OLUIĆ, M., S. GRANDIĆ, M. HAČEK & M. HANICH (1972): Tektonska grada Vanjskih Dinarida Jugoslavije. (Tectonic structure of External Dinarides in Yugoslavia). — *Nafta*, 23/1—2: 3—16. — Zagreb.

- SALOPEK, M. (1960): O gornjem paleozoiku Mrzle Vodice i Crnog Luga. (Über das obere Paläozoikum der Umgebung von Mrzle Vodice und Crni Lug). — Acta geol. Jugosl. akad., 2: 121–137. — Zagreb.
- SAVIĆ, D. (1976): Tectonic characteristics of the region between Delnice, Brod na Kupu and Skrad in Croatia, Yugoslavia. — Bull. sci. Cons. Acad. Yougosl., (A) 21/3–6: 69–70. — Zagreb.
- SOKAČ, B. (1969): Paläostrukturen der Trias in dem Gebiete des Gorski kotar und des Velebitgebirges. — Bull. sci. Cons. Acad. Yougosl., (A) 14/5–6. — Zagreb.
- ŠČAVNIČAR, B. (1973): Klastiti trijasa u Gorskom kotaru. (Clastic sediments of the Triassic in the Gorski kotar region). — Acta geol. Jugosl. akad., 7/3: 105–160. — Zagreb.
- ŠIKIĆ, D., M. PLENIČAR & M. ŠPARICA (1972): Osnovna geološka karta SFRJ, list Ilirska Bistrica, 1: 100.000. — Savez. geol. zavod, Beograd.
- ŠUŠNJAR, M., J. BUKOVAC, L. NIKLER, I. CRNOLATAC, A. MILAN, D. ŠIKIĆ, I. GRIMANI, Ž. VULIĆ & I. BLAŠKOVIĆ (1970): Osnovna geološka karta SFRJ, list Crikvenica, 1: 100.000. — Savez. geol. zavod, Beograd.

Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	135—152	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	---------	---------------------

Rodentia (Mammalia) des Eichkogels bei Mödling (Niederösterreich)

1. Spalacinae und Castoridae

2. Übersicht über die gesamte Nagetierfauna

Von GUDRUN DAXNER-HÖCK ¹⁾

(Mit 5 Abbildungen und 1 Tabelle)

Manuskript eingelangt am 27. März 1980

Abstract

The fauna from the Eichkogel is one of the few known mammal faunas of Lower Turolian age in Central Europe and therefore of great interest. Apart from the description of *Anomalomys gernoti* nov. spec., *Prospalax petteri* BACHM. & WILSON, 1970 and *Chalicomys jaegeri* KAUP, 1832 the rodents from the Eichkogel already published are reviewed shortly.

Zusammenfassung

Die Fauna des Eichkogels hat als eine der wenigen unterturolichen Säugetierfaunen Mitteleuropas große Bedeutung. Mit der Beschreibung von *Anomalomys gernoti* nov. spec., *Prospalax petteri* BACHM. & WILSON, 1970 und *Chalicomys jaegeri* KAUP, 1832 und einem Überblick über die gesamte Nagetierfauna wird die Bearbeitung der Nagetiere des Eichkogels abgeschlossen.

Inhaltsübersicht

1. Einleitung	135
2. Systematischer Teil	136
2. 1. Cricetidae ROCHEBRUNE, 1883	
Spalacinae THOMAS, 1896	
<i>Anomalomys gernoti</i> nov. spec.	136
<i>Prospalax petteri</i> BACHMAYER & WILSON, 1970	141
2. 2. Castoridae GRAY, 1921	
<i>Chalicomys jaegeri</i> KAUP, 1832	146
3. Übersicht über die gesamte Nagetierfauna des Eichkogels	146
Literatur	150

1. Einleitung

Nachdem durch private Aufsammlungen, Versuchsgrabungen und Probe-schlammungen der Fossilienreichtum der Süßwassermergel des Eichkogels bei Mödling bekannt war, führte das Paläontologische Institut der Universität

¹⁾ Anschrift der Verfasserin: Dr. Gudrun DAXNER-HÖCK, z. Z. Institut für Geo-wissenschaften der Universität, Akademiestraße 26, A-5020 Salzburg. — Österreich.

Wien in den Jahren 1968 und 1969 gezielte Grabungen durch, die neben einer reichen Fauna von Land- und Süßwasserschnecken Reste von Krebsen, Fischen, Reptilien und Säugetieren erbrachte (WENZ & EDLAUER 1942; WEINFURTER 1950; ZAPFE 1951, THENIUS 1951, 1952; DAXNER-HÖCK & RABEDER 1970; RABEDER 1970; DAXNER-HÖCK 1970; 1972a, 1972b; RABEDER 1973; DAXNER-HÖCK 1975, 1977; DAXNER-HÖCK & DE BRUIJN — im Druck).

Unter den Säugetieren herrschen Kleinsäugetiere bei weitem vor, deren Reste sich fast ausschließlich auf isolierte Zähne beschränken.

Das Fossilmaterial aus den beiden Grabungen 1968 und 1969 ist im Besitz des Paläontologischen Institutes der Universität Wien. Herr Prof. Dr. E. THENIUS vertraute mir daraus die gesamten Nagetiere an, deren Bearbeitung mit vorliegender Studie abgeschlossen wird (vgl. Tab. 1).

Als Meßeinrichtung diente ein LEITZ-Ortholux-Meßmikroskop des Geologischen Institutes der Universität Utrecht, für die Zeichnungen verwendete ich ein WILD-Stereomikroskop M5 mit Zeichenapparat aus dem Institut für Geowissenschaften der Universität Salzburg.

Meine Arbeit wurde in großzügiger Weise vom Bundesministerium für Wissenschaft und Forschung durch die Gewährung eines Forschungsstipendiums gefördert, wofür ich hier meinen aufrichtigen Dank aussprechen möchte. Auch der Oesterreichischen Nationalbank danke ich für eine Subvention.

Für wertvolle Diskussionshinweise, das Bereitstellen von Vergleichsmaterial und schwer zugänglicher Literatur danke ich ganz besonders den Herren: Dir. Prof. Dr. F. BACHMAYER (Wien), Dr. H. DE BRUIJN (Utrecht), Dr. O. FEJFAR (Prag), Dr. D. F. MAYHEW (Utrecht), Prof. Dr. P. MEIN (Lyon), Dr. A. J. van der MEULEN (Utrecht), Dr. A. van de WEERD (Utrecht), Prof. Dr. R. W. WILSON (Lawrence).

Herr Prof. Dr. G. FRASL, Vorstand des Institutes für Geowissenschaften der Universität Salzburg, verfolgte meine Arbeit stets mit regem Interesse und förderte sie tatkräftig.

2. Systematischer Teil

2.1. Familia Cricetidae ROCHEBRUNE, 1883

Subfamilia Spalacinae THOMAS, 1896

Genus *Anomalomys* GAILLARD, 1900

Anomalomys gernoti nov. spec.

(Abb. 1a—l)

1970 — Spalacide indet. — DAXNER-HÖCK, S. 602f.

1970 — Spalacide indet. — DAXNER-HÖCK & RABEDER, S. 3.

Derivatio nominis: Zu Ehren von Herrn Doz. Dr. Gernot RABEDER, der einen wesentlichen Beitrag zur Bergung der Eichkogel-Kleinsäugerfauna leistete.

Locus typicus: Süßwassermergel des Eichkogels bei Mödling (Niederösterreich).

Stratum typicum: Obermiozän (Zone H des Pannon im Wiener Becken). U-Turolium (MN 11).

Holotypus: M_{2r} (PIUW ²) 1953/28/2). (Abb. 1g, j).

²) Sammlung des Paläontologischen Institutes der Universität Wien.

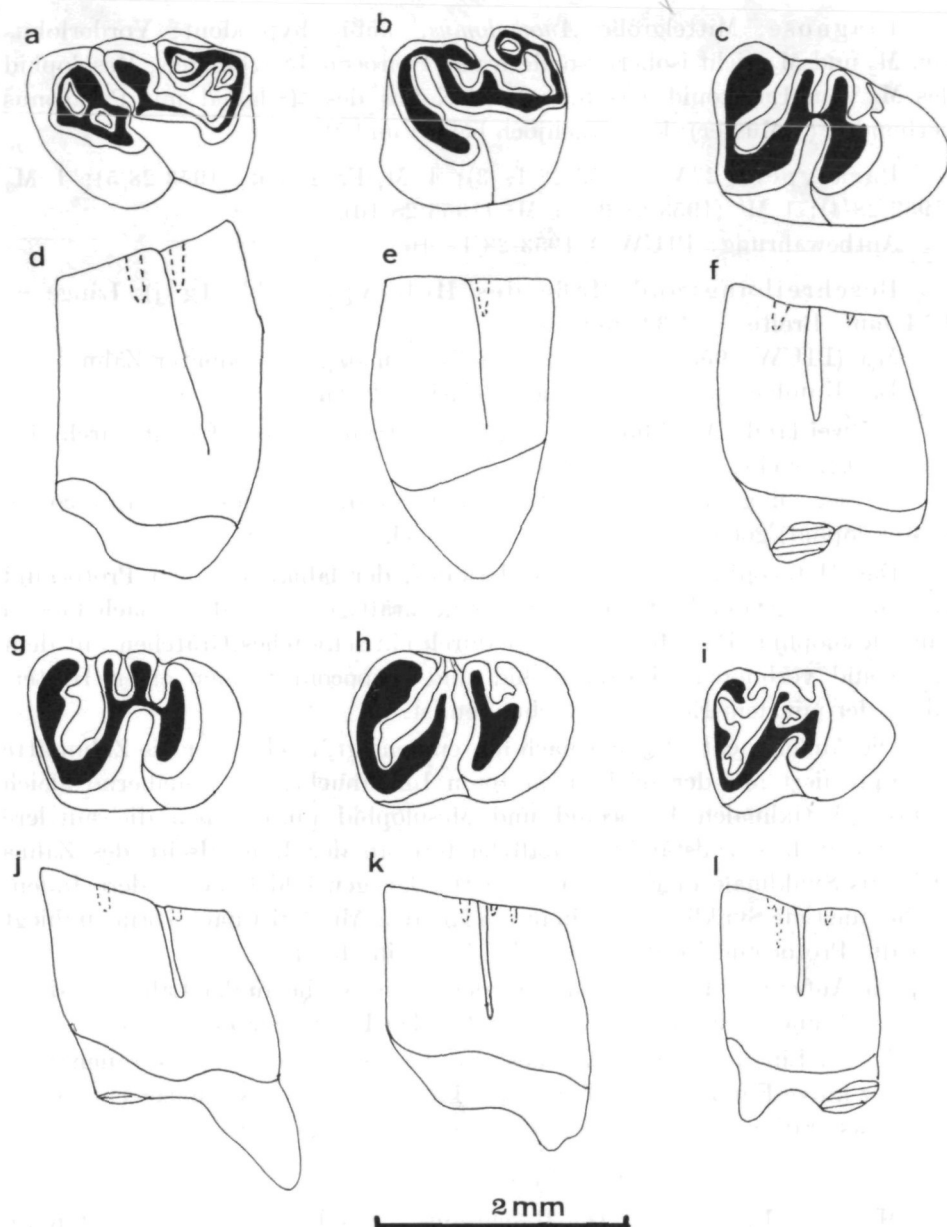


Abb. 1. *Anomalomys gerneti* nov. spec. vom Eichkogel, U-Turolium, Coll. Paläont. Inst.
Univ. Wien (PIUW), Inv. Nr. 1953/28/1...

- | | |
|-------------------------------------|---|
| a) M ¹ l (9) — occlusal | g) M ₂ r (2) — occlusal, Holotypus |
| b) M ² r (10) — occlusal | h) M ₂ r (1) — occlusal |
| c) M ₂ l (3) — occlusal | i) M ₃ l (4) — occlusal |
| d) M ¹ l (9) — lingual | j) M ₂ r (2) — labial, Holotypus |
| e) M ² r (10) — lingual | k) M ₂ r (1) — labial |
| f) M ₃ l (3) — labial | l) M ₂ l (4) — labial |

Die Objekte b, e, g, h, j, k sind invers abgebildet

Diagnose: Mittelgroße *Anomalomys*, mäßig hypsodont; Vorderlobus von M_2 und M_3 nicht isoliert, sondern mit Protoconid verbunden; Mesolophid des M_2 vom Entoconid getrennt; Vorderlobus des M^2 labial mit Paraconus verbunden (S-Muster); kein Nachjoch bei M^1 und M^2 .

Paratypen: 2 M_2 (1953/28/1, 3); 1 M_1 -Fragment (1953/28/5); 1 M_3 (1953/28/4); 1 M^1 (1953/28/9); 1 M^2 (1953/28/10).

Aufbewahrung: PIUW ²) 1953/28/1—10.

Beschreibung und Maße des Holotypus (Abb. 1g, j): Länge = 1,74 mm, Breite = 1,32 mm.

M_{2r} (PIUW 1953/28/2): Zweiwurzeliger, mäßig hypsodonte Zahn.

Das Kauflächenmuster ist charakterisiert durch:

a) Zwei labile Antiklinalen (Protoconid, Hypoconid) getrennt durch eine tiefe Außenbucht.

b) Vier linguale Antiklinalen (Metaconid, Mesolophid, Entoconid, Posterolophid) getrennt durch drei Innenbuchten.

Das Metaconid bildet den Vorderlobus, der labial mit dem Protoconid verbunden ist, vom Protoconid führt eine kräftige Verbindung nach lingual zum Mesolophid. Das Mesolophid ist durch ein schwaches Grätchen mit dem Entoconid verbunden. Posterolophid und Hypoconid bilden einen Hinterlobus, der mit dem Entoconid verbunden ist.

Die Außenbucht ist leicht nach hinten geneigt, reicht über die Zahnmitte und opponiert mit der seichten hinteren Innenbucht. Die annähernd gleich starken Antiklinalen Entoconid und Mesolophid umschließen die mittlere Innenbucht fast vollständig, sodaß letztere an der Lingualseite des Zahns nicht als Synklinale in Erscheinung tritt. Dagegen bildet die vordere Innenbucht eine tiefe Synklinale, die in ihrem labialen Abschnitt nach vorne umbiegt und die Protoconid-Vorderlobusverbindung einschnürt.

Die Außenbucht zeichnet sich als deutliche Furche an der Labialwand des Zahnes ab und verliert sich erst in der basalen Hälfte der Zahnkrone.

An der Lingualwand des Zahnes sind die vordere und hintere Innenbucht als ganz kurze Furchen zu erkennen, die knapp unter der Kaufläche enden und bei etwas stärkerer Abkautung des Zahnes verschwinden würden.

Beschreibung der Paratypen:

M_2 (Abb. 1c, f; h, k): Die Beschreibung des Holotypus paßt mit minimalen Unterschieden auch auf den M_{2l} (1953/28/3; Abb. 1c, f). Der M_{2r} (1953/28/1; Abb. 1h, k) differiert geringfügig im mittleren Zahnabschnitt, wo die Gratverbindung Mesolophid-Entoconid unterbrochen ist, und die Außenbucht mit der mittleren Innenbucht verschmilzt. An diesem Exemplar sind alle drei Innenbuchten als kurze Furchen an der lingualen Zahnwand erkennbar. Die M_2 sind zweiwurzelig.

M_{3l} (1953/28/4; Abb. 1i, l): Trotz geringerer Maße und schmalem Hinterlobus weitgehende morphologische Übereinstimmungen mit M_2 . Das deutlich

abgeschnürte Metaconid steht in Verbindung mit einem kleinen Mesoconid. Mesolophid und Entoconid sind zu einer Antiklinale verschmolzen und schließen die mittlere Innenbucht als Schmelzinsel ein. Der M_3 ist zweiwurzellig.

M_1 r-Fragment (1953/28/5): An dem Fragment kann man drei voneinander getrennte Loben erkennen, zwei Außen- und zwei Innenbuchten (mittlere Innenbucht als Schmelzinsel zwischen Mesolophid und Entoconid). Der Vorderlobus scheint komplizierter als bei M_2 , er schließt zwei Schmelzinseln ein.

M^1 (1953/28/9; Abb. 1a, d): Schwach abgekaut, Wurzeln abgebrochen. Von lingual wird der Zahn durch die nach vorne gerichtete Innenbucht in zwei Abschnitte geteilt. Der vordere Lobus besteht aus Protoconus und einem kräftigen vorderen Quersporen (dazwischen eingeschlossen zwei flache Schmelzinseln).

Von labial schneidet hinter dem Vorderlobus eine tiefe vordere Außenbucht in den Zahn ein und geht in der Zahnmitte in die Innenbucht über. Die hintere Außenbucht trennt Paraconus und Metaconus, verläuft schräg nach hinten und reicht bis zum Posteroloph. Beide Außenbuchten sind als kurze Furchen in der labialen Kronenwand erkennbar.

Auffällige Merkmale der M^1 sind das Verschmelzen von Paraconus und Mesoloph und das Fehlen einer Metaconus-Hypoconus-Verbindung. Dagegen besteht eine kräftige Gratverbindung zwischen Posteroloph und Metaconus. Metaconus und Posteroloph schließen je eine Schmelzinsel ein.

M^2 r (1953/28/10; Abb. 1b, e): Etwas stärker abgekaut als der M^1 , Wurzeln fehlen. Wie bei M^1 schneidet die nach vorne gerichtete Innenbucht tief in den Zahn ein, sie reicht (als Verschmelzungsprodukt von Innenbucht und vorderer Außenbucht) labial bis zur Gratverbindung Vorderlobus—Paraconus. Im Gegensatz zu M^1 besitzt der M^2 einen kurzen freien Mesoloph, der die Tendenz zur Verbindung mit dem Paraconus zeigt.

Der hintere Zahnabschnitt unterscheidet sich nur geringfügig von dem des M^1 .

Charakteristikum des M^2 ist in erster Linie die Tendenz zum S-förmigen Schmelzmuster bedingt durch die labiale Verbindung des Vorderlobus mit dem Paraconus.

Maße (in mm):

Objekt	Länge	Breite	Anzahl
M_2	1,74—2,06	1,27—1,29	3
M_3	1,45	1,17	1
M^1	1,75	1,33	1
M^2	1,50	1,26	1

Diskussion: Die Gattung *Anomalomys* ist bisher durch vier Species, *A. minor* FEJFAR, 1972, *A. gaudryi* GAILLARD, 1900, *A. gaillardi* VIRET & SCHAUB, 1946 und *A. viretschaubi* KRETZOI, 1971 bekannt und war vom unteren bis ins jüngste Miozän über weite Teile Europas verbreitet.

FEJFAR (1972, S. 183) beobachtete eine kontinuierliche Entwicklung bezüglich Zunahme an Größe und Hypsodontie und Vereinfachung des Schmelzmusters der drei stratigraphisch aufeinanderfolgenden Arten: *A. minor*—*A. gaudryi*—*A. gaillardi*.

Wie aus FEJFAR (1972) und DE BRUIJN & VAN DER MEULEN (1979) hervorgeht, wurde *A. minor*, die kleinwüchsige, primitive Form aus Franzensbad, Langenmosen und Undorf (Orleanium, MN 5) und Aliveri (Orleanium, MN 3), *A. gaudryi* aus Neudorf, La Grive, Anwil, Großlappen, Aumeister, Oppole (Asteracium, MN 6—8) und die großwüchsigeren, moderneren Formen, die sich um *A. gaillardi* gruppieren, aus Can Llobateres, Montredon, Soblay und Mollon (Vallesium—Turolium, MN 9—11) beschrieben.³⁾

Dazu kommt der stratigraphisch jüngste *Anomalomys*-Vertreter aus Polgardi (Turolium, MN 13), der von VIRET & SCHAUB (1946, S. 351) vor allem auf Grund der enormen Größe und Hypsodontie von *A. gaillardi* unterschieden und als *Anomalomys* spec. dokumentiert wurde, von KRETZOI (1971, S. 113) allerdings zur eigenen Species *A. viretschaubi* erhoben wurde.

A. gernoti aus der Eichkogelfauna (Turolium, MN 11) fügt sich nicht in das von FEJFAR (1972) beschriebene Entwicklungsschema (*A. minor*—*A. gaudryi*—*A. gaillardi*), das u. a. auf der Zunahme von Zahngröße und Hypsodontie im Laufe der stratigraphischen Entwicklung basiert. *A. gernoti* ist, obwohl jünger als die meisten *A. gaillardi*-Vertreter, merklich kleiner und in mancher Hinsicht urtümlicher als diese.

Folgender Vergleich soll *A. gernoti*'s Eigenständigkeit gegenüber den bestehenden Arten zeigen:

a) Größe:

A. gernoti ist größer als *A. minor*; dimensional im Variationsbereich von *A. gaudryi*; kleiner und niedrigkroniger als *A. gaillardi* und *A. viretschaubi*.

b) Vorderlobus der M_2 und M_3 :

A. gernoti: Vorderlobus des M_2 und M_3 labial reduziert und mit dem Protoconid verbunden.

A. viretschaubi: M_2 verhält sich wie bei *A. gernoti*.

A. gaillardi: Vorderlobus des M_3 labial reduziert und mit dem Protoconid verbunden; Vorderlobus des M_2 isoliert.

A. gaudryi und *A. minor*: Vorderlobus des M_2 und M_3 isoliert, keine Gratverbindung mit dem Protoconid.

c) Mesolophid und Entoconid des M_2 :

A. gernoti, *A. gaudryi*, *A. minor*: Mesolophid und Entoconid getrennt.

A. gaillardi und *A. viretschaubi*: Tendenz zur Verschmelzung von Mesolophid und Entoconid.

³⁾ Nach Ansicht KRETZOI's (1971, S. 115) ist *A. cf. gaillardi* aus Mollon mit seinem aus Sümeg (Ungarn) beschriebenen *Allospalax plenus* n. g. n. sp. nah verwandt.

d) Mesoloph des M^1 :

A. minor, *A. gaudryi*: Kräftiger Mesoloph.

A. gernoti: Völlige Verschmelzung von Mesoloph und Paraconus.

A. gaillardi: Tendenz zur Verschmelzung von Mesoloph und Paraconus.

e) Vorderlobus des M^2 :

A. minor, *A. gaudryi*: Vorderlobus meist isoliert oder durch Protoconus-Hinterarm mit dem hinteren Zahnabschnitt verbunden.

A. gernoti: Labiale Verbindung des Vorderlobus mit Paraconus (führt zu S-förmigem Schmelzmuster).

A. gaillardi: Vorderlobus meist isoliert, gelegentliche Tendenz zu labialer Verbindung wie bei *A. gernoti*.

f) Metaconus-Hypoconus-Verbindung von M^1 und M^2 :

A. minor, *A. gaudryi*: Verbindung vorhanden.

A. gernoti, *A. gaillardi*: Verbindung fehlt.

Beobachtet man die Verbreitung der *Anomalomys*-Arten im Miozän, so taucht die kleinwüchsige *A. minor* im Orleanium (MN 3, 5) in Südeuropa (Griechenland) und in Mitteleuropa (Tschechoslowakei und Deutschland) auf, die etwas größere *A. gaudryi* folgt im Asteracium (MN 6—8) von Mitteleuropa (Tschechoslowakei, Deutschland, Schweiz, Polen) und breitet sich bis SW-Europa (Frankreich) aus, während die großwüchsige *A. gaillardi* bisher nur aus dem Vallesium und Turolium (MN 9—11) SW-Europas (Spanien und Frankreich) bekannt wurde.

Die turoliche (MN 11) *A. gernoti* des Eichkogels (Österreich) schließt dimensionell wie morphologisch an *A. gaudryi* an, sodaß sie als deren Nachfolger in Frage kommt.

Von der extrem großwüchsigen *A. viretschaubi* aus dem Turolium (MN 13) aus Ungarn ist für weitere Schlußfolgerungen zu wenig bekannt.

Genus *Prospalax* MEHELY, 1908

Prospalax petteri BACHMAYER & WILSON, 1970

(Abb. 2a—h, 3a—j)

1970 — *Prospalax priscus* — DAXNER-HÖCK, S. 602

1970 — *Prospalax priscus* — DAXNER-HÖCK & RABEDER, S. 3

Lokalität: Süßwassermergel des Eichkogels bei Mödling (Niederösterreich).

Stratigraphisches Niveau: Obermiozän (Zone H des Pannon im Wiener Becken), U-Turolium (MN 11).

Material: 5 M^1 (1953/27/1—4, 6); 3 M^2 (1953/27/7, 8, 11); 1 M^3 (1953/27/9); 4 M_1 (1953/27/1—12, 18) z. T. fragmentär; 3 M_2 (1953/27/15—17); 2 M_3 (1953/27/20—21) fragmentär.

Aufbewahrung: PIUW 1953/27/1—21.

Beschreibung: Die Oberkiefermolaren sind dreiwurzelig, die Unterkiefermolaren zweiwurzelig.

Der M^1 besteht aus drei Loben. Vorder- und Mittellobus werden voneinander durch die schräg nach vorne gerichtete Innenbucht, Mittel- und Hinterlobus durch die hintere Außenbucht voneinander getrennt. Ist der Zahn nur schwach abgekaut, so bleibt der Vorderlobus völlig isoliert (Abb. 2a, b, d), die beiden folgenden Loben sind lingual immer miteinander verbunden. Bei stärkerer Abkautung verbinden sich der Vorder- und Mittellobus labial; im Extremfall (Abb. 2g) wird die hintere Außenbucht labial abgeschnürt und bildet eine große, schräg verlaufende Schmelzinsel.

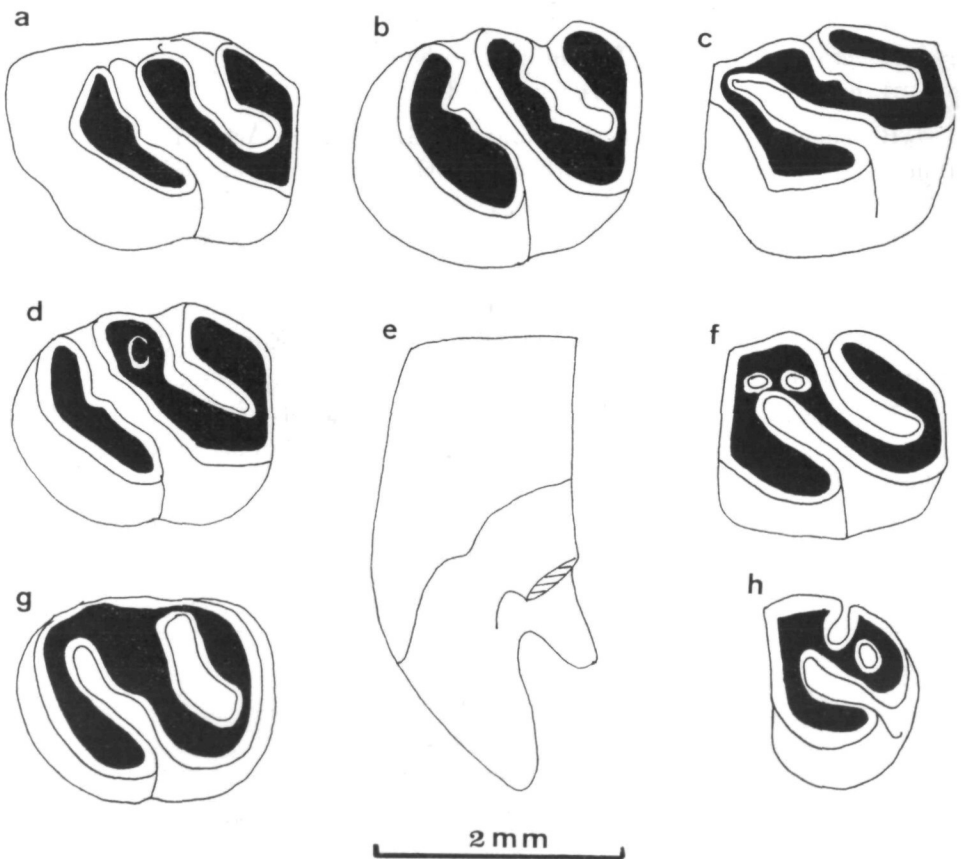


Abb. 2. *Prospalax petteri* BACHMAYER & WILSON, 1970 vom Eichkogel, U-Turolium, Coll. Paläont. Inst. Univ. Wien (PIUW), Inv. Nr. 1953/27/1...

- | | |
|---------------------------|-----------------------------|
| a) M^1 l (1) — occlusal | e) M^1 l (2) — von hinten |
| b) M^1 l (2) — occlusal | f) M^2 r (8) — occlusal |
| c) M^2 l (7) — occlusal | g) M^1 r (4) — occlusal |
| d) M^1 r (3) — occlusal | h) M^2 r (9) — occlusal |

Die Objekte d, f, g, h sind invers abgebildet

Bei einem M^1 (1953/27/3, Abb. 2d) ist im labialen Teil des Mittellobus eine kleine Schmelzinsel eingeschlossen.

Der M^2 (Abb. 2c, f) ist wie der M^1 aus drei Loben aufgebaut. Aus der labialen Verbindung des vorderen und mittleren Lobus und aus der lingualen Verbindung des mittleren und hinteren Lobus resultiert das für *Prospalax* typische S-förmige Schmelzmuster der Kaufläche. Bei M^{2r} (1953/27/8; Abb. 2f) liegen im Verbindungsbereich Vorder- und Mittellobus zwei kleine Schmelzinseln.

Der M^3 (Abb. 2h) ist im hinteren Abschnitt verkürzt. Mittlerer und hinterer Lobus sind verbunden, sie schließen eine Schmelzinsel ein. Die Außenbucht ist seicht, die Innenbucht tief. Wurzeln sind gebrochen.

M_1 (Abb. 3a—d, g—j) — relativ lang und vorne schmal.

Die vier vorliegenden M_1 vermitteln einen Eindruck von der Veränderung des Kauflächenmusters bei zunehmender Abkautung. Zwei Exemplare sind schwach abgekaut (Abb. 3a, b, c, d). Ihre Zahnkronen bauen sich ähnlich dem *Anomalomys*-Schema aus drei Hauptloben auf. Der Vorderlobus ist entweder isoliert (Abb. 3a) oder durch einen lingualen Grat mit dem Mittellobus verbunden (Abb. 3c). Der Mittellobus (bestehend aus Protoconid, Mesolophid und Entoconid) kann (Abb. 3a) mit dem Hinterlobus verbunden oder von diesem getrennt sein (Abb. 3c). Von außen schneiden zwei Außenbuchten in den Zahn ein, sie opponieren mit je einer vorderen und hinteren Innenbucht (bzw. können in jene übergehen). Zwischen Entoconid und Mesolophid ist eine dritte, mittlere Innenbucht zu beobachten.

Wird der M_1 etwas stärker abgekaut, so verbinden sich Vorder- und Mittellobus labial und lingual und schließen eine große, schräg verlaufende vordere Schmelzinsel ein (Rest der vorderen Außen- und Innenbucht; Abb. 3g, i). Auch die beiden hinteren Loben verschmelzen z. T. und schließen die hintere Innenbucht als kleine Schmelzinsel ein. Die hintere Außenbucht bleibt auch bei starker Abkautung erhalten und schneidet bis in die hintere Zahnmitte in den Zahn ein. Im Falle des M_{1r} (Abb. 3g) geht sie in die mittlere Innenbucht über, wodurch das Entoconid vom Mittellobus abgetrennt und in den Hinterlobus eingebunden wird.

Außen und Innenwand der Zahnkrone zeigen, daß die hintere Außenbucht immer viel weiter gegen die Kronenbasis hinabreicht als die vordere Außenbucht und die Innenbuchten, d. h. daß sie im Gegensatz zu jenen erst bei extremer Abkautung des Zahnes verschwindet.

Der M_2 ist dreilobig wie der M_1 . Bei schwacher Abkautung sind alle drei Loben voneinander isoliert, leichte Abkautung führt zu einer Verbindung des mittleren und hinteren Lobus (Abb. 3e), starke Abkautung bewirkt zusätzlich eine labiale und linguale Verbindung des Vorder- und Mittellobus, sodaß eine große vordere Schmelzinsel eingeschlossen wird.

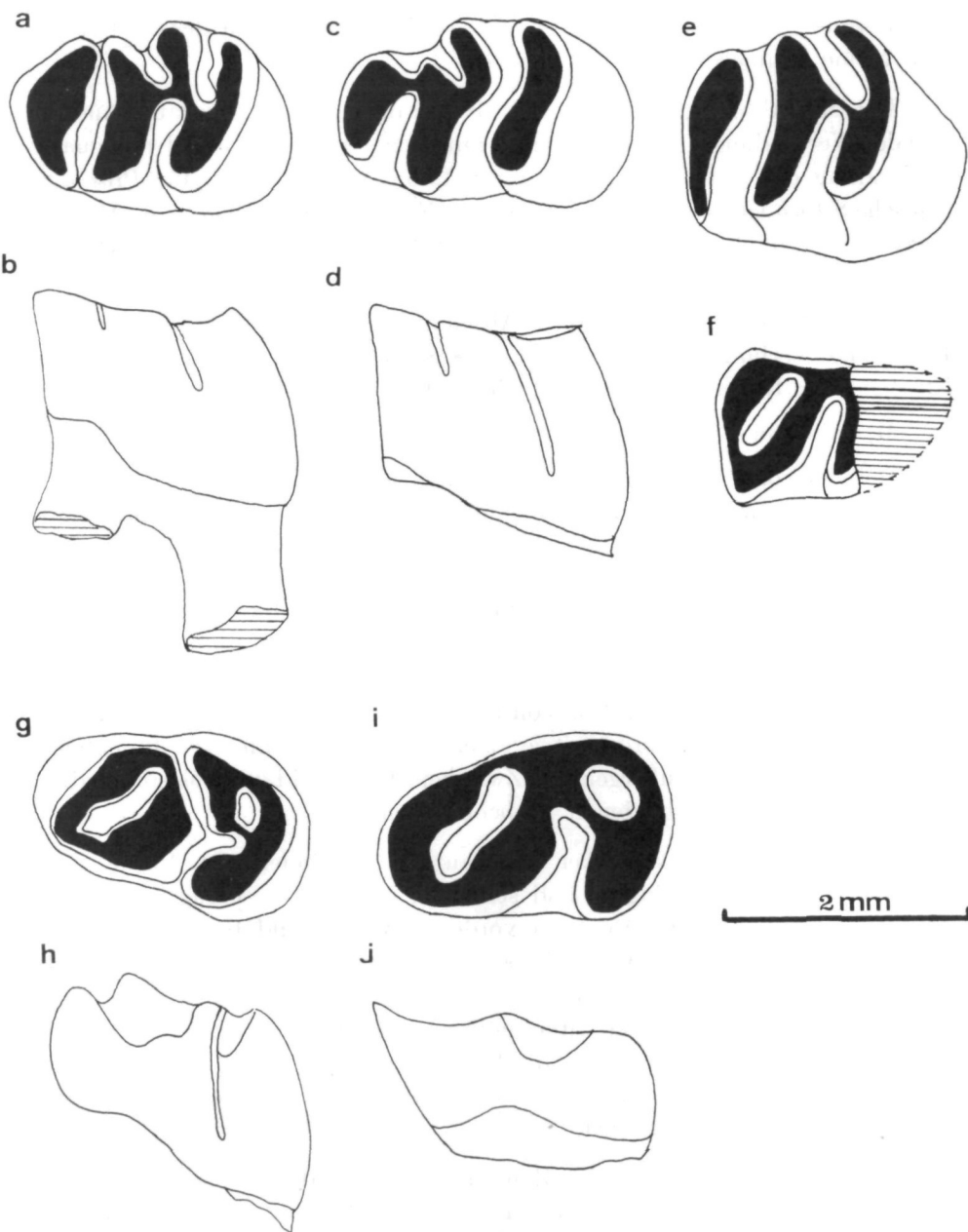


Abb. 3. *Prospalax petteri* BACHMAYER & WILSON, 1970 vom Eichkogel, U-Turolium, Coll. Paläont. Inst. Univ. Wien (PIUW), Inv. Nr. 1953/27/1...

- | | |
|----------------------------|----------------------------|
| a) M_1 r (12) — occlusal | f) M_3 l (21) — occlusal |
| b) M_1 r (12) — labial | g) M_1 r (18) — occlusal |
| c) M_1 r (13) — occlusal | h) M_1 r (18) — labial |
| d) M_1 r (13) — labial | i) M_1 l (14) — occlusal |
| e) M_2 r (16) — occlusal | j) M_1 l (14) — labial |
- Die Objekte a, b, c, d, e, g, h sind invers abgebildet

Beide M_3 sind stark fragmentär. Ihr Aufbau folgt dem Dreilobenschema der vorderen Molaren, mit einer Abweichung, daß der Vorderlobus labial reduziert und auch bei schwacher Abkautung mit dem Protoconid, d. h. mit dem Mittellobus verbunden ist (Abb. 3f). Der M_3 verschmälert sich nach hinten.

Maße (in mm):

Objekt	Länge	Breite	Anzahl
M^1	2,12—2,31	1,70—1,80	5
M^2	1,88—1,95	1,73—1,77	2
M^3	1,39	1,51	1
M_1	2,17—2,45	1,42—1,67	4
M_2	2,13—2,24	1,73—1,78	3
M_3	1,62	1,28—1,32	2

Diskussion: Zuordnung der Spalacinen-Reste aus der Eichkogelfauna zur Gattung *Prospalax* wirft keine Probleme auf, wohl aber die Artbestimmung.

Wie aus BACHMAYER & WILSON (1970, S. 572ff.) hervorgeht, sind die Hauptunterschiede zwischen *Prospalax petteri* BACHMAYER & WILSON und *Prospalax priscus* (NEHRING) im Bau des Unterkiefers und nicht so sehr in Größe und Morphologie der Zähne zu beobachten.

In Ermangelung von Kieferresten stützt sich die Bestimmung von *Prospalax petteri* des Eichkogels in erster Linie auf einige primitive Merkmale der Zahnmorphologie (z. B. langer, schmaler M_1 mit zwei Außenbuchten, drei Innenbuchten; Mesolophid und Entoconid nicht verschmolzen), die die Annahme von BACHMAYER & WILSON (1970, S. 573f.), *Prospalax petteri* sei als Vorläufer von *Prospalax priscus* zu sehen, untermauern.

Die Verbreitung von *Prospalax petteri* ist bisher auf das Obermiozän (Turolium, MN 11) von Kohfidisch und Eichkogel (Österreich) und Dorn Dürkheim (Deutschland) beschränkt, während *P. priscus* vom Pliozän bis ins Pleistozän über weite Teile Europas (z. B. Tschechoslowakei, Polen, Ungarn) verbreitet war.

Der viel größere *Prospalax kretzoi* JANOSSY, 1972 aus dem ungarischen Pleistozän kommt für einen näheren Vergleich nicht in Betracht.

Die Diskussionen, die in den letzten Jahren um die phylogenetischen Beziehungen zwischen *Anomalomys*, *Prospalax*, *Pliospalax*, *Spalax* etc. entstanden (BACHMAYER & WILSON 1970; KRETZOI 1971; FEJFAR 1972; DE BRUIJN & VAN DER MEULEN 1975; CHALINE, MEIN & PETTER 1977), führten zu völlig unterschiedlichen Klassifikationen, weshalb *Prospalax* und *Anomalomys* hier vorläufig unter die Spalacinae innerhalb der Cricetidae eingereiht werden.

2.2. Familia Castoridae GRAY, 1821

Genus *Chalicomys* KAUP, 1832*Chalicomys jaegeri* KAUP, 1832

(Abb. 4)

Lokalität: Süßwassermergel des Eichkogels bei Mödling (Niederösterreich).

Stratigraphisches Niveau: Obermiozän (Zone H des Pannon im Wiener Becken), U-Turolium (MN 11).

Material und Maße: 1 M¹r (1953/30/1); Länge = 7 mm, Breite = 8 mm.

Aufbewahrung: PIUW 1953/30/1.

Bemerkungen: Der einzige Biberzahn der Eichkogelfauna stammt von *Chalicomys jaegeri*. Nach HÜNERMANN (1966, S. 232) ist *Palaeomys castoroides* ein Synonym von *Chalicomys jaegeri*. *Chalicomys jaegeri* ist u. a. aus dem Vallesium (MN 9) von Eppelsheim und Masia del Barbo (Deutschland und Spanien), aus dem Turolium (MN 11) von Kohfidisch und Dorn-Dürkheim (Österreich und Deutschland) und neuerdings vom Eichkogel bekannt geworden.



Abb. 4. *Chalicomys jaegeri* KAUP, 1832 vom Eichkogel, U-Turolium, Coll. Paläont. Inst. Univ. Wien (PIUW), Inv. Nr. 1953/30/1
M¹ r (1) — occlusal; invers abgebildet

3. Übersicht über die gesamte Nagetierfauna des Eichkogels

Die Studie über Anomalomyinae, Spalacinae und Castoridae beschließt die Reihe von Publikationen (DAXNER-HÖCK & RABEDER 1970; DAXNER-HÖCK 1970, 1972a, 1972b, 1975, 1977; DAXNER-HÖCK & DE BRUIJN — im Druck) über die Nagetiere aus der Fauna des Eichkogels.

Aus Abb. 5 und Tab. 1 wird ersichtlich, daß die Fauna sieben Nagetierfamilien mit insgesamt neunzehn Gattungen und Arten umfaßt. Von diesen neunzehn Gattungen entfallen je fünf auf Cricetidae und Gliridae, vier auf Sciuridae, zwei auf Muridae und je eine auf Zapodidae, Eomyidae und Castoridae.

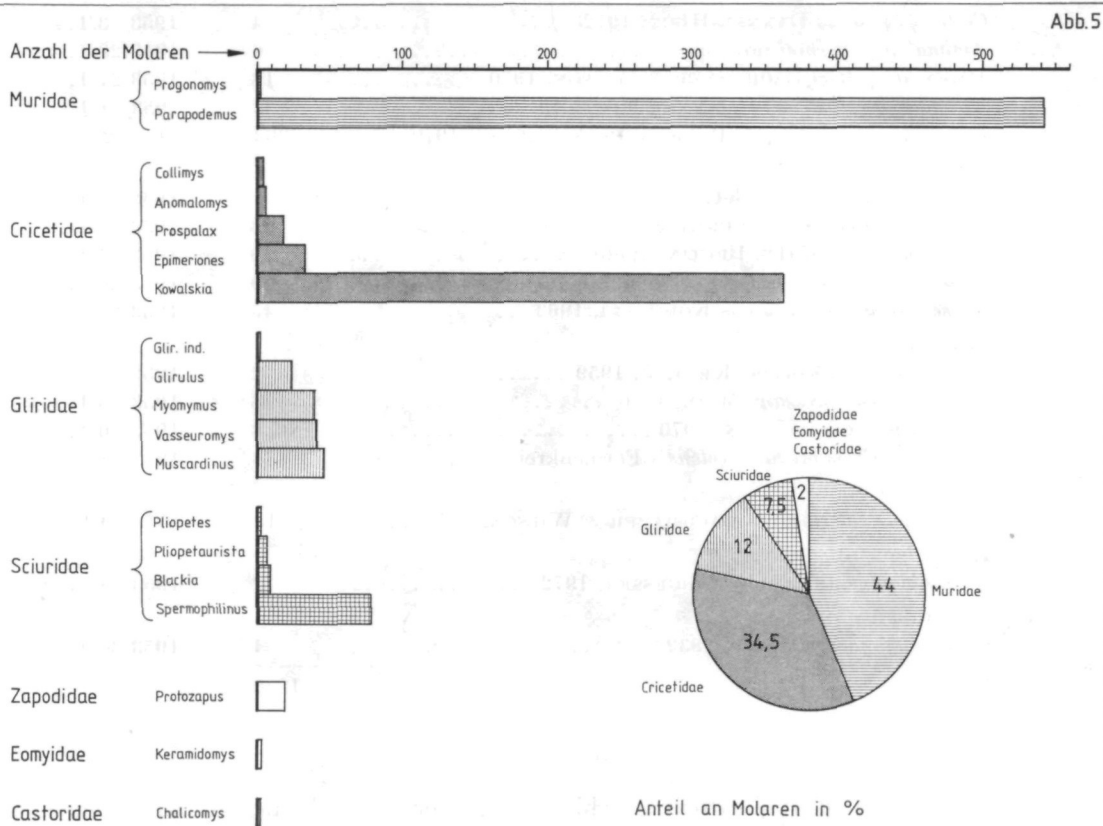


Abb. 5. Verteilung der Molaren auf die einzelnen Taxa der Eichkogelfauna

Gliridae, Cricetidae und Sciuridae fallen durch ihre hohe Anzahl von Taxa auf, dagegen dominiert *Parapodemus lugdunensis* (Muridae) an Individuenzahl mit Abstand über alle anderen Species (Abb. 5).

Aus der Gesamtzahl von 1230 Molaren entfallen allein 44% auf *Parapodemus*, es folgen *Kowalskia* mit 29% der Molaren, *Spermophilinus* mit 6%, *Epimeriones*, *Myomimus*, *Vasseuromys* und *Muscardinus* mit etwa je 3%, die restlichen zwölf Gattungen sind größtenteils durch wenige Einzelzähne belegt.

Tabelle 1

Nagetiere des Eichkogels	Anzahl der Molaren	Inv. Nr. PIUW
Muridae:		
? <i>Progonomys woelferi</i> BACHMAYER & WILSON, 1970	1	1953/22/1
<i>Parapodemus lugdunensis</i> SCHAUB, 1938	542	1953/21/1...
Cricetidae:		
<i>Collimys primus</i> DAXNER-HÖCK, 1972b	4	1953/ 3/1...
<i>Anomalomys gervoti</i> nov. spec.	6	1953/28/1...
<i>Prospalax petteri</i> BACHMAYER & WILSON, 1970	18	1953/27/1...
<i>Epimeriones austriacus</i> DAXNER-HÖCK, 1972a	33	1953/ 1/1...
<i>Kowalskia</i> cf. <i>fahlbuschi</i> BACHMAYER & WILSON, 1970.....	363	1953/ 2/1...
Gliridae:		
Gliride gen. et spec. indet.	1	1953/29/1
<i>Glirulus lissiensis</i> HUGUENEY & MEIN, 1965	23	1953/24/1...
<i>Myomimus dehmi</i> (DE BRUIJN, 1966)	39	1953/25/1...
<i>Vasseuromys thenii</i> DAXNER-HÖCK & DE BRUIJN (Druck) ..	40	1953/26/1...
<i>Muscardinus pliocaenicus</i> KOWALSKI, 1963	45	1953/23/1...
Sciuridae:		
<i>Pliopetes</i> cf. <i>hungaricus</i> KRETZOI, 1959	2	1953/ 7/1...
<i>Pliopetaurista bressana</i> MEIN, 1970	6	1953/ 5/1...
<i>Blackia miocaenica</i> MEIN, 1970	8	1953/ 6/1...
<i>Spermophilinus bredai-turolensis</i> Formenkreis	78	1953/ 4/1...
Zapodidae:		
<i>Protozapus intermedius</i> BACHMAYER & WILSON, 1970	18	1953/ 9/1...
Eomyidae:		
<i>Keramidomys</i> aff. <i>mohleri</i> ENGESSER, 1972	2	1953/ 8/11
Castoridae:		
<i>Chalicomys jaegeri</i> KAUP, 1832	1	1953/30/1
	1230	

Zur stratigraphischen Bedeutung der Fauna:

Die von MEIN (1975) vorgeschlagene Gliederung des kontinentalen Neogens in siebzehn „Mammal Units“ (MN 1—17) wurde vom Internationalen Symposium für Säugetierstratigraphie in München 1975 (FAHLBUSCH 1976) diskutiert und ergänzt und bildet heute die allgemeine Grundlage für die Säugetierstratigraphie. MEIN (1975) ordnete in seiner Tabelle die bekanntesten Säugetierfaunen des europäischen Neogens nach dem Entwicklungsgrad ihrer Elemente den einzelnen „Units“ (MN 1—17) zu und stufte u. a. die Faunen von Mollon (Frankreich), Crevillente 1—3 (Spanien), Eichkogel und Kohfidisch (Österreich) vor allem auf Grund der Entwicklungshöhe der Muridae in MN 11 ein.

VAN DE WEERD veröffentlichte (1976) eine umfassende Studie über miopliozäne Nagetierfaunen der Alfambra-Region in Spanien und konnte an einem sehr reichen Material nachweisen, daß vor allem im Vallesium (MN 9—10) und Turolium (MN 11—13) Muridae für die Feinstratigraphie bestens

geeignet sind. VAN DE WEERD (1976, S. 166ff.) erstellte in der Alfambra-Region für einen Teil des Mio-Pliozäns (MN 10—16) sechs Biozonen, von denen die ersten vier auf Muridae basieren:

1. *Progonomys hispanicus*-Zone (entsprechend MN 10): Vom Erstauftreten von *Progonomys hispanicus* bis zum Erstauftreten von *Parapodemus lugdunensis*.

2. *Parapodemus lugdunensis*-Zone (entsprechend MN 11): Vom Erstauftreten von *Parapodemus lugdunensis* bis zum Erstauftreten von *Parapodemus gaudryi barbarae*.

3. *Parapodemus gaudryi barbarae*-Zone (entsprechend MN 12): Vom Erstauftreten von *Parapodemus gaudryi barbarae* bis zum Erstauftreten von *Stephanomys ramblensis*.

Weitere Zonen vgl. VAN DE WEERD (1976, S. 167f.).

Die *Parapodemus lugdunensis*-Zone ist (VAN DE WEERD 1976, S. 167) in erster Linie charakterisiert durch *Parapodemus lugdunensis*, dazu kommen zwei weitere Muridae, *Occitanomys sondaari* und *Valerimys vireti*, die ebenfalls auf die Zone beschränkt sind. *Protozapus intermedius* (= *Eozapus intermedius* bei VAN DE WEERD 1976) taucht bereits im obersten Bereich der *Progonomys hispanicus*-Zone auf, seine Hauptverbreitung fällt aber in die *Parapodemus lugdunensis*-Zone. Die Cricetidae *Hispanomys freudenthali* und *Kowalskia fahlbuschi* erscheinen in der *Parapodemus lugdunensis*-Zone, bleiben aber nicht auf die Zone beschränkt.

VAN DE WEERD's Korrelation (1976, S. 176f.) der Faunen von Mollon (GUERIN & MEIN 1971), Crevillente 1—3 (DE BRUIJN, MEIN, MONTENAT & VAN DE WEERD 1975), Kohfidisch (BACHMAYER & WILSON 1970), Dorn-Dürkheim (FRANZEN & STORCH 1975) und Eichkogel (DAXNER-HÖCK 1970, 1972a, 1972b, 1975) mit den Alfambra Faunen (Alfambra, Tortajada A und Valdecebro 4) der *Parapodemus lugdunensis*-Zone steht in Einklang mit MEIN's Einstufung der oben genannten Faunen in MN 11.

Mit dem Abschluß dieser Arbeit ist der gesamte Umfang der Nagetiere der Eichkogel-Fauna bekannt und ermöglicht eine Analyse der einzelnen Taxa auf ihre stratigraphische Aussagekraft:

a) Sieben Taxa sind auf MN 11 beschränkt: *Parapodemus lugdunensis*, *Collimys primus*, *Epimeriones austriacus*⁴⁾, *Anomalomys gernoti*, *Prospalax petteri*, Gliridae gen. et spec. indet, *Vasseuromys thenii*.

b) Die Verbreitung von vier Taxa reicht über MN 11 hinaus: *Kowalskia* cf. *fahlbuschi*, *Muscardinus pliocaenicus*, *Pliopetes* cf. *hungaricus*, *Glirulus lissiensis*.

⁴⁾ *Epimeriones* kommt nach Van de WEERD, ADROVER, MEIN & SORIA (1977) auf Grund der primitiven M¹-Struktur nicht als Nachkomme der Myocricetodontinae (= Ahnen der Gerbillinae nach JAEGER 1975) in Betracht und wird als Cricetide incerte sedis klassifiziert.

c) Acht Taxa sind schon aus älteren Faunen bekannt: *Blackia miocaenica*, *Spermophilinus bredai-turolensis*, *Keramidomys* aff. *mohleri*, *Chalicomys jaegeri*, *Myomimus dehmi*, *Pliopetaurista bressana*, *Progonomys woelferi*, *Protozapus intermedius*.

Vergleicht man die Eichkogel-Nager mit den Nagetieren der beiden weiteren mitteleuropäischen Faunen Dorn-Dürkheim (Deutschland; FRANZEN & STORCH 1975) und Kohfidisch (Österreich; BACHMAYER & WILSON 1970), so zeigen sich weitgehende Übereinstimmungen:

Von den Taxa der Gruppe a) kommen *Parapodemus lugdunensis*, *Prospalax petteri*, *Epimeriones austriacus* in allen drei Faunen vor; *Collimys primus* wurde von Dorn-Dürkheim und Eichkogel beschrieben; *Vasseuromys thenii* ⁵⁾ und Gliride gen. et. spec. indet ⁵⁾ sind in den Faunen von Kohfidisch und Eichkogel vertreten; *Anomalomys gernoti* wurde bisher nur vom Eichkogel bekannt.

Ein großer Teil der Taxa, die nicht auf MN 11 beschränkt sind (b, c), finden wir in allen drei bzw. mindestens zwei der mitteleuropäischen Faunen (z. B. *Protozapus intermedius*, *Kowalskia* cf. *fahlbuschi*, *Muscardinus pliocaenicus*, *Pliopetaurista bressana*, *Blackia miocaenica*, *Chalicomys jaegeri*).

Der größte Unterschied zwischen den unterturolischen (MN 11) Nagetierfaunen Mitteleuropas und Südwesteuropas liegt auf der einen Seite in der großen Zahl der Taxa der mitteleuropäischen Faunen, nicht zuletzt bedingt durch den Einfluß der östlichen Elemente (z. B. *Prospalax*, *Epimeriones*, *Collimys*, *Pliopetes*), die in Südwesteuropa fehlen, auf der anderen Seite (VAN DE WEERD 1976, DE BRUIJN et al. 1975) im Vorkommen von Elementen wie *Occitanomys*, *Valerimys*, *Hispanomys*, *Heteroxerus* etc., die in Mitteleuropa fehlen.

Trotz der regional bedingten Unterschiede der Nagetierfaunen von Mittel-, West- und Südwesteuropa scheint ihre stratigraphische Korrelierung durch das Vorkommen des Muriden *Parapodemus lugdunensis*, der fast immer zusammen mit *Kowalskia fahlbuschi* und *Protozapus intermedius* auftritt, gesichert.

Literatur

- BACHMAYER, F. & R. W. WILSON (1970): Die Fauna der altpliozänen Höhlen- und Spaltenfüllungen bei Kohfidisch, Burgenland (Österreich). Small Mammals (Insectivora, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia) from the Kohfidisch Fissures of Burgenland, Austria. — Ann. Naturhist. Mus., 74: 533–587. — Wien.
- DE BRUIJN, H. & A. J. VAN DER MEULEN (1975): The Early Pleistocene Rodents from Tourkobounia-1 (Athens, Greece). I — Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wet. (B.) 78 (4): 314–338. — Amsterdam.

⁵⁾ Nach mündlicher Mitteilung von Prof. R. W. WILSON sind beide Taxa auch in Kohfidisch vertreten.

- DE BRUIJN, H., P. MEIN, C. MONTENAT & A. VAN DE WEERD (1975): Correlations entre les gisements de Rongeurs et les formations marines du Miocène terminal d'Espagne meridionale I. (Provinces d'Alicante et de Murcica). — Proc. (K.) Akad. Wet. (B) 78 (4): 1—32. — Amsterdam.
- & A. J. VAN DER MEULEN (1979): A review of the Neogene Rodent succession in Greece. — Ann. Geol. Pays Hellén., Tom hors série, 1979 (1): 207—217. — Athens.
- CHALINE, J., P. MEIN & F. PETTER (1977): Les grandes lignes d'une classification évolutive des Muroidea. — Mammalia, 41 (3): 245—252. — Paris.
- DAXNER-HÖCK, G. (1970): Die Wirbeltierfauna aus dem Alt-Pliozän (O-Pannon) vom Eichkogel bei Mödling (NÖ.) III. Rodentia. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 74: 597—605. — Wien.
- (1972): Cricetinae aus dem Alt-Pliozän vom Eichkogel bei Mödling (Niederösterreich) und von Vösendorf bei Wien. — Paläont. Z., 46 (3/4): 133—150. — Stuttgart.
- (1972): Die Wirbeltierfauna aus dem Alt-Pliozän (Pont) vom Eichkogel bei Mödling (Niederösterreich). IV. Gerbillinae (Rodentia, Mammalia). — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 76: 143—160. — Wien.
- (1975): Sciuridae aus dem Jungtertiär von Österreich. — Paläont. Z., 49 (1/2): 56—74. — Stuttgart.
- (1977): Muridae, Zapodidae und Eomyidae (Rodentia, Mammalia) des Eichkogels bei Mödling (Niederösterreich). — Paläont. Z., 51 (1/2): 19—31. — Stuttgart.
- & G. RABEDER (1970): Vorläufige Ergebnisse der paläontologischen Grabung 1968 im Altplozän (O-Pannon) des Eichkogels (Niederösterreich). — Anz. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., 1970/2: 47—50. — Wien.
- & H. DE BRUIJN (im Druck): Gliridae (Rodentia, Mammalia) des Eichkogels bei Mödling (Niederösterreich). — Paläont. Z. — Stuttgart.
- FAHLBUSCH, V. (1976): Report on the International Symposium on mammalian stratigraphy of the European Tertiary (München, April 11—14, 1975). — Newsl. Stratigr., 5 (2/3): 160—167. — Berlin, Stuttgart.
- FEJFAR, O. (1972): Ein neuer Vertreter der Gattung *Anomalomys* GAILLARD, 1900 (Rodentia, Mammalia) aus dem europäischen Miozän (Karpát). — N. Jb. Geol. Paläont., Abh. 141 (2): 168—193. — Stuttgart.
- FRANZEN, J. L. & G. STORCH (1975): Die unterpliozäne (turoloische) Wirbeltierfauna von Dorn-Dürkheim, Rheinhessen (SW-Deutschland). 1. Entdeckung, Geologie, Mammalia: Carnivora, Proboscidea, Rodentia. Grabungsergebnisse 1972—1973. — Senckenbergiana lethaea, 56 (4/5): 233—303. — Frankfurt a. Main.
- GUERIN, C. & P. MEIN (1971): Les principaux gisements de mammifères Miocènes et Pliocènes du domaine Rhodanien. — Docum. Lab. Geol. Univ. Lyon, H. S.: 131—170. — Lyon.
- HÜNERMANN, K. A. (1966): Der Bau der Biber-Prämolaren und seiner Verwendbarkeit für die Systematik der Castoridae (Rodentia, Mammalia). — N. Jb. Geol. Paläont., Abh. 125: 227—234. — Stuttgart.
- JAEGER, J. J. (1975): Les rongeurs du Miocene Moyen et Supérieur du Maghreb. — These, 164 S. — Montpellier (Academie de Montpellier).
- JANOSSY, D. (1972): Middle Pliocene Microvertebrate Fauna from Osztramos Loc. 1. (Northern Hungary). — Ann. Hist. Nat. Mus., 64: 27—48. — Budapest.
- KOWALSKI, K. (1967): Rodents from the Miocene of Opole. — Acta zool. Cracov., 12 (1): 1—18. — Krakau.
- KRETZOI, M. (1971): Bemerkungen zur Spalaciden-Phylogenie. — Vertebr. Hung., 12: 111—121. — Budapest.
- MEIN, P. (1975): Résultats du Groupe de Travail des Vertébrés. — In: Report on activity of the R. C. M. N. S. Working groups (1971—1975): 78—91. — Bratislava.

- RABEDER, G. (1970): Die Wirbeltierfauna aus dem Alt-Pliozän (O-Pannon) vom Eichkogel bei Mödling (Niederösterreich). — Ann. Naturhist. Mus., 74: 589—595. — Wien.
- (1973): *Galerix* und *Lanthanotherium* (Erinaccidae, Insectivora) aus dem Pannon des Wiener Beckens. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 1973 (7): 429—446. — Stuttgart.
- SULIMSKI, A. (1964): Pliocene Lagomorpha from Weze 1 (Poland). — Acta. Paleont. Polonica, 9 (2): 149—261. — Warschau.
- THENIUS, E. (1951): Eine Wirbeltierfaunula mit *Plesiodimylus* aus dem O-Pannon des Wiener Beckens. — Ann. Naturhist. Mus., 58: 85—95. — Wien.
- (1952): Über das Vorkommen von *Ophisaurus* (Anguidae, Rept.) im Pannon von Niederösterreich. — Anz. Akad. Wiss., mathem.-naturwiss. Kl., 1952: 177—180. — Wien.
- VIRET, J. & S. SCHAUB (1946): Le genre *Anomalomys*, rongeur néogène et sa répartition stratigraphique. — Eclog. geol. Helv., 39 (2): 342—352. — Basel.
- WEERD, A. VAN DE (1976): Rodent faunas of the Mio-Pliocene continental sediments of the Teruel — Alfambra Region, Spain. — Utrecht Micropal. Bull., 2: 3—216. — Utrecht.
- , R. ADROVER, P. MEIN & D. SORIA (1977): A new Genus and Species of the Cricetidae (Mammalia, Rodentia) from the Pliocene of south-western Europe. — Proc. (K.) Nederl. Akad. Wet., (B) 80 (5): 429—439. — Amsterdam.
- WEINFURTER, E. (1950): Die oberpannonische Fischfauna vom Eichkogel bei Mödling. — Sitzber. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., (I) 159: 37—50. — Wien.
- WENZ, W. & A. EDLAUER (1942): Die Molluskenfauna der oberpontischen Süßwassermergel vom Eichkogel. — Arch. f. Moll. kde., 74: 1—82. — Frankfurt a. Main.
- ZAPFE, H. (1951): Ein Geweihrest aus dem unterpliozänen Süßwasserkalk des Eichkogels bei Mödling. — Anz. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., 1951: 135—141. — Wien.

Radiolaria aus Ätztückständen des Malm und der Unterkreide der Nördlichen Kalkalpen (Österreich)

Von HANS-LUDWIG HOLZER¹⁾

(Mit 3 Abbildungen und 2 Tafeln)

Manuskript eingelangt am 6. Mai 1980

Zusammenfassung

Aus Ätztückständen einer tithonen Rotkalkprobe (Lehngraben 4) und neokomen Proben („Biancone“-Kalk: Lehngraben 11, Neokom-Mergelkalk: Pechgraben 104, Arrach 20/—2) werden folgende Radiolarien bestimmt: *Acanthocircus dicranacanthos* (SQUINABOL, 1914), *Crucella* sp., *Cyclastrum infundibuliforme* RÜST, 1885, *Cyclastrum* sp. A, *Cyclastrum* sp. B, *Paronaella* (?) *ewingi* PESSAGNO, 1971, *Paronaella bronnimanni* PESSAGNO, 1977, *Paronaella* (?) *worzei* PESSAGNO, 1971, *Paronaella* (?) sp., *Palaeosaturnalis hueyi* (PESSAGNO).

Summary

From acid residues of a sample from red limestones of Tithonian age (Lehngraben 4, Fig. 1) and some Neocomian marly limestone samples (Lehngraben 11, Pechgraben 104, Arrach 20/—2, Fig. 1) from the “Oberostalpin” of the “Nördliche Kalkalpen” the first part of well preserved Radiolarian faunas (*Acanthocircus dicranacanthos* (SQUIN.), *Crucella* sp., *Cyclastrum infundibuliforme* RÜST, *Cyclastrum* sp. A, *Cyclastrum* sp. B, *Palaeosaturnalis hueyi* (PESS.), *Paronaella bronnimanni* PESS., *Paronaella* (?) *ewingi* PESS., *Paronaella* (?) *worzei* PESS., *Paronaella* (?) sp.) is described.

Einleitung und Lokalisierung der Fundpunkte (Abb. 1)

Radiolarien sind nach den laufenden Ergebnissen des Deep Sea Drilling Project in den letzten Jahren in den Blickpunkt der Untersuchung geraten. Mit RIEDEL 1971 wird ein neuer systematischer Ansatzpunkt geliefert. Davon ausgehend wird versucht, die in ihrer morphologischen Vielfalt schwer umgrenzbaren Variabilität von Arten kaum faßbaren Radiolarien zu gruppieren (vgl. z. B. PESSAGNO 1977 (b), KOZUR & MOSTLER 1972, 1978 für mesozoische Radiolaria). Aus den Nördlichen Kalkalpen Österreichs sind es seit RÜST 1885, 1892, 1898 und HEITZER 1930 u. a. vor allem KOZUR & MOSTLER 1972, 1978, die durch Funde aus der Trias neue Aspekte bezüglich Systematik und Evolution setzen. DIERSCH 1980 (vgl. auch DONOFRIO & MOSTLER 1978) faßt den Kenntnisstand über Radiolaria aus dem Malm des Mittelabschnittes der Nörd-

Anschrift des Verfassers: Univ. Doz. Dr. Hans-Ludwig HOLZER, Institut für Geologie und Paläontologie, Universität Graz, Heinrichstraße 26, A-8010 Graz. — Österreich.

lichen Kalkalpen zusammen, wobei ausgehend von der Radiolarit-Gruppe Hinweise über Diagenese, Paläogeographie etc. diese Untersuchungen ergänzen. Die hier vorgelegten ersten Untersuchungen beschäftigen sich mit Radiolarien aus Ätztückständen, die im Zusammenhang mit faziellen Analysen der Oberjura-Neokomkalke des Oberostalpins (Nördliche Kalkalpen, Karawanken) anfielen. Die Funde aus solchen Rückständen sind selten (vgl. FENNINGER & HOLZER 1972 cum lit.), besonders reiche und relativ gut erhaltene Radiolarien-

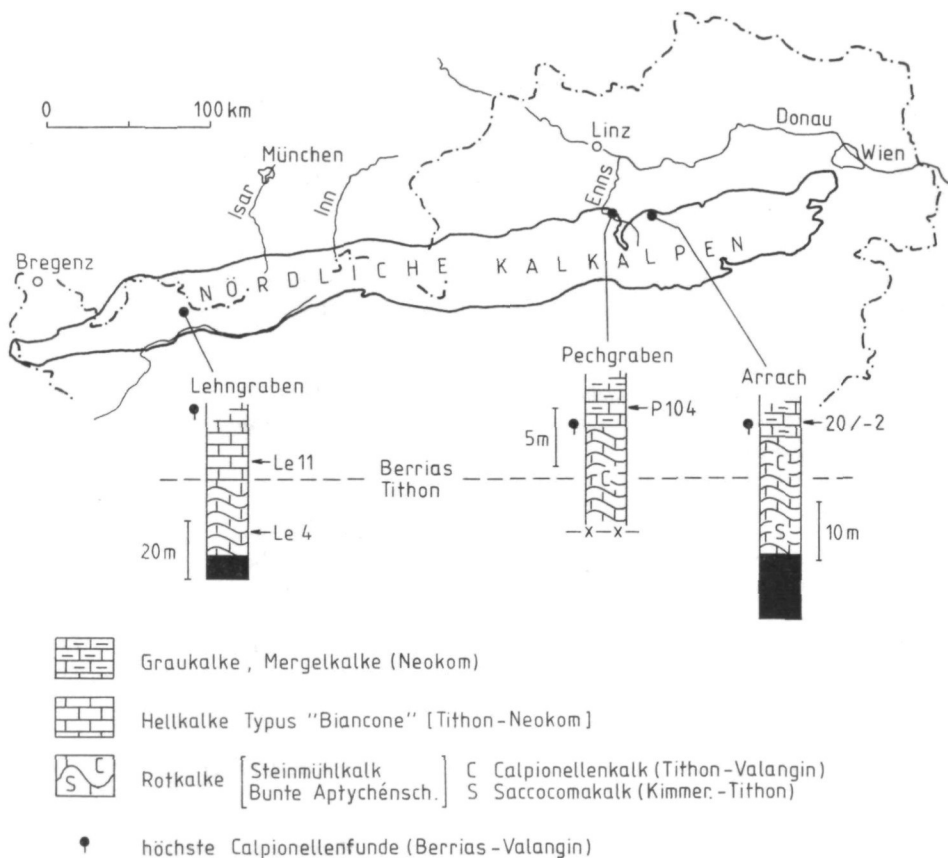


Abb. 1. Lage der Fundpunkte, Lithologie und Chronostratigraphie der Profile

Faunen fanden sich in Proben aus dem Lehngraben bei Ehrwald (Le 4, Le 11), vom Steinbruch 2. Pechgrabenenge (P 104) und vom Steinbruch Arrach (A 20/-2).

Das Probenmaterial ist im Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Graz (UGP 2902) aufbewahrt.

Lehngraben

Aus dem Lehngraben östlich von Ehrwald (Karte des DAV & ÖAV 1: 25.000, Wetterstein- und Mieminger Gebirge, mittleres Blatt: Zugspitze)

beschrieb MILLER 1963 ein Profil aus der als „Jungschichtenzone“ bezeichneten Schichtfolge bestehend aus Gesteinen der Radiolarit-Gruppe, Bunten Aptychenschichten und Biancone-Kalken (Abb. 1).

HOLZER & FENNINGER 1972, S. 107—108, Abb. 10 ordneten diese Abfolge aufgrund fazieller Analysen in den Übergangsbereich Becken-Schwelle ihres Modells. Biochronostratigraphische Anhaltspunkte durch Calpionellen stufen die liegenden Anteile der „Biancone“-Kalke in den Bereich Obertithonium—Berriasium ein, während Aptychen der Bunten Aptychenschichten eine Einstufung in den Zeitraum Kimmeridgium—Tithonium vermuten lassen.

Die Probe Le 4 entstammt den „Bunten Aptychenschichten“, die sich im Schliff als Radiolarienkieselkalke bis Radiolarienmikrite mit z. T. reicher Spicula-Führung und seltenen *Saccocoma*-Schnitten erweisen. Die Probe Le 11 stammt aus den liegenden „Biancone“-Kalken, Biomikrite mit reichlichen, calzifizierten (!) Radiolarien und seltener Calpionellen und Cadosinen.

Steinbruch „2. Pechgrabenenge“ und Steinbruch Arrach

Im Tiefbajuvarikum (Ternberger—Frankenfelder Deckensystem) liegen die Jura/Kreide-Profile vom Steinbruch „2. Pechgrabenenge“ NNW von Großraming (Österreich Karte 1 : 50.000, Blatt 69: Großraming; siehe auch ROSENBERG 1964) und Steinbruch Arrach bei Waidhofen/Ybbs (Österreichische Karte 1 : 50.000, Blatt 70: Waidhofen a. d. Ybbs). Die Probe P 104 aus dem Steinbruch „2. Pechgrabenenge“ (vgl. HOLZER 1968: 55) liegt ca. 170 cm über der letzten Calpionellenführenden Steinmühlkalkbank (Berriasium/Valanginium) in den von KRISTAN-TOLLMANN 1962 als Neokom-Fleckenkalke bezeichneten Mikriten (mudstones), die in Schliffen einen wechselnden Anteil von Biogenen (Radiolaria — überwiegend calzifiziert, Foraminifera, Schalenreste indet.) zeigen. Die im säureunlöslichen Rückstand Radiolarien-führende Probe A 20/—2 des Arracher Steinbruches (vgl. FLÜGEL 1967, HOLZER 1969, FENNINGER & HOLZER 1972, TOLLMANN 1976, HOLZER 1978) stammt aus den unmittelbar hangenden Schichten über den durch Calpionellen in das Berriasium/Valanginium eingestuften Steinmühlkalken (Abb. 1).

Neben den im Folgenden beschriebenen Formen werden z. Zt. fortführende Untersuchungen an Taxa der Gruppen Spumellaria und Nasselaria durchgeführt.

Systematische Beschreibung

Familia: Saturnalidae DEFLANDRE 1953 emend. KOZUR & MOSTLER 1972

Subfamilia: Saturnalinae DEFLANDRE, 1953

Diagnose: Siehe KOZUR & MOSTLER 1972, DONOFRIO & MOSTLER 1978.

Genus *Acanthocircus* SQUINABOL, 1903

Bemerkungen: Die bestehenden systematischen Schwierigkeiten (vgl. KOZUR & MOSTLER 1972, DONOFRIO & MOSTLER 1978, FOREMAN 1973) ergeben sich aus der ständig

wechselnden taxonomischen Bewertung der morphologischen Merkmale (Schale, Ring, Stacheln).

Acanthocircus dicranacanthos (SQUINABOL, 1914)

(Abb. 2, Taf. 1, Fig. 1—12, Taf. 2, Fig. 7—9)

- non 1898 *Saturnulus dizoni* n. sp. — RÜST, D.: S. 8, Taf. 2, Fig. 2
 1914 *Saturnalis dicranacanthos* n. sp. — SQUINABOL, S.: S. 289, Taf. 22, Fig. 4—7
 1969 *Spongosaturnalis dicranacanthos* (SQUIN.) — PESSAGNO, E. A. Jun.: Taf. 4, Fig. A, B
 1973 *Spongosaturnalis dicranacanthos* (SQUIN.) — MOORE, T. C. jun.: S. 824, Taf. 3, Fig. 1, 3
 1973 *Acanthocircus dizoni* (RÜST)? — FOREMAN, H.: S. 260, Taf. 4, Fig. 4, 5
 pt. 1974 *Acanthocircus dizoni* (RÜST) — RIEDEL, W. R. & SANFILIPPO, A.: S. 775, Taf. 2, Fig. 4, 5, ? Taf. 2, Fig. 3
 1975 *Acanthocircus dicranacanthos* (SQUIN.) — FOREMAN, H.: S. 610, Taf. 2 D, Fig. 5, 6
 1977 *Acanthocircus dicranacanthos* (SQUIN.) — PESSAGNO, E. A. Jun.: S. 73, Taf. 3, Fig. 5
 1978 *Acanthocircus dicranacanthos* (SQUIN.) — FOREMAN, H.: S. 744, Taf. 1, Fig. 7
 1978 *Acanthocircus dicranacanthos* (SQUIN.) — DONOFRIO, D. A. & MOSTLER, H.: S. 28—29, Taf. 2, Fig. 3, Taf. 4, Fig. 7—9, Taf. 5, Fig. 10, 11

Material: P 104 (ca. 60 Ex.), Le 4 (vereinzelt), Le 11 (einige Bruchstücke).

Beschreibung: Die bei 18 Exemplaren zumindest teilweise erhaltene(n) spongiöse(n) Schale(n) wird (werden) von einem \pm elliptischen Ring umgeben, der die 2 glatten, nach innen zugespitzten Polarstacheln verbindet. Das Verhältnis des großen zum kleinen (im Stachelbereich) Innendurchmesser des Ringes ist stets knapp über 2. Bezogen auf die Ebene, die senkrecht zur Ringebene und zu den Polarstacheln zu liegen kommt, sind die Formen \pm symmetrisch aufgebaut. Die Polarstacheln teilen den größeren Ringdurchmesser (RD) in einem Verhältnis zwischen 1 und 1,4. Der Ring ist im Bereich des Polarstachelansatzes konkav eingedellt und zeigt häufig beiderseits verschieden große Durchmesser (Rd₁ und Rd₂), deren Verhältnis zwischen 1 und 1,35 schwankt. Im Bereich des Ansatzes der beiden kräftigen Stacheln ist der Ring meist gerundet, seltener spitzbogig. Der Ring ist im Querschnitt dreilappig aufgebaut, wobei ein Lappen nach innen und zwei Lappen nach außen weisen. Dies zeigt sich bei Aufsicht in einer wulstartigen Aufwölbung nach oben außen, während auf der Außenseite median eine Einkerbung erkennbar ist (vgl. Taf. 1, Fig. 3, 7, 8). Peripher finden sich die für diese Art typischen zwei kurzen, meist gedrungenen Stacheln, die von einem im Querschnitt dreieckigen bis halbrunden, über die Ringdicke reichenden Wulst entspringen. Aufgrund des Materials ist nicht zu entscheiden, ob man besser von einem bifurcaten Stachel sprechen sollte. In manchen Fällen scheinen diese Stacheln in Aufsicht untereinander zu entspringen, die Stachelspitzen liegen aber mit einer Ausnahme in der Ringebene. Ein Exemplar fällt aus dem einheitlichen morphologischen Bild insofern heraus, als daß ein peripheres Stachelpaar senkrecht auf die Ringebene angeordnet ist und am anderen Ende statt der Stacheln ein dreizackiges Blatt entwickelt ist (Taf. 1, Fig. 10).

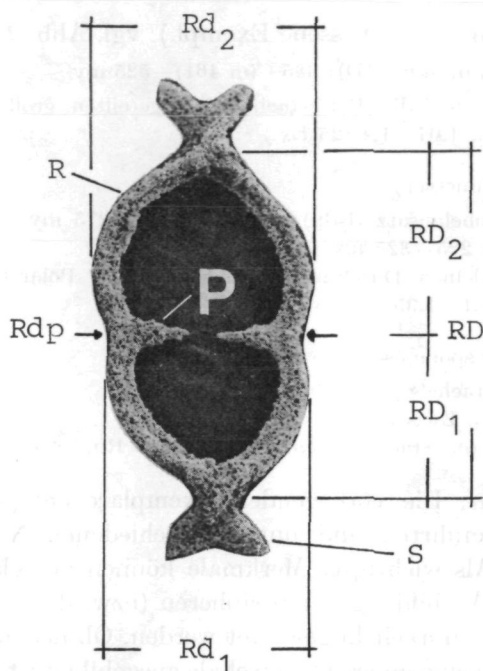


Abb. 2. *Acanthocircus dicranacanthos* (SQUIN.), morphologische Elemente und Meßstrecken. RD: 383 μ m. (Erläuterungen: P: Polarstachel, R: Ringelement, S: periphere Stacheln bzw. bifurkater Stachel, RD: großer Rindurchmesser (RD₁: kleinerer, RD₂: größerer, durch die Polarstachelachse geteilter RD), Rdp: kleiner Ringdurchmesser in der Polarstachelachse, Rd₁ bzw. Rd₂: kleine Ringdurchmesser beidseitig Rdp)

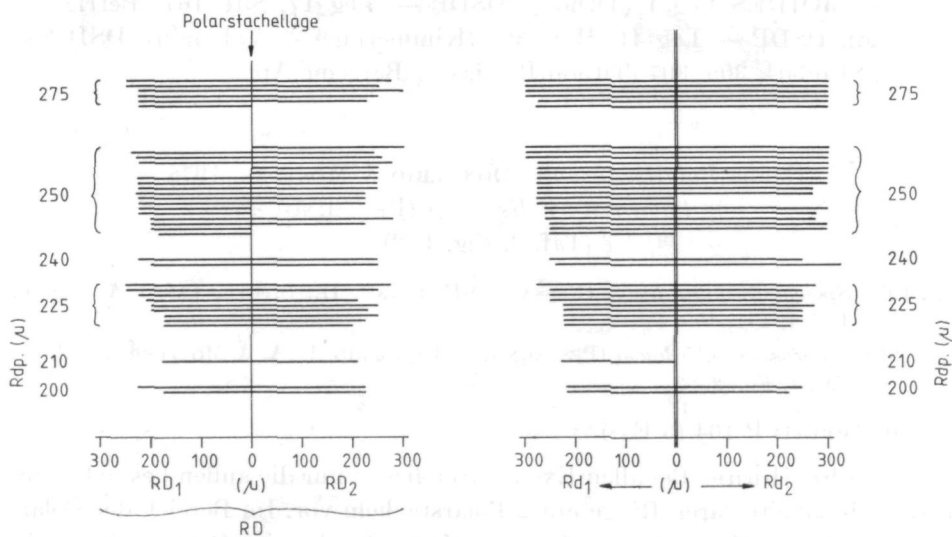


Abb. 3. *Acanthocircus dicranacanthos* (SQUIN.), Zusammenhänge zwischen (a) großem Ringdurchmesser (RD), geteilt durch die Polarstachelachse (RD₁ und RD₂) bzw. (b) der kleineren Ringdurchmesser (Rd₁ und Rd₂) und dem kleinen Ringdurchmesser in Polarstachelachse (Rdp)

Abmessungen (44 vermessene Exempl.): vgl. Abb. 2, 3.

Großer Ringdurchmesser (RD): 385—(m 461)—525 my

Verhältnis des durch die Polarstachelachse geteilten großen Ringdurchmessers ($RD_2 : RD_1$): 1 (9 Ex.), 1,07—1,4 (25 Ex.)

Kleine Ringdurchmesser:

Bereich Polarstachelansatz (Rdp): 200—(m 244)—275 my

Beiderseits Rdp: 225—325 my

Verhältnis der kleinen Durchmesser beiderseits des Polarstachelbereiches ($Rd_2 : Rd_1$): 1 (15 Ex.), über 1—1,35 (18 Ex.)

Durchmesser der spongiösen Schale: 125—150 my

Länge des Polarstachels: 75—(100) my

Breite des Ringes: Zwischen 25—45 my

Höhe der peripheren Stacheln (senkrecht auf den Ring): 50—100 my.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare entsprechen den in der Synonymaliste angeführten und unter verschiedenen Namen bekannt gemachten Formen. Als wichtigste Merkmale können der glatte, \pm elliptische Ring, die spezielle Ausbildung der peripheren (bzw. der bifurkaten) Stacheln und die 2 glatten Polarstacheln gewertet werden. Ob neben der (den) äußeren spongiösen Schale(n) eine innere Gitterschale ausgebildet ist, ist beim vorliegenden Material nicht abzuklären (vgl. PESSAGNO 1969, 1977a etc.). *Saturnulus dizoni* RÜST, 1898 besitzt zwar einen Wulst im Bereich des Stachelansatzes, es fehlen aber die aufgesetzten Stacheln.

Vorkommen und Stratigraphie: Italien (Jura), Blake-Bahama Basin — JOIDES Leg I (Tithon), DSDP — Leg 17, Site 167 (Berrias — Barreme), DSDP — Leg 41, Hole 367 (Kimmeridge — Valangin), DSDP — Leg 32, Site 304, 306, 307 (Tithon/Berrias — Barreme/Apt).

Genus *Palaeosaturnalis* DONOFRIO & MOSTLER, 1978

Palaeosaturnalis hueyi (PESSAGNO)

(Taf. 2, Fig. 1, 2)

vgl. 1975 *Spongosaturnalis hueyi* (PESSAGNO)-FOREMAN, H., S. 611, Taf. 1 A, Fig. 6, Taf. 4, Fig. 10

vgl. 1978 *Palaeosaturnalis hueyi* (PESSAGNO) — DONOFRIO, D. A. & MOSTLER, H., S. 35, Taf. 1, Fig. 2—3

Material: P 104 (5 Ex.).

Beschreibung: Bei allen Exemplaren liegen nur die außen bestachelten, ovalen bis subcircularen Ringe mit 2 Polarstacheln vor. Im Bereich der Polarstacheln ist der Ring etwas nach innen eingedellt. Der im Querschnitt flach-elliptisch erscheinende Ring ist peripher wulstartig erhöht und trägt 10 (einmal 11) gleichartige, glatte, \pm senkrecht auf den Ring stehende kurze Stacheln, die gleichmäßig am Ring verteilt sind.

Abmessungen (in μm):

Ringdurchmesser senkr. Polarstachel	300	300	350	250
Ringdurchmesser im Polarstachelbereich:	225	230	250	200
Stachellänge (ca.)	75	50	75	50
Ringbreite	um 25			

Bemerkungen: Die bei FOREMAN 1975: Taf. 1A, Fig. 6 und Taf. 4, Fig. 10 als *Sp. hueyi* abgebildeten Formen kommen den hier vorliegenden wenigen Exemplaren morphologisch am nächsten, nicht dagegen die bei FOREMAN 1978: Taf. 3, Fig. 8 vorgestellte *Sp. hueyi*.

Vorkommen und Stratigraphie: Bisher aus der Unterkreide der Südalpen und aus dem Alb — Coniac/Santon des Nordpazifik (DSDP-Leg 32, Site 303, 307, 310) bekannt gemacht.

Familia: Hagiastridae RIEDEL 1971 emend. PESSAGNO 1971

Bemerkungen: KOZUR & MOSTLER 1978 synonymisieren die Fam. Hagiastridae RIEDEL 1971 mit der von ihnen emendierten Fam. Spongobrachiidae HAECKEL 1882.

Genus *Paronaella* PESSAGNO, 1971

Bemerkungen: KOZUR & MOSTLER 1978 teilen diese Gattung *Dictyocoryne* EHRENBURG emend. KOZUR & MOSTLER 1978 (Formen mit Patagium) und *Rhopalodictyum* EHRENBURG emend. KOZUR & MOSTLER 1978 (Formen ohne Patagium) zu.

Paronaella bronnimanni PESSAGNO, 1977

(Taf. 1, Fig. 14, Taf. 2, Fig. 12)

1977 *Paronaella bronnimanni* n. sp. — PESSAGNO, E. A. Jun.: S. 69, Taf. 1, Fig. 4, 5

Material: Vereinzelt in P 104, Le 11.

Beschreibung: Die 3 \pm kurzen, gedrunghenen Arme, die vom Zentrum mit einem Winkel um 120° nach außen verlaufen, enden stumpf und ohne Verdickung. Diese im Querschnitt runden Arme tragen an ihrem Ende kranzförmig angeordnet 3—4 Stacheln.

Abmessungen (in μm):

Länge der Arme: 225—260

Armdurchmesser: um 100

Bemerkungen: Die Formen entsprechen weitgehend der Beschreibung bei PESSAGNO 1977a, hier ist nicht sicher gestellt, ob die Arme verschiedene Stachelzahlen (2 Arme mit 3 Stacheln, 1 Arm mit 4 Stacheln) tragen.

Vorkommen und Stratigraphie: California Coast Range (Kimmeridge/Tithon).

Paronaella (?) *ewingi* PESSAGNO, 1971

(Taf. 1, Fig. 15—17)

1971 *Paronaella* (?) *ewingi* n. sp. — PESSAGNO, E. A. Jun.: S. 47, Taf. 19, Fig. 2—5

? 1973 *Paronaella* (?) *ewingi* — MOORE, T. C. Jun.: S. 825, Taf. 15, Fig. 5

1977 *Paronaella* (?) *ewingi* — PESSAGNO, E. A. Jun.: S. 70, Taf. 1, Fig. 14—15

Material: Le 4 (Einzelbruchstücke), Le 11 (vereinzelt), P 104 (6. Ex.), A 20/—2 (einzelnes Bruchstück).

Beschreibung: $3 \pm$ gleich lange, schlanke Arme mit verdickten Enden liegen (mit einer Ausnahme) in einer Ebene. Die Arme streben vom Zentrum ohne Scheibe unter ca. 120° nach außen. Die Porenreihen auf den Armen sind parallel angeordnet. Charakteristisch sind die knötchenartigen Kontaktpunkte der die Poren begrenzenden Leisten. In Aufsicht sind 2 solcher Knotenreihen zu erkennen. Der Querschnitt der Arme ist subquadratisch. Die vom pilzförmig verdickten Armende entspringenden Stacheln (einmal 6/Verdickung beobachtet) sind größtenteils abgebrochen.

Abmessungen (in μm):

Armlänge	250	250	275	275	275	275	300
Armbreite	50	75	50	50	50	75	75
Durchmesser Distalende des Armes	100	125	100	100	100	150	125

Bemerkungen: Das fehlende Patagium bzw. einer Brachiopyle, die schlanken Arme und die knötchenartigen Verdickungen zwischen den Poren und die Stacheln an den verdickten Armenden ermöglichen die Zuordnung zu dieser Art, obwohl die vorliegenden Exemplare kleiner sind.

Vorkommen und Stratigraphie: Blake-Bahama Basin — JOIDES Leg 1 (Tithon), DSDP — leg 17, Site 167 (Tithon/Berrias — Ob. Alb/Unt. Cenoman), California Coast Range (Kimmeridge—Tithon).

Paronaella (?) *worzei* PESSAGNO, 1971

(Taf. 1, Fig. 18, Taf. 2, Fig. 10, 11)

1971 *Paronaella* (?) *worzei* n. sp. — PESSAGNO, E. A. Jun.: S. 50, Taf. 19, Fig. 6

Material: P 104 (6 Ex.), A 20/—2 (1 Bruchstück).

Beschreibung: Die drei etwa gleich langen, \pm schlanken Arme, die vom Zentrum ohne Zentralscheibe unter einem Winkel von ca. 120° auseinanderstreben, werden von einer knollenförmigen Endverdickung abgeschlossen. Diese Endverdickung trägt zentral einen kräftigen, meist abgebrochenen Stachel in der Verlängerung der Armachse. Die Porenreihen auf den im Querschnitt runden bis rechteckigen Armen sind \pm parallel angeordnet, die sie begrenzenden Leisten bilden bei den Kontaktpunkten Knötchen.

Abmessungen (in μm):

Länge des Armes	375	300	300	300	325	375
Armbreite	50	50	50	75	50	75
Durchmesser der distalen Armverdickung:	100	100	100	150	175	150
Stachellänge	75	75	—	100	—	50

Bemerkungen: Der kräftige mediane Stachel, die deutliche Armendverdickung unterscheidet diese Form von den übrigen. RÜST 1889 beschreibt *Rhopalastrum trixiphus* (S. 27, Taf. 8, Fig. 4) und PESSAGNO 1969 (Taf. 4, Fig. J) bildet ähnliche Formen ab.

Vorkommen und Stratigraphie: Blake Bahama-Basin — DSDP Leg 1, Site 5a, Core 7 (Tithon).

Paronaella (?) sp.
 (Taf. 1, Fig. 13)

Material: Le 11 (2 Exemplare).

Beschreibung: Die drei verschieden langen Arme mit stumpfkegelfrmigen Enderweiterungen sind im Querschnitt \pm quadratisch und schlieen Winkel zwischen 110° und 130° ein. Porenanordnung und Porengre auf den Armen ist nicht erkenntlich. In einem Fall sind 3 Stacheln — 2 periphere und ein medianer — am Ende des Armes entwickelt, bei den anderen Armen blieb lediglich der mediane Stachel erhalten bzw. ist dieser Stachel einzig vorhanden.

Abmessung eines Exemplares (in μm):

	Arm 1	Arm 2	Arm 3
Armlnge	180	190	210
Stachellnge: Medianstachel	66	75	66
seitl. Stacheln			
Armbreite:	30	50	50
Breite der distalen Verdickung	92	83	125

Bemerkungen: Der schlechte Erhaltungszustand der Exemplare knnte bedingen, da es sich bei einem Mittelstachel um eine Brachiopyle handeln knnte, was eine Zuordnung zu *Patulibrachium* PESSAGNO, 1977 bzw. *Halesium* PESSAGNO, 1971 erfordern wrde. Die Formen erinnern auch an *Rhopalastrum nevirianii* SQUINABOL, 1903.

Crucella PESSAGNO, 1971

Bemerkungen: Whrend PESSAGNO 1971: 52–53 *Crucella* als Genus mit oder ohne Patagium definiert und als Unterscheidungsmerkmale zu *Hagiastrum* HAECKEL emend. PESSAGNO 1971 die (a) nahezu gleich langen Arme, (b) das distale Ausdnnen derselben und (c) das Auftreten eines deutlichen Stachels am Ende jedes Armes auffhrt, sehen KOZUR & MOSTLER 1978 lediglich im Vorhandensein eines Patagiums bei *Crucella* den charakteristischen Unterschied zu *Hagiastrum*. Bis zur Klrung dieser differenten Ansichten wird hier PESSAGNO 1971 gefolgt.

Crucella sp.
 (Taf. 1, Fig. 19)

Material: P 104 (6 Exempl.).

Beschreibung: Die $4 \pm$ gleich langen Arme, unter rechtem Winkel von einem scheibenlosen Zentrum ausgehend, besitzen einen subquadratischen bis subrechteckigen Querschnitt. Die Poren bilden Lngsreihen, von denen bei Aufsicht ca. 3 beobachtbar sind. Die Form der Poren, diagenetisch stark verndert, ist kreisrund bis polygonal. In Verlngerung der distal ausdnnenden Arme befindet sich ein Stachel, der in hufigen Fllen abgebrochen oder schlecht erhalten ist.

Abmessungen (in μm):

Gesamtlänge eines Armpaares (incl. Stachel)	500		540	540	550	600
Länge eines Armes	200	200	210	210	525	225
Länge des Stachels	50	50	60	60	50	75
Breite des Armes (mittl.)	50	50	50	100	60	50
Breite des Armes (Kreuzungspunkt)	100					100
Porendurchmesser			10	10		

Bemerkungen: Von den bisherigen beschriebenen Formen unterscheiden sich die vorliegenden einerseits durch das Fehlen eines Patagiums, bzw. durch die Gesamtmorphologie (vgl. PESSAGNO 1971, 1977a). Die bei RÜST 1885 als *Stauralastrum gracile* n. sp. bzw. bei SQUINABOL 1903 als *Stauralastrum euganeum* n. sp. beschriebenen Formen ähneln in Beschreibung und Abbildungen.

Familia: Orbiculiformidae PESSAGNO, 1973

Vgl. KOZUR & MOSTLER 1978: 160.

Cyclastrum RÜST, 1898

Bemerkungen: Arten dieser Gattung werden durch 3 von einem eingetieften Zentrum nach außen strahlende Arme gekennzeichnet, die vollständig oder nur peripher (?) von einer spongiosen Hülle umgeben werden. Während RÜST 1885 die Gattungsdefinition als ... cit ... "die Distalenden (der Arme) durch einen spongiösen Patagialgürtel verbunden" ... angibt, führen MOSTLER & KOZUR 1978 unter Hinweis auf die nach ihrer Meinung nach als falsch dargestellte *Cyclastrum* in CAMPBELL 1954 (Fig. 41/10) an, daß sich unter einem subtriangulären, scheibenförmigen, spongiösen Skelett mit randlicher Aufwulstung 3 Arme verbergen.

Cyclastrum infundibuliforme RÜST, 1898

Taf. 2, Fig. 6

1898 *Cyclastrum infundibuliforme* n. sp. — RÜST, D., S. 28, Taf. 9, Fig. 5

Material: P 104 (8 Exempl.).

Beschreibung: Drei vom Zentrum radiär nach außen strebende und keulenförmig verdickende Arme werden peripher durch einen spongiösen, im Querschnitt runden Ring verbunden. Dieser Ring ist an den keulenförmigen Enden der Arme ausgebeult und dadurch im Umriß subtriangulär. Auf den Armen sind keine Poren erkenntlich. In einem einzigen Fall ist das Zentrum ebenfalls mit spongiösem Material überdeckt, trotzdem verbleiben drei kleine Löcher innerhalb des Ringes offen.

Abmessungen (in μm):

Äußerer/innerer Durchmesser: 275/125, 300/125, 350/150, 375/125, 400/150, 400/150, 500/200.

Bemerkungen: Diese Formengruppe entspricht weitgehend dem bei RÜST 1898 beschriebenen Material.

Vorkommen und Stratigraphie: Kieselkalk von Cittiglio (Jura).

Cyclastrum sp. A
(Taf. 2, Fig. 3, 4)

Material: P 104 (8 Exemplare).

Beschreibung: Drei von einem Zentrum ausgehende Arme schwellen allmählich keulenförmig an und enden in einem distalen Stachel (Taf. 2, Fig. 4). Eine grobspongiöse, im Umriß subtrianguläre bis trianguläre Scheibe verbindet diese drei Arme in deren verdicktem Bereich. Der distale Stachel wird nicht umhüllt. Zentral verbleiben, durch die Arme und die spongiöse Scheibe unregelmäßig begrenzt, drei Löcher frei. Während es bei den auf Taf. 2, Fig. 3, 4 abgebildeten Exemplaren möglich erscheint, daß primär auch diese Löcher von spongiösem Material bedeckt waren, ist dies bei anderen Exemplaren eher unwahrscheinlich.

Abmessungen (in my):

Ringaußendurchmesser	250	275	275	275	285	300	320	325
Ringinnendurchmesser	100	125	125	125	124	100	140	125
Stachellänge (über Ring)	50	30	50	50	60			25
Armbreite (schmaler Ber.)	25	25		25	38	25	30	25
Armbreite (distal):		50					60	

Bemerkungen: Im Gegensatz zu *Cyclastrum infundibuliforme* Rüst, 1898 ist die Form deutlich triangulär, der spongiöse Wulst flacher und gröber perforiert. Als weiteres und vielleicht wichtigstes Unterscheidungsmerkmal ist der über die spongiöse Schale hinausreichende distale Armstachel an jedem Arm anzuführen.

Cyclastrum sp. B
(Taf. 2, Fig. 5)

Material: P 104 (5 Exempl.).

Beschreibung: Drei kräftige flache Arme, die sich distal kaum (?) verdicken, werden distal durch einen kreisrunden, spongiösen Ring umgeben, der am Oberrand bei Aufsicht einen kielartigen Wulst trägt. Auch hier bleiben drei Löcher im Inneren des Ringes ausgespart. Ausbeulungen im Bereich der distalen Enden der Arme sind am Ring möglich.

Abmessungen (in my):

Ringaußendurchmesser	275	300	324	325	325
Ringinnendurchmesser	125	125	152	125	150
Ringdicke	75	75			
Armbreite	25	25	38	50	25

Bemerkungen: Der kreisrunde Umriß der spongiösen Schale und der kielartige Wulst unterscheidet diese Form von den anderen hier beschriebenen. Weitere Untersuchungen werden abzuklären haben, ob die Aussparungen (Löcher) innerhalb des Ringes primär oder erhaltungsbedingt sind. Außerdem ist darauf hinzuweisen, daß alle Übergänge von triangulären zu kreisrunden

Formen vorliegen und daß das Vorhandensein der kielförmigen „Skulptur“ im Lichtmikroskop nicht erkennbar ist.

Zusammenfassende Bemerkungen

Das vorgelegte Material zusammen mit den in Bearbeitung stehenden Radiolaria (Spumellaria, Nasselaria) lassen erkennen, daß es sich gut in den chronostratigraphischen Rahmen, der bisher bekannt gemacht wurde, einzu-
passen scheint. Eine biochronostratigraphische Beurteilung wird nach Vor-
liegen der Gesamtergebnisse erfolgen.

Dank

Die REM-Aufnahmen erfolgten durch das freundliche Entgegenkommen von Prof. Dr. F. ALLEMANN auf der Rasterelektronenmikroskopie im Geologischen Institut der Universität Bern und am Zentrum für Elektronenmikroskopie Graz (Leiter: Hofrat Dr. F. GRASENICK). Beiden Leitern der Institutionen und den Operatoren F. ZWEILI (Bern) und N. ELIS (Graz) sei herzlichst gedankt. Die Reinzeichnungen der Abbildungen erfolgten durch E. KOBER (Inst. f. Geol. u. Paläont. Univ. Graz).

Literatur

- CAMPBELL, A. S. (1954): Radiolaria. — In: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part D, Protista 3: Protozoa (Chiefly Radiolaria and Tintinnina): D11—D163, Abb. 6—86. — Kansas (Univ. Press).
- DIERSCHKE, V. (1980): Die Radiolarite des Oberjura im Mittelabschnitt der Nördlichen Kalkalpen. — Geotekt. Forsch., 58, I—II: 1—217, 45 Abb., 8 Tab., 3 Taf. — Stuttgart.
- DONOFRIO, D. A. & MOSTLER, H. (1978): Zur Verbreitung der Saturnalidae (Radiolaria) im Mesozoikum der Nördlichen Kalkalpen und Südalpen. — Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 7: 1—55, 8 Abb., 5 Tab., Taf. 1—7. — Innsbruck.
- FENNINGER, A. & HOLZER, H.-L. (1972): Fazies und Paläogeographie des oberostalpinen Malm. — Mitt. Geol. Ges. Wien, 63 (1970): 52—141, 15 Abb., 2 Beil., 1 Tab., 19 Taf. — Wien.
- FLÜGEL, H. W. (1967): Die Lithogenese der Steinmühlkalke des Arracher Steinbruches (Jura, Österreich). — Sedimentology, 9: 23—53, 6 Abb., 3 Tab., Taf. 1—5. — Amsterdam.
- FOREMAN, H. (1973): Radiolaria from DSDP Leg 20. — In: HEEZEN, B. C., MacGREGOR, J. D. et al.: Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 20: 249—305, 1 Abb., 4 Tab., Taf. 1—16. — Washington (U.S. Government Printing Office).
- (1975): Radiolaria from the North Pacific, Deep Sea Drilling Project, Leg 32. — In: LARSON, R. L., MOBERLY, R. et al.: Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 32: 579—676, 5 Abb., 10 Tab., Taf. 1—9. — Washington (U.S. Government Printing Office).
- (1978): Mesozoic Radiolaria in the Atlantic Ocean off the northwest Coast of Africa, Deep Sea Drilling Project, Leg 41. — In: LANCELOT, Y., SEIBOLD, E. et al.: Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 41: 739—761, 2 Tab., Taf. 1—5. — Washington (U.S. Government Printing Office).
- HEITZER, I. (1930): Die Radiolarienfauna der mittelljurassischen Kieselmergel im Sonnwendgebirge. — Jb. Geol. B.-A., 80: 381—406, 3 Taf. — Wien.

- HOLZER, H.-L. (1968): Stratigraphie und Lithologie der Jura-Kreide-Folge im nördlichsten Pechgraben-Steinbruch (OÖ.). — Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark, **98**: 47–57, 4 Abb., 1 Beil. — Graz.
- (1969): Agglutinierte Foraminiferen des Oberjura und Neokom aus den östlichen Nördlichen Kalkalpen. — *Geologica et Palaeontologica*, **3**: 97–121, 15 Abb., 4 Tab., 2 Taf. — Marburg/Lahn.
 - (1978): Eine stratigraphische Tabelle der Malmvorkommen Österreichs (mit erläuternden Bemerkungen und einem Schichtnamenverzeichnis). — Schriftenreihe Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss., **4** (Beiträge zur Biostratigraphie der Tethys-Trias): 219–242, 2 Tab. — Wien.
- KOZUR, H. & MOSTLER, H. (1972): Beiträge zur Erforschung der mesozoischen Radiolarien. Teil I: Revision der Oberfamilie Coccodiscacea HAECKEL, 1862 emend. und Beschreibung ihrer triassischen Vertreter. — *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck*, **2**: 1–60, 4 Taf. — Innsbruck.
- & — (1978): Beiträge zur Erforschung der mesozoischen Radiolarien. Teil II: Oberfamilie Trematodiscacea HAECKEL, 1862 emend. und Beschreibung ihrer triassischen Vertreter. — *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck*, **8** (Festschrift W. HEISSEL): 123–182, Taf. 1–5. — Innsbruck.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. (1962): Stratigraphisch wertvolle Mikrofossilien aus dem Oberjura und Neokom der Nördlichen Kalkalpen. — *Erdöl-Ztschr.*, **78**: 637–649, 3 Taf. — Wien–Hamburg.
- MILLER, H. (1963): Gliederung und Altersstellung der jurassischen und unterkretazischen Gesteine am Südrand des Wetterstein-Gebirges („Jungschichtenzone“) mit einem Beitrag zur geologischen Stellung der Ehrwaldite. — *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol.*, **3**: 51–72, 2 Abb., 1 Tab. — München.
- MOORE, T. C. Jun. (1973): Radiolaria from Leg 17 of the Deep Sea Drilling Project. — In: WINTERER, E. L., EWING, J. L. et al.: Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, **17**: 797–869, 1 Abb., 8 Tab., Taf. 1–18. — Washington (U.S. Government Printing Office).
- PESAGNO, E. A. Jun. (1969): Mesozoic Planktonic Foraminifera and Radiolaria. — In: EWING, M., WORZEL, J. L. et al.: Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, **1**: 607–621, Abb. 8, Taf. 4–12. — Washington (U.S. Government Printing Office).
- (1971): Jurassic and Cretaceous Hagiastriidae from the Blake-Bahama Basin (Site 5A, JOIDES Leg I) and the Great Valley Sequence, California Coast Ranges. — *Bull. American Paleont.*, **60**/No. 264: 1–83, 5 Abb., 19 Taf. — Itaca/New York.
 - (1977): Upper Jurassic Radiolaria and radiolarian biostratigraphy of the California Coast Ranges. — *Micropaleontology*, **23**: 56–113, 4 Abb., Taf. 1–12. — New York (1977a).
 - (1977): Radiolaria in Mesozoic Stratigraphy. — In: RAMSAY, A. T. S. (ed.): *Oceanic Micropalaeontology*, vol. 2: 913–950, 3 Abb., 11 Taf. — London (Academic Press) (1977b).
- RIEDEL, W. R. (1971): Systematic classification of Polycystine Radiolaria. — In: FUNNELL, B. M. & RIEDEL, W. R. (ed.): *The Micropalaeontology of Oceans*. — S. 649–661. — Cambridge (Univ. Press).
- RIEDEL, W. R. & SANFILIPPO, A. (1974): Radiolaria from the Southern Indian Ocean, DSDP Leg 26. — In: DAVIS, T. A., LUYENDYK, B. P. et al.: Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, **26**: 771–813, 2 Tab., Taf. 1–15. — Washington (U.S. Government Printing Office).
- ROSENBERG, G. (1964): Die zweite Pechgraben-Enge bei Weyer (O.-Ö.). — *Verh. Geol. B.-Anstalt*, 1964: 187–195. — Wien.

- RÜST, D. (1885): Beiträge zur Kenntnis der fossilen Radiolarien aus Gesteinen des Jura. — *Palaeontographica*, **33**: 269—322, Taf. 26—45. — Cassel.
- (1892): Beiträge zur Kenntnis der fossilen Radiolarien aus Gesteinen der Trias und der palaeozoischen Schichten. — *Palaeontographica*, **38**: 107—200, Taf. 6—30. — Stuttgart.
- (1898): Neue Beiträge zur Kenntnis der fossilen Radiolarien aus Gesteinen des Jura und der Kreide. — *Palaeontographica*, **45**: 1—68, Taf. 1—19. — Stuttgart.
- SQUINABOL, S. (1903): Le radiolarie dei noduli selciosi nelle Scaglia degli Euganei. — *Riv. Ital. Paleont.*, **9**: 105—150, Taf. 8—10. — Bologna.
- (1914): Contributo alla conoscenza dei Radiolari fossili del Veneto. Appendice. Di un genere di Radiolari caratteristico del Secondario. — *Mem. Ist. R. Univ. Padova*, **2**: 249—306, 5 Taf. — Padova.
- TOLLMANN, A. (1976): Analyse des klassischen nordalpinen Mesozoikums. Stratigraphie, Fauna und Fazies der Nördlichen Kalkalpen. — 580 S., 256 Abb., 3 Taf. — Wien (Verlag Franz Deuticke).

Tafelerklärungen

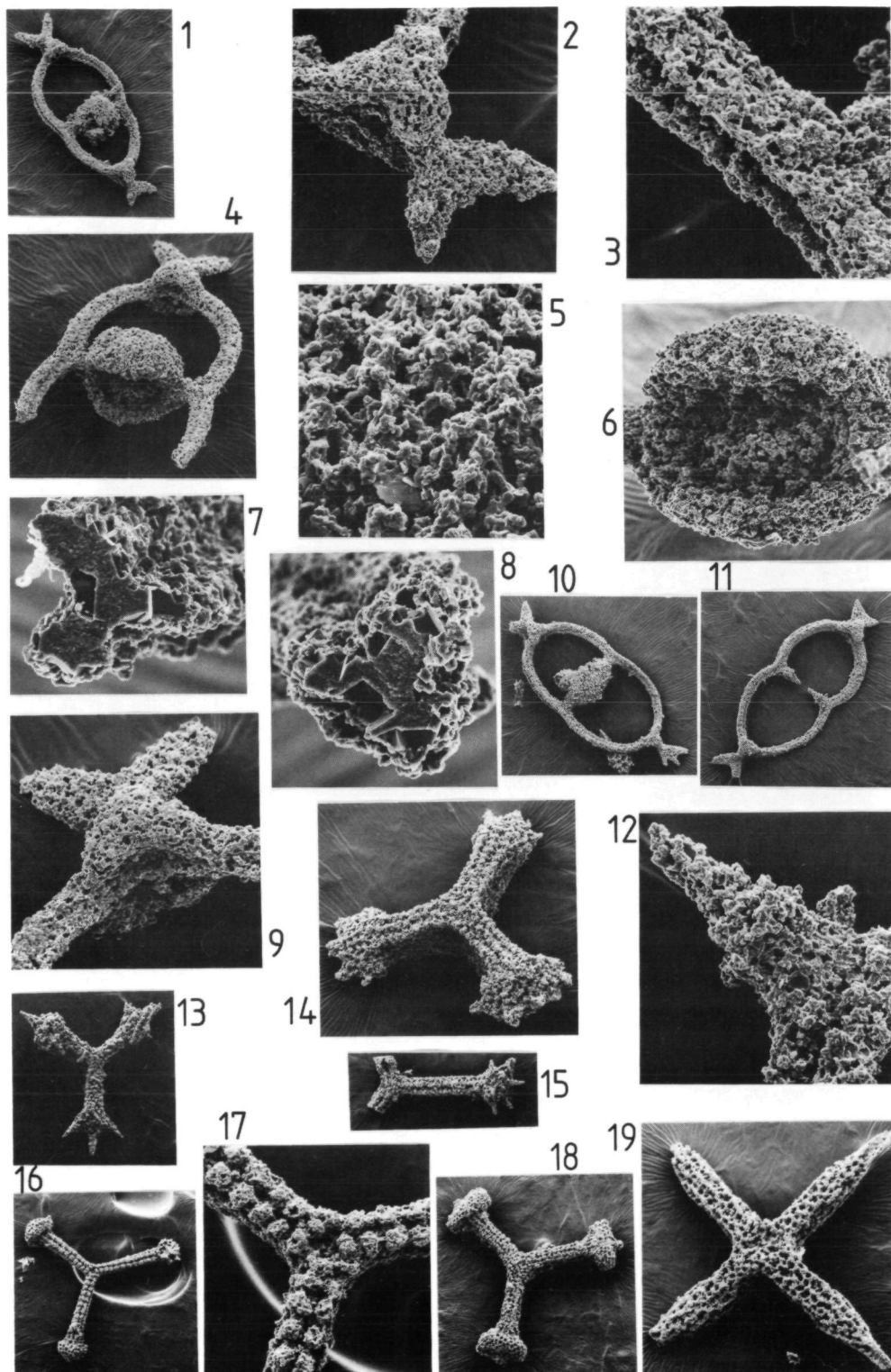
Tafel 1

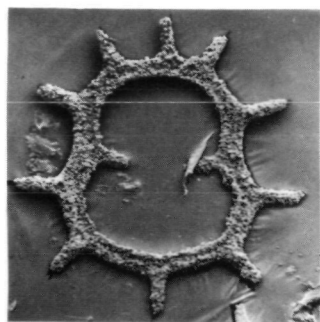
- Fig. 1—3: *Acanthocircus dicranacanthos* (SQUIN.), Lok. P 104.
 Fig. 1: Vergr. 48×;
 Fig. 2: Detail — peripheres Stachelpaar auf verdicktem Wulst, Vergr. 240×;
 Fig. 3: Detail: Ringaußenseite mit Furche, Vergr. 480×.
- Fig. 4—9: *Acanthocircus dicranacanthos* (SQUIN.), Lok. P 104.
 Fig. 4: Bruchstück mit angebrochener spongiöser Schale, Vergr. 96×;
 Fig. 5: Oberflächendetail der spongiösen Schale, Vergr. 960×;
 Fig. 6: Angebrochene spongiöse Schale(n), Vergr. 240×;
 Fig. 7: Ringquerbruch (linker Ringbruch in Fig. 4). Die rechte Lamelle ist nach innen gerichtet. Vergr. 960×;
 Fig. 8: Ringquerbruch (rechter Ringbruch in Fig. 4). Die linke Lamelle ist nach innen gerichtet. Vergr. 960×;
 Fig. 9: Peripheres Stachelpaar mit dem Ansatzwulst, Ansicht innen nach distal. Vergr. 240×.
- Fig. 10: *Acanthocircus dicranacanthos* (SQUIN.)?, Lok. P 104, Sondermorphologie der peripheren Stacheln, Vergr. 48×.
- Fig. 11—12: *Acanthocircus dicranacanthos* (SQUIN.), Lok. P 104.
 Fig. 11: Vergr. 48×;
 Fig. 12: Polarstachel mit Resten der spongiösen Schale. Vergr. 480×.
- Fig. 13: *Paronaella* (?) *sp.*, Lok. Le 11, Vergr. 120×.
- Fig. 14: *Paronaella bronnimanni* PESS., Lok. P 104, Vergr. 96×.
- Fig. 15: *Paronaella* (?) *ewingi* PESS., Lok. Le 11, Bruchstück, Vergr. 48×.
- Fig. 16—17: *Paronaella* (?) *ewingi* PESS., Lok. P 104.
 Fig. 16: Vergr. 48×;
 Fig. 17: Detail — Zentrum, Poren und Knötchenreihen, Vergr. 240×.
- Fig. 18: *Paronaella* (?) *worzei* PESS., Lok. P 104, Vergr. 48×.
- Fig. 19: *Crucella sp.*, Lok. P 104, Vergr. 96×.

Tafel 2

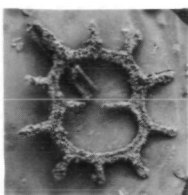
- Fig. 1—2: *Palaeosaturmalis hueyi* (PESS.), Lok. P 104.
 Fig. 1: Vergr. 95×;
 Fig. 2: Vergr. 50×.

- Fig. 3—4: *Cyclastrum* sp. A, Lok. P 104.
Fig. 3: Vergr. 100×;
Fig. 4: Vergr. 105×.
- Fig. 5: *Cyclastrum* sp. B, Lok. P 104, Vergr. 105×.
- Fig. 6: *Cyclastrum infundibuliforme* RÜST, Lok. P 104, Vergr. 50×
- Fig. 7—9: *Acanthocircus dicranacanthos* (SQUIN.), Lok. P 104,
Fig. 7: Vergr. 50×;
Fig. 8: Vergr. 47,5×;
Fig. 9: Vergr. 52,5×.
- Fig. 10—11: *Paronaella* (?) *worzelei* PESS., Lok. P 104, Vergr. 52,5×.
- Fig. 12: *Paronaella bronnimanni* PESS., Lok. P 104, Vergr. 50×.
- Fig. 13—16: Hagiastriidae, gen. et sp. indet.
Fig. 13—14: Lok. P 104, Vergr. 100×;
Fig. 15: Lok. Le 11, Vergr. 52,5×;
Fig. 16: Lok. Le 4, Vergr. 100×.

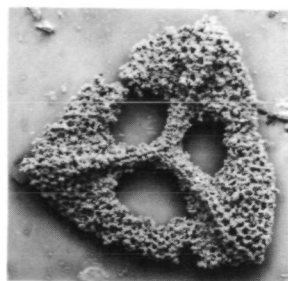




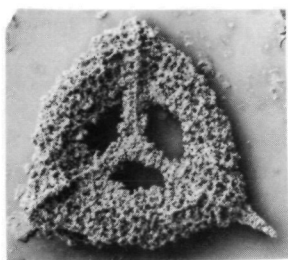
1



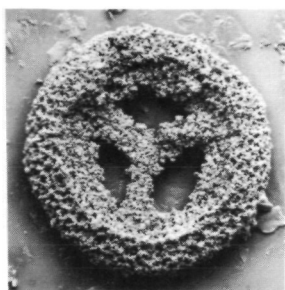
2



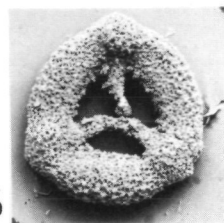
3



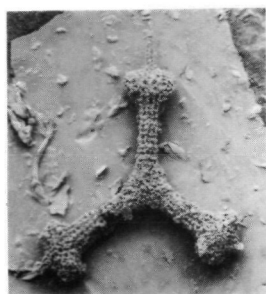
4



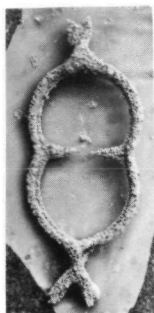
5



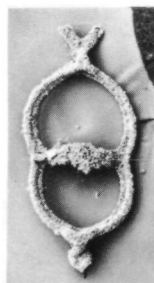
6



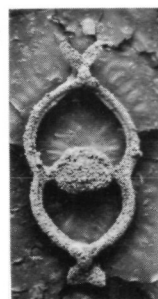
10



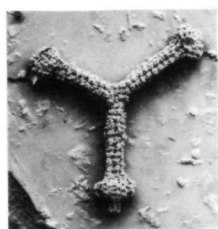
7



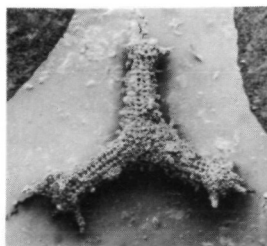
8



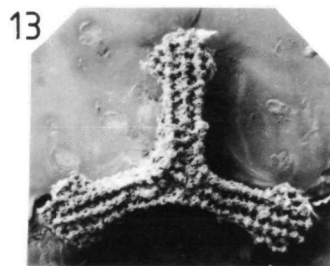
9



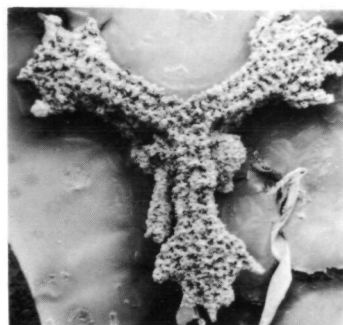
11



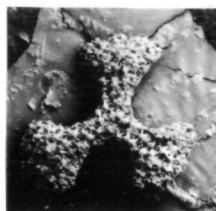
12



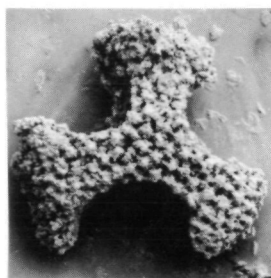
13



14



15



16

Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	169–180	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	---------	---------------------

Über eine bemerkenswerte fossile *Pinus*-Art aus dem Unter-Miozän von Niederösterreich

Von WILHELM KLAUS ¹⁾

(Mit 1 Abbildung und 2 Tafeln)

Manuskript eingelangt am 21. Mai 1980

Zusammenfassung

Ein fossiler, inkohlter Zapfen der Gattung *Pinus* L. aus dem Unter-Miozän der Braunkohlenlagerstätte Langau in Niederösterreich wird neu als *Pinus ooconica* n. sp. beschrieben und als ausgestorbene Art aufgefaßt. Der asymmetrische, an der Basis eiförmig-ovale Zapfen zeichnet sich durch extrem hohe Zahl von Apophysen (140) mit vorwiegend dorsalem und perexcentromucronatem Umbo aus. Am Apex der Zapfenaußenseite besteht die Tendenz zu terminaler Umboanordnung. Im System ist der Fund dem Sugbenus *Pinus* („*Diploxylon*“) sowie der Sektion *Pinus*, und hier der Subsektion *Sylvestres* LOUD einzuordnen. Im Umbo-Aufbau bestehen enge morphologische Beziehungen zu der ostasiatischen Art *Pinus massoniana* LAMB. (Südchina) und *Pinus khasya* ROYLE (Thailand, Philippinen), entferntere zur nordamerikanischen Art *Pinus resinosa* AIT. Die Zapfen- und Apophysenform und Zahl steht in enger Beziehung zu *Pinus oocarpa* SCHIEDE, besonders den mittelamerikanischen Varietäten. Das Fossil stellt ein Bindeglied in der Evolution zwischen einigen eurasiatischen *Sylvestres* und dem Verwandtschaftskreis der *Oocarpae* dar. Als Evolutionsareal wird der Rand der gesamten Tethys- und Paratethysregion angenommen.

Klimatisch kann für die Abweichung der *Oocarpae* vom zentralen Mucro (Guatemala, Honduras) als auch den extrem exzentrischen asiatischen Arten (Südchina, Philippinen) ein subtropisch bis tropisches, eher humides Klima ohne Winterfröste angenommen werden.

Summary

A fossil pine cone from Lower Miocene browncoal layers of Langau in Austria is characterized by ovoid-conic shape, medium size, a large number (140) of „diploxylon“ like apophyses with mainly dorsal, perexcentromucronat umbo. The cone is asymmetric with flat apophyses at the inner side and slightly protruding scale surfaces at the outer side. Apical apophyses show tendency towards terminal umbo location. The sum of morphological features cannot be traced either in living or fossil pine species. Therefore it is described as *Pinus ooconica* n. sp. The systematic position is located among species of Subsection *Sylvestres* LOUD. Through „perexcentromucronat“ umbo close relation is indicated to *Pinus massoniana* LAMB. of China and *Pinus khasya* ROYLE and *Pinus insularis* ENDL. of Thailand and northern Philippines. Remote relationship obviously

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Univ. Prof. Dr. W. KLAUS, Paläontologisches Institut der Universität Wien, Universitätsstr. 7, A-1010 Wien. — Austria.

exists to *Pinus resinosa* AIT. of North USA and Canada, as well as to Halepenses group of the mediterranean area. Shape of cone, high number of scales and their general appearance on the apical cone section leads to a morphological affinity to *Pinus oocarpa* SCHIEDE, especially to the most southern varieties (Guatemala, Honduras), because they start to dislocate the mucro in an excentric direction. The fossil cone links up features of *Oocarpae* and eastasiatic *Sylvestres* and suggests as one of the possible evolutionary trends a direction from Cembroides via *Oocarpae* to *Sylvestres*. The gap between the endemic *Pinus resinosa* AIT. of Northern USA and the closest relation to asiatic *Sylvestres* (*P. massoniana* LAMB. and *P. khasya* ROYLE) appears to be bridged up by our middle-european fossil cone.

Bei der Beschäftigung mit Pollenkörnern des österreichischen Jungtertiärs fällt der gelegentlich hohe Anteil der Gattung *Pinus* L. in den Spektren auf. Und zwar nicht nur der Individuen-, sondern vor allem der Artenreichtum. Wenngleich es sich palynologisch vorerst um Formarten handelt, so zeigt der Rezentvergleich, daß diesen in vielen Fällen biospezifischer Charakter zukommt. Im Sarmat des Lavanttales beispielsweise fanden sich bisher mindestens 22 verschiedene Pinusarten. In der Rezentflora existiert offenkundig kein vergleichbares Areal, welches so viele Arten dieser Gattung auf einem relativ begrenzten Raum, wie er als Einzugsgebiet der Pollenflora einer Braunkohlenlagerstätte in Frage kommt, aufzuweisen hätte. Mitteleuropa mit den gegenwärtig 5 alpinen Kiefernarten scheidet für einen Vergleich von vornherein aus, aber auch der gesamte Mediterranraum mit weiteren 9 Arten (einschließlich Kanarischer Inseln) weist eine artenarme Kiefernflora auf. Im gesamten ostasiatischen Raum einschließlich Himalaya findet sich wohl eine dichtere Artengruppierung (20), sie erreicht aber an keinem Ort die Frequenz des Fossilbereiches. Am amerikanischen Kontinent, wo die Arten am dichtesten gestreut vorkommen (Ostküste 11, Pazifikküste etwa 20) können vielleicht einmal 5—6 nahe verwandte Spezies in einem engeren Areal auftreten. Lediglich Mexico und Guatemala (einschließlich Karibik und Mittelamerika) besitzen nicht nur die höchsten Artenzahlen der Kiefern (41), sondern weisen auch in manchen Gegenden, speziell jenen der Pazifik- und Golfküstennähe, hohe Artenkonzentrationen auf. In der Sierra Madre del Sur um den 18. Breitengrad und südlich im Einflußgebiet warmer Meeresküsten (Michoacan, Guerrero, Oaxaca, Vera Cruz, Chiapas) finden sich trotz der Anwesenheit dichter subtropischer Laubwälder stellenweise Kiefernorkommen mit relativ hoher Artenzahl dieser Gattung. Jedoch an jene unserer Fossilagerstätten scheint auch diese keineswegs heranzureichen, sodaß es eine offene Frage bleibt, in welcher Weise die hohen Artenzahlen unserer Tertiärkiefern zu interpretieren seien. Während die Palynologie dieses quantitative Problem deutlich vor Augen führt, mangelt es zur Zeit an einer Übersicht über schlüssige Artbestimmungsmerkmale der rezenten Pollenkörner. Morphologische Unterscheidungsmerkmale sind zwar zahlreich gegeben, jedoch für ihre Interpretationen in bezug auf taxonomische Wertigkeit und Wichtigkeit, Phylogenie und Arealkunde bedarf es noch des großen Überblickes über systematische Zusammenhänge aller Rezentarten, sowie auch deren Vergleich zu Fossilarten. In dieser Situation

bedarf die Quantität der Funde der Untermauerung der Artbestimmung durch gut diagnostizierbare Großfossilien dieser Gattung. Hiefür kommen besonders Nadeln, Zapfen und Hölzer in Betracht, da diese Organe nicht nur relativ oft fossil vorkommen, sondern auch in der Rezentsystematik auf Bestimmungsgrundlagen zurückgegriffen werden kann. Je mehr ein Organ ökologischen Einflüssen entzogen wird, desto eher können verwandtschaftliche Beziehungen aus der Morphologie ablesbar erscheinen. Die fertile Region wird für Bestimmungen im Pflanzenreich bevorzugt. Bei den Kiefern erweisen sich daher auch die weiblichen Fruktifikationen, nämlich die Zapfen in ihrer morphologischen Aussagekraft für die Systematik und Phylogenie als besonders wertvoll.

Fossile Zapfen kommen zwar nicht gerade häufig vor, finden sich aber gelegentlich in so vortrefflicher Erhaltung, daß die Bestimmung bis zur Art durchaus möglich erscheint, und zwar auch ohne besondere mikroskopische Hilfsmittel oder sonstige zeitraubende Präparationsverfahren.

In Österreich ergab sich zu biospezifischen Bestimmungen fossiler Kiefernzapfen in den letzten Jahren wiederholt Gelegenheit, wie beispielsweise der Fund einer heute auf den Mittelmeerraum beschränkten Aleppokiefer (*Pinus halepensis* MILL.) im Jungtertiär (Pannon) der Umgebung von Wien, sowie der rezent auf Nordamerika beschränkten Weihrauchkiefer (*Pinus taeda* L. = *P. spinosa*-fossil) in den miozänen Braunkohlen des Hausruckgebietes.

Bei den Bemühungen, diese Artenliste zu erweitern, erschien der Fund eines wohl erhaltenen Kiefernzapfens aus der ehemaligen Braunkohlengrube aus Langau in Niederösterreich sehr willkommen. Aus den Beständen des Krahuletzmuseums in Eggenburg vermittelte Herr Univ.-Prof. Dr. F. STEININGER in dankenswerter Weise einen ausgezeichnet erhaltenen fossilen Kiefernzapfen zur Bestimmung. Er stammt aus den tonigen Zwischenmitteln des ehemaligen Braunkohletagbaues Langau bei Geras in Niederösterreich. Die Lagerstätte wurde von H. ZAPFE nach dem Zweiten Weltkrieg eingehend studiert und über neue Fossilfunde und stratigraphische Stellung der Kohle mehrfach berichtet (ZAPFE 1953, 1956). Demnach handelt es sich um Unter-Miozän, und zwar Burdigal; in neueren Bearbeitungen (STEININGER 1979) wird die Kohlenserie von Langau in das Ottnangien gestellt. H. OBRITZHAUSER-TOIFL 1954 berichtet in ihrer Dissertation über die Pollenflora des seinerzeitigen Tagbauprofiles.

Erhaltungszustand und Fossilisation

Es handelt sich um einen weitgehend flachgedrückten, inkohlten und in geringem Grade auch pyritisierten Zapfen einer Konifere, welche aufgrund des charakteristischen Aufbaues der einzelnen Zapfenschuppen gegliedert in Umbo, Mucro und Apophysenfeld eindeutig der Gattung *Pinus* L. zuzuordnen ist.

Aufgrund der noch anhaftenden Partikel läßt sich erkennen, daß der fossile Zapfen aus einem Tonmergel-Einbettungsmedium stammt. Abgesehen von der Abflachung während der Fossilisation hat der Inkohlungsprozeß den

morphologischen Details kaum geschadet. Die notwendigen Bestimmungsmerkmale lassen sich unschwer feststellen. Der Zapfen wurde in Seitenlage eingebettet, und zwar so, daß seine Asymmetrie an der Basis deutlich erkennbar wird. Die konvexe Zapfenseite (Tafel 1, Fig. 1 links, Tafel 2, Fig. 5 rechts) entspricht etwa der Außenseite (Lichtseite). Die höchsten Schuppen der Zapfenspitze sind zwar nicht mehr vorhanden, doch läßt sich die Form unschwer zu einem Konus ergänzen, ähnlich den Spitzenregionen analog gebauter rezenter Zapfen. Der Apophysenkomplex als Hauptbestimmungsmerkmal ist in allen Details ausgezeichnet erhalten, wodurch eine Beschreibung möglich wurde und die taxonomische Fixierung des Fundes im bestehenden System versucht werden konnte. Die Schuppen des Zapfens liegen in geschlossenem Zustand vor; ein Erhaltungszustand, wie er üblicherweise bei der Einbettung in feuchtes Milieu vorliegt. Viele rezente Zapfen besitzen die Eigenschaft, in Lufttrockenheit und völliger Reife die Schuppen auseinanderzuspreizen um die Samen zu entlassen und in vielen Fällen der Luftströmung zur Verbreitung zu übergehen. Allerdings gibt es auch taxonomische Gruppen, so z. B. in der Subsektion *Oocarpae* und *Australes*, wo die Zapfenschuppen dauernd, auch bei Trockenheit und völliger Reife geschlossen bleiben. Erst nach vielen Jahren oder bei Waldbränden springen die Zapfen auf und entlassen die Samen. SHAW (1914) bezeichnet solche Zapfen als „serotin“ und sieht in dieser Eigenschaft einen höheren Evolutionsgrad. Bei Einbettung in feuchtes Milieu (Wasser, Seeschlamm, Torf) schließen sich geöffnete Zapfen sehr rasch (Dauer etwa eine ½ Stunde). Es ist daher verständlich, daß fossile Zapfen in der Regel in geschlossenem Zustand — wie auch in vorliegendem Falle — auftreten. Überraschender Weise existieren aber auch einige geöffnete fossile Zapfen, z. B. aus der niederländischen Braunkohle. Nun können Zapfenschuppen bei sehr guter Erhaltung die Quellfähigkeit des Gewebes über Jahrmillionen hindurch erhalten und daher auch nach der Fossilisation in Sonderfällen noch Austrocknungsbewegungen (Öffnung des Schuppenkomplexes) durchführen.

Ob es sich bei vorliegendem Zapfenfund aus Langau um einen „serotinen“, also schon ursprünglich geschlossenen Zapfen oder um die häufiger vorkommende normal offene Zapfenform, welche sich lediglich bei Befeuchtung schließt, handelt, läßt sich kaum erkennen.

Fossilbeschreibung

Fossiler, inkohlter Koniferenzapfen, welcher weder im Vergleich zur Rezentflora noch unter den Fossilien ein Gegenstück aufweist.

Familia: Pinaceae

Genus: *Pinus* L.

Subgenus: *Pinus* LITTLE & CRITCHFIELD (früher *Diploxyylon*)

Sectio: *Pinus* LITTLE & CRITCHFIELD

Subsectio: *Sylvestres* LOUD, emend. LITTLE & CRITCHFIELD
(früher *Lariciones* SHAW)

Pinus ooconica n. sp.
(Taf. 1 und 2)

Holotypus: Fossiler Zapfen, Belegexemplar v. Taf. 1 u. 2, aufbewahrt im Krahuletzmuseum in Eggenburg in Niederösterreich.

Stratum typicum: Unter-Miozän, Zwischenmittel aus den Braunkohlenschichten von Langau bei Geras in Niederösterreich.

Locus typicus: Langau, Niederösterreich, Austria.

Derivatio nominis: Nach der eiförmigen Seitenansicht des Zapfens, in der Form an *Pinus oocarpa* SCHIEDE erinnernd.

Diagnosis typi: Lateralaspekt breit eiförmig, ca. 83 mm Länge, 50 mm breit, mittel-groß. Asymmetrisch. Basis schief. Basisschuppen jedoch vollständig vorhanden. Zapfenschuppen geschlossen. Anzahl der Zapfenschuppen extrem hoch (etwa 140). Phyllotaxis indefinit. Auf der Innenseite (Taf. 2) 9 steile Rechts-Berührungszeilen, auf der Außenseite (Lichtseite) etwa 11 flache, spiralig gewundene Links-Berührungszeilen. Zapfenschuppen der Innenseite flach von Basis bis Spitze. Apophysen der Außenseite speziell an der Basis mittelstark vorgewölbt.

Apophysenbau: Dornfortsatz des Umbo in stark reduzierter Form vorhanden. Gliederung in Mucro, Umbo und Apophysenfeld mit Querkiel an Außenseite und Innenseite deutlich erkennbar (Taf. 1, Fig. 1 und Taf. 2, Fig. 2, 3, 4).

Mucro: „perexcentromucronat“, an allen Schuppen von Basis bis Spitze, stark exzentrisch an den Oberrand des Umbo verlegt, sehr klein und stumpf, bei einigen Basisschuppen als Tectum ausgebildet (Taf. 2, Fig. 4 unten) Umbo an Zapfennnenseite ausnahmslos dorsal, stets ohne Ringwall (avallat), an Zapfenaußenseite nur basal und zentral deutlich dorsal angeordnet, apikal jedoch mit Tendenzen zur Aufrichtung in terminale Position. Der Querkiel der Apophyse durchzieht auch den Umbo im Zapfenapex mit ganz geringer zentraler grubiger Vertiefung (Taf. 2, Fig. 2) vorwiegend horizontal, im Mittelabschnitt des Zapfens verläuft der Umbo-Querkiel zentral, jedoch deutlich hochgezogen und angewinkelt. An den Basisschuppen hingegen verläuft der Umbo-Querkiel nicht verflacht, sondern nach unten bogig vorgewölbt (Taf. 2, Fig. 4). Mucro in diesem Abschnitt nicht reduziert, sondern im Gegenteil bei einigen Schuppen als Tectumleiste verlängert. Umbo-Unterfeld im apikalen Zapfenabschnitt der Innenseite unterhalb des Querkiels deutlich grubig vertieft und von zwei Seitenhöckern flankiert (Taf. 2, Fig. 2, 3). Auch im Zentralabschnitt und vereinzelt basal gleiche Konfiguration. An der Zapfenaußenseite (Taf. 1) ist dieses Merkmal nur apikal deutlich, an den Basisschuppen hingegen verliert sich dieses.

Apophysenfelder von deutlichem, annähernd geradlinigem Querkiel durchzogen. Längskielung an der Außenseite völlig fehlend, an der Innenseite apikal am Oberrand der Apophysenoberfelder als rudimentärer, einzelner Kiel

zentral angedeutet, im Unterfeld je nach Apophysenform 1—2 Kiele sehr schwach angedeutet.

Apophysensculptur: Oberfläche nicht völlig glatt, besonders apikal und an der Innenseite zahlreiche, schwach angedeutete Radialleisten.

Form der Apophysen: Oberrand basal halbrund, zentral und apikal gerundet mit deutlich emporgezogenem Mittelteil. Unterrand meist 3fach abgescrägt, und zwar horizontal in der Mitte und schräg an den unteren Seitenflanken. An der Außenseite Apophysenoberrand durch terminal emporgehobenen Querkiel verdeckt.

Zur systematischen und phylogenetischen Stellung des Fundes:

Zahlreiche wesentliche morphologische Merkmale ermöglichen eine weitgehende Einordnung des Zapfens im System der Gattung *Pinus* und liefern auch interessante Anhaltspunkte zur Phylogenie der Kiefern im allgemeinen und jener des Subgenus *Pinus* (*Diploxylon*) im eurasiatischen Raum im besonderen.

Auf einige besonders aussagekräftige Merkmale sei kurz hingewiesen.

Zapfenschuppen: Dorsaler Umbo schließt die Sektion *Strobis* aus. Ein perexzentromucronater Umbo ohne geniculum-Bildung schließt darüber hinaus auch die Sektionen *Parrya* und *Pinea* aus. Bestätigt wird diese Stellung auch noch durch das Fehlen eines Vallum. Damit kann nur noch eine „diploxylo“ Kiefer der Sektion *Pinus* anvisiert werden. Auch in dieser ist eine Abklärung der Beziehung zu den Subsektionen klar, da sowohl *Australes*, wie auch *Ponderosae*, *Sabinianae* und *Contortae* wegen des eindeutig zentromucronatem Umbo ausscheiden. Es verbleibt somit lediglich zu einem Vergleich die Subsektion *Oocarpae* und *Sylvestres*. Zu einzelnen Arten beider Sektionen bestehen interessanterweise Beziehungen, eine morphologische Gruppierung, welche sich offenbar nur fossil findet und heute bei keiner Art in dieser deutlich verbindenden Form zu erkennen ist. Die Stellung innerhalb der Subsektion *Sylvestres* scheint eindeutig gesichert durch den „perexzentromucronaten“ Umbo, welcher sich sonst nirgends im System wiederfindet. Auch innerhalb der Subsektion *Sylvestres* kommt er nach bisherigen Untersuchungen nur bei *Pinus massoniana* LAMB. und *Pinus khasya* ROYLE, zwei ostasiatischen Arten mit Schwerpunkt in Südchina, Thailand, Vietnam und Nordphilippinen vor, wie auch bei der recht isolierten nordamerikanischen Art *Pinus resinosa* AIT., welche im Nordosten von Kanada über New York bis Washington D. C. reicht. Daher könnte man vorliegenden Fossilfund im System bei der Subsektion *Sylvestres* unmittelbar im Anschluß an *Pinus massoniana* LAMB. und *Pinus resinosa* AIT. anführen (vgl. Abb. 1). Damit würde sich in nahezu idealer Weise das heute stark disjunkte Areal der zapfenmorphologisch verwandten Arten *P. massoniana* LAMB. in Südchina und *P. resinosa* AIT. in Ostkanada und USA durch unser Miozänvorkommen in Europa schließen. Die morphologische Beschaffenheit führt jedoch zu Entwicklungsmodellen, welche über diese Annahmen hinaus-

gehen. Es gibt nämlich eine Menge Anhaltspunkte, welche für eine Verwandtschaft zu den südlichsten Varietäten (Guatemala) der großen mexikanisch-mittelamerikanischen Sammelart *Pinus oocarpa* SCHIEDE sprechen. Zunächst die breit eiförmig gespitzte Zapfenform, welche dem Typus und den meisten Varietäten eigen ist, findet sich bei unserem Fossil so ausgeprägt, daß man es bei Nichtbeachtung der Umbodetails ohne weiters als *Pinus oocarpa* SCHIEDE bezeichnen müßte. Es ist mir bisher in keiner Sammlung oder in der Natur ein rezenter Vertreter der Subsektion *Sylvestres* mit derart ausgeprägter „*P. oocarpa*-Form“ vorgelegen. Auch die Größe und ganz besonders die Apophysenform des Zapfen-Apex stimmen mit *P. oocarpa* SCHIEDE selbst, aber auch mit den meisten Varietäten dieser Subsektion vollkommen überein, aber auch ostasiatische *Sylvestres* zeigen schwache Anklänge an die apikalen *Oocarpa*-Schuppen, wie z. B. die Yunnan-Kiefer (*Pinus yunnanensis* FRANCH.), *P. massoniana* LAMB. und *P. khasya* ROYLE. Aber letztere erscheinen aufgrund der geringen Apophysenzahl und Zapfengröße, wie auch des weniger gekerbten Apophysenoberrandes abgeleiteter und reduzierter. *P. resinosa* AIT. besitzt von allem die am meisten reduzierte Form und Größe.

Um die systematische Stellung zu definieren, könnte man sagen, es handelt sich bei vorliegendem Fossil um eine Art der Subsektion *Sylvestres* mit verwandtschaftlicher Beziehung zur chinesischen *Pinus massoniana*, zur philippinischen *Pinus khasya* ROYLE und auch zur nordostamerikanischen *Pinus resinosa* AIT. mit noch starker morphologischer Bindung an die Subsektion *Oocarpae*, und hier wiederum an Varietäten aus Guatemala. Einzelne davon zeigen nämlich einen Übergang vom zentralen Mucro zum exzentrischen Mucro, sozusagen eine Abwanderung und Reduktion oberhalb des Querkiels. Auch findet sich nur dort eine ebenso große Schuppenzahl und Größe wie bei vorliegendem Fossil. Bei anderen Arten der *Oocarpae* (z. B. *P. pringlei* SHAW) findet sich unterhalb des Querkiels eine grubige Vertiefung im Umbo sowie zwei Seitenhöcker; ebenso Merkmale vorliegenden Fossils. Gegen eine direkte Einordnung in die *Oocarpae* spricht die Morphologie der basalen Apophysen, die offenbar recht artcharakteristisch zu sein scheint und sich bei vorliegendem Fossil nicht findet.

Ferner besitzt der Typus der Art eher zentromucronate Apophysen und nur einige südliche mittelamerikanischen Varietäten tendieren zu excentromucronaten Umbo, bei weitem nicht in der fortgeschrittenen Entwicklung, wie sie sich bei den perexcentromucronaten Arten Ostasiens und auch bei *P. resinosa* AIT. findet.

Diese morphologisch-systematischen Erkenntnisse gestatten phylogenetische Schlußfolgerungen. Die heute auf Amerika beschränkte Subsektion *Oocarpae* bildete offenbar noch vor dem Unter-Miozän Ausgangsformen, welche zur Ausbildung von Arten der heute vorwiegend eurasiatischen Subsektion *Sylvestres* führten. Es bestehen aber auch Beziehungen zu den *Halepenses* des Mittelmeerraumes. In dem 1980, S. 151 vorgelegten Schema der Umbo-Evolution innerhalb der Gattung *Pinus* läßt sich der Fossilfund zwanglos am

damals noch hypothetischen Übergang zwischen hochevoluierten *Oocarpae* und primitiven *Sylvestres* eintragen (Vgl. Abb. 1).

Am Fossil zeigt sich jedoch noch eine weitere Eigenschaft, welche an keiner rezenten Art feststellbar ist, nämlich die terminale Hochwölbungstendenz des Umbo an den apikalen Zapfenschuppen der Außenseite (Taf. 1) in einer Weise, wie sie ansonst nur den Haploxyilverhältnissen der primitiven Sektion *Strobis* zueigen ist. Daraus scheint hervorzugehen, daß eine terminale Umboanordnung berechtigterweise als eine primitive Evolutionsform anzusehen ist. Diese vererbt sich bei einigen Tertiärkiefern auch noch in den *Diploxyton*-Bereich und beweist damit den Zusammenhang beider Untergattungen in der Weise, daß in der Tat die haploxylen Bildungen, welche an einem terminalen Umbo erkennbar sind, die Ausgangsformen darstellen.

Lediglich der Zapfen von *Pinus chihuahuana* ENGELM., eine Art der primitivsten Übergangsformen von *Haploxyton* zu *Diploxyton* (Sektion *Leio-phyllae*) besitzt apikal Andeutungen von einer Terminalverschiebung des Umbo.

Wir haben demnach in der neuen fossilen *Pinus*-Art eine heute ausgestorbene Kiefernart des Tertiärs vorliegen, welche eine Übergangsform zwischen den auf Mittelamerika beschränkten Vertretern der Subsektion *Oocarpae* und den perexcentromucronaten ostasiatischen *Sylvestres* darstellt und zusätzlich noch haploxyle Eigenschaften besitzt. Damit scheint der Ausgangspunkt eines Teiles der *Sylvestris*-Bereiches bei den *Oocarpae* zu liegen. Die Wurzeln der *Oocarpae* kann man in ähnlicher Weise wie jene der *Pineae* aufgrund der Mucro-Umbo-Konfiguration bei den *Cembroides* annehmen, wodurch sich auch auch noch vereinzelte haploxyle Resteigenschaften bei unserem Fossil erklären lassen.

Ökologie und Paläogeographie:

Es ist auffällig, daß sich innerhalb der Sektion *Oocarpae* die Dezentralisation des Mucro am deutlichsten in den südlichsten Breitengraden (Guatemala, Honduras, Nicaragua, San Salvador) manifestiert. Und zwar in den Zonen subtropischen bis tropischen Klimas in der Nähe von Küsten warmer Meere (Pazifik, Karibik). Auch die evoluierten Endglieder dieser Entwicklungsreihe, welche innerhalb der *Sylvestres* zu sehen sind, wie z. B. *P. khasya*, *P. insularis* und *P. massoniana* finden sich um den Wendekreis und südlicher in Meeresnähe. Sie sind auf die Nord-Philippinen sowie auf Indochina und das südliche chinesische Festland beschränkt. Sie besitzen auch, was Zapfengröße anlangt, Ähnlichkeit mit unserem Fossil. Weiters ist auch die Morphologie der Zapfenaußenseite vorliegenden Fossils für klimatische Schlußfolgerungen zu berücksichtigen. Denn es zeigt sich vielfach, daß jene Kiefernzapfen, welche sich bei Arten mit Standorten, die unweit von Meeresküsten liegen, oder sich sonst in feuchterem Milieu befinden, in irgendeiner Weise vorgewölbte Apophysenaußenseiten besitzen. Diese Eigenschaft zeigt sich in mittelstarker Ausbildung auch bei dem fossilen Zapfen aus Langau. Es ist daher anzunehmen, daß sich

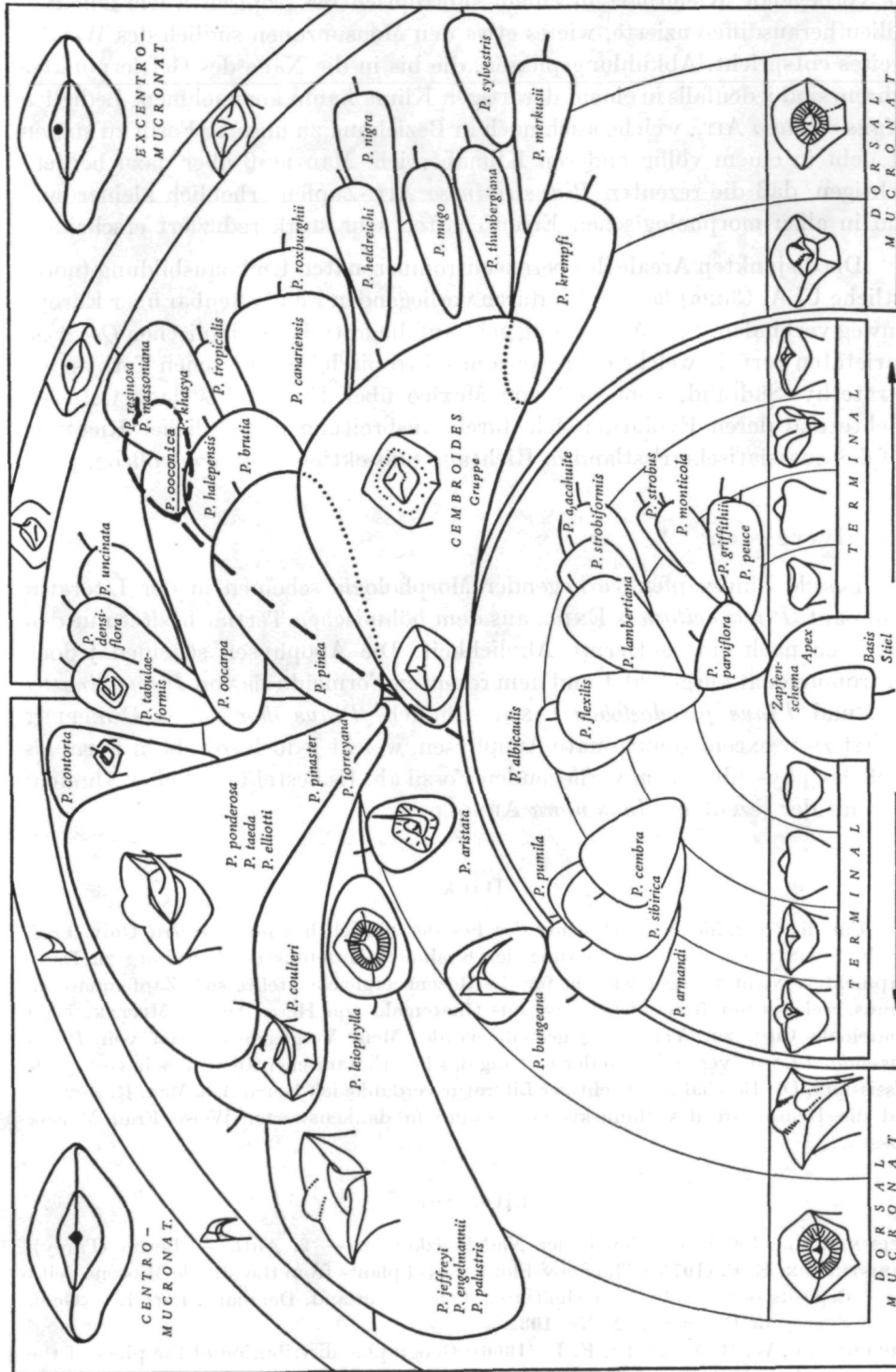


Abb. 1. Versuch einer graphischen Darstellung der morphologischen Gruppierungen der Zapfenschemen innerhalb der Gattung *Pinus* L. mit Eintragung der Position des Fossilfundes *Pinus oocarpa* n. sp. aus dem Unter-Miozän von Niederösterreich

die vorliegende Kiefernart in einem subtropisch bis tropisch warm-feuchten Milieu herausdifferenzierte, wie es etwa den Monsunzonen südlich des Wendekreises entspricht. Abkühlungsphasen, die bis in die Nähe des Gefrierpunktes führen, sind jedenfalls in einem derartigen Klima kaum anzunehmen. Lediglich *Pinus resinosa* ART., welche auch noch in Beziehung zu unserer Form zu stellen ist, lebt in einem völlig anderen Klimabereich. Man muß aber dazu berücksichtigen, daß die rezenten *Pinus resinosa* ART.-Zapfen erheblich kleiner sind und in allen morphologischen Eigenschaften sehr stark reduziert erscheinen.

Die disjunkten Areale der perexcentromucronaten Umboausbildung (nord-östliche USA, China) lassen sich durch vorliegenden Fund offenbar über Europa hinweg verbinden. Ihre Ausbildung geht auf die mittelamerikanischen *Oocarpa*-Varietäten zurück, welche offenbar vom subtropisch bis tropischen Tethys und Paratethys-Südrand, vom Golf von Mexico über Europa bis nach Ostasien reichte und deren Evolution sich durch Ausbreitung in nördlicher Richtung auf das eurasiatische Festland in Richtung Subsektion *Stylvesris* vollzog.

Fossilvergleich:

Fossile Pinuszapfen vorliegender Morphologie scheinen in der Literatur kaum auf. *Pinus oviformis* ENDL. aus dem böhmischen Tertiär besitzt nur den Umrissen nach eine entfernte Ähnlichkeit. Die Apophysen scheinen jedoch zentromucronat ausgebildet und dem rezenten Formenkreis von *Pinus pinaster* ART. und *Pinus pseudostobus* LINDL. ähnlich. *Pinus thomasiana* GOEPPERT besitzt zwar excentromucronate Apophysen, weicht jedoch sowohl in Form als auch Apophysenbau vom vorliegenden Fossil ab. Es besteht dort eher Ähnlichkeit mit der rezenten *Pinus nigra* ARNOLD.

Dank

Für die freundliche Überlassung des Fossiles bin ich besonders Herrn Univ.-Prof. Dr. F. STEININGER sowie der Leitung des Krahuletz-Museums in Eggenburg zu Dank verpflichtet. Nicht weniger wichtig für die Rezentvergleiche stellte sich Zapfenmaterial heraus, welches mir freundlicherweise aus Guatemala von Herrn Dr. E. MITTAK, FAO Guatemala City, zur Verfügung gestellt wurde. Mein Vergleichsmaterial von *Pinus massoniana* LAMB. verdanke ich der Leitung des Forstbotanischen Institutes in Gulf port, Mississippi. Die Beschaffung wichtiger Literatur verdanke ich Herrn Ass. Mag. R. ZETTER und die Reinschrift des Manuskripts besorgte in dankenswerter Weise Frau Marina BOSSEW.

Literatur

- BEISSNER, L. (1909): Handbuch der Nadelholzkunde. — 2. Aufl. — Berlin (Parey).
 CHRISTENSEN, E. F. (1975): The Soby Flora: Fossil plants from the Middle Miocene delta deposits of the Soby-Fasterholt area, Central Jutland, Denmark. Part 1. — Geol. Survey of Denmark, (2) Nr. 103.
 CRITCHFIELD, W. B. & LITTLE, E. L. (1966): Geographic distribution of the pines of the world. — U.S. Dept., Agric. Forest Service, Misc. Publ., 991. — Washington D.C.

- KLAUS, W. (1980): Neue Beobachtungen zur Morphologie des Zapfens von *Pinus* und ihre Bedeutung für die Systematik, Fossilbestimmung, Arealgestaltung und Evolution der Gattung. — *Plant Syst. and Evolution*, **134** (3–4). — Wien (Springer Verlag).
- KRÜSSMANN, G. (1972): *Handbuch der Nadelgehölze*. — Berlin (Paul Parey Verl.).
- MARTINEZ, M. (1948): *Los pinos Mexicanos*. — (2nd Ed.). — Mexico City (Ed. Botas).
- MENZEL, P. (1900): Die Gymnospermen der nordböhmisches Braunkohlenformation. — *Abh. naturwiss. Ges. ISIS, H. 2*: 50–69. — Dresden.
- MIROV, N. T. (1967): *The Genus Pinus*. — 602 p. — New York (Ronald Press Coy.).
- OBRITZHAUSER-TOIFL, H. (1954): Pollenanalytische (palynologische) Untersuchungen an der untermiozänen Braunkohle von Langau bei Geras, NÖ. — *Sitzungsb. Österr. Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Kl., Abt. 1*, **163/4**. u. 5. Heft: 325–374. — Wien.
- SENES, J. (1971): Chronostratigraphie und Neostatotypen. — Miozän der zentralen Paratethys, 2. Eggenburgian.
- SHAW, G. R.: 1914: *The Genus Pinus-Arnold*. — *Arbor*, **5**: 1–69.
- STEININGER, F. (1979): Blatt 21, Horn. Bericht 1977 über geologische Aufnahmen im Tertiär und Quartär auf Blatt 21, Horn (Waldviertel) mit Bemerkungen zum Artikel von W. Fuchs (1977). — *Verh. geol. B.-Anstalt*, 1978/H. 1: A 47–A 49. — Wien.
- STEININGER, F., RÖGL, F., MARTINI, E. (1976): Current Oligocene/Miocene biostratigraphic concept of the central Paratethys (Middle Europe). — *Newsl. Stratigr.*, **4** (3): 174–202. — Stuttgart, Berlin.
- STEININGER, F. & PAPP, A. (1979): Current biostratigraphic and radiometric correlations of Late Miocene Central Paratethys stages (Sarmatian s. str., Pannonien s. str., and Pontian) and mediterranean stages (Tortonian, Messinian) and the Messinian Event in the Paratethys. — *Newsl. Stratigr.*, **8** (2): 100–110. — Berlin, Stuttgart.
- THENIUS, E. (1974): *Niederösterreich*. — 2. Aufl., 1–280 S. — *Geologie d. Österr. Bundesländer in kurzgef. Einzeldarstellg.* — Wien (Geol. B. Anst.).
- VAN DER BURGH, J. (1973): *Hölzer der niederrheinischen Braunkohlenformation*. 2. *Hölzer der Braunkohlengruben „Maria Theresia“ zu Herzogenrath, „Zukunft West“ zu Eschweiler und „Victor“ (Zülpich Mitte) zu Zülpich*. Nebst einer systematisch-anatomischen Bearbeitung der Gattung *Pinus* L. — *Rev. Paläobotan. Palynol.*, **15**: 73–275.
- ZAPFE, H. (1953): Zur Altersfrage der Braunkohle von Langau bei Geras in Niederösterreich. — *Berg- u. Hüttenmänn. Monatsh.*, **98**/Heft 1. — Wien.
- (1956): Die geologische Altersstellung österreichischer Kohlenlagerstätten nach dem gegenwärtigen Stand der Kenntnis. — *Berg- u. Hüttenmänn. Monatsh.*, **101**/Heft 4. — Wien.

Tafelerklärungen

Tafel 1

Pinus oconica n. sp. Ein fossiler Zapfen aus dem Unter-Miozän von Langau/Niederösterreich Außenseite (Lichtseite)

Fig. 1: Außenseite des flachgedrückten, inkohlten Zapfens, mit vorgewölbten Apophysen an der Basis und terminal verlagertem Umbo an der Spitze. Vergr. 2×, Phot.: KLAUS.

Fig. 2: Apikale Zapfenschuppen, an welchen die Umbo-Morphologie mit dem deutlich exzentrisch gelagerten, stark reduzierten Mucro sichtbar wird. Unterhalb des Querkiels erscheint der Umbo auch an der Zapfenaußenseite eingedellt. Vergr. 4×, Phot.: KLAUS.

Tafel 2

Zapfeninnenseite mit Verdeutlichung des Schuppenaufbaus

Fig. 1: Form und Aufbau von *Pinus ooconica* in natürlicher Größe. Ein kleiner Abschnitt der Zapfenspitze fehlt.

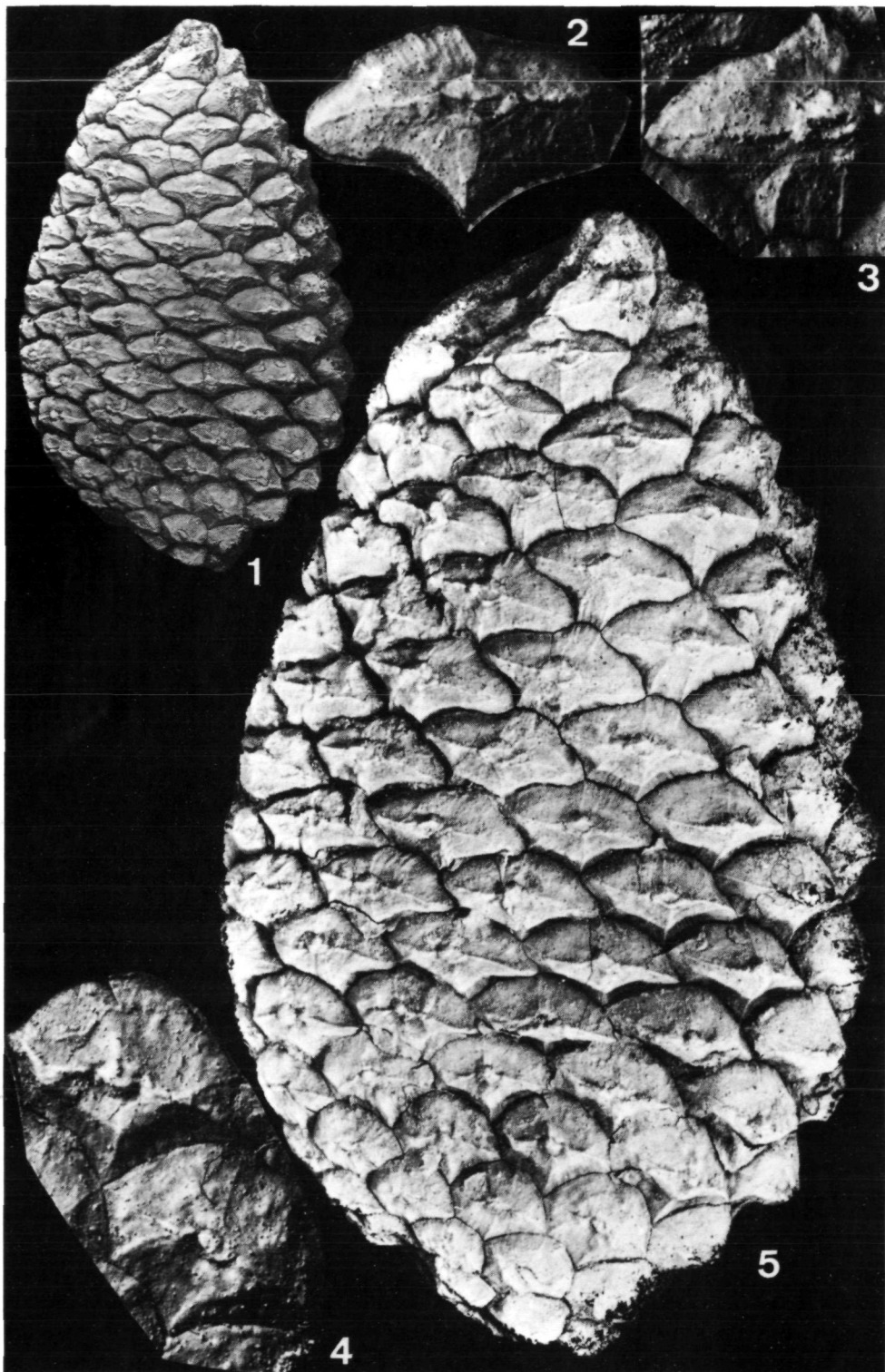
Fig. 2: Morphologie der Apophyse im Apikalbereich des Zapfens. Zentral der Umbo mit Querkiel und stark reduziertem, an den Rand des Oberfeldes verlagertem Mucro („perexcentromucronat“). Unterhalb des Querkiels erscheint der Umbo grubig vertieft und seitlich von zwei Höckern flankiert. Vergr. 4×, Phot.: KLAUS.

Fig. 3: Apophyse aus dem Zentralabschnitt mit ähnlichem Aufbau wie Fig. 2. Vergr. 4×, Phot.: KLAUS.

Fig. 4: Basale Apophysen. Umbo mit Querkiel vorspringend. Mucro stark excentrisch oder vereinzelt (untere Schuppen) als Tectum ausgebildet. Vergr. 4×, Phot.: KLAUS.

Fig. 5: Innenseite des fossilen Zapfens. Hohe Schuppenzahl (76), indefinite Phyllo-taxis, eiförmig-konische Gestalt durchwegs dorsaler Umbo, perexcentromucronat. Schiefe Basis, Asymmetrie, kein Stiel. Vergr. 2×, Phot.: KLAUS.





Neue Einblicke in die Geschichte der Hominiden

Von G. H. R. VON KOENIGSWALD ¹⁾

(Mit 5 Abbildungen)

Manuskript eingelangt am 26. April 1979

Die zahlreichen neuen Entdeckungen zur „Entwicklungsgeschichte des Menschen“ lassen unsere Fachbücher schnell veralten. Wir wollen im Folgenden versuchen einige neue Ergebnisse zusammen zu fassen, die teilweise zu recht unerwarteten Schlußfolgerungen führen.

Als die „Basis-Gruppe“ gelten nach Ansicht der meisten Anthropologen die Ramapithecinen. Sie erscheinen etwa gleichzeitig mit *Hipparion*, dem Leitfossil des Unterpliozäns klassischer Prägung, in den indisch-pakistanischen Siwaliks, aber auch in Ungarn (*Rudapithecus* in einer Waldfauna (1)) und in der Türkei: Der Unterkiefer von Candir (2) stammt aus einer *Hipparion*-Fauna, die Zähne von Pasalar (wie mir Prof. TOBIEN noch einmal mündlich bestätigte) sind etwas älter und kommen aus Schichten mit *Anchitherium* (3). Das sind jetzt 4 Fundstellen resp. Gebiete im eurasiatischen Raum. Der ebenfalls aus prae-*Hipparion*-Schichten stammende Fund von *Kenyapithecus* von Fort Ternan wird jetzt von ANDREWS (4; p. 100) zu *Proconsul* gestellt. Wir haben (5) die Zugehörigkeit dieses Fundes zu *Ramapithecus* stets in Zweifel gezogen; wegen der monocuspiden unteren Prämolaren, der unhominid flachen Symphyse und dem völlig äffischen oberen Caninen mit einer typisch äffischen scharfen Rille im mesialen Abschnitt.

Die Zugehörigkeit des, im Ganzen noch weitgehend unbekannten *Ramapithecus* zu den Hominiden hat durch eine mikroskopische Untersuchung des Zahnschmelzes eine weitere Stütze erhalten. Wie GANTT (6) gezeigt hat, heben sich in der Feinstruktur die gleichen rundlichen Zellen mit einem einseitigen kurzen Anhang („key hole-pattern“; „Schlüssellochmuster“) ab, genau wie beim Menschen. Während die Affen ein einfach aus runden oder etwas hexagonalen Zellen bestehendes Muster zeigen. Sollte diese Methode, die noch in den Anfängen steckt, sich bewähren, hätten wir ein probates Mittel gefunden, um zweifelhafte Hominidenzähne zu erkennen.

Leider sind in Asien die Fundstellen offensichtlich weniger reich als in Afrika. Hier sind für uns drei große Fundgebiete wichtig, die in den letzten

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. G. H. R. von KOENIGSWALD, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-6000 Frankfurt a. Main. — BRD.

Jahren eine erstaunliche Menge von Funden geliefert haben. Da sind zunächst die Funde von Laetolil südlich von Olduvai in Tanzania. Die Fundstelle war schon den LEAKEY's bekannt, einen ersten Fund, ein Oberkieferfragment mit der Eckzahnalveole und zwei Prämolaren, verdanken wir KOHL-LARSEN 1939. Er ist allerdings schwer zu deuten. Nachdem die Olduvai-Schlucht von Mary LEAKEY gut durchforscht worden war, kehrte sie nach Laetolil zurück, wo sie 1974/75 eine größere Anzahl von Gebißresten bergen konnte, auch komplette Unterkiefer, aber bislang noch keinen Schädel; ihr erstes Material umfaßt die Reste von 14 Individuen (7), und es wird z. Z. von ihrer Gruppe dort noch weiter gearbeitet. Die große Überraschung war, daß die absolute Datierung ein Alter von 3,59—3,77 Millionen Jahren ergab; in der Fauna findet sich wohl *Hipparion*, aber noch kein echtes Pferd. Es handelt sich hier, wie auch aus der Altersangabe hervorgeht, zweifellos um einen pliozänen Hominiden!

Etwa gleichzeitig, aus Schichten die nur wenig jünger sind, barg eine französisch-amerikanische Expedition von D. C. JOHANSON, J. COPPENS und M. TAIB in Hadar, Zentral Afar, Äthiopien 1972—74 (8) ein reiches Material, darunter ein größtenteils vollständiges Skelett („Lucy“).

Das Alter der fraglichen Schichten wird mit $3,0 \pm 0,2$ Mill. Jahre angegeben (1976, p. 21), neuerdings sogar mit „weniger als 3,3 Mill. Jahren“ (1978, p. 6). Das Skelett gehört vermutlich zu einem weiblichen Individuum, von dessen Schädel nur Fragmente vorliegen, sodaß die Kapazität nicht geschätzt werden kann. Die Unterkieferzahnreihen sind gerade, der Zahnbogen war ausgesprochen V-förmig. Der Humerus war etwa 23,5 cm, das Femur 28,0 cm lang, der Index also 83,9. Das ist zwar weniger als beim Schimpansen (101,0), aber immer noch höher als beim Peking-Menschen, der mit 79,3 den niedrigsten Index unter den Hominiden aufweist. Die Körpergröße des offensichtlich zweibeinigen Geschöpfes wird auf 1,20 m geschätzt.

Die Funde von Laetolil und Afwar sind zusammengekommen und stehen jetzt als *Australopithecus afarensis* JOHANSON, WHITE & COPPENS 1978 zu Buch (9). Als Holotypus ist der wohl weibliche Unterkiefer L H — 4 von Laetolil gewählt worden. Ihm fehlen die aufsteigenden Äste, daß Gebiß ist rechts vom Eckzahn ab vollständig, es fehlen die Schneidezähne und links der Eckzahn und beide Prämolaren. Der vorderste Prämolar besitzt ein ausgesprochenes Tuberculum paramolare ähnlich dem vordersten Milchzahn des modernen Menschen. Der letzte Molar ist der längste; die drei Molaren messen in mesio-distaler Richtung 41,6 mm, haben also etwa die gleiche Größe wie beim *Homo modjokertensis* von Java.

Von Afar liegt ein sehr schöner Gaumen mit vollständiger Bezahnung vor. Die Zahnreihen sind gerade (die dritten Molaren schwach eingezogen) und, nach vorne zu, leicht konvergierend, mit einem schwachen Diastem. Die Eckzähne sind nicht auffällig stark (Länge etwa 9,2 mm), dies übrigens im Gegensatz zu dem unabgekauften Eckzahn von Laetolil (H L — 3) mit 11,6 mm. Wenige, aber kräftige Runzeln charakterisieren das Zahnrelief; der dritte Molar ist der größte Zahn der Reihe.

Der Kiefer ist ausgesprochen prognath; ob eine echte *Spina nasalis* vorhanden war, läßt sich bei einer Beschädigung des Kiefers nicht mehr feststellen.

Von besonderer Bedeutung sind nun die Schlußfolgerungen der Untersucher. Danach ist *afarensis* die Stammform der *Australopithecus*-Gruppe einerseits — mit *Australopithecus africanus* und dem jüngeren *Australopithecus robustus* und des „*Homo habilis*“ andererseits (10). Letzterer würde also nicht, wie bisher meist angenommen wurde, sich von *Australopithecus africanus* abgespalten haben, sondern beide hätten sich schon früher von einander getrennt, d. h. vor rund 3 Millionen Jahren. Damit würden die Australopithecinen der südafrikanischen Fundstellen völlig aus der zu *Homo* führenden Stammlinie ausscheiden, ein für uns nicht völlig unerwartetes Ergebnis (11).

Die Untersuchungen im Gebiet des Omo Flusses in Südäthiopien durch COPPENS und HOWELL scheinen nun abgeschlossen zu sein. Es liegt ein reiches Zahnmaterial von Australopithecinen vor, neben einer Reihe Unterkieferreste, aber leider keine Schädel.

Nach HOWELL (12) entstammen die ältesten Reste den „Weißen und Braunen Sanden“, deren Alter mit etwa 3,1 Millionen Jahren angegeben wird. Der interessanteste Fund ist ein sehr großer Unterkiefer, leider stark ausgekaut, SH-7A-125, mit starker Molarisierung der Prämolaren und auffällig kleinen Eckzähnen. Er paßt gut zu dem als „*Zinjanthropus boisei*“ bezeichneten Schädel von Olduvai (OH-5). Die Fundstelle liegt über dem Tuff G; für die darüber liegenden Schichten wird ein Alter von 1,81—1,87 Millionen Jahren angegeben.

Das sicherlich reichste Fundgebiet in Afrika hat Richard LEAKEY östlich des Turkana-Sees in Nordkenya unweit der äthiopischen Grenze entdeckt. Früher hieß der See Rudolf-See, daher die Museumsnummer ER, East Rudolph; KNM bedeutet Kenya National Museum. Das Fundgebiet ist schwer erreichbar, unbewohnt und wüstenähnlich. Die meisten Funde sind Oberflächenfunde, die Fauna ist reich und kommt meist aus der Umgebung von Koobi Fora. DAY 1978 (p. 182—186) gibt eine Liste von nicht weniger als 140 Hominidenfunden an, und seitdem kommen noch weitere hinzu. Eine ausgezeichnete Übersicht über die Funde bis 1974 haben R. LEAKEY und seine Frau gegeben (13). Eingeschaltete Tuffhorizonte erlauben eine Korrelation über größere Abstände, zahlreiche absolute Datierungen verdeutlichen das Bild. Die ältesten gefundenen Menschenreste dieses Gebietes wären danach etwas über 3 Millionen Jahre alt.

Undeutlich sind leider die Altersbestimmungen für den KBY-Tuff, den für uns wichtigsten Leithorizont. Erste Messungen ergaben ein Alter von 2,61 Millionen Jahren, später auf 2,42 Millionen Jahre korrigiert (MILLER & FITCH); CURTISS von der Universität Berkeley erhielt nur zwei Messungen von 1,82 und 1,6 Millionen Jahre. Wir wollen uns hier mit einem Mittelwert von 2,1 Millionen Jahren zufrieden geben, das ist übrigens der gleiche Wert wie für den Basalt von Olduvai.

Trotz einer respektablen Reihe von Schädeln kombiniert mit Altersbestimmungen ist die Situation in East Rudolf keineswegs ganz einfach.

WALKER & LEAKEY (14) haben kürzlich in einer zusammenfassenden Studie auf die Probleme und Schwierigkeiten aufmerksam gemacht, die den hier folgenden Bemerkungen zu Grunde liegt.

Unter den *Australopithecus*-Funden ist zunächst der schöne Schädel KNM-ER 406 zu nennen, sehr robust mit Scheitellkamm und seitlich weitausladenden Jochbögen, dem „*Zinjanthropus*“ von Olduvai (der eher an einen weiblichen Gorilla erinnert) nicht unähnlich, aber eher an einen Orang erinnernd (Sterkfontein an einen Schimpansen (15)). Es ist überhaupt erstaunlich, wie weit die *Australopithecus*-Schädel innerhalb gewisser Grenzen den Schädeln der drei lebenden Pongiden gleichen.

ER-406 gehört zu einem männlichen *Australopithecus robustus*, ER-732, weniger robust, ohne Kamm aber noch sehr breit, wohl zu einem weiblichen

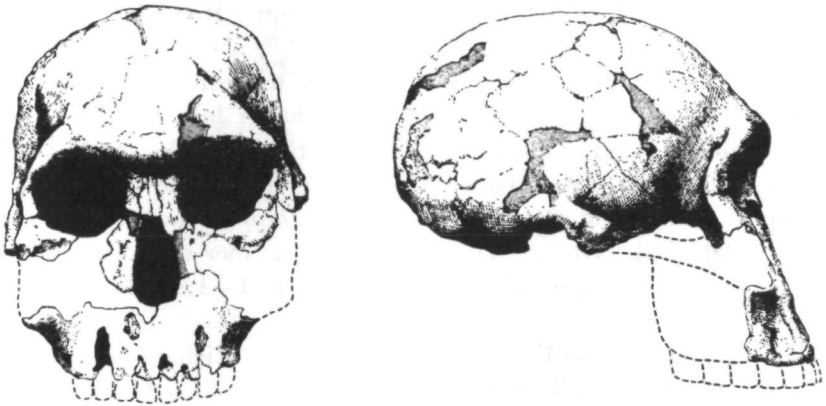


Abb. 1. Der Schädel KNM-ER 1470 von East Turkana (Kenya) mit einer Schädelkapazität von etwa 775 ccm gehört sicher zu einem Hominiden, und zwar wahrscheinlich zu „*Homo habilis*“. Er stammt aus Schichten unter dem KBS-Tuff von Koobi Fora und dürfte über 2 Millionen Jahre alt sein (Nach WALKER & LEAKEY, 1978)

Individuum. Schwieriger ist die Bestimmung einer Reihe graziler Schädel. Gehören sie alle — was uns und auch LEAKEY unwahrscheinlich vorkommt — mit den „robusten“ zu einem Taxon? LEAKEY diskutiert die Möglichkeit dreier verschiedener Taxa dieser Gruppe, im oberen Teil der Koobi Fora Formation. Der Schädel 1813 könnte, trotz seines Schädelinhaltes, eventuell ein primitiver *habilis* sein.

Was der „*Homo habilis*“, von einigen Forschern noch zu *Australopithecus* gestellt, eigentlich ist, ist nicht leicht zu beurteilen. Die Olduvai-Funde, Typuslokalität, sind wenig konklusiv. Das Taxon muß als solches, schon als Vorläufer von *Homo erectus*, theoretisch gefordert werden. Aber wo und wie?

Unter den Funden von East Rudolf fällt ein recht vollständiger Schädel auf, ER-1470. Er kommt aus Schichten unter dem KBS-Tuff, sein Alter ist etwa 2 Millionen Jahre (LEAKEY: „less than 1,6 million years and may be more than 2,5 million years“). Der Torsus supraorbitalis ist schwach, das Hinterhaupt

erstaunlich gerundet, der Schädelinhalt etwa 775 ccm. Das ist erstaunlich hoch, aber der vielleicht gleichaltrige *Pithecanthropus-IV* von Java hat 900 ccm. Somit hätten die Hominiden in beiden Gebieten vor rund 2 Millionen Jahren bereits in Einzelfällen eine Schädelkapazität von 75–80% des modernen *Homo sapiens* erreicht. Der Schädel 1470 dürfte wohl einem *habilis* entsprechen;

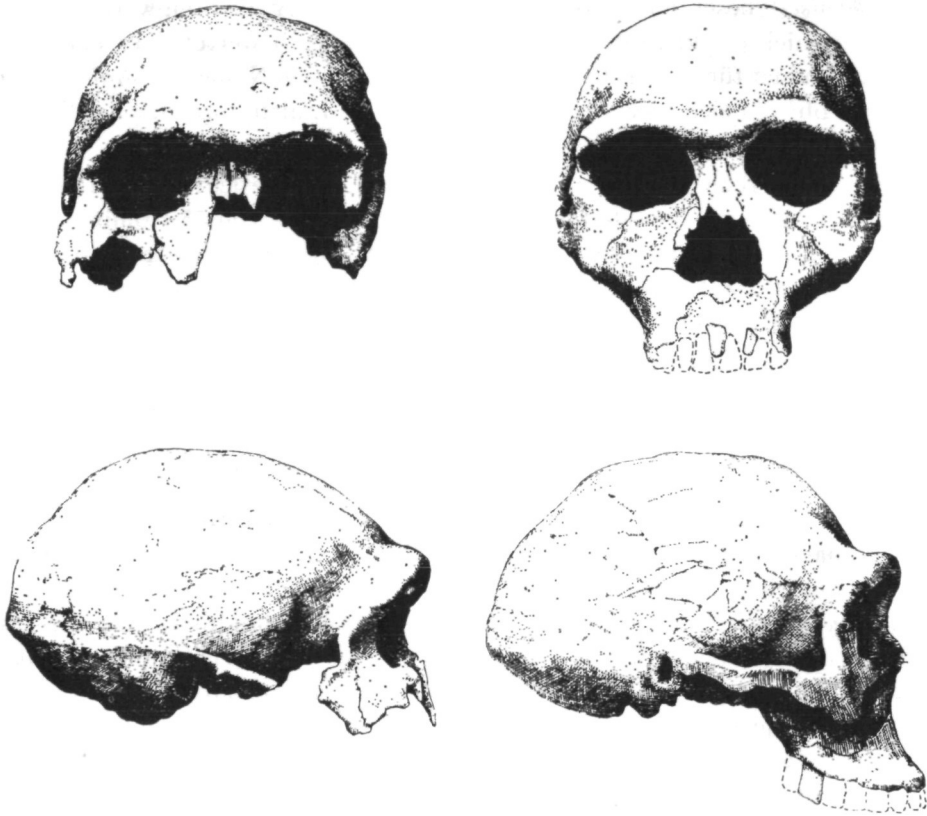


Abb. 2. Die Schädel KNM-ER 3883 und 3733 gehören zu *Homo erectus* oder einer ihm nahestehenden Form; 3733 hat eine Kapazität von etwa 850 ccm und erinnert sehr an *Homo erectus pekinensis*. Beide stammen aus höheren Schichten über dem KBS-Tuff und sollen „über 1,5 Millionen Jahre alt“ sein (Nach WALKER & LEAKEY, 1978)

er wird von LEAKEY als *Homo*, von WALKER als *Australopithecus* bezeichnet, ein Zeichen wie schwer es ist, beide von einander zu trennen.

Erstaunlich ist die Tatsache, daß sich in East Turkana auch zwei Schädel gefunden haben, ER-3733 und 3883, die offensichtlich zur *erectus*-Gruppe gehören. Beide zeigen, im Gegensatz zu *Australopithecus*, einen scharf abgesetzten Überaugenwulst und eine höhere Schädelkapazität. Für 3733, dem vollständigeren der beiden, werden stark Mastoidfortsätze angegeben, sowie eine Kapazität von 850 ccm; für 3883 ist sie noch nicht gemessen. Beide

Schädel sollen etwa 1,5 Millionen Jahre alt sein, nur 3883 ist in der Fundtabelle angegeben. Sie sind etwa gleichaltrig wie der *erectus* (OH-9) von Olduvai, aber offensichtlich nicht so alt wie der primitivste *erectus* (*modjokertensis*) von Java. Wir werden darauf noch einzugehen haben.

Von der Schlucht von Olduvai ist zu berichten, daß in zwei großangelegten Monographien Ph. TOBIAS den prachtvollen Schädel von LEAKEY „*Zinjanthropus boisei*“ beschrieben (16) und daß Mary LEAKEY die Steinwerkzeuge der älteren Schichten kritisch zusammengestellt und bewertet hat (17). Wir bevorzugen hier für den großen Australopithecinen den Namen *Australopithecus robustus*, obwohl sich hier vielleicht verschiedene Linien abzeichnen (Olduvai, Swartkrans, Peninj).

In seinem Buch, der besten Übersicht über die Funde des fossilen Menschen, führt M. DAY in der neuesten Auflage im ganzen Reste von 55 Hominiden von Olduvai an (18). Für die verschiedenen stratigraphisch-petrographischen Schichten („Beds“) ergeben sich (DAY nach HAG) neuerdings die folgenden auf Kalium/Argon-Bestimmungen basierten Altersangaben:

Bed IV	0,8 — 0,6	
Bed III	1,15 — 0,8	
Bed II	1,7 — 1,15	
Bed I	2,1 — 1,7	Millionen Jahre

Mary LEAKEY hat kürzlich die in Olduvai vertretenen Hominiden revidiert (19). Danach ist *Zinjanthropus* durch Reste von fünf Individuen vertreten, die alle aus Schicht I und II stammen, aus jüngeren Schichten ist nichts bekannt. Zu „*Homo habilis*“ rechnet sie die Funde H-7 (Typus Mandibel, Parietalia und Clavicula) aus Schicht I und den Schädel Z-16 aus Schicht II; Ober- und Unterkiefer H-13, von TOBIAS und mir seiner Zeit mit „*Pithecantropus*“ verglichen (20), werden jetzt zusammen mit H-24 sowie einigen Arm- und Fußknochen „relegated to a small *Australopithecus*, probably not identical with the South African form“ (21; p. 306).

Zu *Homo erectus* gehört das dickschädelige Calvarium H-9, 4,5–6 m („15–20 feet“) unter der Oberkante von Schicht II 1960 gefunden. Die Verbreitung von *erectus* würde in Olduvai, wenn die Zähne H-15 hierher gehören, von der Mitte der Schicht II bis zu Schicht IV reichen. Funde aus den Masek-Schichten sind hier unwichtig, da deren Datierung von 1,4–0,3 Millionen Jahren reicht. Ebenfalls Schwierigkeiten macht der *erectus*-Schädelrest von Ndutu, da die zugehörigen Schichten auf zwischen etwa 400.000–32.000 Jahre datiert werden (22; p. 137). Jedenfalls wollen wir uns damit zufrieden stellen, daß *Homo erectus* frühestens vor etwa 1,5 Millionen Jahren in Olduvai erscheint.

Nun nach Asien. Zunächst China:

Schwierig zu beurteilen sind die Zähne, die GAO (23) als mögliche „australopithecine teeth“ aus dem Unterpleistozän von China beschrieben hat. Von zwei unteren Molaren aus dem Badong Distrikt, dürfte einer, Pa 507, ein erster, der

andere Pa 504, vielleicht ein letzter gewesen sein. Die Zähne sind größer als die des Pekingmenschen, aber kleiner als die des *Gigantopithecus*, sie besitzen auch keine Runzeln wie die Zähne des Orang Utan. Ihre Länge beträgt 14,4 resp. 15,3 mm. In der Größe und dem Besitz eines Cingulum sind sie den Molaren des *Meganthropus* von Java nicht unähnlich.

Zwei weitere Zähne aus der „Jian Shi Drachenknochenhöhle“ sind zusammen mit Zähnen des *Gigantopithecus* gefunden worden. Sie werden als fragliche untere zweite Molaren bezeichnet, sind ihrem Umriß nach aber eher untere zweite Prämolaren mit ausgeprägtem Talonid. Sie sind zweiwurzelig.

Menschliche Zähne gibt es in der Apothekenfauna Südchinas zusammen mit *Gigantopithecus*. Neben solchen, die denen des Pekingmenschen sehr ähnlich sind — übergroße erste untere Prämolaren, aber Molaren ohne Cingulum —, gibt es größere, von mir als *Hemanthropus* bezeichnet. Obere Molaren gleichen sehr dem robusten *Australopithecus* von Swartkrans. Ansonsten sind wir mit der Definition dieses Primaten nicht weiter gekommen. Ich selbst vermute einen asiatischen Australopithecinen — was beim Vorkommen des *Meganthropus* in Java eigentlich zu erwarten ist —, während Woo ihn für einen aberranten Orang hält. Mit POPE (37) wollen wir lieber bessere Funde aus China abwarten, ehe wir uns festlegen können.

Das Alter der Pekingschädel ist noch immer unbekannt. Den Lantian-Schädel hat man versucht mit Hilfe palaeomagnetischer Methoden zu datieren. Hierbei hat sich ein Alter von 800.000 Jahren ergeben (24), was durchaus akzeptabel erscheint.

In Java hat JACOB eine neue Fundstelle entdeckt: Sambungmacan in Mitteljava, nicht weit von Klaten. Sie wurde bei der Korrektur des Solo Flusses gefunden und befindet sich, wie die Fundstelle Trinil, in der Uferwand. Es liegt ein noch nicht beschriebenes Calvarium eines typischen *erectus* vor, sehr ähnlich dem ersten Fund von Sangiran, *Pithecanthropus*-II. Mit ihm zusammen fanden sich zwei Steinwerkzeuge (25); ein unregelmäßiges Kernstück („Polyhedron“) und ein Abschlag. Solche sind, aus den obersten Schichten in Sangiran stammend, als Oberflächenfunde nicht selten. Der neue Fund beweist die für Sangiran angezweifelte Herkunft solcher Abschläge aus den Trinil-schichten und beendet damit eine völlig überflüssige Kontroverse. Auch der Peking-Mensch hat Werkzeuge gekannt, und auf der Insel Flores hat MARINGER solche aus mittelpleistozänen Schichten mit *Stegodon* ausgegraben (26).

In Sangiran hat SARTONO einen neuen *erectus*-Schädel geborgen, *Pithecanthropus*-VIII, diesmal mit Gesichtsteil (27). Der Schädel ist leider recht verdrückt und noch nicht präpariert, die erhaltenen Zähne sind nicht größer als bei *pekinensis* und U-förmig angeordnet, ein Diastema ist nicht mehr vorhanden, alles deutliche Unterschiede zu *modjokertensis*.

Während wir aus Afrika über zahlreiche absolute Datierungen verfügen, sieht es für Java schlecht aus. Die Bestimmungen für den Kinderschädel von Modjokerto ergaben, da die Tuffprobe offensichtlich sehr unrein war, ein

Alter von 1,9 Millionen Jahren, jedoch mit einem möglichen Fehler von 400.000 Jahren, sodaß sie zwar ein hohes Alter anzeigten, aber zum Vergleich, wenig brauchbar waren (28).

In Sangiran kommen in den oberen Tuffschichten zahlreiche Tektite vor, die ein Alter von 720.000 Jahren ergaben (29). Sie liegen, oft mit feinsten Skulpturen erhalten, sicherlich auf primärer Lagerstätte, doch kann man an den Hängen und in den Wasserrissen auch sekundär gerollte Stücke finden. Sangiran war übrigens die erste Fundstelle, an der man Tektite zusammen mit Fossilien gefunden hat. Sie mußten danach ein mittelpleistozänes Alter besitzen (30), was später durch die absolute Datierung bestätigt wurde. Die Fundstelle des *Pithecanthropus*-II liegt etwa 20 m unter dem Tektitenhorizont.

Im oberen Teil der Sangirankuppel finden wir als wichtigste Komplexe: oben Sandstein und Tuff mit typischer Trinilfauna — der hier gefundene *erectus*-II Schädel gleicht bis in kleine Einzelheiten dem klassischen Schädeldach von Trinil — des Mittelpleistozän, darunter liegen die schwarzen Tone mit der altpleistozänen Djertisfauna, aus denen die meisten Funde stammen. Beide Komplexe sind durch eine verkalkte „Grenzbank“ getrennt. Wenn eine Schichtlücke besteht, kann sie nicht groß sein.

Die schwarzen Tone „Black Clay“ sind in einem Süßwassersee abgelagert und enthalten unzählige Mollusken (meist Melanien und Paludinen). Im oberen Teil befindet sich ein Tuffhorizont der vielleicht datierbar ist, doch habe ich nie gute Proben bekommen können. Im unteren Drittel des etwa 100 m dicken Komplexes sind Diatomeenschichten eingeschaltet (1,5—6,0 m dick), die nicht abbauwürdig sind.

Die Diatomeen, schon früher von REINHOLD bearbeitet (31), sind kürzlich von NINKOVICH & BURKLE näher untersucht worden (32). Dabei hat sich herausgestellt — die weltweit verbreiteten Diatomeen sind gute Leitfossilien und die Abfolge der Diatomeenfaunen ist bekannt und datiert —, daß die fraglichen Schichten von Sangiran ein Alter von 1,9—2,1 Millionen Jahren besitzen; für Details muß ich auf die Literatur verweisen. Vertreten sind die Gattungen *Rhizosolenia*, *Thalassiosira*, *Pseudoeunotia* und *Coscinodiscus*. Zum Vergleich wurde ein Bohrkern aus dem Pazifik benutzt, der palaeomagnetisch und durch Oxygenisotope datiert worden war (V 19—153).

Diese Altersbestimmung gleicht auffällig der, die für Modjokerto mit Hilfe einer Kalium/Argon Bestimmung gefunden worden ist; beide Altersbestimmungen bestätigen sich gegenseitig. In Modjokerto kam die Tuffprobe von der Fundstelle des *modjokertensis*-Kinderschädels. Wenn auch in Sangiran die Fundstelle des *modjokertensis* nicht bekannt ist, so tut das weiter nichts zur Sache. Die Primitivität des Gebisses und die sehr hohe Mineralisation des Fundstückes sprechen so wie so für ein hohes Alter. Außerdem haben wir berechtigten Grund zu der Annahme, daß auch in noch tieferen d. h. älteren Schichten Hominidenreste vorkommen. — NINKOVICH hat schon sehr treffend Sangiran mit Olduvai verglichen.

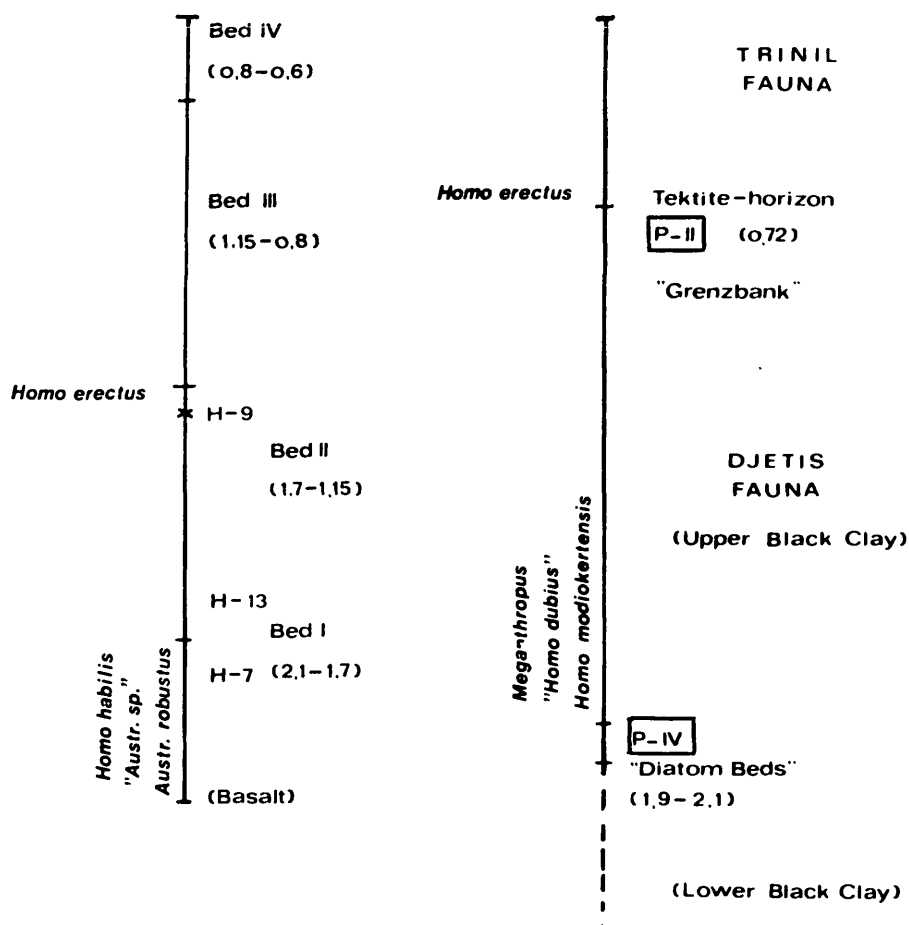
Olduvai (East Africa)Sangiran (Java)

Abb. 3. Das Alter fossiler Hominiden in Java (rechts) und Olduvai, Tanzania. — Die Angaben in Klammern beziehen sich auf das Alter in Millionen Jahren. P II = *Homo erectus erectus*, P IV = *Homo erectus modjokertensis*

Wenden wir uns nun unserer Tabelle zu. Man nimmt allgemein an, daß sich nach dem Durchlaufen eines australopithecinen Beginnstadiums eine Evolutionsreihe *habilis* — *erectus* — *sapiens* etabliert habe. Hierbei ist der „*Homo habilis*“ am meisten umstritten, doch dürfte wohl der Schädel KNM-ER 1480 hierher gehören.

Die Verhältnisse in Afrika, wir erinnern an das über East Turkana gesagte, sind z. Z. trotz einer Reihe von Schädelfunden noch recht unübersichtlich. Es gibt da „*gracile* and *robust*“ Australopithecinae, daneben den „*habilis*“ und vielleicht noch weitere Entwicklungslinien, wie sie beim Aufkommen neuer Formen auch zu erwarten sind (Typolyse, SCHINDEWOLF). Man kann nicht ein-

dringlich genug davor warnen, morphologische und phylogenetische Entwicklungsreihen zu verwechseln, wie es im vergangenen immer wieder geschehen ist. Wir denken hier an die Stellung von *Hipparion* innerhalb der Pferdereihe oder den Beziehungen zwischen *Stegodon* und *Elephas*. Schon einmal hat man in der menschlichen Evolution krampfhaft versucht, den Piltdown Menschen einzupassen. Auch im Falle des „*Australopithecus afarensis*“ und des „*Homo habilis*“ ist der Artbegriff möglicherweise überspannt. Ausgesprochener Sexualdimorphismus und mögliche vertikale Zeitabstände können zusammen mit einer natürlichen Variabilität das Bild weitgehend verschleiern.

Es wird meist angenommen, daß ein in Afrika entwickelter *Homo erectus* Asien erreicht habe. Unser *modjokertensis* unterscheidet sich von *erectus* durch ein weit höheres Alter — er ist über eine Million Jahre älter — und ein sehr viel primitiveres Gebiß. Wollen wir ihn trotzdem zu einem *erectus* sensu lato rechnen, dann müssen wir scharf zwischen einer Basis-Gruppe — *modjokertensis* — und den klassischen Formen — in Asien *erectus* und *pekinensis* — unterscheiden.

Homo erectus modjokertensis — *Pithecanthropus*-IV — ist in gewisser Hinsicht ein paradoxer Hominide. Sein Gebiß ist so primitiv, daß es noch kürzlich mit dem eines Orangutans verwechselt werden konnte (33) und als *Pongo brevirostris* KRANTZ in die Literatur eingezogen ist. Dabei ist sein Schädelinhalt (männliches Individuum) 900 ccm. Außerdem zeigt der Schädel starke Mastoidfortsätze wie der Pekingmensch, an den auch der Bau der Ohren und die multiplen Foramina mentalia des Unterkiefers erinnern.

Ein primitiveres Gebiß mit divergenten Zahnreihen, markanten Eckzähnen, Diastema und prominentem zweiten Molaren ist nicht denkbar. Ein Schritt weiter zurück und wir haben es mit einem typischen Anthropoiden-gebiß zu tun, *modjokertensis* müßte also in einem frühen Stadium nach Java gekommen sein, d. h. nicht als *erectus*, sondern als „*habilis*“, der ja bereits ein höheres Gehirnvolumen gehabt haben dürfte. Die asiatische Entwicklungsreihe ist klar. Auf *modjokertensis* folgen der javanische *erectus* (der Typ; möglicherweise endemisch beeinflusst), dann der chinesische *pekinensis*. Der javanische *soloensis* wird von einigen zu *erectus*, von anderen zu *sapiens* gestellt. Merkmale von *pekinensis* scheinen noch in der heutigen mongoloiden Bevölkerung überlebt zu haben (34).

In der „afrikanischen Provinz“, um diesen Ausdruck zu gebrauchen, ist die Entwicklungsreihe weniger deutlich. Oberkiefergebisse, die dem *modjokertensis* etwa entsprechen, finden wir in Olduvai OH-13, der öfters zu *habilis* gestellt wird, und auch bei KNM-ER 1830; in DAY's Liste als „cf. *Australopithecus*“ aufgeführt. Die Zahnreihen sind divergent, ein Diastem ist nicht vorhanden, der grazile Schädel war wohl weiblich. Die Zahnreihe, M³—C, ist 69,9 mm lang, bei *modjokertensis*, im Kiefer gemessen, 67,5 cm. In seiner Beschreibung nennt LEAKEY die Bezahnung „hominine“, obwohl die Kapazität niedrig ist (1974; p. 655). Aber auch bei ersten Vertretern von *Homo* ist eine

niedrige, *Australopithecus*-gleiche Kapazität anzunehmen, nur daß *Australopithecus* nicht über eine Kapazität von etwa 550 ccm herauskommt und auch nicht im Stande ist, sein Gebiß (außer dem Eckzahn) zu reduzieren. Im Gegenteil, von *afarensis* bis *robustus* (*Zinjanthropus*) hat die Länge der oberen Molaren von 40,0 auf 48,0 mm zugenommen, d. h. um volle 20%. Dabei nimmt sie in der *Homo*-Linie ab; unsere Abbildung 4 zeigt das deutlich. Dabei nimmt die Kapazität zum *sapiens* hin zu. So haben wir innerhalb der Hominiden zwei

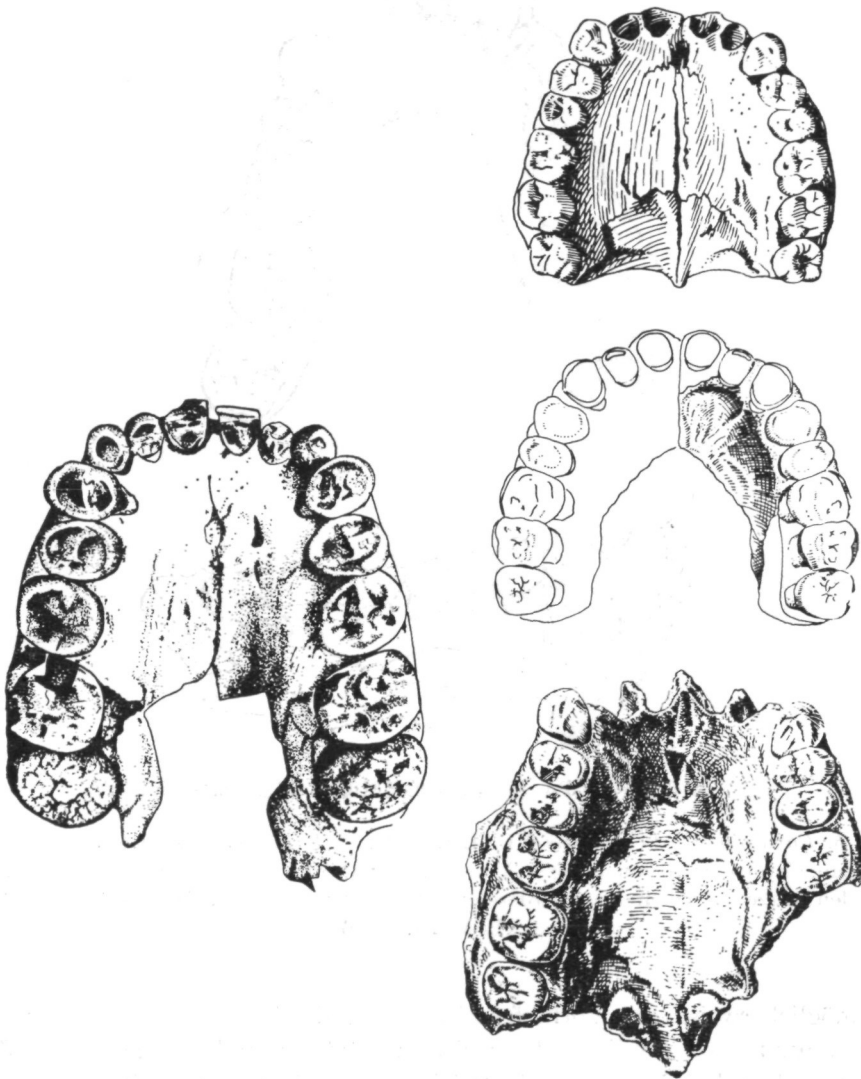


Abb. 4. Oberkiefer von Hominiden. Links: *Australopithecus robustus* (*Zinjanthropus boisei*) Altpleistozän von Olduvai. Rechts: *Homo erectus modjokertensis*, Altpleistozän von Sangiran (unten). *Homo erectus pekinensis*, Mittelpleistozän von Chou-Kou-Tien, China (Mitte). *Homo sapiens*, rezent. Alle Kiefer im gleichen Maßstab verkleinert

unterschiedliche „trends“ und, was den Übergang zu *sapiens* betrifft, wohl zwei geographisch getrennte Entwicklungszentren. „*Erectus*“ wäre in Afrika durch Olduvai OH-9, in East Turkana durch KNM-ER 337 und 3883 in Swartkrans durch „*Telanthropus*“ (ROBINSON) und den neuen Fund von TOBIAS von Sterkfontein (35) in Südafrika und durch Saldanha vertreten. Olduvai OH-9

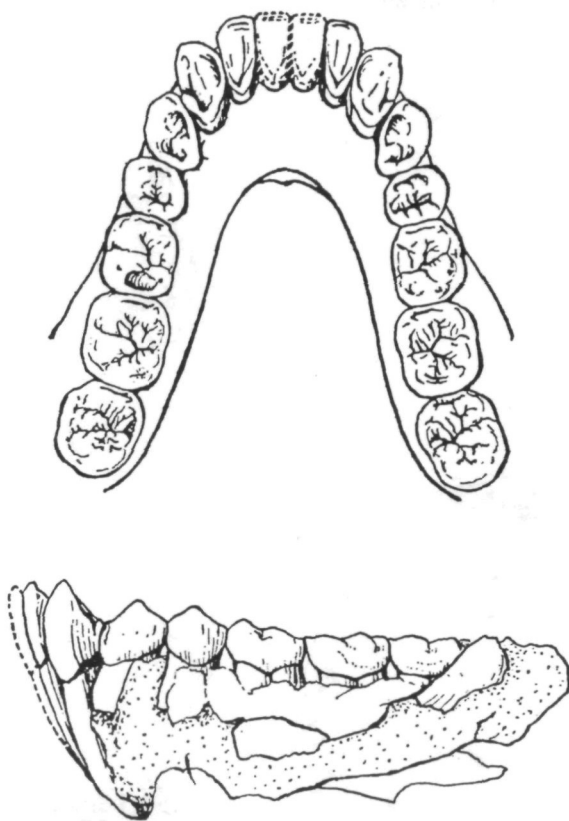


图1 禄丰腊玛古猿 PA. 580 下颌骨的复原齿弓：咬合面和左侧面，原大。

Abb. 5. *Ramapithecus lufengensis* XU, LU, PAN, CHI, ZANG & ZHENG. Unterkiefer aus dem Unterpliozän von Lufeng, Yünnan, China. Man beachte den kleinen Eckzahn und den kurzen zweispitzigen vordersten Prämolaren. — Natürliche Größe. — (Nach XU & LU, 1979)

ist möglicherweise ein Vorläufer des Rhodesia-Menschen (Diskussion mit ARAMBOURG), und Ähnlichkeiten zwischen letzteren und *soloensis* V von Java könnten als Folge einer Parallelentwicklung in beiden Entwicklungsprovinzen gedeutet werden. Beide wären gewissermaßen im gleichen Stadium.

Blicken wir nochmals auf unsere Tabelle, dann sehen wir in der kritischen Periode in Afrika überall neben *Homo* auch Australopithecine. Es braucht uns

daher nicht zu verwundern, wenn zusammen mit *habilis/erectus* auch ein Vertreter der australopithecinen Gruppe in Java erscheint. Wir waren stets der Ansicht, daß unser *Meganthropus palaeojavanicus* den Australopithecinen zugerechnet werden muß. ROBINSON hat ihn direkt mit „*Paranthropus*“ verglichen (36), doch gehört er sicherlich einem eigenen Taxon an. In gewissen Einzelheiten des Gebisses erinnert der Unterkiefer von Sangiran sehr an OH-7 von Olduvai, das Typusexemplar des *Homo habilis* (20). Doch ist sein verdickter Kieferkörper so wie sein sehr langgestreckter letzter unterer Milchzahn, der selbst die entsprechenden Zähne von Swartkrans an Länge noch übertrifft, sehr *Australopithecus*-ähnlich. Der nur von zwei Unterkieferfragmenten bekannte, vermutlich älteste Hominide von Sangiran ist „*Pithecanthropus dubius*“, dessen beide untere Prämolaren je zwei gespreizte Zahnwurzeln besitzen, was äußerst primitiv und mir von keinem anderen Hominiden bekannt ist. Zweiwurzelige P₄ sind typisch für Australopithecine.

Wenn wir hier von „Provinzen“ sprechen, so geschieht dies im Sinne tiergeografischer Provinzen, deren Grenzen von den frühen Hominiden überschritten werden konnten. Wie weit sie wirklich als Entwicklungszentrum zu betrachten sind, können wir z. Z. nicht beurteilen. Unsere Fundstellen sind in Zeit und Raum zu unregelmäßig verteilt. Wer eine Wanderung früher Hominiden von Afrika nach Asien annimmt (wie verschiedene unserer Kollegen es tun) muß zugeben, daß auch der umgekehrte Weg möglich wäre. Wir wollen gerne zugeben, daß z. Zt. vieles für Afrika spricht, aber wie sicher ist die Reihe *africanus* — *habilis* — *erectus*?

Gerade bei Abschluß dieser Arbeit liegt die Ankündigung eines neuen *Ramapithecus lufengensis* aus Lufeng, Yünnan vor (38), der von allen bekannten Ramapithecinen wohl der „menschenähnlichste“ zu sein scheint. Die Autoren bilden einen fast vollständigen Unterkiefer ab; das Alter wird als „late Early Pliocene or early Middle Pliocene“ angegeben. Damit wäre dies der jüngste Ramapithecine, und dieser könnte sehr wohl einen Vorläufer von *Homo* abgeben.

So muß die Frage nach der Urheimat des Menschen vorläufig offen bleiben, oder sollte es so sein, daß ursprünglich *Australopithecus* in Afrika und *Homo* in Asien beheimatet waren?

Post scriptum

Die Basis von GANTT's Untersuchungen der Emaille-Feinstrukturen von *Ramapithecus* und *Homo* hat sich als zu schmal erwiesen. VRBA & GRINE (Science, 202 (1978): 890—892) konnten zeigen, daß ein prinzipiell gleiches „Schlüsselloch-Muster“ auch bei *Australopithecus* und selbst bei Anthropoiden vorkommt; es scheint also für die höheren Primaten kennzeichnend zu sein. Das ändert aber nichts an der Tatsache, daß sehr allgemein *Ramapithecus* an die Basis des menschlichen Stammbaumes gestellt wird.

Literatur

1. KRETZOI, M. (1975): New *Ramapithecus* and *Pliopithecus* from the Lower Pliocene of Rudabanya in north-eastern Hungary. — *Nature*, **257**: 578—581.
2. ANDREWS, P. & J. TEKKAYA (1976): *Ramapithecus* in Kenya and Turkey. — *Congres Un. Int. Sci. Prehist. Protohist. Nice, Coll. VI.*: 8—25.
3. ANDREWS, P. & H. TOBIEN (1977): New Miocene locality in Turkey with evidence on the origin of *Ramapithecus* and *Sivapithecus*. — *Nature*, **268**: 699—701.
4. ANDREWS, P. J. (1978): A Revision of the Miocene Hominoidea of East Africa. — *Bull. Br. Mus. nat. Hist., (Geol.)* **30** (2): 85—224.
5. KOENIGSWALD, G. H. R. von (1972): Was ist *Ramapithecus*? — *Nat. Mus.*, **102** (5): 173—187.
6. GANTT, D. G., D. PILBEAM & G. D. STEWARD (1977): Hominoid Enamel Prism Patterns. — *Science*, **198**: 1155—1157.
7. WHITE, T. D. (1977): New Fossil Hominid from Laetolil, Tanzania. — *Am. J. Phys. Anthropol.*, **46**: 197—230.
8. JOHANSON, D. C., Y. COPPENS & M. TAIEB (1976): Pliocene hominid remains from Hadar, central Afar, Ethiopia. — *Congres Un. Int. Sci. Prehist. Protohist. Nice, Coll. VI.*: 120—137.
9. JOHANSON, D. C., T. D. WHITE & Y. COPPENS (1978): A new species of the Genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa. — *Kirtlandia*, **28**: 2—14.
10. JOHANSON, D. C. & T. D. WHITE (1979): A Systematic Assessment of Early African Hominids. — *Science*, **203** (4378): 321—330.
11. KOENIGSWALD, G. H. R. von (1973): Entwicklungstendenzen der frühen Hominiden. — *Rhein.-Westf. Akad. Wiss., Vorträge N 243*: 32—66.
12. HOWELL, F. C. (1969): Remains of Hominidae from Pliocene/Pleistocene Formations on the Lower Omo Basin, Ethiopia. — *Nature*, **223**: 1234—1239.
- COPPENS, Y. (1970): Les restes d'hominidés des séries inférieures et moyennes des formations pliovillafranchiennes de l'Omo en Ethiopie. — *C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D.*, **271**: 2286—2289.
13. LEAKEY, M. G. & R. E. LEAKEY (1978): The fossil hominids and an introduction to their context, 1968—1974. — *Koobi Fora Research Project 1*.
14. WALKER, A. & R. E. LEAKEY (1978): The hominids of East Turkana. — *Sc. American*, **239**/Aug.: 44—56.
15. KOENIGSWALD, G. H. R. von (1978): Über die Plastizität des Hirnschädels früher Hominiden. — *Nat. Mus.*, **108** (10): 308—314.
16. TOBIAS, P. V. (1967): Olduvai Gorge; The Cranium of *Australopithecus* (*Zinjanthropus*) *boisei*. — 264 pp. — Cambridge Univ. Press.
17. LEAKEY, M. D. (1971): Olduvai Gorge; Excavations in Beds I & II 1960—1963. — 306 pp. — Cambridge Univ. Press.
18. DAY, M. H. (1977): Guide to Fossil Man. — 3. Auflage. — London (Cassell).
19. LEAKEY, M. D. (1976): The early hominids of Olduvai Gorge and the Laetolil Beds. — *Congres Un. Int. Sci. Prehist. Protohist. Nice, Coll. VI.*: 296—313.
20. TOBIAS, P. V. & G. H. R. von KOENIGSWALD (1964): A Comparison between the Olduvai hominids and those of Java and some implications for hominid phylogeny. — *Nature*, **204** (4958): 515—518.
21. siehe 19., p. 306.
22. CLARK, R. J. (1976): New cranium of *Homo erectus* from Lake Ndutu, Tanzania. — *Nature*, **262**: 485—487.
23. GAO YIAN (1975): Australopithecine teeth associated with *Gigantopithecus*. — *Vertebr. Palas. Peking*, **13**: 87—94.

24. MA XINGHUA, QIAN FANG, LI PU & YU SHIQIANG (1978): Palaeomagnetic dating of Lantian Man. — *Vertebr. Palas. Peking*, **16**: 238.
25. JACOB, T., R. P. SOEJONO, L. G. FREEMAN & F. H. BROWN (1978): Stone tools from Mid-Pleistocene sediments in Java. — *Science*, **202**: 885—887.
26. MARINGER, J. & TH. VERHOEVEN (1970): Die Steinartefakte aus der *Stegodon*-Fossil-schicht von Mengeruda auf Flores, Indonesien. — *Anthropos*, **65**: 229—247.
MARINGER, J. & TH. VERHOEVEN (1970): Die Oberflächenfunde aus dem Fossilgebiet von Mengeruda und Olabula auf Flores, Indonesien. — *Anthropos*, **65**: 530—546.
27. SARTONO, S. (1971): Observations on a new skull of *Pithecanthropus erectus* (*Pithecanthropus*-VIII) from Sangiran, Central Java. — *Proc. Akad. Sc. Amsterdam*, **B. 74**: 184—195.
28. JACOB, T. (1972): The absolute date of the Djetis beds at Modjokerto. — *Antiquity*, **47**: 148.
29. GENTNER, W. & O. MÜLLER (1975): Offene Fragen zur Tektitenforschung. — *Die Naturwissenschaften*, **6**: 245—254.
30. KOENIGSWALD, G. H. R. von (1934): Vorläufige Mitteilung über das Vorkommen von Tektiten auf Java. — *Kon. Akad. Wetenschappen*, **38** (3): 288—289.
31. REINHOLD, T. (1937): Fossil Diatoms of the Neogene and their Zonal Distribution. — *Verhandel. Geol. Mijnbouw Genootschap., Geol. Ser.*, pp. 1—133.
32. NINKOVICH, D. & L. D. BURKLE (1978): Absolute age of the base of the hominid-bearing beds in Eastern Java. — *Nature*, **275**: 306—308.
33. KRANTZ, G. S. (1975): An Explanation for the Diastema of Javan *erectus* — Skull IV. — In: TUTTLE, R. (Ed.): *Palaeoanthropology, Morphology and Palaeoecology*, pp. 361—372.
34. WEIDENREICH, F. (1937): The Dentition of *Sinanthropus pekinensis*. — *Pal. Sinica*, **101**: 1—180.
ders. (1943): The Skull of *Sinanthropus pekinensis*. — *Pal. sinica*, **127**: 1—302.
35. HUGHES, H. R. & PH. TOBIAS (1976): A fossil skull probably of the genus *Homo* from Sterkfontein, Transvaal — *Nature*, **265**: 310—312.
36. ROBINSON, J. T. (1953): *Meganthropus*, australopithecines and hominids. — *Am. J. Phys. Anthrop.*, **11** (1): 1—38.
ders. (1955): Further remarks on the relationship between „*Meganthropus*“ and australopithecines. — *Am. J. Phys. Anthrop.*, **13** (3): 429—446.
ders. (1962): The Origin and Radiation of the Australopithecines. — In: KURTH, G. (Ed.): *1. Aufl.*, pp. 120—140.
37. POPE, G. G. (1977): Hominids from the Lower Pleistocene of South China. — *Kroeber Anthrop. Soc. Paper*, **50**: 63—73.
38. XU QING-HUA & LU QING-WU (1979): The mandibles of *Ramapithecus* and *Sivapithecus* from Lufeng, Yunnan. — *Verteb. Palasiatica*, **17**: 1—13.

Ann. Naturhist. Mus. Wien	88	197—213	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	---------	---------------------

Gastropoden aus der Sandkalkbank (Hochmoosschichten, Obersanton) des Beckens von Gosau (ÖÖ.)

VON HEINZ A. KOLLMANN¹⁾

(Mit 2 Textabbildungen und 4 Tafeln)

Manuskript eingelangt am 15. September 1980

Zusammenfassung

Aus der obersantonen Sandkalkbank der Hochmoosschichten im Becken von Gosau wird eine Gastropodenfauna von 23 Taxa beschrieben. 16 davon konnten artlich bestimmt werden, sieben sind auf die Hochmoosschichten beschränkt. Die Zusammensetzung der Fauna zeigt, daß zur Zeit der Bildung der Sandkalkbank hohe Sedimentationsraten bestanden haben. Im Wasser und im Sediment war Phytoplankton ausreichend vorhanden, um Filterer und Partikelfresser zu ernähren. Die Pleurotomariiden, die erstmals in der Oberkreide der Ostalpen nachgewiesen werden, belegen eine Verschiebung der Grenze zwischen dem tethischen und dem nördlich gemäßigten marinen Bereich in den Ostalpenraum.

Summary

From the Upper Santonian Sandkalkbank of the Hochmoosschichten in the Gosau Basin a gastropod fauna of 23 taxa is described. 16 of the 16 determinable species are restricted to the Hochmoosschichten. The composition of the fauna indicates a high sedimentation rate and sufficient phytoplankton in the water and within the bottom sediments to feed filterers and deposit feeders. For the first time Pleurotomariids are described from the Upper Cretaceous of the Eastern Alps. This is an evidence for a fluctuation of the boundary between the Tethyan and the north temperate realm towards the North Alpine sedimentary trough in the Upper Santonian.

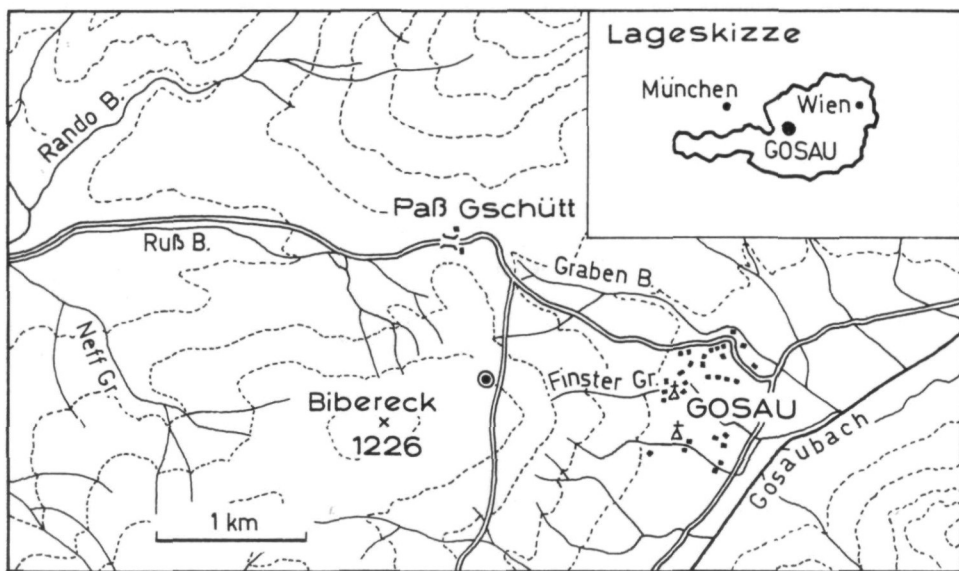
1. Einleitung

Als Sandkalkbank wurde von WEIGEL (1937) eine 20 Meter mächtige Folge von grauem karbonatischem Sandstein bezeichnet, die sich durch das gesamte Kreide-Tertiärbecken von Gosau in wechselnder fazieller Ausbildung zieht. Petrographisch handelt es sich dabei um einen dolomitischen Calcarenit (KOLLMANN 1980 nach persönlicher Mitteilung von G. NIEDERMAYR). WEIGEL (1937) hat die Sandkalkbank als Liegendes seiner Randoschichten aufgefaßt.

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Dr. Heinz A. KOLLMANN, Geologisch-Paläontologische Abteilung, Naturhistorisches Museum Wien, Burgring 7, Postfach 417, A-1014 Wien. — Österreich.

Wie bereits in Säulenprofilen dargestellt (SUMMESBERGER 1979, KOLLMANN 1980) und von KOLLMANN (im Druck) näher erläutert wird, ist der Begriff der Randoschichten nicht zu verwenden, da diese mit den tieferen Hochmoos-schichten ident sind. Lithologisch ist die Sandkalkbank den Hochmoos-schichten zuzuordnen. Die darüber folgenden Tonmergel und Sandsteine werden mit WEISS (1977) als Bibereckschichten bezeichnet (Abb. 2).

Im Jahr 1971 wurde die Sandkalkbank beim Bau der Zwieselberg-Forststraße breit aufgeschlossen. Die Lage dieser Lokalität, die allgemein als Finstergrabenwandl bekannt ist, gibt Abbildung 1. Wegen des Fossilreichtums wurden



◎ Fundstelle Finstergrabenwandl

Abb. 1

hier durch das Naturhistorische Museum Wien umfangreiche Aufsammlungen durchgeführt. Eine Bearbeitung der Ammoniten von SUMMESBERGER (1979, 1980) liegt bereits vor. Die Gastropoden sind selten und zumeist ungünstig erhalten. Eine Dokumentation der Fauna ist jedoch zur Bestimmung der stratigraphischen Reichweiten im Profil von Gosau und für palökologische und paläogeographische Aussagen von Interesse.

Für die systematische Arbeit wurde das Originalmaterial der Bearbeitung der Gosaugastropoden von ZEKELI (1852) herangezogen, soweit es vorhanden ist, weiters wurde Vergleichsmaterial aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums verwendet. Da wichtige morphologische Merkmale an den hier beschriebenen Gastropoden nicht zu beobachten sind, reicht in den meisten

Fällen eine kurze Charakterisierung aus. Aus dem gleichen Grund wurde im allgemeinen auf den Vergleich mit außeralpinen Formen verzichtet.

Dank. Den Herren Dr. H. LOBITZER und Dr. F. STOJASPAL danke ich für die Ausleihe des Originalmaterials von F. ZEKELI aus der Sammlung der Geologischen Bundesanstalt.

2. Systematische Beschreibung

Phylum MOLLUSCA — Klasse GASTROPODA

Unterklasse PROSOBRANCHIA

Ordnung ARCHAEOGASTROPODA

Überfamilie Pleurotomariacea

Familie Pleurotomariidae

Gattung *Pleurotomaria* DEFRANCE, 1826

Pleurotomaria sp. indet.

(Tafel 1, Fig. 1—2)

Material: 1 Steinkern (NHM 1980/30/1).

Beschreibung: Umgänge stufenförmig gegeneinander abgesetzt. Von der Skulptur sind Reste von Längsrippen vorhanden. Wie aus einem Wulst auf dem Steinkern hervorgeht, ist die Selenizone unterhalb der Umgangsmitte gelegen. Basis durch Kante begrenzt, schwach konkav, mit regelmäßigen Längsrippen. Nabel breit.

Gattung *Bathrotomaria* COX, 1956

Bathrotomaria subgigantea (D'ORBIGNY)

(Tafel 1, Fig. 3—8)

1844 *Pleurotomaria gigantea* GOLDFUSS, Petref. Germ. 3, p. 77, pl. 187, fig. 6.

1850 *Pleurotomaria subgigantea* D'ORBIGNY, Prodrôme 2, p. 236.

1898 *Pleurotomaria subgigantea* G. MÜLLER, Untersenon Braunschweig, p. 84, pl. 11, fig. 9.

Material: 2 Steinkerne (NHM 1980/30/2—3).

Beschreibung: Breit trochiformes Gehäuse. Umgänge mit schmaler, schiefer Rampe, darunter konkav. Selenizone auf der Rampenkante. Skulptur in Resten vorhanden, eng stehende Längsrippen mit Knötchen, die an den Schnittpunkten mit den Anwachsstreifen liegen. Basis leicht konvex, von scharfer Kante begrenzt und breit genabelt. Reste von Längsfäden.

Bemerkungen: GOLDFUSS (1844) beschrieb ein großes Exemplar (der Name wurde aus Synonymiegründen von D'ORBIGNY geändert) aus Aachen. Es ist breit trochiform, die Skulptur besteht aus Knotenreihen. Bei diesem Exemplar sind die Rampen sehr breit und konvex. Ein kleines, von G. MÜLLER (1898) zu dieser Art gestelltes Exemplar aus Ilsede, das in der Größe den in Gosau gefundenen Stücken entspricht, hat dagegen die auch bei diesen zu beobachtende schmale Rampe. Der darunter liegende Umgangsabschnitt ist immer konkav.

Ordnung MESOGASTROPODA

Überfamilie Rissoacea

Familie Rissoidae

Gattung *Keilostoma* DESHAYES, 1849*Keilostoma tabulata* (ZEKELI)

(Tafel 2, Fig. 12)

1852 *Eulima tabulata* ZEKELI, Gastropoden d. Gosaugebilde, p. 32, pl. 3, fig. 9a, b.1852 *Eulima requieniana* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 32, pl. 3, fig. 8a, b.1865 *Keilostoma tabulatum* STOLICZKA, Revision, p. 22—23.

Material: 1 Exemplar (NHM 1980/30/7).

Bemerkungen: *Keilostoma tabulata* (ZEKELI) unterscheidet sich von *Keilostoma requieniana* (D'ORBIGNY) durch die regelmäßigen orthoklinen Querfurchen, da diese bei jener Form schwach opisthocyrt und unregelmäßig sind.

Überfamilie Architectonicacea

Familie Architectonicidae

Gattung *Climacopoma* P. FISCHER, 1885*Climacopoma quadrata* (J. D. C. SOWERBY)

(Tafel 1, Fig. 9)

1835 *Solarium quadratum* J. D. C. SOWERBY in SEDGWICK & MURCHISON, Eastern Alps, pl. 38, fig. 17.1852 *Solarium d'orbignyi* ZEKELI, Gastropoden d. Gosaugebilde, p. 63, pl. 11, fig. 7.1852 *Solarium quadratum* ZEKELI, Gastropoden d. Gosaugebilde, p. 62, pl. 11, fig. 6.1853 *Pleurotomaria quadrata* REUSS, Krit. Bemerkungen, p. 904.1865 *Solarium quadratum* STOLICZKA, Revision, p. 61.

Material: 1 Steinkern mit Schalenresten (NHM 1980/30/4).

Beschreibung: Umgänge des trochiformen Gehäuses schwach gewölbt, mit Längsfäden und prosoklinen Anwachsstreifen. Auf dem letzten Umgang Reste eines Kiels gegen die Basis. Basis schwach gewölbt mit weitem, von scharfer Kante begrenztem Nabel.

Überfamilie Cerithiacea

Familie Turritellidae

Gattung *Torquesia* DOUVILLÉ, 1929*Torquesia rigida* (J. D. C. SOWERBY)

(Tafel 2, Fig. 13—15)

1835 *Turritella rigida* J. D. C. SOWERBY in SEDGWICK & MURCHISON, Eastern Alps, pl. 38, fig. 19.1852 *Turritella rigida* ZEKELI, Gastropoden d. Gosaugebilde, p. 22, pl. 1, fig. 1a—e.1865 *Turritella rigida* STOLICZKA, Revision, p. 8.

Material: 5 Steinkerne (NHM 1980/30/8—11).

Beschreibung: Umgänge schwach konvex, oben und unten mit gerundeter Kante. Kleine Exemplare mit 6 kräftigen Längsrippen, größere mit je

1 schwächeren Längsrippe dazwischen, alle Rippen gekörnt. Anwachsstreifen opisthocyrt, Scheitel an der 3. Hauptrippe von oben. Unterer Ast verflacht gegen die Sutura.

Bemerkungen: Von J. D. C. SOWERBY (1835) wurde *Turritella rigida* mit einer sehr kräftigen knotigen Rippe im oberen Umgangsabschnitt abgebildet. Eine solche tritt nur bei wenigen Schalenexemplaren aus Gosau auf. Kleinere Schalenexemplare haben 6 gekörnte Längsrippen, von denen die beiden unteren am kräftigsten sind.

Torquesia sexlineata (A. ROEMER) hat ebenfalls 5—6 Längsrippen, diese sind aber glatt und gleichmäßig stark.

Familie Potamididae

Gattung *Exechocirsus* COSSMANN, 1906

Exechocirsus reticosus (J. D. C. SOWERBY)

(Tafel 2, Fig. 16—18)

1835 *Cerithium reticosum* J. D. C. SOWERBY in SEDGWICK & MURCHISON, Eastern Alps, pl. 39, fig. 17.

1844 *Cerithium crenatum* MÜNSTER in GOLDFUSS, Petrefacta Germaniae 3, p. 35, pl. 174, fig. 6.

1844 *Cerithium millegranum* MÜNSTER in GOLDFUSS, Petrefacta Germaniae 3, p. 36, pl. 174, fig. 13.

1852 *Cerithium reticosum* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 99, pl. 19, fig. 1—3.

1852 *Cerithium distinctum* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 100, pl. 19, fig. 6.

1852 *Cerithium goldfussi* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 101, pl. 19, fig. 7.

1853 *Cerithium reticosum* REUSS, Kritische Bemerkungen, p. 918.

1865 *Cerithium reticosum* STOLICZKA, Revision, p. 97 (ohne *Cerithium pustulosum* Sow., *C. cognatum* ZEK., *C. cribriforme* ZEK., *C. annulatum* ZEK., *C. lucidum* ZEK., und *C. daedalum* ZEK.).

Material: Steinkerne mit teilweiser Schalenerhaltung (NHM 1980/30/12—14, 40).

Beschreibung: Schlank turrikulate Form, Umgänge schwach konvex, mit 4 Reihen spitzer Knoten. Bei größeren Exemplaren zusätzlich dazwischen je 1 knotiger Längsfaden. Knoten auf orthoklinen Querrippen. Basis konvex, mit weiteren Knotenreihen. Varices.

Bemerkungen: *Exechocirsus pustulosus* (J. D. C. SOWERBY) ist entgegen der Zweifel REUSS' (1853) und STOLICZKA's (1865) von *E. reticosus* deutlich unterscheidbar. Bei dieser Art sind die Knoten flach, die Basis ist stärker gewölbt und zumeist vollkommen glatt.

Überfamilie Strombacea

Familie Aporrhaidae

Genus *Quadrinervus* COSSMANN, 1904

Quadrinervus subtilis (ZEKELI)

(Tafel 1, Fig. 10—11)

1852 *Pterocera subtilis* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 72, pl. 13, fig. 7.

1852 *Pterocera decussata* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 72, pl. 15, fig. 6.

1853 *Pterocera subtilis* REUSS, Kritische Bemerkungen, p. 907, pl. 13, fig. 7.

1865 *Pterocera subtilis* STOLICZKA, Revision, p. 70.

Material: 2 Steinkerne, einer mit Abdruck des Mündungsflügels (NHM 1980/30/5—6).

Beschreibung: Umgänge vor dem letzten mit einer kräftigen Kante im oberen Drittel. Letzter Umgang mit drei annähernd gleichen Kanten, die sich in Leisten in den annähernd halbkreisförmigen Mündungsflügel fortsetzen. Flügel an der Spira angeheftet, aber unvollständig. Siphonalkanal gerade.

Bemerkungen: Eine genaue Beschreibung der Art gibt REUSS (1853). Die Art wird wegen der charakteristischen drei Kiele und ihrer Fortsetzungen auf den Mündungsflügel zu *Quadrinervus* COSSMANN gestellt. Diese Gattung war bisher nur aus dem Jura und der Unterkreide bekannt (WENZ 1938—44).

Gattung *Cuphosolenus* PIETTE, 1876

cf. *Cuphosolenus* sp.

(Tafel 3, Fig. 37, Tafel 4, Fig. 43)

Material: 1 Steinkern mit Mündungsflügelabdruck, 1 Steinkern einer Spira (NHM 1980/30/32, 38).

Beschreibung: Umgänge stark konvex, oben konkaver Hals. Hals oben und unten von kräftiger Rippe begrenzt, dazwischen eine schwache Längsrippe. Untere Rippe bildet Kante gegen den übrigen Umgang. Auf diesem Abschnitt 4—5 Längsrippen. An den Kreuzungsstellen mit den kräftigen opisthocyrtten Querrippen Knoten. Letzter Umgang mit geradem Siphonalhals. Mündungsflügel breit, nicht an Spira angeheftet. Kante setzt sich in zwei nach oben gebogene Leisten fort. Untere Begrenzung des Flügels wird von einer weiteren Leiste gebildet. Tiefer Sinus zwischen Flügel und Siphonalkanal

Bemerkungen: Die beiden, von der Kante des letzten Umgangs entspringenden Leisten, die in freien Fortsätzen enden, sind typisch für die Gattung *Cuphosolenus*, die bisher nur aus dem Jura bekannt war.

Gattung *Helicaulax* GABB, 1868

Helicaulax gibbosus (ZEKELI)

(Tafel 4, Fig. 40—42)

1852 *Rostellaria gibbosa* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 68, pl. 12, fig. 7—8.

1852 *Rostellaria calcarata* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 67, pl. 12, fig. 4 (non *Rostellaria carinata* SOWERBY in FITTON, 1835 = *Drepanocheilus*).

1853 *Rostellaria gibbosa* REUSS, Kritische Bemerkungen, p. 905.

1865 *Alaria granulata* STOLICZKA, Revision, p. 67 (exkl. *Helicaulax granulata*).

Material: Steinkerne (NHM 1980/30/35—37).

Beschreibung: Umgänge konvex, mit eng stehenden opisthoklinen Querrippen und zahlreichen Längsfäden. Keine Querrippen auf der letzten

Umgangshälfte, aber gerundete, etwas knotige Kante. Zahlreiche flache Längsrippen und Längsfäden. Kante setzt sich in waagrechten Fortsatz fort. Außenlippe an der Spira angeheftet, Innenlippe stark ausgebreitet. Kanal lang, gerade.

Bemerkungen: Entgegen der Ansicht von STOLICZKA (1865) ist *Helicaulax gibbosus* von *Helicaulax granulatus* (Sow.) zu trennen, da letzterer keinen stark ausgeprägten Kiel auf dem letzten Umgang und Querrippen bis zum Ansatz des Mündungsflügels besitzt. *H. granulatus* kommt in Gosau nur in den Streiteckschichten vor, während *H. gibbosus* auf die stratigraphisch höheren Hochmooschichten beschränkt ist.

Die von G. MÜLLER (1898) und HOLZAPFEL als *Helicaulax granulata* (Sow.) beschriebenen Formen aus Norddeutschland haben einen kurzen Siphonalkanal. Diese Form wurde von GOLDFUSS (1844) bereits beschrieben und muß daher *Helicaulax striata* heißen.

Überfamilie Calyptraeacea

Familie Xenophoridae

Gattung *Xenophora* FISCHER von WALDHEIM, 1807

Xenophora plicata (ZEKELI)

(Tafel 2, Fig. 22—24)

1852 *Phorus plicatus* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 62, pl. 11, fig. 5a, b.

1853 *Xenophora plicata* REUSS, Kritische Bemerkungen, p. 903.

1865 *Xenophora plicata* STOLICZKA, Revision, p. 60.

Material: 1 Steinkern (NHM 1980/30/18).

Beschreibung: Basis konkav, ungenabelt, und von feinen Anwachsstreifen bedeckt. Um das Zentrum breiter Wulst, der außen von Rinne begrenzt ist.

Bemerkungen: Der Wulst auf der Basis tritt auch beim Holotypus von *Xenophora plicata* auf, der etwas höher, aber ebenfalls seitlich zusammengedrückt ist. Die Gattung *Endoptygma* GABB ist nur durch diesen Wulst von *Xenophora* zu unterscheiden. Dieser scheint nach SOHL (1960) aber nur bei großen Stücken aufzutreten und dürfte daher ein Kennzeichen höheren Alters ohne systematischen Wert sein.

Überfamilie Naticacea

Familie Ampullinidae

Gattung *Pseudamaura* P. FISCHER, 1885

Pseudamaura sp.

(Tafel 3, Fig. 36)

Material: 2 verdrückte große Steinkerne (NHM 1980/30/30—31).

Beschreibung: Schwach konvexe hohe Umgänge mit prosoklinen Anwachsstreifen.

Familie Polinicipidae

Gattung *Lunatia* GRAY, 1847*Lunatia semiglobosa* (ZEKELI)

(Tafel 2, Fig. 19—21)

1852 *Natica semiglobosa* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 47, pl. 8, fig. 6.1852 *Natica lyrata* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 46, pl. 8, fig. 5 (non *N. lyrata* J. D. C. SOWERBY = *Ampullella*).1853 *Natica semiglobosa* REUSS, Kritische Bemerkungen, p. 896.1865 *Natica lyrata* STOLICZKA, Revision, p. 45.

Material: Mehrere Steinkerne (NHM 1980/30/15—17).

Beschreibung: Umgänge rund, ohne Rampen und mit tief eingesenkten Suturen. Schiefe Anwachsstreifen. Letzter Umgang sehr groß, mit breitem Nabel. Innenlippe gerade.

Bemerkungen: ZEKELI hat alle kleineren genabelten Naticidae aus Gosau zu *Natica lyrata*, die größeren zu *Natica semiglobosa* gestellt. Abgesehen von der unterschiedlichen Größe besteht aber kein Unterschied zwischen diesen Formen. *Natica lyrata* Sow. hat eine Rinne an der Suture und ist daher zur Gattung *Ampullella* zu stellen.

Ordnung NEOGASTROPODA

Unterordnung Stenoglossa

Überfamilie Buccinacea

Familie Vexilliniidae

Gattung *Mesorhytis* MEEK, 1876*Mesorhytis cancellata* (J. D. C. SOWERBY)

(Tafel 3, Fig. 25—27)

1835 *Mitra cancellata* J. D. C. SOWERBY in SEDGWICK & MURCHISON, Eastern Alps, pl. 39, fig. 30.1852 *Mitra cancellata* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 81, pl. 13, fig. 14.1853 *Mitra cancellata* REUSS, Kritische Bemerkungen, p. 910.1865 *Mitra cancellata* STOLICZKA, Revision, p. 78 (exkl. *Rostellaria crebricosta* ZEK. und *Voluta cristata* ZEK. = *Mesorhytis cristata*).non: *Mitra cancellata* D'ORBIGNY, Pal. Franc. p. 329, pl. 221, fig. 5 = *Mesorhytis cassisiana* D'ORBIGNY, 1850.

Material: 3 Steinkerne (NHM 1980/30/19—21).

Beschreibung: Umgänge mit Kragen an der Suture. Querrippen zart, schwach opisthocyrt. Zahlreiche Längsfäden. Letzter Umgang etwa $\frac{1}{2}$ der Gesamthöhe, mit breitem Siphonahals.

Bemerkungen: Schalenexemplare aus dem Hofergraben zeigen eine enge Gitterung von Rippen, und einen deutlichen Kragen an der Suture. *M. cristata* (ZEK.) hat wie *M. cancellata* 4 Spindelfalten, aber keinen Kragen und weniger Längsrippen.

Familie Fasciolariidae
Gattung *Palaeopsephaea* WADE, 1926
? *Palaeopsephaea* sp.
(Tafel 3, Fig. 32)

Material: 1 Steinkern-Bruchstück (NHM 1980/30/26).

Beschreibung: Bruchstück eines letzten Umgangs, hoch, schwach konvex, nach unten in gebogenen Siphonalhals verlaufend. Querrippen unregelmäßig, in weiten Abständen und mit kantigem Scheitel, gebogen und auf Siphonalhals verlängert. Dazwischen feines Gitterwerk von Anwachsstreifen und Längsfäden.

Familie Fusinidae
Gattung *Fusinus* RAFINESQUE, 1815
Fusinus reussi (ZEKELI)
(Tafel 3, Fig. 31)

1852 *Fusus Reussi* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 86, pl. 15, fig. 11.

1853 *Fusus Reussi* REUSS, Kritische Bemerkungen, p. 914.

1865 *Fusus Reussi* STOLICZKA, Revision, p. 81 (exkl. *Fusus subabbreviatus* ZEK. = *Fusinus subabbreviatus*).

Material: 1 Steinkern eines letzten Umgangs (NHM 1980/30/25).

Beschreibung: Umgang oben kragenförmig verengt, wenige kräftige Querrippen und zahlreiche Längsrippen, die in gleicher Stärke auch auf dem Siphonalhals auftreten.

Bemerkungen: Das Originalmaterial, das sich an der Geologischen Bundesanstalt befand, ist dort nicht zu identifizieren. Die Beschreibung ZEKELI's und die zusätzlichen Anmerkungen von REUSS (1853) beziehen sich jedoch eindeutig auf eine Form, die in Schalenerhaltung im Hofergraben und im Edelbachgraben auftritt. Diese hat 7—8 kräftige Querrippen, das gesamte Gehäuse ist von Anwachsstreifen bedeckt, die die Längsrippen schuppig erscheinen lassen.

Fusinus subabbreviatus (ZEKELI)
(Tafel 3, Fig. 28)

1852 *Fusus subabbreviatus* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 88, pl. 16, fig. 1 a, b.

1852 *Fusus renauxianus* ZEKELI (non D'ORBIGNY), Gastropoden der Gosaugebilde, p. 85, pl. 15, fig. 9.

Material: 1 letzter Umgang in Schalenerhaltung (NHM 1980/30/22).

Beschreibung: Umgang stark konvex, mit etwas abgesetztem, langem gebogenem Siphonalhals. Querrippen kräftig wulstförmig, bis an die obere Sutura heranreichend. Ungefähr 6 Längsrippen, auf dem Siphonalhals eng stehende, gekörnte Längsfäden.

Bemerkungen: Sowohl der Holotypus von *Fusus subabbreviatus*, als auch das von ZEKELI zu *Fusus renauxianus* gestellte Stück sind sehr schlecht

erhalten und in den Abbildungen unrichtig ergänzt. Beide zeigen kräftig konvexe Umgänge (der letzte Umgang des Holotypus ist achsial zusammenge-drückt und deswegen auf ZEKELI's Abbildung so breit), die Querrippen ver-laufen von Sutura zu Sutura, wodurch diese wellig ist. Diese Kennzeichen sind auch an gut erhaltenen Schalenexemplaren des Finstergrabens und des Edelbachgrabens bei Gosau zu beobachten.

Gattung *Woodsella* WADE, 1926

Woodsella turbinata (ZEKELI)

(Tafel 3, Fig. 30)

1852 *Fusus turbinatus* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 86, pl. 15, fig. 10.

1853 *Fusus turbinatus* REUSS, Kritische Bemerkungen, p. 913.

1865 *Fusus turbinatus* STOLICZKA, Revision, p. 82.

Material: 1 Steinkern (NHM 1980/30/24).

Beschreibung: Umgänge kantig, oberhalb der Kante abgeschrägt. Orthokline Querrippen, Längsfäden. Letzter Umgang mit breitem, etwas gebogenem Hals, vollständig mit Längsfäden bedeckt. Querrippen unregelmäßig, an der Kante knotig, am Ansatz des Siphonalhalses verlaufend.

Bemerkungen: Bei den Paratypen dieser Art handelt es sich um Steinkerne, von denen der eine sehr schlecht erhalten ist. Der andere hat etwas stärkere Knoten an der Kante des letzten Umgangs. Auf der Abbildung ZEKELI's nicht wiedergegeben sind die Längsfäden, die in Spuren vorhanden sind.

Gattung unbestimmbar

Fuside, indet.

(Tafel 3, Fig. 29)

Material: 1 Steinkern, Siphonalhals in Schalenerhaltung (NHM 1980/30/23).

Beschreibung: Umgänge regelmäßig konvex, mit schmalen Querrippen und Längsfäden. Letzter Umgang etwas kantig, leicht gewundener, langer Siphonalhals. Querrippen nur im oberen Abschnitt, Längsfäden auf dem gesamten Umgang.

Überfamilie Volutacea

Familie Vasidae

Gattung *Tudicla* ROEDING, 1798

? *Tudicla* sp.

(Tafel 3, Fig. 35)

Material: 1 Steinkern (NHM 1980/30/29).

Beschreibung: Niedrige, glatte Umgänge mit runder Schulter. Siphonalkanal breit.

Familie Volutidae

Gattung *Gosavia* STOLICZKA, 1865

Gosavia squamosa (ZEKELI)

(Tafel 3, Fig. 33)

1852 *Voluta squamosa* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 77, pl. 14, fig. 1a—c.

1852 *Voluta gradata* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 79, pl. 14, fig. 8a, b.

1853 *Voluta squamosa* REUSS, Kritische Bemerkungen, p. 910.

1865 *Gosavia squamosa* STOLICZKA, Revision, p. 77.

Material: 1 Steinkern (NHM 1980/30/27).

Beschreibung: Letzter Umgang mit welligen Querrippen im oberen Abschnitt. Längsrippen in großen Abständen auf dem gesamten Umgang.

Gattung *Volutoderma* GABB, 1877

Volutoderma sp.

(Tafel 3, Fig. 34)

Material: 1 Bruchstück eines Steinkerns (NHM 1980/30/28).

Beschreibung: Der Steinkern zeigt eine breite Suturrampe. Auf dem Abschnitt darunter Längsrippen in weiten Abständen, flache Querrippen. Vor Mündung eng stehende Anwachsstreifen, oben orthoklin, weiter unten schwach prosoclyt.

Unterklasse EUTHYNEURA

Ordnung CEPHALASPIDEA

Überfamilie Acteonacea

Familie Acteonidae

Unterfamilie Liocareninae

Gattung *Liocarenus* HARRIS & BURROWS, 1891

Liocarenus sp.

(Tafel 4, Fig. 38—39)

Material: Steinkerne (NHM 1980/30/33—34).

Beschreibung: Eiförmiges Gehäuse mit niedriger Spira. Anwachsstreifen und schwache Spuren von Längsrinnen. Außenlippe mit Einschnürung vor Mündung (Abdruck der ursprünglichen Verdickung). Parietallippe verdickt, Spindel kurz, glatt.

Familie Actaeonellidae

Gattung *Actaeonella* D'ORBIGNY, 1842

Actaeonella elongata KOLLMANN

(Tafel 3, Fig. 44)

1852 *Actaeonella laevis* ZEKELI, Gastropoden der Gosaugebilde, p. 44, pl. 7, fig. 11a (non fig. 11b = *A. laevis* SOW.).

1965 *Actaeonella elongata* KOLLMANN, Actaeonellen, p. 250, pl. 1, Fig. 9—11.

Material: 1 Exemplar (NHM 1980/30/39).

3. Zusammensetzung der Gastropodenfauna der Sandkalkbank

Die 23 nachgewiesenen Gastropodentaxa der Sandkalkbank umfassen:

- 2 Taxa von Archaeogastropoda,
- 10 Taxa von Mesogastropoda,
- 9 Taxa von Neogastropoda,
- 2 Taxa von Euthyneura.

Der größte Teil davon (13 Taxa) war karnivor (Naticidae, Neogastropoda, Euthyneura). Die Turritellen müssen im Einklang mit modernen Formen als Filterer betrachtet werden (YONGE 1946). Die Pleurotomarien, die Rissoacea, die Cerithiacea und Xenophora sind Partikelfresser gewesen.

4. Schlußfolgerungen

4.1. Ökologische Auswertung.

Mit Ausnahme der Pleurotomarien, die in bezug auf Wassertiefen und Böden äußerst tolerant sind, fehlen Archaeogastropoda in der Sandkalkbank. Dies weist darauf hin, daß das Algenwachstum an der Wasser-Bodengrenze gering war, obwohl die Wassertiefe nicht groß war, wie aus den Stockkorallen hervorgeht. Dieser Mangel an Algenwachstum dürfte vor allem auf hohe Sedimentationsraten zurückzuführen sein, wie es auch SOHL (1967) für die Kreide des Western Interior der USA annimmt. Damit steht auch das geringe Höhenwachstum der stockbildenden Korallen im Einklang, da diese offensichtlich immer wieder von Sediment überdeckt worden sind.

Das Auftreten der Turritellen zeigt, daß die Produktion von Phytoplankton im Wasser ausreichend war, um das Leben filternder Organismen zu ermöglichen. Auch auf und im Boden waren genügend pflanzliche Partikel vorhanden, um die Cerithien, Aporrhaidae und Pleurotomarien zu ernähren. Diese Ansammlung von pflanzlichen Partikeln war möglich, da der Ablagerungsraum in einem niederenergetischen Bereich gelegen war. Dies wird einerseits durch G. NIEDERMAYR (persönliche Mitteilung, in KOLLMANN 1980) bestätigt, der auf das fast vollständige Fehlen von Schwermineralien hinweist, andererseits durch die doppelklappige Erhaltung der Bivalven.

4.2. Paläogeographische Schlußfolgerungen

Von der Sandkalkbank werden erstmals aus der ostalpinen Oberkreide die Gastropodengattung *Liocarenus* und Pleurotomarien nachgewiesen. SOHL (1971) hat in einer Arbeit über die Verbreitung der Gastropoden in der Kreide Nordamerikas darauf hingewiesen, daß Pleurotomarien fast ausschließlich auf den marinen Bereich außerhalb des tethischen Gürtels beschränkt sind. Diese Beobachtung konnte für Europa bestätigt werden (KOLLMANN 1978). Auch für *Liocarenus* ist mir kein Vorkommen aus der tethischen Kreide bekannt. Actaeonellen, die ein wichtiges Faunenelement der tethischen Seichtwasserablagerungen darstellen und noch in den Hofergrabenschichten nicht

selten sind, konnten in der Sandkalkbank nur mit einem einzigen Exemplar nachgewiesen werden. Vom Sedimenttyp ist das Ausbleiben der Actaeonellen hier nicht erklärbar, da es sich dabei um Formen handelt, die im siltigen und sandigen Bereich ihre weiteste Verbreitung hatte.

Es ist daher anzunehmen, daß zur Zeit der Sedimentation der Sandkalkbank eine Abnahme der Wassertemperaturen stattgefunden hat, da nördliche Faunenelemente eingewandert sind. Auch SUMMESBERGER (1979) hat mit Hilfe der Ammoniten eine Verbindung zur norddeutschen Kreide nachweisen können.

Einen Hinweis darauf gibt auch die Anzahl der Familien räuberisch lebender Gastropoden, die in der Sandkalkbank nachgewiesen worden sind. Mit insgesamt sieben Familien entspricht die Anzahl jener, die TAYLOR, MORRIS & TAYLOR (1980) im Coniac und Santon für geographische Breiten von 30 Grad und nördlich davon feststellen konnten, während es fünf Familien und darunter im tethischen Bereich sind.

Das Auftreten der nördlichen, kälteren Faunenelemente im Flachwasser zeigt somit eine wesentliche Verschiebung der Grenze zwischen dem tropischen Bereich der Tethys und der nördlich gemäßigten Zone im oberen Santon an. Der Nordalpenbereich, der mit Rudisten, Actaeonellen, Nerineen und stockbildenden Korallen in großer Anzahl und Diversität bisher tethisch war, kam damit zumindest kurzzeitig in den Grenzbereich der beiden Temperaturzonen.

4.3. Biostratigraphie

Die Sandkalkbank wurde von SUMMESBERGER (1979) mit Hilfe von Ammoniten in das Obersanton eingestuft. Es handelt sich dabei offensichtlich um sehr hohes Obersanton, da das erste Auftreten von *Globotruncana elevata* (BROTZEN) nach WEISS (1977) und der Ammonitengattung *Diplacmoceras* nach SUMMESBERGER an der Basis der unmittelbar darüberliegenden Bibereckschichten erfolgt, die somit bereits in das Unter campan einzustufen sind. Aus den Bibereckschichten und der gesamten darüber liegenden Schichtfolge der höheren Oberkreide und des Alttertiärs sind keine Gastropoden bekannt, mit Ausnahme unbestimmbarer Steinkerne aus den Zwieselalmschichten.

Wie Textabb. 2 zeigt, haben mehrere der in der Sandkalkbank gefundenen Gastropoden größere Reichweiten in der tieferen Folge des Beckens von Gosau. Diese umfaßt einen bisher stratigraphisch nicht bestimmten Abschnitt des Santons, während Coniac nicht nachzuweisen ist (SUMMESBERGER 1979). Formen, wie *Climacopoma quadrata* (SOWERBY), *Xenophora plicata* (ZEKELI), *Lunatia semiglobosa* (ZEKELI) und *Woodsella turbinata* (ZEKELI) kommen in Gosau offensichtlich nur in den Hochmoossschichten vor, deren Hangendabschnitt die Sandkalkbank bildet. Für das Fehlen nahe verwandter Formen in tieferen Partien, insbesondere der an Gastropoden reichen Streiteckschichten, sind wohl ökologische Gründe maßgeblich.

Für die Biostratigraphie von besonderem Interesse sind Formen, für die

Zwieselalmschichten

Hellgraue - gelbliche Mergel
mit klastischen Bänken

Nierentaler Schichten

Kalkmergel
Roter Mergelkalk

Weißer Mergelkalk

Rote und gelbe Kalkmergel

Rote Kalkmergel

Ressenschichten

Brekzien
Quarzsandstein
Mergel
(Flyschsedimentation)

Bibereckschichten

Helle, sandige Mergel und Sandstein

Hochmooschichten Sandkalkbank

Hofergrabenmergel
Fossilreiche Mergel

Konglomerat, Kalk, Mergel
Fossilreiche Tonmergel und Sandsteine

Grabenbachschichten

Dunkelgraue Tonmergel

Streiteckschichten

Sandige Tone, Sandstein, Konglomerat

Kreuzgrabenschichten

Konglomerat und feinsandiger Ton

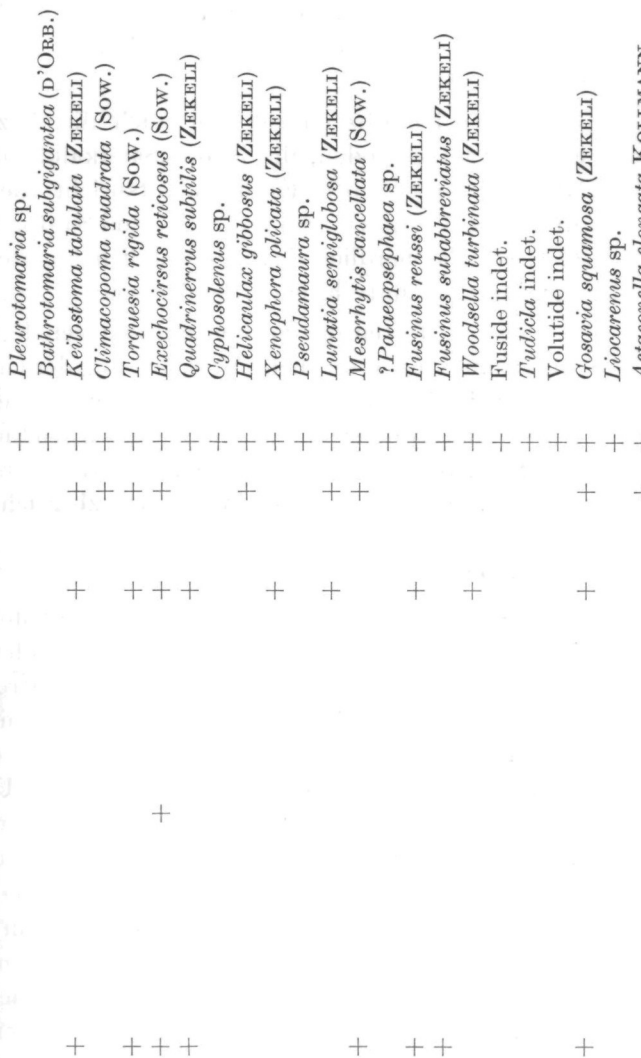


Abb. 2. Stratigraphische Verbreitung der Gastropoden der Sandkalkbank im Becken von Gosau (nach FELIX 1908, Sammlungsmaterial des Naturhistorischen Museums und eigenen Beobachtungen)

sich morphologische Reihen innerhalb der Schichtfolge von Gosau nachweisen lassen. Unter den in der Sandkalkbank auftretenden Arten sind dies *Helicaulax gibbosus* (ZEKELI) und *Actaeonella elongata* KOLLMANN.

Helicaulax gibbosus, der nur in den Hofergrabenmergeln und in der Sandkalkbank auftritt, ist von dem in den Streiteckschichten vorkommenden *Helicaulax granulatus* (J. D. C. SOWERBY) abzuleiten. Die Unterschiede zwischen den beiden Formen wurden bereits im systematischen Teil diskutiert.

Actaeonella elongata KOLLMANN, die ebenfalls auf die Hofergrabenmergel und die Sandkalkbank beschränkt ist, leitet sich von *Actaeonella laevis* (J. D. C. SOWERBY) ab und unterscheidet sich von dieser vor allem durch den wesentlich spitzeren oberen Abschnitt. *Actaeonella laevis* tritt vor allem in großer Anzahl in den Streiteckschichten auf und kommt auch noch selten in den tieferen Partien der Hochmoossschichten vor. Für die Anwendung der beiden phylogenetischen Reihen in der Biostratigraphie wird es noch nötig sein, die genauen stratigraphischen Reichweiten der Arten zu erfassen.

5. Literatur

- FELIX, J. (1908): Studien über die Schichten der oberen Kreideformation in den Alpen und den Mediterrangebieten. — *Palaeontographica*, **54**: 251—339, 6 Textfig., pl. 25—26. — Stuttgart.
- GOLDFUSS, A. (1844): *Petrefacta Germaniae* **3**: I—IV, 1—128, pl. 166—199. — Düsseldorf.
- HOLZAPFEL, E. (1887—88): Die Mollusken der Aachener Kreide. — *Palaeontographica*, **34**: 29—180, pl. 4—21. — Kassel.
- KOLLMANN, H. A. (1965): Actaeonellen (Gastropoda) aus der ostalpinen Oberkreide. — *Ann. Naturhist. Mus.*, **68**: 243—262, 2 Textfigg., 4 pl. — Wien.
- (1978): Les Gastropodes cénomaniens de France et des régions voisines. — *Géologie Méditerranéenne*, **5/1**: 101—108, 4 Textfig. — Marseille.
- (1980): Stop 6. 2. Zwieselberg forest road, Gosau. — In: A. MATURA & H. SUMMESBERGER (Ed.): *Geology of the Eastern Alps (An Excursion Guide)*. — *Abh. Geol. B. A.*, **34**: 144—147, Textfig. 33. — Wien.
- (im Druck): Kreide und Alttertiär im Becken von Gosau. Erläuterungen Geol. Karte 1: 50.000, Blatt 95 (St. Wolfgang). — *Geol. B. A.*, Wien.
- MÜLLER, G. (1898): Die Molluskenfauna des Untersenon von Braunschweig und Ilse. I. Lamellibranchiaten und Glossophoren. — *Abh. Preuss. Geol. L. A.*, **N. F.**, **25**: 1—142, 18 pl. — Berlin.
- D'ORBIGNY, A. (1842): *Paléontologie Française. Terrains Crétacés* **2** (Gastéropodes): 1—456, pl. 149—236 bis. — Paris.
- (1850): *Prodrôme de Paléontologie stratigraphique universelle*, **2**: 1—427. — Paris.
- REUSS, A. E. (1853): Kritische Bemerkungen über die von Herrn Zekeli beschriebenen Gasteropoden der Gosaugebilde in den Ostalpen. — *Sitzungsber. Akad. Wiss., mathem.-naturw. Kl. Abt. 1*, **11**: 882—923, 1 pl. — Wien.
- ROEMER, F. A. (1841): Die Versteinerungen des norddeutschen Kreidegebirges. — I—IV, 1—145, 16 pl. — Hannover.
- SOHL, N. F. (1967): Upper Cretaceous gastropod assemblages of the Western Interior of the United States. — In: A symposium on paleoenvironments of the Cretaceous seaway in the Western Interior. — *Colorado School of Mines Spec. Publ.*: 1—37. — Golden, Colo.
- (1971): North American Cretaceous Biotic Provinces Delineated by Gastropods. — *North Am. Pal. Convention, September 1969, Proc. L*: 1510—1638, 13 Textfig.

- STOLICZKA, F. (1965): Eine Revision der Gastropoden der Gosauschichten in den Ostalpen. — Sitzungsber. Akad. Wiss., mathem.-naturw. Kl., Abt. 1, 52: 1–120, 1 pl. — Wien.
- SUMMESBERGER, H. (1979): Eine obsersantone Ammonitenfauna aus dem Becken von Gosau (Oberösterreich). — Ann. Naturhist. Mus., 82: 109–176, 48 Textfig., 15 pl. — Wien.
- (im Druck): Neue Ammoniten aus der „Sandkalkbank“ der Hochmoosschichten (Obersanton, Österreich). — Ann. Naturhist. Mus., 83. — Wien.
- TAYLOR, J. D., N. J. MORRIS & C. N. TAYLOR (1980): Food specialization and the evolution of predatory prosobranch gastropods. — Palaeontology, 23/2: 375–409, 16 Textfig. — London.
- WEIGL, O. (1937): Stratigraphie und Tektonik des Beckens von Gosau. — Jahrb. Geol. B. A., 87: 11–40, 1 geol. Karte, 6 Textfig. — Wien.
- WEISS, W. (1977): Korrelation küstennaher und küstenferner Faziesbereiche in den Unteren Gosauschichten (Oberkreide, Österreich) nach Foraminiferen. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 1977/5: 289–302, 5 Textfig. — Stuttgart.
- WENZ, W. (1938–1944): Gastropoda. Allgemeiner Teil und Prosobranchia. — Handb. Paläozoologie, 6/1: I–XII, 1–1639, 4211 Textfig. — Berlin.
- YONGE, C. M. (1946): On the habitats of *Turritella communis* Risso. — Journ. mar. biol. Ass. U. K., 26: 377–380, 1 Textfig. — Cambridge.
- ZEKELI, F. (1852): Die Gastropoden der Gosaugebilde. — Abh. Geol. R. A. 1/2: 1–124, 24 pl. — Wien.

Tafelerklärungen

Tafel 1

- Fig. 1–2. *Pleurotomaria* sp. indet. 1980/30/1 (× 2).
- Fig. 3–5. *Bathrotomaria subgigantea* (D'ORBIGNY). 1980/30/2 (× 2).
- Fig. 6–8. *Bathrotomaria subgigantea* (D'ORBIGNY), 1980/30/3 (× 2).
- Fig. 9. *Climacopoma quadrata* (J. D. C. SOWERBY), 1980/30/4 (× 2).
- Fig. 10–11. *Quadrinervus subtilis* (ZEKELI), 1980/30/5 (× 2).

Tafel 2

- Fig. 12. *Keilostoma tabulata* (ZEKELI). 1980/30/7 (× 2).
- Fig. 13. *Torquesia rigida* (J. D. C. SOWERBY). 1980/30/8 (× 2).
- Fig. 14. *Torquesia rigida* (J. D. C. SOWERBY), 1980/30/9 (× 2).
- Fig. 15. *Torquesia rigida* (J. D. C. SOWERBY), 1980/30/10 (× 2).
- Fig. 16. *Exechocirsus reticosus* (J. D. C. SOWERBY), 1980/30/12 (× 2).
- Fig. 17. *Exechocirsus reticosus* (J. D. C. SOWERBY), 1980/30/13 (× 2).
- Fig. 18. *Exechocirsus reticosus* (J. D. C. SOWERBY), 1980/30/14 (× 4).
- Fig. 19–20. *Lunatia semiglobosa* (ZEKELI), 1980/30/15 (× 2).
- Fig. 21. *Lunatia semiglobosa* (ZEKELI), 1980/30/16 (× 2).
- Fig. 22–24. *Xenophora plicata* (ZEKELI), 1980/30/18 (× 2).

Tafel 3

- Fig. 25. *Mesorhytis cancellata* (J. D. C. SOWERBY), 1980/30/19 (× 2).
- Fig. 26. *Mesorhytis cancellata* (J. D. C. SOWERBY), 1980/30/20 (× 2).
- Fig. 27. *Mesorhytis cancellata* (J. D. C. SOWERBY), 1980/30/21 (× 3).
- Fig. 28. *Fusinus subabbreviatus* (ZEKELI), 1980/30/22 (× 2).
- Fig. 29. Fuside, indet. 1980/30/23 (× 3).
- Fig. 30. *Woodsella turbinata* (ZEKELI), 1980/30/24 (× 2).
- Fig. 31. *Fusinus reussi* (ZEKELI), 1980/30/25 (× 2).
- Fig. 32. *Palaeopsephaea* sp. 1980/30/32 (× 2,5).

Fig. 33. *Gosavia squamosa* (ZEKELI), 1980/30/27 ($\times 2$).

Fig. 34. *Volutoderma* sp., 1980/30/28 ($\times 1$).

Fig. 35. ?*Tudicla* sp., 1980/30/29 ($\times 2$).

Fig. 36. *Pseudamaura* sp. 1980/30/30 ($\times 1$).

Fig. 37. *Cuphosolenus* sp., 1980/30/32 ($\times 1$).

Tafel 4

Fig. 38—39. *Liocarenus* sp., 1980/30/33 ($\times 2$).

Fig. 40—41. *Helicaulax gibbosus* (ZEKELI), 1980/30/35 ($\times 2$).

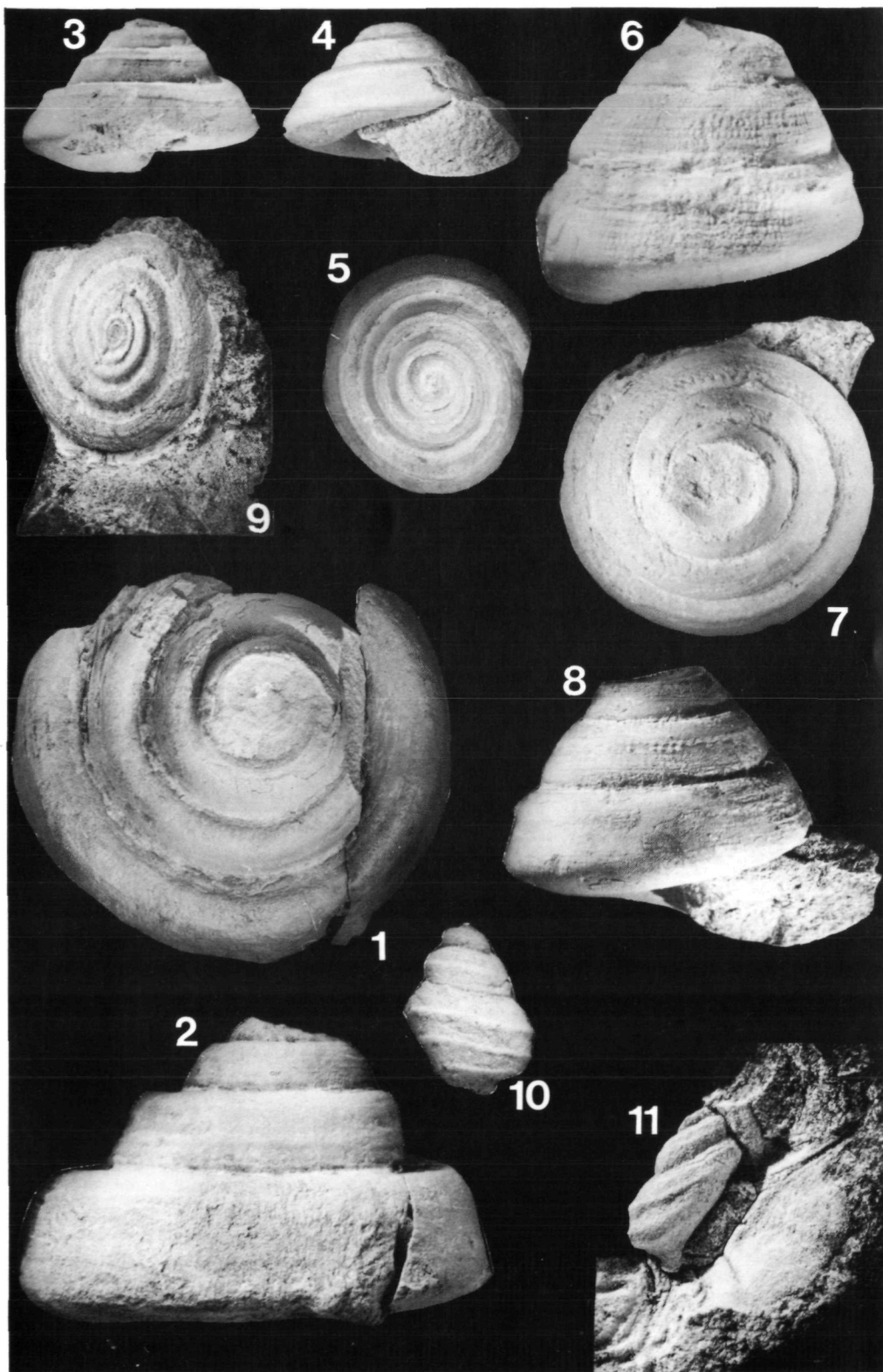
Fig. 42. *Helicaulax gibbosus* (ZEKELI), 1980/30/36 ($\times 2$).

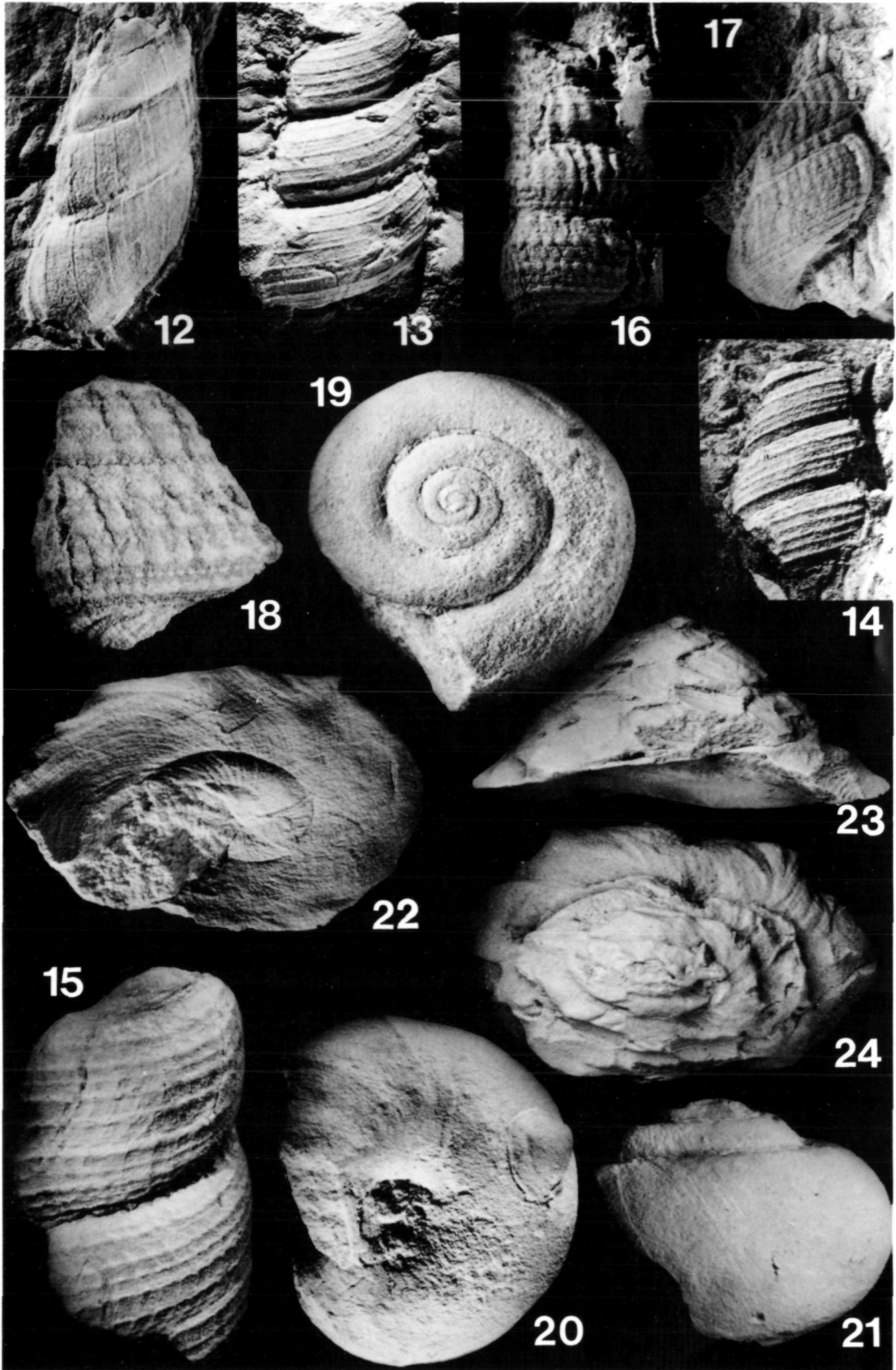
Fig. 43. *Cuphosolenus* sp., 1980/30/38 ($\times 1$).

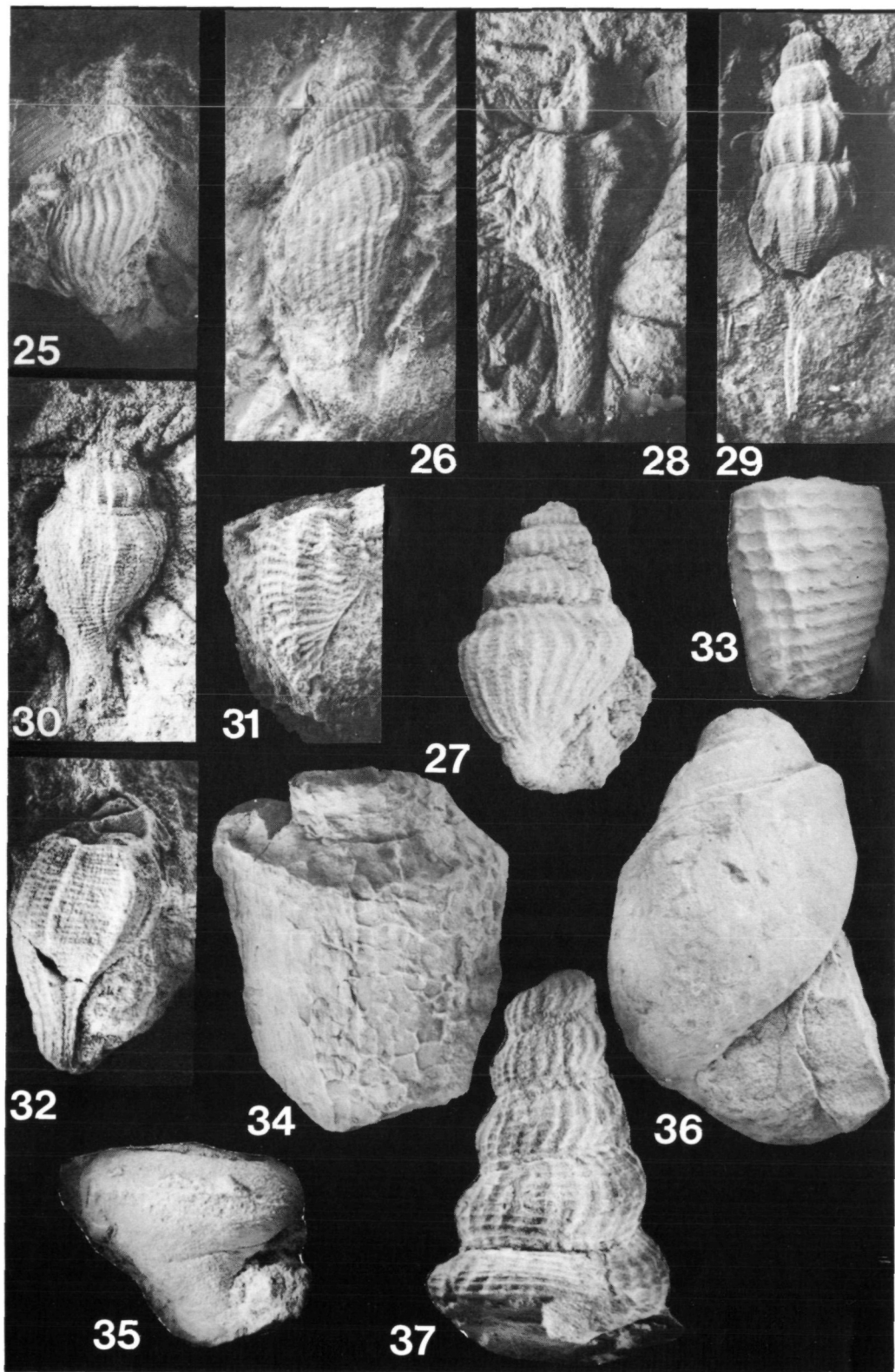
Fig. 44. *Actaeonella elongata* KOLLMANN, 1980/30/39 ($\times 1$).

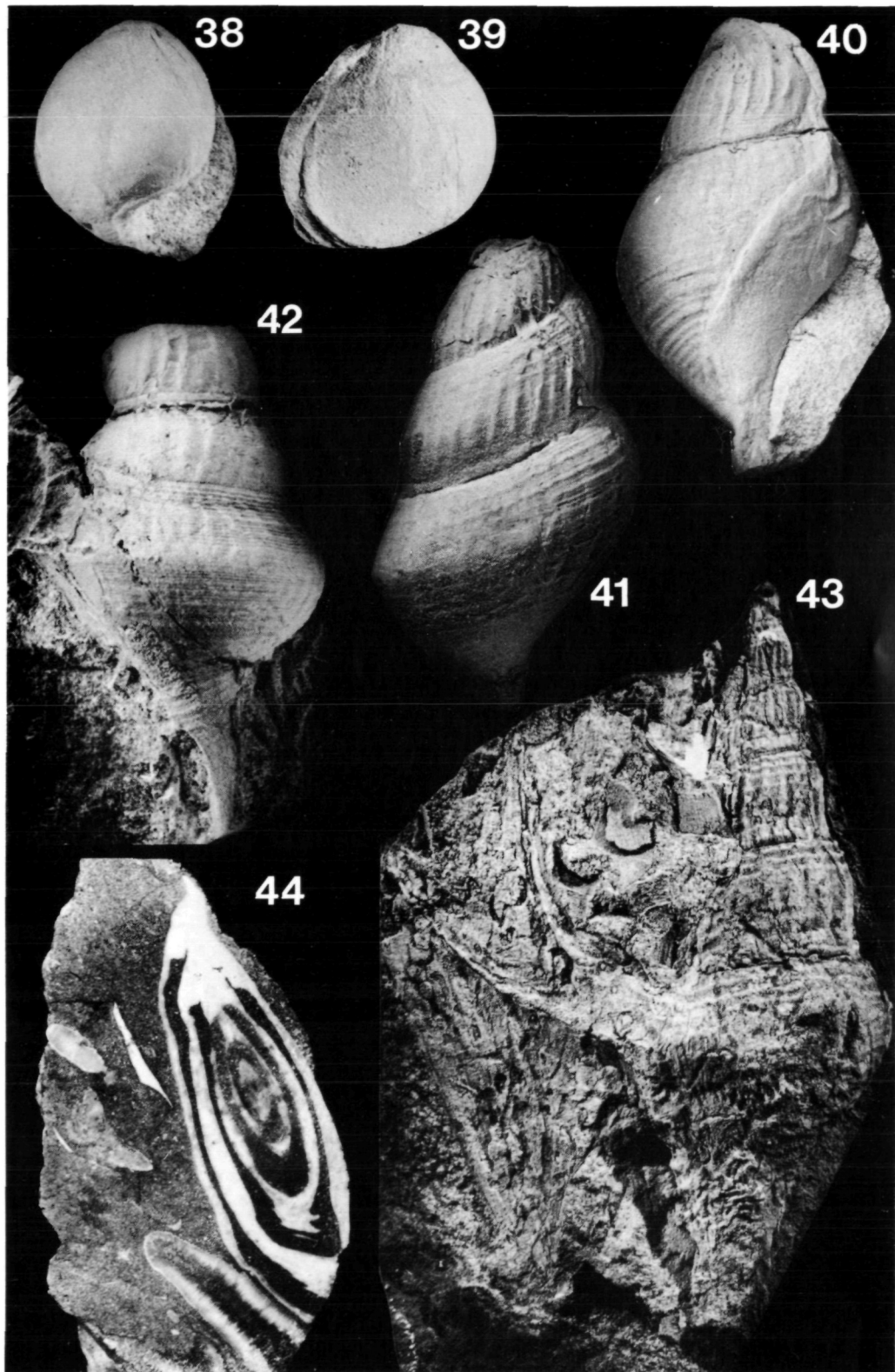
Fotos: W. ZWINGER, Naturhistorisches Museum Wien.

Sämtliche Stücke sind in der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien aufbewahrt.









***Tulipacrinus tulipa* n. g. n. sp., eine Mikrocrinoide aus der alpinen Obertrias ¹⁾**

Von EDITH KRISTAN-TOLLMANN ²⁾

(Mit 6 Abbildungen und 2 Tafeln)

Manuskript eingelangt am 7. Mai 1980

Zusammenfassung

Es wird der Versuch unternommen, aus nur isoliert vorhandenen Einzelteilen durch schrittweise aufgezeigte Kombination eine auch nach Gattungs- und Familienzugehörigkeit noch unbekannte und daher ohne Vorbild dastehende Crinoide so komplett wie möglich zu rekonstruieren. In unserem Falle handelt es sich um die erste aus der Trias nachgewiesene Mikrocrinoide mit reduziertem Kelch aus fest miteinander verschmolzenen Radialia und wahrscheinlich verkümmerten Basalia und mit nur auf die ersten Primi-brachialia reduzierten Armen sowie einem kurzen, mit Cirrhen behafteten Stiel. Die neue Mikrocrinoide wird einer neuen Familie zugeordnet und in die Nähe der Holocrinidae und Isocrinidae gestellt, ihre phylogenetische Herkunft bleibt aber noch offen.

1. Einleitung

Schlammproben aus Cassianer Mergeln (Cordevol, tiefste Obertrias) der Ruones Wiesen bei Corvara in Südtirol enthalten zahlreiche mikroskopisch kleine Einzelelemente von Crinoiden, die zum größten Teil Schwebcrinoiden angehören. Durch Kombination der Elemente nach Außenskulptur, Gesamtmorphologie und den speziellen Artikulationsflächen bzw. Facetten konnten die einzelnen Gattungen und Arten rekonstruiert und in eigenen Publikationen kurz vorgestellt werden. Hier nun soll eine festsitzende Stielcrinoide bekannt gemacht werden, deren Einzelelemente ebenfalls nur mikroskopisch klein sind, und die in ihrer gesamten Größe über den Zentimeterbereich nicht viel hinauskommt. Es handelt sich um die erste aus der Trias nachgewiesene Mikrocrinoide, deren Rekonstruktion hier durch schrittweise aufgezeigte Kombination erarbeitet wird.

2. Zur Rekonstruktion

Zunächst wurden in Schlammproben aus Cassianer Mergeln der Ruones Wiesen bei Corvara in Südtirol, Italien, einige Exemplare des Radialkranzes

¹⁾ Bearbeitung im Rahmen des Forschungsprojektes Nr. 3150 (Tethys-Mikrofaunen) des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung in Österreich.

²⁾ Anschrift der Verfasserin: Dr. Edith KRISTAN-TOLLMANN, Scheibenbergstr. 53/6, A-1180 Wien. — Österreich.

(vgl. Taf. 1) gefunden. Die Mergel dieses Fundpunktes sind reich an Schwebcrinoidenresten: Einzelelemente sowohl von den kleinen, zartgliedrigen Gattungen *Osteocrinus* und *Ossicrinus* als auch von der größeren und kräftigeren Schwebcrinoide *Axicrinus* können in jeder Probe genügend ausgelesen werden. Allerdings sind sie alle isoliert, und die einzelnen Arten müssen erst nach der richtigen Kombination aus ihren Einzelteilen rekonstruiert werden. Unsere Radialkränze entsprachen in ihrer Größe etwa jenen von *Axicrinus*, doch fanden sich keine weiteren zuordenbaren Elemente, die Aufschluß darüber hätten geben können, ob es sich bei unserer Form um eine Schwebcrinoide oder eine Stielcrinoide von außerordentlicher Kleinheit, also eine Mikrocrinoide, handle. Die Nachsuche in den Proben des Fundpunktes „Anriß oberhalb Pedraces“ im Gadertal, die sowohl altersmäßig als auch nach der Mikrofaunenzusammensetzung weitgehend dem Aufschluß der Ruones Wiesen entsprechen, erbrachte einen einzigen Radialkranz (Taf. 1, Fig. 5), aber ebenfalls keine weiteren in Zusammenhang zu bringende Einzelteile.

a) Stiel

Von beiden Fundorten neu geholte Großproben von rund 300 kg Mergeln erbrachten nun endlich ergänzende Elemente zu der doch recht raren Crinoide. Zunächst konnten kleine, gedrungene, fäßchenförmige *Nodalia* einwandfrei zugeordnet werden. Sie paßten nicht nur in der Größe und nach der Beschaffenheit der Außenwand zu unserem Radialelement, das hervorstechendste Merkmal der Radialkränze, die großen übereinander liegenden Muskelgruben mit dem breiten, gerundeten Steg und der dick gerundeten, nicht scharf begrenzten Umrandung, fand sich in der Ausbildung der Cirrhensockel dieser *Nodalia* in der genau gleichen charakteristischen Weise wieder (Taf. 2, Fig. 7). Sämtliche aufgefundenen *Nodalia* haben einen pentagonalen Umriß mit schärferen oder breit gerundet weicheren Ecken. Dies entspricht auch der fünfeckigen Ansatzstelle am Dorsalende des Radialelements (Taf. 1, Fig. 2). Die *Nodalia* weisen durchwegs zwei verschiedene Artikulationsflächen auf: Die eine ist eben und schließt mit einem schmalen, etwas erhöhten Randsaum ab, an dessen Innenrand kleine, kurze, radiale Crenulae liegen (Taf. 2, Fig. 2, 3). Auf der anderen Seite sind die *Nodalia* breit gewellt (Abb. 5, Fig. 2a, b) durch je eine flache und breite Aufwölbung an den Seiten und je eine breite Vertiefung in den Ecken. Kleine Crenulae gibt es hier nicht.

Bei der Kenntnis der gleichbleibenden Ausbildung solch charakteristischer Gelenkflächen der *Nodalia* war es nun möglich, äquivalente Internodalia gezielt zu suchen. Sie sind leider sehr selten. Gegenüber den dicken, sehr kompakten *Nodalia* sind die zwei aufgefundenen Internodalia dünn und zart, ihre Höhe entspricht bei Vergleich mit einem im Durchmesser entsprechenden anschließenden Nodale nur etwa einem Drittel von dessen Höhe. Auch diese *Columnalia* haben zwei ganz verschieden gestaltete Artikulationsflächen, die zudem jeweils das Gegenstück zu der einen Fläche der *Nodalia* darstellen. Auf der ebenen Seite zeigt sich eine erhöhte Areola rund um das Lumen, die

Areola ist randlich crenuliert, der Rand der Gelenkfläche vertieft (Abb. 5, Fig. 3b). Sie stellt ganz genau das Gegenstück zu jener Artikulationsfläche der Nodalia dar, die eine vertiefte Areola und einen erhöhten crenulierten Randsaum hat (Taf. 2, Fig. 2, 3, 5). Die andere Seite der Internodalia wird geprägt durch fünf flache, breite Aufwölbungen und fünf Vertiefungen. Sie stellen ebenfalls das Gegenstück zu der mit Wölbungen versehenen Gelenkfläche der Nodalia dar, und zwar wie bei einem Positiv und Negativ so, daß die Culmina in den Ecken der Internodalia in die Vertiefungen in den Ecken der Nodalia greifen und die breiten Vertiefungen an den Seiten der Internodalia von den Aufwölbungen an den Seiten der Nodalia ausgefüllt werden — vgl. hiezu Abb. 5, Fig. 2b und 3c. Beide Typen von Columnalia ergänzen sich demnach ideal in ihrer Gestaltung der Artikulationsfläche. Die Ergänzung geht aber noch darüber hinaus und erstreckt sich auch auf die Gestalt. Die Nodalia erwachsener Exemplare sind ausgebaucht, erreichen ihre größte Dicke aber nicht in der Mitte, sondern erst näher zur gewellten Gelenkfläche zu (Abb. 5, Fig. 2a). Das daran anschließende Internodale ist an seiner gewellten Gelenkfläche größer und verengt sich zur anderen, ebenen Seite zu (Abb. 5, Fig. 3a); beide zusammen erst ergänzen sich zu einer gleichmäßigen Fäßchenform mit breitem Durchmesser in der Mitte, und bilden so eine geschlossene Einheit (Abb. 6, Fig. 1).

Nun erheben sich zwei weitere Fragen: Erstens, gibt es noch andere Columnalia als diese beiden Typen, und zweitens, wie waren die Nodalia orientiert. Zunächst zur ersten Frage: Die beiden vorhandenen verschiedenen Typen von Stielgliedern mit ihren auf den beiden Seiten völlig verschieden ausgebildeten Gelenkflächen ergänzen einander ideal. Die dünnen Internodalia stellen somit zu den Nodalia quasi gleichzeitig einerseits Supranodalia, auf der anderen Seite Infranodalia dar. Da sich der Kelch dieser Mikrocrinoide, wie weiter unten ausgeführt wird, durch äußerste Reduktion auszeichnet, könnte dieses gleiche Prinzip auch für den Stiel angewendet sein insofern, als er nicht nur sehr kurz ist durch die Ausbildung lediglich einiger weniger Columnalia, sondern auch reduziert ist auf das unumgänglich Notwendige, nämlich die Nodalia und jeweils nur ein verbindendes Internodale dazwischen, das in Komprimierung die Funktion eines gesamten Intersyzygiums übernommen hat. Mir scheint einiges für diese Möglichkeit zu sprechen. Trotzdem muß auch die andere Seite diskutiert werden: Daß nur verhältnismäßig wenig Columnalia gefunden wurden, könnte nicht allein dafür sprechen, daß die Stiele kurz waren und nur aus wenigen Columnalia bestanden hatten, sondern könnte allein auf die Auslese durch Frachtsonderung zurückzuführen sein, die die kompakten Nodalia zurückließ, die dünneren und leichteren Internodalia jedoch wegschwemmte. Dagegen könnte man das Argument stellen, daß von den noch dünneren Primibrachialia (s. u.) jedenfalls genau so viele wie von den Internodalia übrig geblieben sind. Theoretisch jedenfalls sind ohneweiteres Internodalia nächster Ordnungen denkbar, am ehesten mit radialen randlichen Crenulae auf den Gelenkflächen, und von einem Durchmesser, der dem der

Fäßchenenden jener Einheit von Nodale und Internodale, wie wir sie oben kennengelernt haben, gleichkommt. In die Rekonstruktion Abb. 6 wurden zwar nur die beiden bisher bekannten Typen von Stielgliedern aufgenommen, doch bereitet es gewiß niemandem Schwierigkeiten, sich an den dünnsten Stellen des Stieles jeweils einige niedrige Columnalia gleichen Durchmessers eingeschaltet vorzustellen. Entscheidend ist ja das Prinzip der beiden völlig verschieden entwickelten Artikulationsflächen, das uns durch die beiden überlieferten Trochitentypen bestätigt wird, egal nun, ob dazwischenliegende normale Internodalia ursprünglich vorhanden oder primär schon reduziert waren. Auf dieses Prinzip — unabhängig von Reduktionen — wird später nochmals bei der Diskussion der systematischen Stellung unserer Mikrocrinoide eingegangen werden.

Somit sind wir aber bei den Überlegungen über die Orientierung der Nodalia angelangt. Rufen wir uns in Erinnerung, daß die Cirrhensockel der Nodalia mit ihren beiden großen, übereinander liegenden Muskelgruben und dem dicken, leicht sichelförmig gebogenen Steg dazwischen fast gleich wie die steil stehenden Artikulationsflächen der — seitlich miteinander verschmolzenen — Radialia ausgebildet sind (vgl. Taf. 1, Fig. 3, 4; Taf. 2, Fig. 1 und Fig. 7; Abb. 5, Fig. 2a). Bei den Radialia sind die sichelförmigen Stege nach unten durchgebogen, die beiden Enden zeigen hinauf. Orientiert man nun die Nodalia so, daß deren Stege in gleicher Weise ausgerichtet sind (Abb. 5, Fig. 2a; Taf. 2, Fig. 7) — und es ist kein Hinweis gegeben, warum man sie umgekehrt orientieren sollte —, ergibt sich erstens, daß bei ihnen ebenfalls, wie bei den Radialia, die untere Muskelgrube größer ist als die obere, also eine weitere Übereinstimmung. Ferner hat man dadurch die ebene Gelenkfläche mit den Crenellae nach oben gebracht, die groß gewellte Fläche ohne Crenellae zeigt nach unten. Hier drängt sich ein Vergleich mit den Isocriniden auf. Bei ihnen haben die untere Artikulationsfläche des Nodale und die obere Fläche des daran anschließenden Infranodale gegenüber dem normal ausgebildeten Gelenkmuster der übrigen Columnalia ein deutlich schwächer entwickeltes Relief (das weniger Zusammenhalt bietet), das man Syzygialfläche nennt. Eine noch weitere Abschwächung kann zu einer fast glatten Gelenkfläche mit nur mehr leicht angedeuteten Crenulae, also fast zu einer Synostose führen. In gewisser Hinsicht ähnlich verhält es sich bei unseren Nodalia. Während die obere Gelenkfläche deutlich ein Muster mit radialen Crenulae entwickelt hat, fehlen sie auf der unteren Fläche völlig, sie ist also glatt in diesem Sinne. Dafür hat sie allerdings fünf breite Erhöhungen und fünf weite Vertiefungen, also keine echte Syzygialfläche wie bei den Isocriniden, und schon gar keine Synostose. Diese zwar völlig abweichend gestaltete Gelenkfläche ist jedenfalls ganz ohne Crenulae einer Syzygialfläche ähnlicher als die obere Fläche mit den Crenellae, und ein Vergleich mit den Isocriniden zwingt keineswegs zur konträren Orientierung, ganz im Gegenteil. Alle oben angeführten Merkmale zusammen bewegen dazu, die Nodalia nun endgültig so zu orientieren, wie dies auf Taf. 2 und Abb. 5 geschehen ist, nämlich mit der ebenen crenulierten

Gelenkfläche nach oben, der grob gewellten glatten Gelenkfläche nach unten.

Wenden wir uns noch kurz den Cirrhensockeln und Cirrhen zu. Jedes Nodale hat fünf große, längsorientierte Cirrhensockel, demnach also fünf wirtelförmig angeordnete Cirrhen. Entsprechend den großen, kräftigen Sockeln kann man sich auch ziemlich robuste Cirrhen, möglicherweise von beträchtlicher Länge, vorstellen. Cirrhalia wurden leider bis jetzt noch nicht gefunden.

b) Krone

Vom Kelch ist uns einstweilen nur der aus den seitlich miteinander verschmolzenen Radialia bestehende Radialkranz bekannt. Der Radialkranz hat einen gerundet pentagonalen bis nahezu kreisrunden Umriß mit nur mehr ganz schwach angedeutetem Pentagon dergestalt, daß jedes Radiale mit seiner großen dorsalen Ligamentgrube etwas herausgewölbt ist (Taf. 1, Fig. 1, 2). Die Ansatzkante am Dorsalende des Radialkranzes zeigt ebenfalls einen gerundet pentagonalen Umriß mit den Ecken interradianal gelegen (Taf. 1, Fig. 2). Die Ansatzfläche ist zum großen Lumen hin beträchtlich konkav hineingezogen. Sie bietet Platz für (eventuell verkümmerte) Basalia. Sowohl die interradianal gelegenen Ecken als auch die glatte, Crenulae-lose Fläche als auch der konkave Dorsalabschluß geben den Hinweis, daß das Vorhandensein von kleinen, zum Lumen hin dickeren, randlich außen dünneren Basalia, eingebettet isoliert oder als verschmolzene Platte innerhalb der Artikulationsfläche des Radialkranzes, nicht nur möglich, sondern sehr wahrscheinlich ist. Falls Basalia vorhanden waren — gefunden wurden keine — waren sie wahrscheinlich wie die übrigen Kronenteile verkümmert und nicht mehr durch Nervenbahnen mit dem Radialkranz verbunden, denn es konnten keine derartigen Austrittsstellen beobachtet werden.

Das letzte und auch schwierigste Kapitel unserer Rekonstruktion betrifft die Arme. Einzig und allein erste Primibrachialia konnten gefunden werden, und sie sind von sehr spezifischer Ausbildung. Ihr auffallendstes Kennzeichen ist die Verlängerung des distalen Endes zu einer langen Spitze (Abb. 1, Fig. 2; Abb. 2, Fig. 1; Abb. 4; Taf. 2, Fig. 4), die keine irgendwie gestalteten Ansatzstellen für nächste Armteile ausgebildet hat. Das heißt, distal schließen keine weiteren Brachialia an, und auch seitlich findet man keine Facetten — die Arme sind somit völlig verkümmert, allein auf das umgestaltete, verlängerte erste Primibrachiale reduziert. Dafür, daß es sich bei diesem Brachiale wirklich um das PBr1 handelt, sprechen folgende Fakten: die große dorsale Ligamentgrube paßt genau zur ebensolchen des Radiale; die Artikulationsfläche ist in ihrer Morphologie genau dem des Radiale angepaßt: ist es steiler, dann auch jene beim PBr1, wie besonders in Seitenansicht gut verglichen werden kann (z. B. der schmale, hohe Radialkranz mit steilen Artikulationsflächen der Radialia Abb. 2, Fig. 2 und eine ebensolche steile Anordnung beim PBr1 Abb. 4, Fig. 1c; oder der breite und flache Radialienkranz Abb. 1, Fig. 1 und

eine flach und weit ausladende Gelenkfläche bei Fig. 1 b von Abb. 2); schließlich ist die Dorsalwand der dorsalen Ligamentgrube beim PBr1 in der Mitte hochgezogen und nicht halbkreisförmig herausgewölbt, wie man gut in Frontansicht sehen kann (Taf. 2, Fig. 4; Abb. 1, Fig. 2a, 2b; Abb. 2, bes. Fig. 1c;

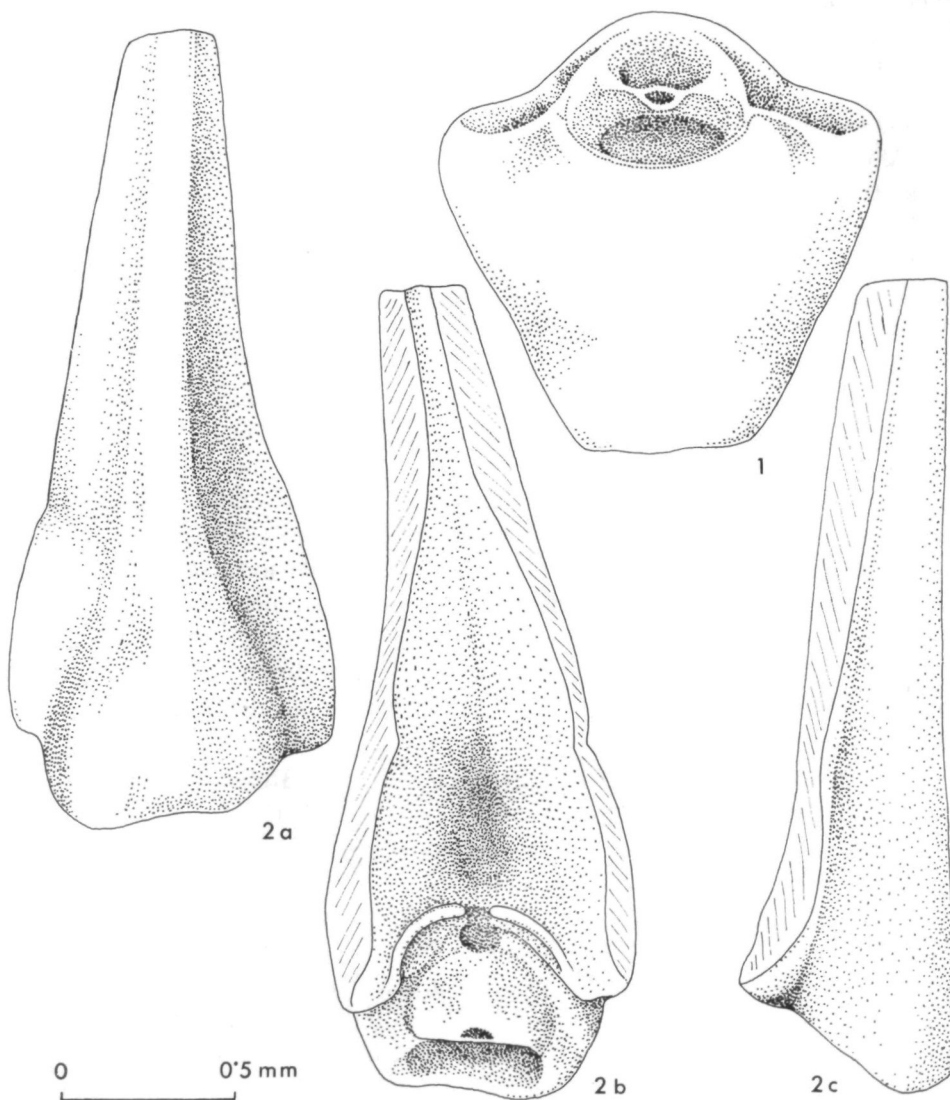


Abb. 1. *Tulipacrinus tulipa* n. g. n. sp. aus Cassianer Mergeln der Ruones Wiesen (x 21)
SE Corvara, Südtiroler Dolomiten, geschlammte Einzelelemente

Fig. 1: Radialkranz in Seitenansicht, ventral etwas korrodiert; breite Form eines adulten Exemplares

Fig. 2: PBr1, Spitze abgebrochen, eines erwachsenen Individuums. 2a: dorsal, 2b: ventral, 2c: von der Seite

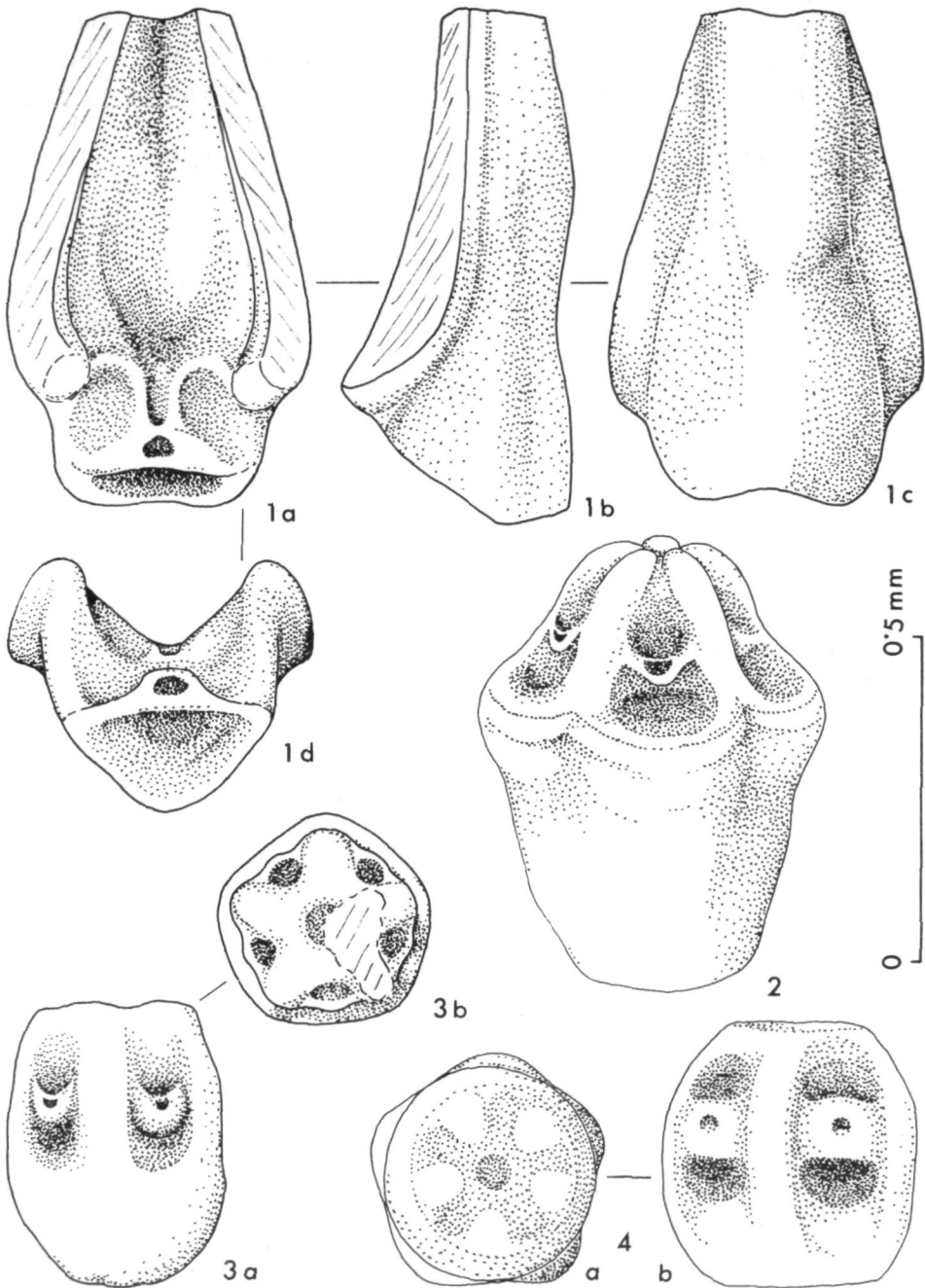


Abb. 2. *Tulipacrinus tulipa* n. g. n. sp. aus Cassianer Mergeln der Ruones Wiesen (x 21)
SE Corvara, Südtiroler Dolomiten, Italien. Juvenile Einzelemente

Fig. 1: PBr1, Spitze abgebrochen. 1a: ventral, 1b: von der Seite, 1c: dorsal, 1d: Gelenk-
verbindung muskulär

Fig. 2: schmaler juveniler Radialkranz, Facetten steil hochgezogen

Fig. 3, 4: sehr kleine Nodalia, juvenil, etwas korrodiert. 3a, 4b: Seitenansicht; 3b:
normale Gelenkfläche, abgewittert; 4a: Syzygialfläche

Abb. 4, Fig. 1a, b), aber auch in Seitenansicht durch die dorsal wieder ansteigende Außenkante klar demonstriert wird (Abb. 4, Fig. 1c; Abb. 1, Fig. 2c; Abb. 2, Fig. 1b). Dieses Merkmal scheint mir für den Nachweis sogar das wichtigste zu sein: nur dadurch, daß der proximale Dorsalrand des PBr1 in der Mitte hochgezogen ist, kann das Brachiale, das ja auf einem gerundet herausgewölbten Dorsalrand des Radiale aufsitzt (vgl. Taf. 1, Fig. 1; Abb. 1, Fig. 1), auswärts und leicht abwärts aufgeklappt werden (Abb. 6, Fig. 3); wäre sein proximaler Dorsalrand nicht hochgezogen, wäre das Brachiale schon nach ganz schwacher Auswärtsbewegung blockiert. Diese spezielle Anpassung aber schließt mit großer Wahrscheinlichkeit und am ehesten aus, daß proximalwärts an unser Brachiale noch weitere Armteile anschließen. Als vierter Punkt muß noch erwähnt werden, daß die verlängerten Brachialiaspitzen in ihrer gesamten Länge mit verhältnismäßig breiten Streifen bei geschlossenem Zustand der Krone fest und lückenlos aneinander schließen (vgl. z. B. Abb. 1, Fig. 2b, 2c; Abb. 6, Fig. 2). Zusammenfassend ist also zu sagen, daß nach den bisherigen Gegebenheiten alles dafür spricht, daß die Arme unserer Crinoide tatsächlich auf die speziell gestalteten, enorm vergrößerten bzw. verlängerten und distal spitz zulaufenden ersten Primibrachialia reduziert worden sind.

c) Analoge Beispiele

Bevor wir ungläubig ob der fast völlig armlos vorzustellenden Crinoide — die modifizierten Brachialia ersetzen schließlich keineswegs bewegliche Arme, sondern bieten mit ihrem vergrößerten Hohlraum nur Platz für den Weichkörper des Tieres bzw. bedecken und schützen ihn auf der Ventralseite vollkommen — diese Rekonstruktions-Möglichkeit ablehnen wollen, schauen wir uns doch um, ob nicht auch andere Crinoiden mit reduzierten oder fehlenden Armen lebensfähig geblieben sind. Da stoßen wir auf eine Fülle von ganz ähnlichen Beispielen, von denen ich aus dem Paläozoikum nur etwa herausgreifen will: *Pygmaeocrinus* (Disparida, Inadunata) aus dem Silur-Devon von Böhmen, dessen Arme auf je zwei Primibrachialia reduziert sind, einem ersten ganz kleinen viereckigen, und auf ein zweites großes, verlängertes, rhombenförmig distal zugespitztes mit innerem großen Hohlraum, das unserem in der Gestalt verblüffend ähnlich sieht und in der Funktion völlig gleichkommt. Oder ein jüngerer Beispiel: *Proholopus* (Cyrtocrinida, Articulata) aus Jura-Kreide Europas ähnelt in der Reduktion und Funktion der Armfragmente unserer Art weitgehend. Außerdem erinnere man sich an die zahlreichen Mikrocrinoiden aus dem Unterkarbon Europas und aus dem Perm von Timor (Hybocrinida), die ebenfalls schon mit nur ganz verkümmerten oder gar keinen Armen ausgekommen sind. Sie allesamt konnten ganz offensichtlich Lebensräume erobern, an denen ein so reichliches Nahrungsangebot herrschte, daß sie nicht erst mit den Armen Nahrung herbeistrudeln, sondern bloß ihre Kronen oder Oralien öffnen mußten und das Wasser samt der beinhaltenden Nahrung durchströmen ließen. So konnten sie auf die Arme verzichten und sich auf spezialisierte schützende Abdeckplatten für die Ventralseite beschränken.

d) Gesamtcharakteristik

Nachdem nun alle bisher vorhandenen Elemente unserer Crinoide einzeln in ihrer Stellung und Orientierung überlegt worden sind, können wir zur Rekonstruktion des gesamten Individuums schreiten. Die Crinoide besteht aus Krone mit Stiel. Die Krone ist stark reduziert: Radialkranz, wahrscheinlich kleine Basalia, gänzlich verkümmerte Arme. Wegen der verkümmerten Arme ist auszuschließen, daß es sich um eine Schwebcrinoide mit Stielfragment

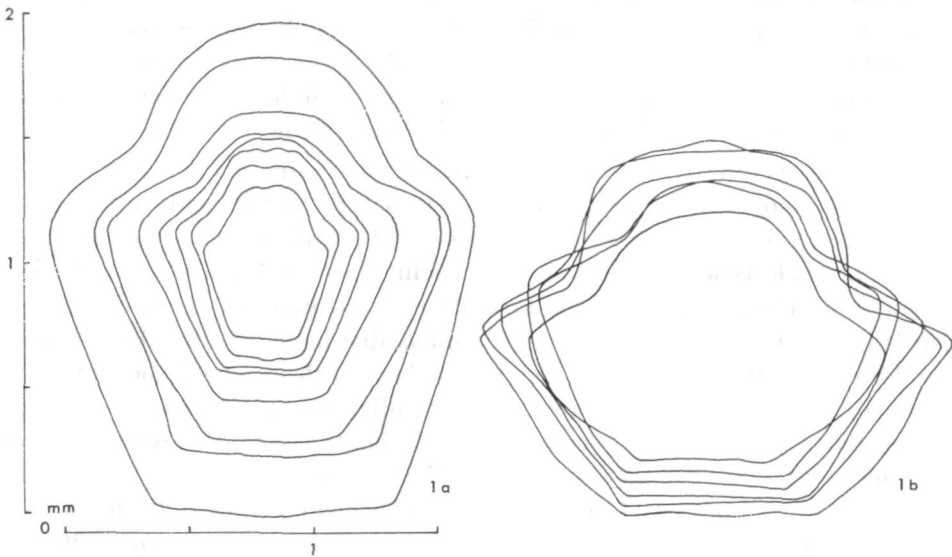


Abb. 3

Fig. 1a: Längsschnitte der Radialkränze von *Tulipacrinus tulipa* n. g. n. sp. aus Cassianer Mergeln der Ruones Wiesen (x 21) SE Corvara, Südtiroler Dolomiten, Italien. Juvenile bis adulte Radialkränze, zeigen die Variabilität innerhalb der vorwiegend hohen Formen. Fig. 1b: Längsschnitte von Radialkränzen von *Tulipacrinus* sp. aus Cassianer Mergeln des Anrisses NW Pedraces, Gadertal in Südtirol, Italien (x 90). Wie der Vergleich mit 1a zeigt, sind die Radialkränze aus diesem Fundpunkt verhältnismäßig breiter und niedriger. Einstweilen sind von hier keine weiteren Elemente bekannt. Es kann daher noch nicht geklärt werden, ob es sich bei den RKR um als Standortvariante anzusehende Vertreter von *T. tulipa* handelt, oder ob diese Form als Unterart oder Art abzutrennen sein wird

handeln könnte. Die Crinoide sitzt also mit ihrem kurzen, aus kräftigen Nodalia und dünnen Internodalia bestehenden Stiel fest. Die robusten Cirrhensockel lassen auf wirtelförmig angeordnete, kräftige und vielleicht lange Cirrhen schließen, deren proximal gelegene möglicherweise auch z. T. die Arme ersetzt haben. Die fünf Arme sind jeweils auf das erste Primibrachiale reduziert, welches am ventral hochgezogenen Ende der (miteinander verschmolzenen) Radialia direkt aufsitzt und distal zu einer dünnen Spitze verlängert ist. Diese PBr1 schließen bei geschlossener Krone an ihrer gesamten Länge dicht an-

einander und können beim Öffnen um 30—45° nach außen aufgeklappt werden. Nach den Maßen der Krone und der Stielglieder ist unsere Crinoide eine Mikrocrinoide.

3. Systematische Stellung

Unsere Mikrocrinoide gehört eindeutig zu den Articulata. Ihre Stellung innerhalb einer der schon bekannten Ordnungen der Articulata ist jedoch mehr als fraglich. Wenn man auch zu bedenken hat, daß durch die kräftige Reduktion vor allem innerhalb der Krone viele (ehemalige) Merkmale verloren gegangen sind, die über ihre phylogenetische Herkunft und Zusammenhänge hätten Aufschluß geben können, so sind uns doch solche vor allem des Stieles überliefert worden, die auch durch Reduktion nicht beeinflußt werden, wie etwa die Ausbildung von Nodalia oder der Artikulationsflächen.

Mit den Isocrinida hat unsere Mikrocrinoide die Nodalia mit Cirrhen gemeinsam und auch die Syzygialfläche zwischen Nodale und Infranodale. Allerdings ist diese Syzygialfläche bei unserer Crinoide total anders gestaltet als die normale Gelenkfläche. Außerdem fehlt unserer Art die petaloide Anordnung der Crenellae, ein Charakteristikum der Isocrinida. Es wird zwar bei den Holocrinidae, einer Familie der Isocrinida, durch die Gattung *Moenocrinus* durchbrochen, die nicht nur petaloide, sondern auch radiale Anordnung der Crenulae aufweist, unsere Art aber hat nur radiale Crenellae und das wichtige Merkmal der anders skulpturierten Syzygialfläche. Die reduzierte Krone unserer Crinoide steht außerdem im Gegensatz zu den Isocrinida. Trotzdem scheint mir unsere Form zu dieser Ordnung noch die nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen zu haben. Eine klare Stellung soll jedoch erst anhand von weiterem Material, nicht aufgrund einer einzigen, aus Einzelteilen rekonstruierten Art herausgearbeitet werden.

Die wichtigsten Unterschiede zu den anderen, infolge ihres Stieles vergleichbaren Ordnungen sollen noch kurz erwähnt werden. Bei den Milleriocrinida ist nur ein proximaler Stielteil pentagonal, der Rest rund; die Crenellae sind wie bei unserer Art radial; aber es fehlen ihnen Nodalia und Cirrhen. Die Bourgueticrinida haben ebenfalls keine Nodalia und Cirrhen, außerdem haben die Columnalia einen Mittelsteg. Ebenfalls oft reduzierte Kronen oder Kelche wie unsere Form haben die Cyrtocrinida, und die Columnalia ihres Stieles haben wie unsere Crinoide auf den Gelenkflächen randliche radiale Crenellae. Es fehlen ihnen aber durchwegs im Gegensatz zu unserer Form Nodalia und Cirrhen.

4. Charakteristik der Mikrocrinoide

Familia: Tulipacrinidae n. fam.

Diagnose: Theka aus fünf Radialia ohne sichtbare Sutura oder direkt aus einem verschmolzenen kompakten Radialkranz. Basalia \pm vorhanden. Arme reduziert auf je ein einziges oder einige Brachialia, umgewandelt zu starren

Platten, die bei geschlossenem Zustand die Ventralseite der Theka vollkommen abschließen. Verbindung zwischen Radialia und Brachialia muskulär. Stiel kurz, aus pentagonalen Columnalia. Nodalia mit fünf Cirrhen in Wirtelstellung, Syzygialfläche zwischen Nodale und Infranodale. Normale Gelenkflächen der Columnalia mit randlichen radialen Crenulae. Befestigungsart des Stielfußes noch unbekannt.

Bisher bekanntes Alter und Verbreitung: Obertrias der Tethys.

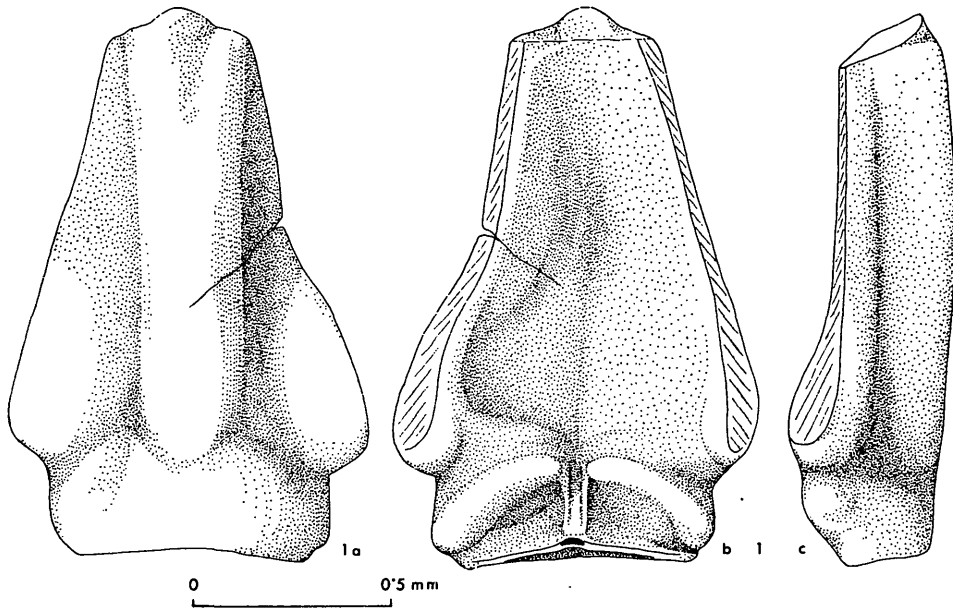


Abb. 4. PBr1 von *Tulipacrinus tulipa* n. g. n. sp. aus Zlambachmergeln (Sevat) des Thälerergrabens (S 727) N Lofer, Salzburg, Österreich. Die Spitze ist abgebrochen

Fig. 1a: dorsal, 1b: ventral, 1c: von der Seite

Genus: *Tulipacrinus* n. g.

Derivatio nominis: tulipa (lat.) = Tulpe; nach der Form der wie eine Tulpenblüte aussehenden Krone des Generotypus.

Generotypus: *Tulipacrinus tulipa* n. g. n. sp.

Diagnose: Mikrocrinoide. Krone reduziert auf einen verschmolzenen Radialkranz und erste Primibrachialia, die distal verlängert und zugespitzt sind. Sie schließen auf ganzer Länge dicht aneinander. Die umgewandelten PBr1 sitzen mit muskulärer Verbindung den ventral liegenden Artikulationsflächen der Radialia auf. Radialkranz robust, kompakt, PBr1 dünn und zart. Basalia — verschmolzen oder isoliert — wahrscheinlich vorhanden, unbekannt. Stiel kurz, aus Nodalia und Internodalia. Nodalia kräftig, größer als die übrigen Columnalia, mit fünf großen Cirrhensockeln besetzt. Artikulationsflächen mit radialen randlichen Crenulae. Syzygialfläche zwischen Nodalia und Infranodalia

nicht wie bei Isocrinidae in Form eines abgeschwächten Reliefs der normalen Gelenkfläche ausgebildet, sondern völlig eigenständig andersartig. Ausbildung der Cirrhen und Befestigungsart des Stieles unbekannt.

Alter und Verbreitung: Obertrias der Tethys: Unterkarn (Cordevol, Cassianer Schichten) von Südtirol, Italien; Rhät (Sevat, Zlambachmergel), Nördliche Kalkalpen, Österreich.

Tulipacrinus tulipa n. g. n. sp.

(Abb. 1—6, Taf. 1—2)

Derivatio nominis: tulipa (lat.) = Tulpe; nach der Tulpenform der Krone.

Holotypus: Radialkranz Taf. 1, Fig. 1. Sammlung Kristan-Tollmann, Geologisches Institut der Universität Wien, V 101.

Locus typicus: Ruones Wiesen, Hanganriß N Kote 2025 am Westabfall der Pralongia SE Corvara, Südtiroler Dolomiten, Italien; Fundpunkt x 21.

Stratum typicum: Alpine Obertrias. Unterkarn, Cordevol, Cassianer Schichten.

Weitere Fundpunkte: Cassianer Schichten (Cordevol) der Rutschung Tamarin N Cortina, Südtirol (R 694). Zlambachmergel (Sevat) des Thälerergrabens 3 km N Lofer, Salzburg (S 727), Österreich.

Material: Locus typicus: 47 Radialkränze, 3 PBr1, 12 Nodalia, 2 Infra-nodalia. Fundort Tamarin: 1 PBr1, 1 Nodale. Fundort Thälerergraben: 1 PBr1.

Vorkommen von *Tulipacrinus* sp. (Abb. 3, Fig. 1b): Cassianer Schichten (Cordevol) der großen Rutschung NW oberhalb Pedraces, linke Seite des Gadertales in Südtirol; x 77: 1 Radialkranz, x 81: 1 RKr, x 90: 11 RKr.

Aufbewahrung: Sammlung Kristan-Tollmann, Geologisches Institut der Universität Wien.

Diagnose: Mikrocrinoide. Kelch und Arme verkümmert. Stiel kurz, gerundet pentagonal, mit Nodalia und Cirrhen.

Theka: Reduziert auf fünf miteinander seitlich zu einem Kranz verschmolzene Radialia. Basalia wahrscheinlich vorhanden, noch nicht bekannt. Radialkranz sehr kompakt und robust, bei jugendlichen, kleineren Exemplaren schmal und hoch, bei adulten breit kegelförmig mit waagrecht abgeschnittener Dorsalspitze, in Aufsicht gerundet fünfeckig bis fast kreisrund. Dorsale pentagonale Ansatzstelle konkav eingezogen. Gelenkfacetten der Radialia ventral gelegen, sehr groß, zum zentralen Lumen zu hochgezogen. Dorsale Ligamentgrube besonders groß, meist bis zu dreiviertel kreisförmig dorsal herausgewölbt.

Brachia: Reduziert auf fünf umgebildete PBr1, die in eine langgezogene Spitze distal auslaufen. Sie sind verhältnismäßig dünnwandig, ventral mit breiter, langer Höhlung, dorsal in ganzer Länge mit einer schmalen Rippe im Mittelabschnitt versehen. Ihre Gelenkfläche ist der ventral hochgezogenen der

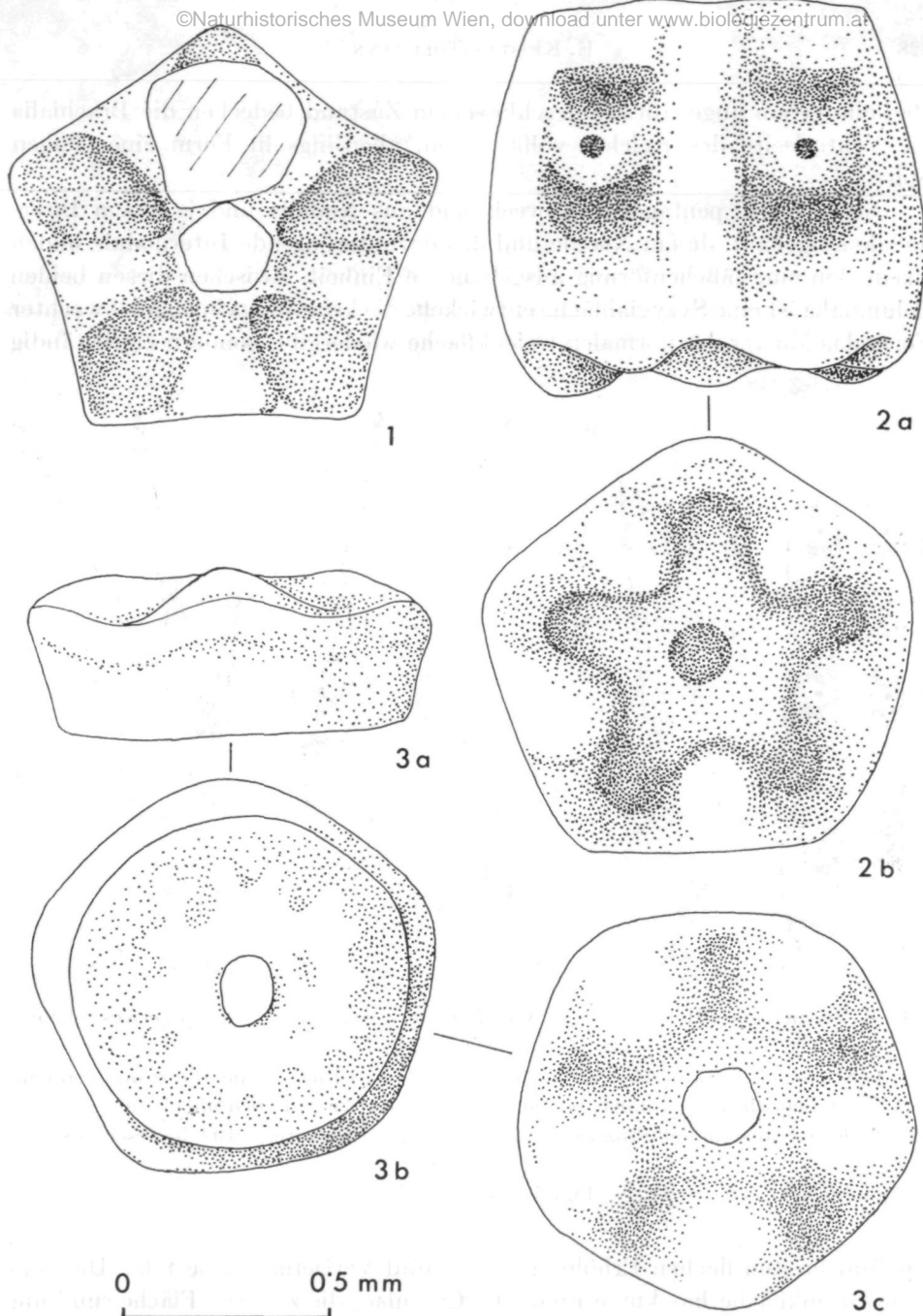


Abb. 5. Columnalia von *Tulipacrinus tulipa* n. g. n. sp. aus Cassianer Mergeln der Ruones Wiesen (x 21) SE Corvara, Südtiroler Dolomiten, Italien

Fig. 1: Syzygialfläche (Distalseite) eines scharfkantig pentagonalen Nodale mit kräftigen, fast bis zum pentagonal begrenzten großen Lumen reichenden Vertiefungen. Die Proximal-seite mit normaler Gelenkfläche ist auf Taf. 2, Fig. 3 abgebildet

Fig. 2: Nodale, 2a: von der Längsseite, 2b: Syzygialfläche

Fig. 3: Internodale, 3a: von der Längsseite, unterhalb von 2a anschließend zu denken; 3b: normale Gelenkfläche, stark abgewittert, auf der Distalseite; 3c: Syzygialfläche auf der Proximalseite, anschließend an 2b, jedoch heruntergeklappt, zu denken. Im Gegen-satz zu der nahezu kreisrunden Artikulationsfläche von 3b ist ein zweites Internodale auch auf der Distalseite so wie proximal pentagonal

Radialia genau angepaßt. In geschlossenem Zustand bedecken die Brachialia die Ventralseite des Kelches vollkommen, allerdings in Form einer hohen Spitze.

Stiel: Kurz, pentagonal, abwechselnd aus Nodalia und je einem Internodale aufgebaut. Je ein Nodale und das darunterliegende Internodale bilden zusammen eine fäßchenförmig ausgebauchte Einheit. Zwischen diesen beiden Columnalia ist eine Syzygialfläche entwickelt, die keineswegs in abgeschwächter Form das Muster der normalen Gelenkfläche wiedergibt, sondern eigenständig

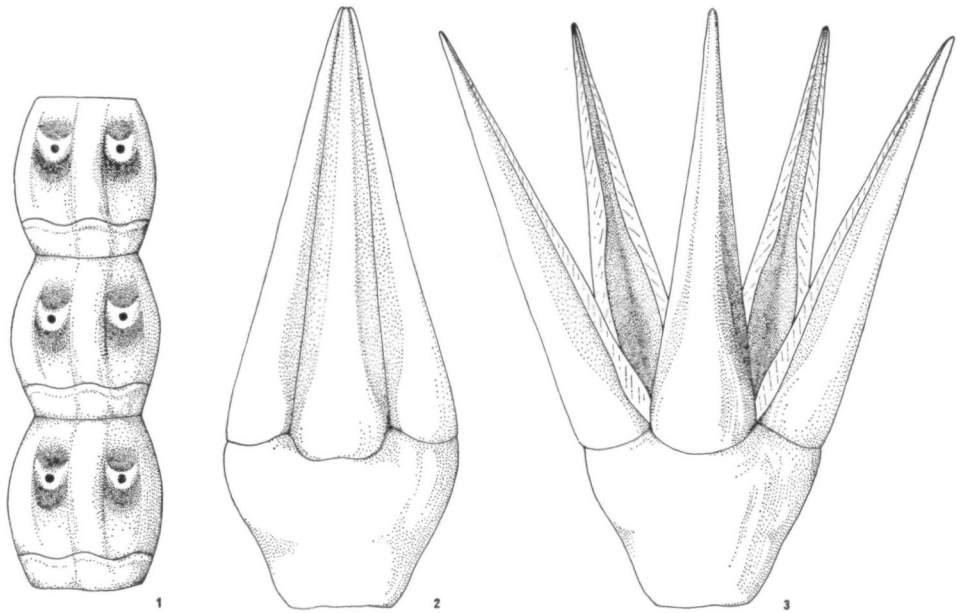


Abb. 6. Versuch einer Rekonstruktion von *Tulipacrinus tulipa* n. g. n. sp., etwas schematisiert

Fig. 1: Stielstück aus abwechselnd je einem Nodale und Infranodale, die zusammen eine fäßchenförmige Einheit bilden. Aussehen der Cirrhen noch unbekannt

Fig. 2: Krone aus Radialkranz und umgebildeten, verlängerten PBr1 in geschlossenem Zustand

Fig. 3: geöffnete Krone

aus fünf breiten flachen Erhöhungen und fünf Vertiefungen besteht. Die normale Gelenkfläche hat kurze randliche Crenulae, die zentrale Fläche rund um das große Lumen ist vertieft — bei der proximalen Seite der Nodalia; bei der distalen Artikulationsfläche des Internodale ist sie entsprechend erhöht. Die Nodalia sind fast dreimal so hoch als die Internodalia, sehr kräftig, mit fünf Cirrhensockeln besetzt. Die Cirrhensockel sind sehr groß, in die Länge gestreckt (etwa halb so lang wie die Nodalienlänge), mehr proximalwärts gerückt, randlich nicht scharf begrenzt, aus zwei großen Muskelgruben übereinander mit dickem, leicht distal durchgebogenem Steg dazwischen.

Cirrhenn und Stielende noch unbekannt.

Oberfläche fein gerunzelt bis gekörnelt, je nach Erhaltung.

Maße: Radialkränze bis 2 mm hoch, $1\frac{1}{2}$ mm Durchmesser (Pedraces bis 2 mm). Krone 4 bis maximal 5 mm hoch, $1\frac{1}{2}$ mm Durchmesser (bis maximal 2 mm bei Formen von Pedraces) im geschlossenen Zustand.

Alter und Verbreitung: Siehe Gattungsdiagnose.

5. Literatur

Weitere Literaturangaben in den zitierten Arbeiten.

- KRISTAN-TOLLMANN, E. (1977): Zur Gattungsunterscheidung und Rekonstruktion der triadischen Schwebereinoiden. — *Paläont. Z.*, **51**: 185–198, 8 Abb. — Stuttgart.
- PISERA, A. & DZIK, J. (1979): Tithonian crinoids from Rogoźnik (Pieniny Klippen Belt, Poland) and their evolutionary relationships. — *Eclogae geol. Helv.*, **72**: 805–849, 15 Abb., 5 Taf. — Basel.
- SIEVERTS-DOECK, H. (1978) [in:] MOORE, R. C. & TEICHERT, C. [Hrsg.]: Treatise on Invertebrate Paleontology Part T, Echinodermata 2, vol. 3. — Boulder/Colorado (Geol. Soc. Amer.).

Tafelerklärungen

Tafel 1

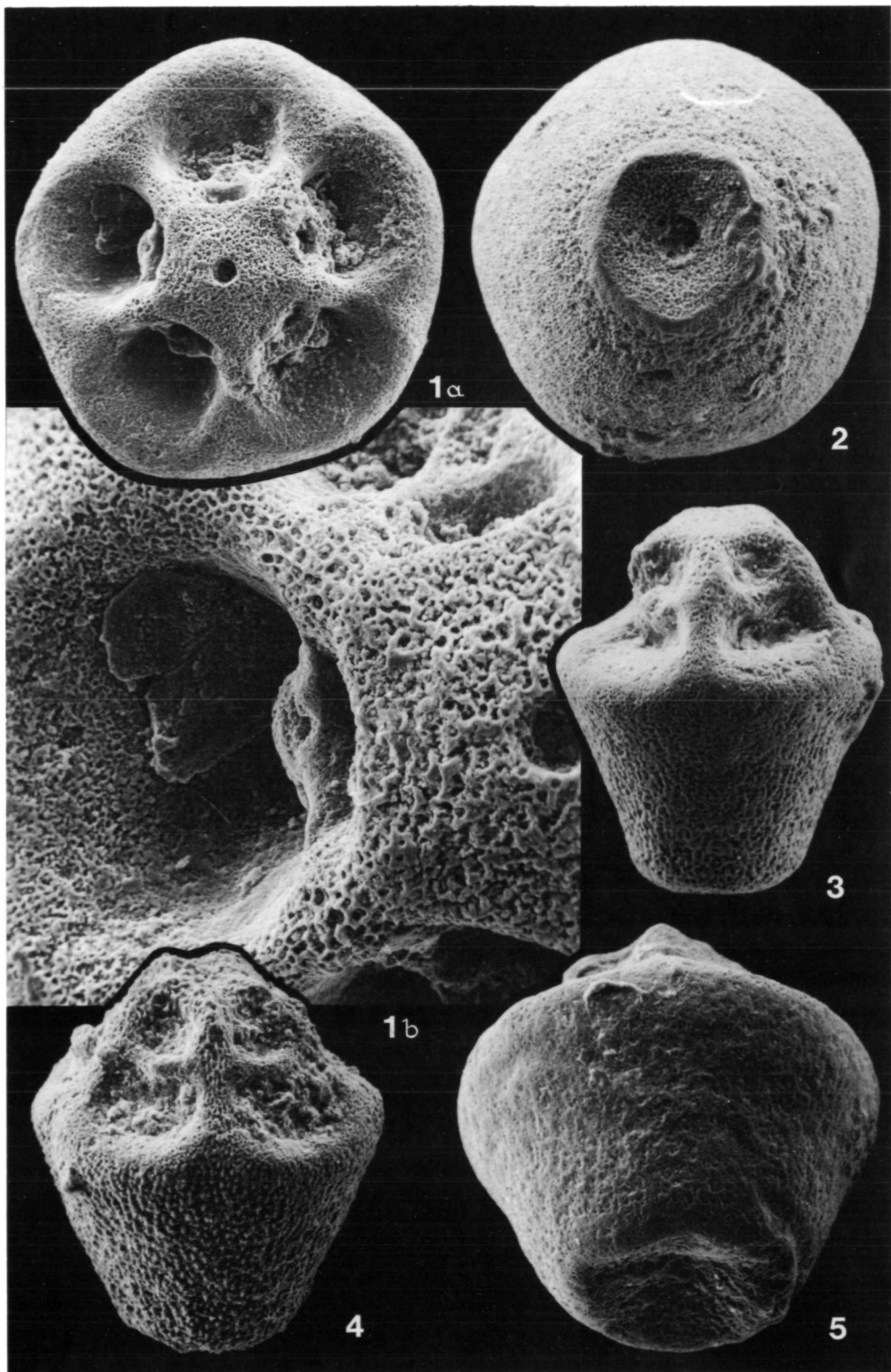
Radialkränze von *Tulipacrinus tulipa* n. g. n. sp. aus Cassianer Mergeln der Ruones Wiesen, x 21, SE Corvara (Fig. 1–4) und des Anrisses NW Pedraces, x 77, Gadertal (Fig. 5), in Südtirol, Italien.

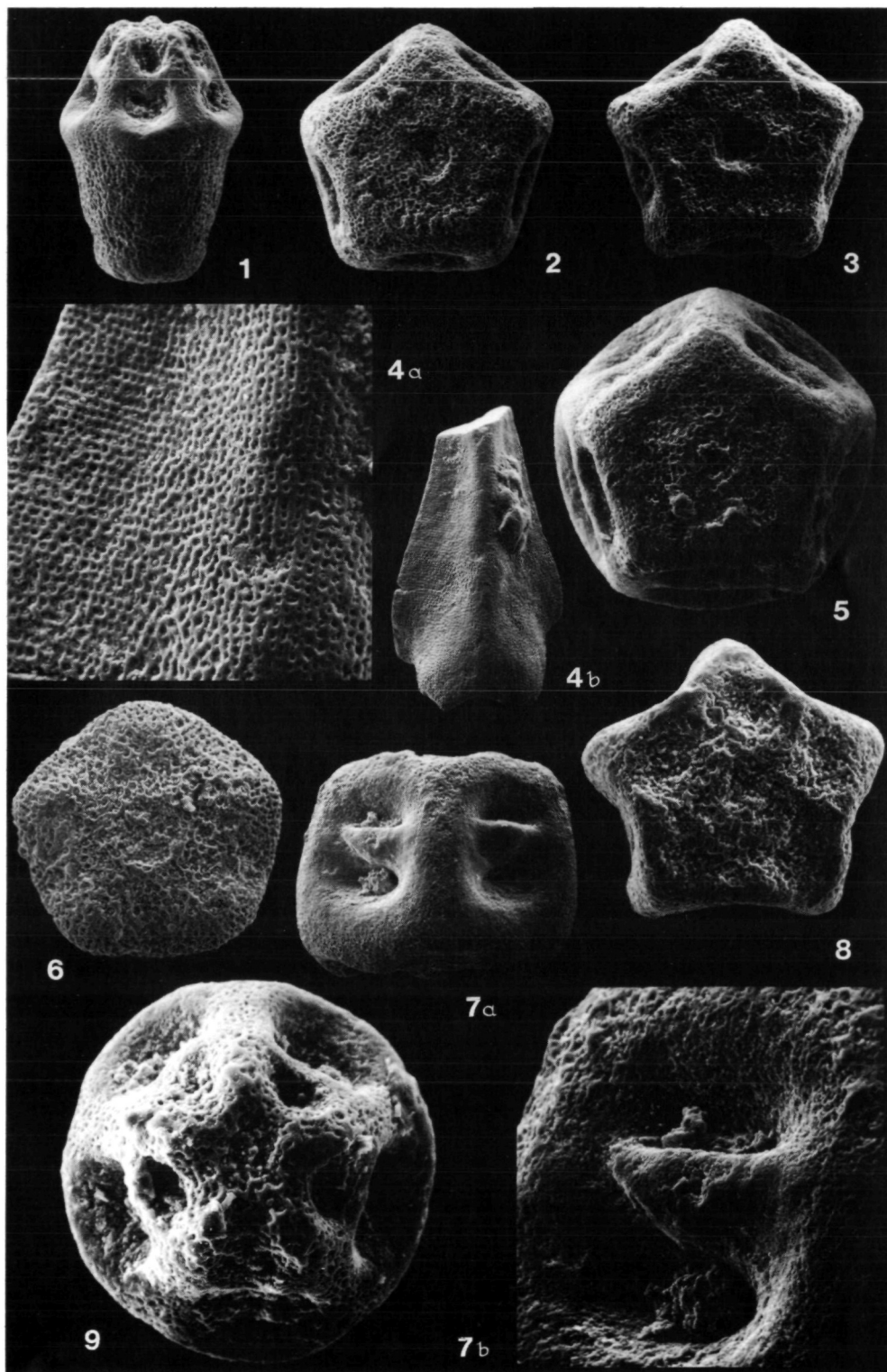
- Fig. 1: Holotypus von der Ventralseite; breites, adultes Exemplar; Zentralteil korrodiert; Vergr. $40\times$.
1b: Ausschnitt von 1a links, $120\times$.
- Fig. 2: Radialkranz von der Dorsalseite, $40\times$.
- Fig. 3–4: Seitenansicht von schlanken juvenilen Exemplaren, $80\times$.
- Fig. 5: Ansicht eines RKR von schräg unten, zeigt wie Fig. 2 die konkave dorsale Ansatzstelle; $60\times$.

Tafel 2

Einzelelemente von *Tulipacrinus tulipa* n. g. n. sp. aus Cassianer Mergeln der Ruones Wiesen SE Corvara, Südtirol, Italien (x 21).

- Fig. 1, 9: Radialkranz, juvenil, in Seitenansicht 1: $50\times$; ventral 9: $100\times$. Durch einen Längsschliff wird vielleicht zu klären sein, ob dorsal eventuell Basalia oder ein Columnale oder beides anschließen.
- Fig. 2, 3, 5: Normale Artikulationsfläche mit Crenulae auf der Proximalseite von Nodalia, in verschieden guter Erhaltung. 2,3: $35\times$, 5: $50\times$.
- Fig. 4: PBr1 von der Dorsalseite. 4a: Detail der Oberfläche, $100\times$; 4b: $25\times$, Spitze abgebrochen.
- Fig. 6: Internodale, Syzygialfläche, $50\times$.
- Fig. 7: Nodale in Seitenansicht, 7a: $35\times$, 7b: Cirrhensockel, $100\times$.
- Fig. 8: Nodale, Syzygialfläche, $75\times$.





Über Reste eines großen Ichthyosauriers aus den Buchensteiner Schichten (ladinische Stufe der Trias) der Seceda (NE St. Ulrich/Ortisei, Prov. Bozen, Italien)

Von E. KUHN-SCHNYDER ¹⁾

(Mit 7 Textabbildungen)

Manuskript eingelangt am 11. Juli 1979

Zusammenfassung

Aus den Buchensteiner Schichten (Unter-Ladin, Mittel-Trias) der Seceda (NE St. Ulrich/Ortisei, Prov. Bozen, Italien) werden Reste eines großen Ichthyosauriers beschrieben. Es handelt sich vor allem um Wirbelzentren, Neuralbogen und Rippenfragmente der Beckenregion, neben wenigen Fragmenten der Hinterextremität. Eine sichere Zuweisung zu einer der bekannten Arten der Trias ist gegenwärtig nicht möglich. Einige Merkmale sprechen für die Zugehörigkeit zu den Shastasauridae.

1. Einleitung

Die Herren M. STROBL (jetzt A-6456 Obergurgl, Tirol) und J. COMPLY (I-39042 Brixen, Südtirol) überbrachten dem Paläontologischen Institut der Universität Zürich vor einigen Jahren das dieser Beschreibung zugrunde liegende Material. Sie hatten es auf einer Exkursion in den Seceda-Abstürzen (NE St. Ulrich/Ortisei, Prov. Bozen, Italien) 1969 im Schutt entdeckt und geborgen. Die Fundstelle wurde von ihnen in der Folge noch mehrmals besucht, wobei sie weitere Reste beibringen konnten.

Für die Überlassung des Materiales zur Bearbeitung und für den Fundbericht sei den beiden eifrigen Sammlern vielmals gedankt. Die schwierige Präparation wurde in den Werkstätten des Paläontologischen Institutes von den technischen Mitarbeitern Urs OBERLI und Alfred FASSNACHT ausgeführt. Die Zeichnungen fertigte Herr O. GARRAUX an. Prof. Dr. H. RIEBER, der die Fundstelle persönlich kennt, lieferte die stratigraphischen Angaben und stellte mir die Hilfsmittel seiner Institutes zur Verfügung. Dafür möchte ich den genannten Herren herzlich danken. Der vorliegende kleine Beitrag ist Herrn Kollegen H. ZAPFE gewidmet, hat er sich doch nie gescheut, neben seinen mustergültigen und gewichtigen Arbeiten über fossile Säugetiere, auch bescheidenen Funden aus der Trias seine ganze Aufmerksamkeit zu schenken.

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Emil KUHN-SCHNYDER, Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, Künstlergasse 16, CH-8006 Zürich. — Schweiz.

2. Lage und Stratigraphie des Fundpunktes (Abb. 1)

In zuvorkommender Weise stellte mir Prof. Dr. H. RIEBER folgende Angaben über die Lage und stratigraphische Stellung des Fundpunktes zur Verfügung.

Fundort: Hangschutt unmittelbar unterhalb der Steilwand nahe der Pana-Scharte am Nordabfall der Seceda NE St. Ulrich/Ortisei (Prov. Bozen, Italien).

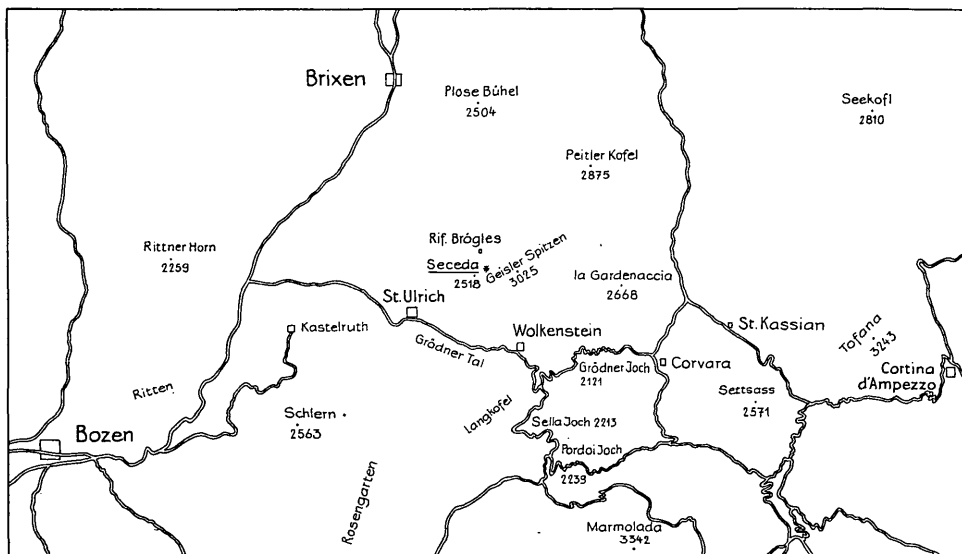


Abb. 1. Lage des Fundortes. Nach H. RIEBER

Fundschicht: Buchensteiner Schichten. Graugrüne, stark kieselige Knollenkalke. Neben gleichmäßig verteilter Kieselsäure treten knollen- und fladenförmige Kieselsäurekonkretionen auf. Der hohe Kieselsäureanteil erschwerte die Präparation des Sauriers außerordentlich.

Stratigraphisches Alter: Der Saurierrest stammt höchstwahrscheinlich aus einem Horizont der Buchensteiner Schichten, der sich 3 bis 4 m über der Oberkante der Unteren Bänderkalke befindet. Zusammen mit dem Saurierrest wurden keine Fossilien gefunden, die eine Datierung zugelassen hätten. Nach dem Gestein, der Ausbildung der Buchensteiner Schichten an der Seceda und den Fundumständen zu schließen, stammt der Saurierrest wahrscheinlich aus der curionii-Zone (Unter-Ladin, Mitteltrias).

3. Beschreibung des Materiales

Trotzdem die Reste nicht im Anstehenden gefunden wurden, handelt es sich offenbar um solche eines Individuums. Wegen dieser Fundumstände ist es nicht mehr sicher festzustellen, auf welcher Körperseite der Kadaver bei

der Einbettung zu liegen kam. Es liegen vor: vier Gruppen von Wirbelzentren, deren einzelne Wirbelkörper ihre Verbindung untereinander bewahrt haben, wozu sich drei isolierte Wirbelkörper gesellen. Ferner sind losgelöste, isolierte Neuralbogen und eine größere Zahl von Rippenfragmenten erhalten. Von Gliedmaßenknochen konnten ein Pubisfragment sowie ein proximales Femurende bestimmt werden. Nachträglich überbrachten die Sammler noch ein Gesteinsstück mit einem Tibia-Rest, einem Podialknochen und dem Rest eines Dornfortsatzes. Es ist wahrscheinlich, daß der Kadaver des Sauriers als Ganzes eingebettet wurde, eine gewisse Zeit der Mazerierung unterlag, wobei sich die Neuralbogen von den Wirbelkörpern lösten und die Gliedmaßenknochen aus ihrem natürlichen Verband verschwemmt wurden. Anzeichen des Einflusses einer Strömung konnten nicht beobachtet werden.

Durch den Belastungsdruck sind beinahe alle Elemente des Skelettes außerordentlich stark zusammengepreßt worden. Von Interesse ist die Erhaltung jener Skelettelemente, die eine bilaterale Symmetrie besitzen und die in Seitenlage eingebettet worden sind. Die eine Seite blieb mehr oder weniger körperlich erhalten, während die andere Seite wie glatt gepreßt erscheint. Diese Deformation zeigen manche Wirbelzentren und die Neuralbogen. Bei den letzteren ist der eine Fuß des Neuralbogens kräftig, während der andere als relativ dünne Platte vorliegt (Abb. 6h). Dafür bieten sich zwei Erklärungen an:

1. Die körperlich erhaltene Seite ist jene Partie, die zuerst im Sediment eingebettet wurde und dadurch vor mechanischen Einwirkungen geschützt war, während die andere Seite längere Zeit am Meeresgrund freilag und der Erosion ausgesetzt war.

2. Die Erosion der einen Seite erfolgte erst nachträglich, nachdem das Fossil aus dem Schichtverband freigesetzt und der Witterung ausgesetzt war.

Die erste Möglichkeit erscheint mir die wahrscheinlichere. Wegen der starken Deformation der Knochen sind sichere Maße nicht zu ermitteln. Die Farbe der Knochen ist mittel- bis dunkelgrau, öfters mit bräunlichem Einschlag.

a. Achsenskelett

Wirbelzentren

Es liegen vier Gruppen von Wirbelzentren (A—D) vor, bei denen die aufeinanderfolgenden Wirbelkörper ihre Verbindung untereinander mehr oder weniger bewahrt haben. Gruppe A mit sechs vollständigen Zentren, B mit acht, C mit vier und D mit drei. Dazu kommen drei isolierte Wirbelzentren. Nur die Gruppe A ist in reiner Seitenlage eingebettet worden. Die Kompression der Wirbelkörper ist außerordentlich stark. Einzig ihr anteroposteriorer Durchmesser kann als annähernd sicheres Maß angegeben werden.

Gruppe A (Abb. 2a, b): Diese Gruppe besteht aus sechs hintereinanderliegenden Wirbelkörpern, an deren Front noch ein Körperfragment anliegt. Die Wirbelkörper sind gegeneinander verschoben, so daß sie eine Stufenreihe

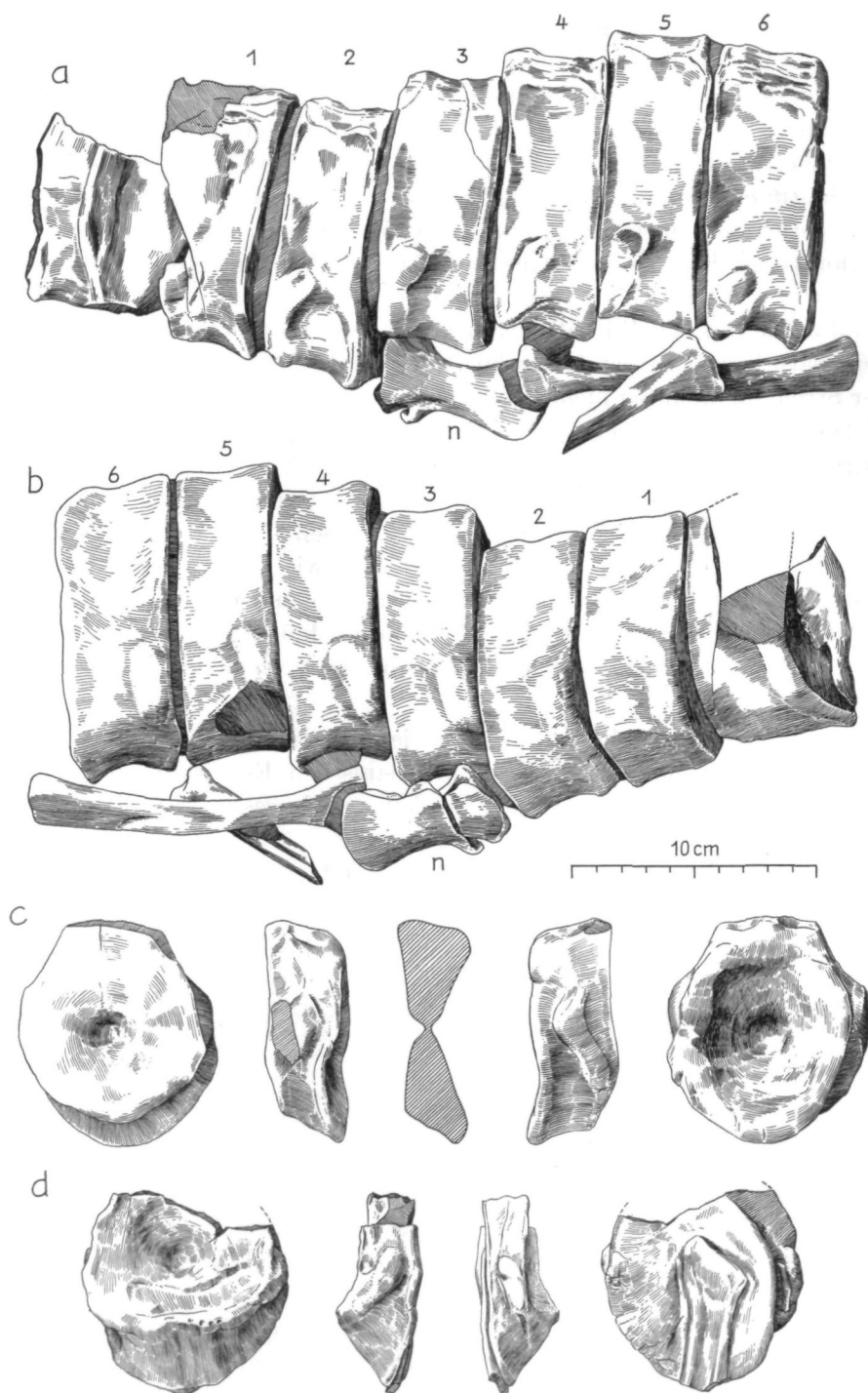


Abb. 2. *Shastasaurus* (?) sp. a, b Wirbelzentren, Gruppe A, a von links, b von rechts. n Neuralbogen. c isoliertes Wirbelzentrum mit Längsschnitt. d isoliertes Wirbelzentrum mit prox. Rippenende. Buchensteiner Schichten (Unterladin, Mitteltrias), Seceda, NE St. Ulrich/Ortisei (Prov. Bozen, Italien)

bilden. Die rechte Seite jedes Wirbelkörpers zeigt erhabene längliche Apophysen. Da bei Ichthyosauriern in der Halsregion Di- und Parapophysen auftreten, handelt es sich bei den Apophysen wahrscheinlich um Synapophysen, d. h. um verschmolzene Di- und Parapophysen. *Toretocnemus* aus der Trias

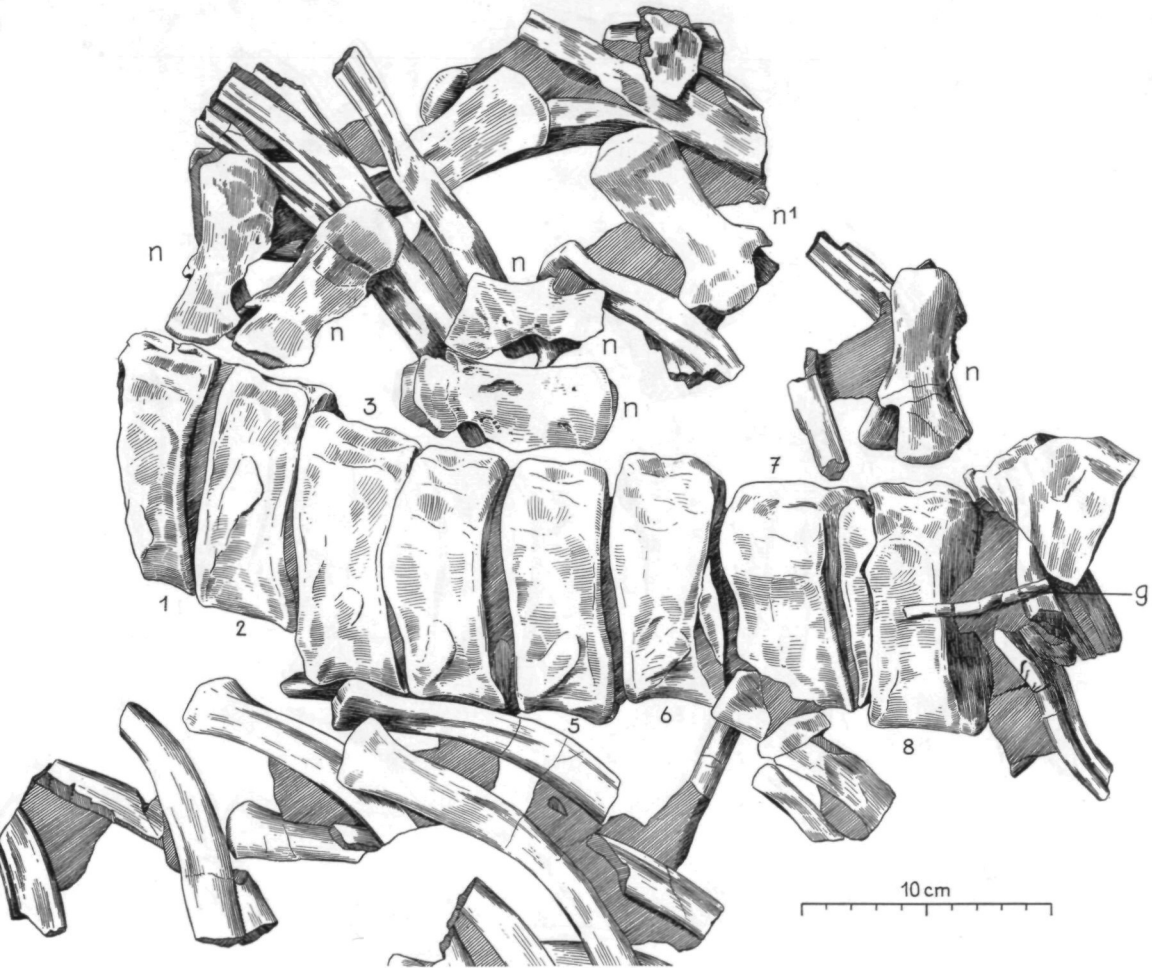


Abb. 3. *Shastasaurus* (?) sp. Wirbelzentren, Gruppe B, von links. n Neuralbogen. g Gastrale. Buchensteiner Schichten (Unterladin, Mitteltrias), Seceda NE St. Ulrich/Ortisei (Prov. Bozen, Italien)

besitzt sogar auch im Rumpfbereich Di- und Parapophysen. Die Synapophysen setzen in der Mitte der Seitenfläche des Wirbelkörpers an. Ihr Vorderrand fällt mit der vorderen Begrenzung des Zentrums zusammen. Der Hinterrand der Synapophyse zieht schräg ventralwärts. Die linke Seite des Wirbelverbandes war offenbar einer Erosion ausgesetzt. Die Erosion hat auch die Knochenoberfläche ergriffen, so daß bei einigen Wirbelkörpern die Spongiosa leicht freigelegt

ist. Auf der rechten Seite liegen erhabene Synapophysen vor. Bei der Gruppe A liegen zwei proximale Rippenenden sowie ein Neuralbogen in Seitenlage.

Gruppe B (Abb. 3, 4): Es liegen acht aufeinanderfolgende Wirbelzentren und ein Fragment vor, das sich am caudalen Ende der Gruppe befindet. Ob-

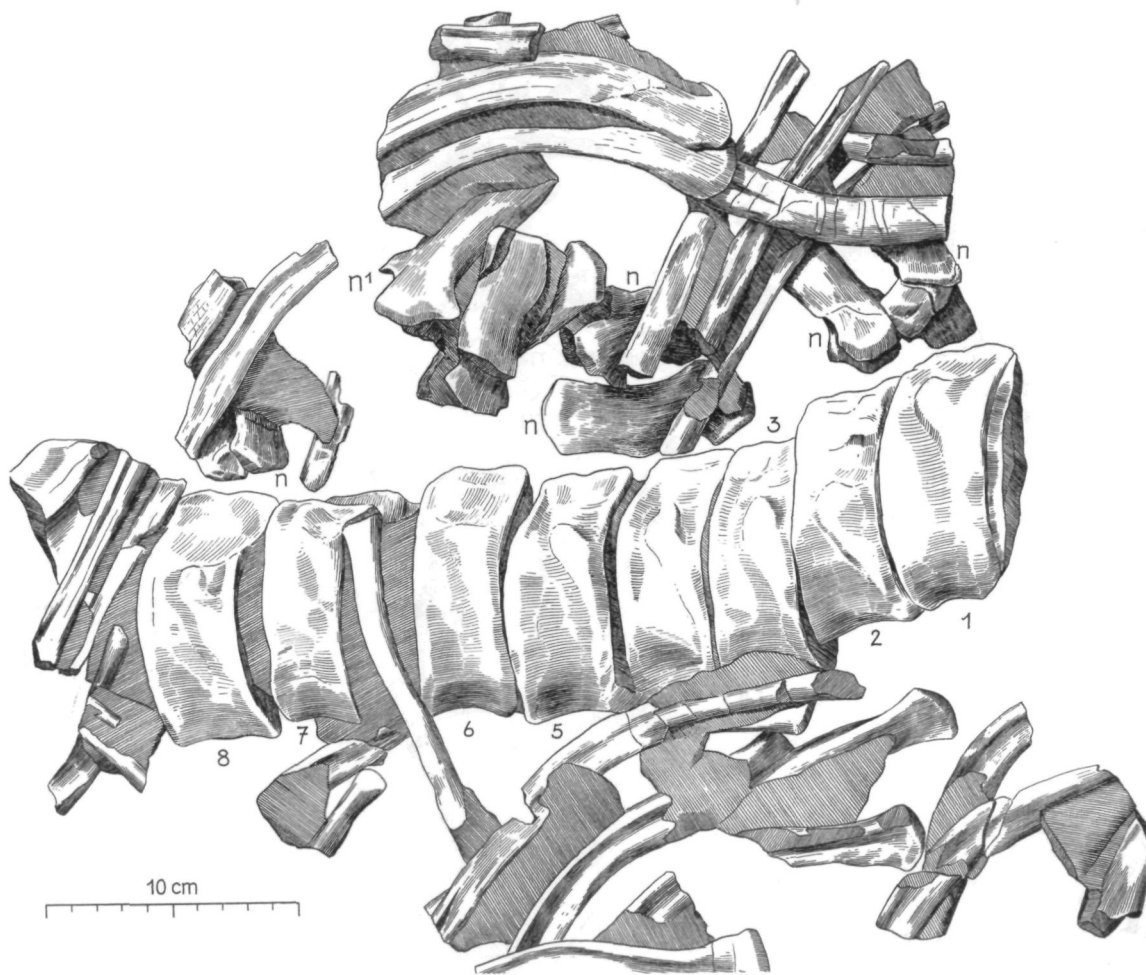


Abb. 4. *Shastasaurus* (?) sp. Wirbelzentren, Gruppe B, von rechts. n Neuralbogen. Buchensteiner Schichten (Unterladin, Mitteltrias), Seceda, NE St. Ulrich/Ortisei (Prov. Bozen, Italien)

schon die Zentren den Kontakt untereinander bewahrt haben, sind kleine Verschiebungen eingetreten. Die Synapophysen sind auf der linken Seite erodiert, auf der rechten erhaben. Zudem nehmen sie rechts und links eine verschiedene Lage ein. Auf der rechten Seite liegen sie mehr oder weniger in der Mitte, auf der linken Seite ventral. Die Kompression erfolgte also nicht in der Seitenlage der Wirbelsäule. Dies tritt deutlich hervor, wenn man die linke und die rechte

Seite eines Zentrums aufeinander kopiert. Mit Hilfe dieser Figur kann das Ausmaß der Drehung des Wirbels rekonstruiert werden (Abb. 5). Es wird dabei angenommen, gestützt auf die isolierten Wirbelzentren, daß der Umriß des Zentrums zirkulär ist. Verbacken mit den Wirbelzentren sind einige Rippenfragmente. Ein Rippenfragment findet sich zwischen dem 6. und 7. erhaltenen Zentrum und ist auf der linken Seite der Gruppe sichtbar. Erhalten ist ferner ein Gastrale (Abb. 3g).

Gruppe C (Abb. 6a, b): Diese Gruppe besteht aus vier Wirbelzentren, die untereinander verbunden sind. Die verschiedene Lage der linken und rechten Synapophysen eines Zentrums spricht gegen eine normale Seitenlage. Die linke Seite der Wirbelkörper ist erodiert.

Gruppe D (Abb. 6c, d): Es liegen drei fast vollständige Wirbelkörper vor, an denen sich vorn ein großes und hinten ein kleines Fragment anschließt.

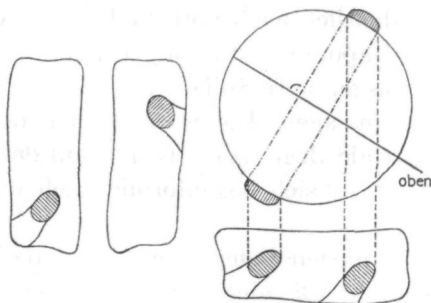


Abb. 5. Bestimmung des Ausmaßes der Drehung eines Wirbelzentrums

Die Lage der Synapophysen spricht wiederum für eine schiefe Kompression der Wirbelzentren. Die linke Seite der Wirbelkörper ist erodiert.

Isolierte Wirbelkörper: Erhalten sind drei isolierte Zentren, die sehr stark deformiert sind.

a) Wirbelkörper, dessen eine Seite tief amphicoel, die andere Seite flach gepreßt ist (Abb. 2c). Die Synapophysen sind zum Teil erhalten.

b) Wirbelkörper in gleicher Erhaltung wie oben. Die eine Seite ist amphicoel, die andere flachgepreßt (Abb. 6e). Die Synapophysen sind teilweise erhalten.

c) Zerquetschter fragmentarischer Wirbelkörper mit Resten der Synapophysen (Abb. 2d). Auf dem Wirbelkörper ist das proximale Ende einer Rippe gepreßt.

Der Umriß der isolierten Wirbelzentren ist zirkulär, was auch für die übrigen in Seitenlage erhaltenen Wirbelkörper angenommen wird. Die Konkavität der amphicoelen Wirbel ist aus Abb. 2c ersichtlich. Die Lage der Synapophysen spricht für Wirbelzentren der hintersten Rumpfregion, viel-

leicht könnten einige Wirbelzentren von der allervordersten Schwanzregion (?) stammen.

Neuralbogen

Es liegen etwa zwölf Neuralbogen und Reste von solchen vor. Alle Neuralbogen haben ihre Verbindung mit den Wirbelzentren verloren. Sie waren bei den Ichthyosauriern nur knorpelig mit den Wirbelkörpern verbunden. Die Neuralbogen wurden in Seitenlage eingebettet. Wie bei den Wirbelzentren sind linke und rechte Seite verschieden erhalten. Die eine Seite ist jeweils fast in eine Ebene plattgedrückt und erscheint erodiert, während die andere Seite körperlich erhalten ist. Der Hohlraum zur Aufnahme des Rückenmarkes kann bis auf eine Spalte verengt sein (Abb. 6f, h).

Am besten erhalten ist Neuralbogen n_1 (Abb. 3). Sein vertikaler Dornfortsatz ist relativ breit und hoch. Die obere Begrenzung ist leicht gerundet und verdickt. Auch die Basen der Neuralbogen waren kräftig entwickelt. Die Zygapophysen springen deutlich nach vorn und hinten vor. In seitlicher Ansicht erscheint die Praezygapophyse stumpf gerundet. Die hakenförmige Postzygapophyse zeigt eine ausgeprägte Spitze. Über Form und Lage der Gelenkflächen läßt sich nichts aussagen. Die Seitenflächen des Neuralbogens sind glatt, ohne Kiel. Die ventrale Begrenzung ist nur auf der rechten Seite unverletzt erhalten. Vorn senkt sie sich bogenförmig nach unten und steigt dann wieder in die Höhe.

Einige weitere Neuralbogen liefern wenige zusätzliche Beobachtungen.

Neuralbogen (Abb. 6f, h): Die hintere Begrenzung des Dornfortsatzes über den Postzygapophysen zeigt eine Delle, darüber eine scharfe Kante. Die Kante erstreckt sich wahrscheinlich nicht bis zur Spitze des Dornfortsatzes.

Neuralbogen (Abb. 6h): An diesem Neuralbogen mit fehlendem Kamm des Dornfortsatzes sind die Praezygapophysen abgebrochen. Wenn man von unten her auf das Dach des Rückenmarkkanales blickt, erkennt man zwei Foramina, die dem Durchtritt von Blutgefäßen dienten. — Bei einem weiteren Neuralbogen zieht von den Postzygapophysen aus ein Kiel auf dem Dach des Rückenmarkkanales nach vorn. — Eine Rekonstruktion zweier Neuralbogen zeigt Abb. 6g.

Rippen (Abb. 7a)

Es sind einköpfige Rippen mit einem verbreiterten Gelenkende vertreten. Die Rippen sind beiderseits mit einer Rinne versehen.

b. Gliedmaßenskelett

Pubis (Abb. 7b)

Ein plattenförmiges kräftiges Fragment mit einem offenen Foramen (F. obturatorium) bestimme ich als Bruchstück des Pubis. Sichtbar ist eine Kontaktfläche, die narbige Vertiefungen aufweist, was für einen Knorpelüberzug spricht.

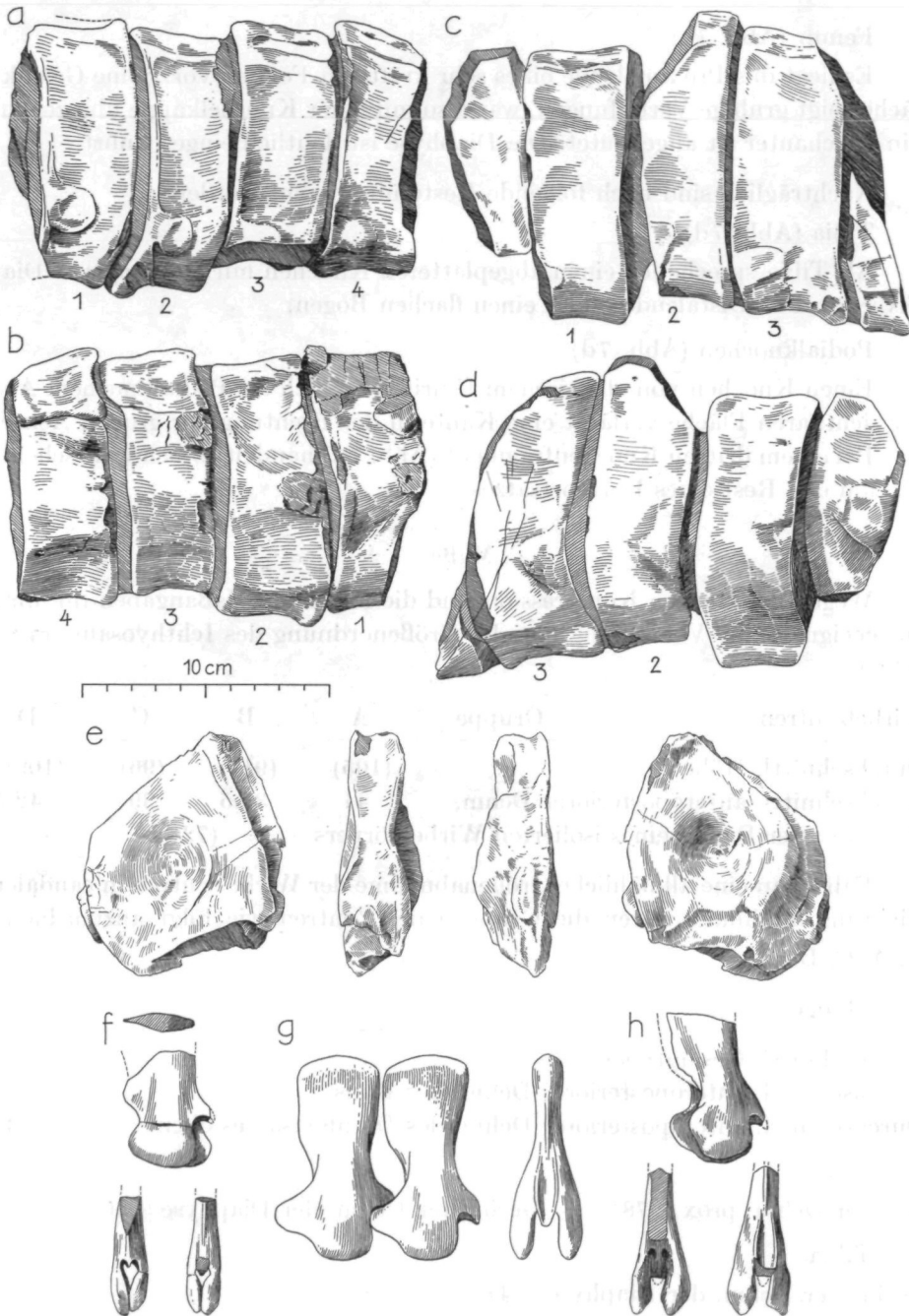


Abb. 6. *Shastasaurus* (?) sp. a, b Wirbelzentren, Gruppe C, a von links, b von rechts. c, d Wirbelzentren, Gruppe D, c von rechts, d von links. e isoliertes Wirbelzentrum, f Neuralbogen-Fragment. g Rekonstruktion von zwei Neuralbogen, Ansicht von links, Ansicht eines Neuralbogens von hinten. h Neuralbogen-Fragment. Ansicht von links, von vorn (zwei Foramina), von hinten. Buchensteiner Schichten (Unterladin, Mitteltrias), Seceda, NE St. Ulrich/Ortisei (Prov. Bozen, Italien)

Femur (Abb. 7c)

Es liegt das Proximalende eines sehr kräftigen Femurs vor. Seine Gelenkfläche zeigt grubige Vertiefungen, war also mit einer Knorpelkappe überzogen. Ein Trochanter ist angedeutet. Die Diaphyse ist deutlich eingeschnürt.

Nachträglich sind noch folgende Reste überbracht worden:

Tibia (Abb. 7d)

Als Tibia spreche ich einen abgeplatteten Knochen mit eingezogener Diaphyse an. Das Distalende bildet einen flachen Bogen.

Podialknochen (Abb. 7d)

Einen Knochen von elliptischem Umriß deute ich als Podialknochen. Auf der sichtbaren Fläche verläuft eine Kante in der Richtung der großen Achse.

Bei einem dritten Knochenfragment (Abb. 7d) handelt es sich wahrscheinlich um den Rest eines Dornfortsatzes.

Maße

Wegen der starken Kompression sind die folgenden Maßangaben (in mm) nur geeignet, eine Vorstellung von der Größenordnung des Ichthyosauriers zu geben.

Wirbelzentren	Gruppe	A	B	C	D
Durchschnittl. Höhe		(105)	(91)	(96)	(109)
Durchschnittl. anteroposteriorer Dchm.		41	37,5	39	42,5
Transversaler Dchm. eines isolierten Wirbelkörpers			(72)		

Falls man eine allmähliche Größenabnahme der Wirbelzentren in caudaler Richtung annimmt, wären die Gruppen der Zentren wie folgt anzuordnen: D, A, C, B.

Neuralbogen

Durchschnittl. Gesamthöhe	80
Durchschnittl. anteroposteriorer Dchm. der Basis	32
Durchschnittl. anteroposteriorer Dchm. des Dornfortsatzes oben	34

Femur

Größter Dchm. prox. 78 Geringster Dchm. der Diaphyse 56

Tibia

Geringster Dchm. der Diaphyse 44

Aus den vorliegenden Fundstücken geht hervor, daß es sich um Reste der Wirbelsäule der hinteren Rumpf- und vielleicht der vordersten Schwanzregion (?) handelt. Dafür sprechen Form und Lage der Synapophysen, die einköpfigen Rippen sowie die Vergesellschaftung mit dem Rest des Beckens und den wenigen Elementen der Hinterextremität. Das Ausmaß der Reste des

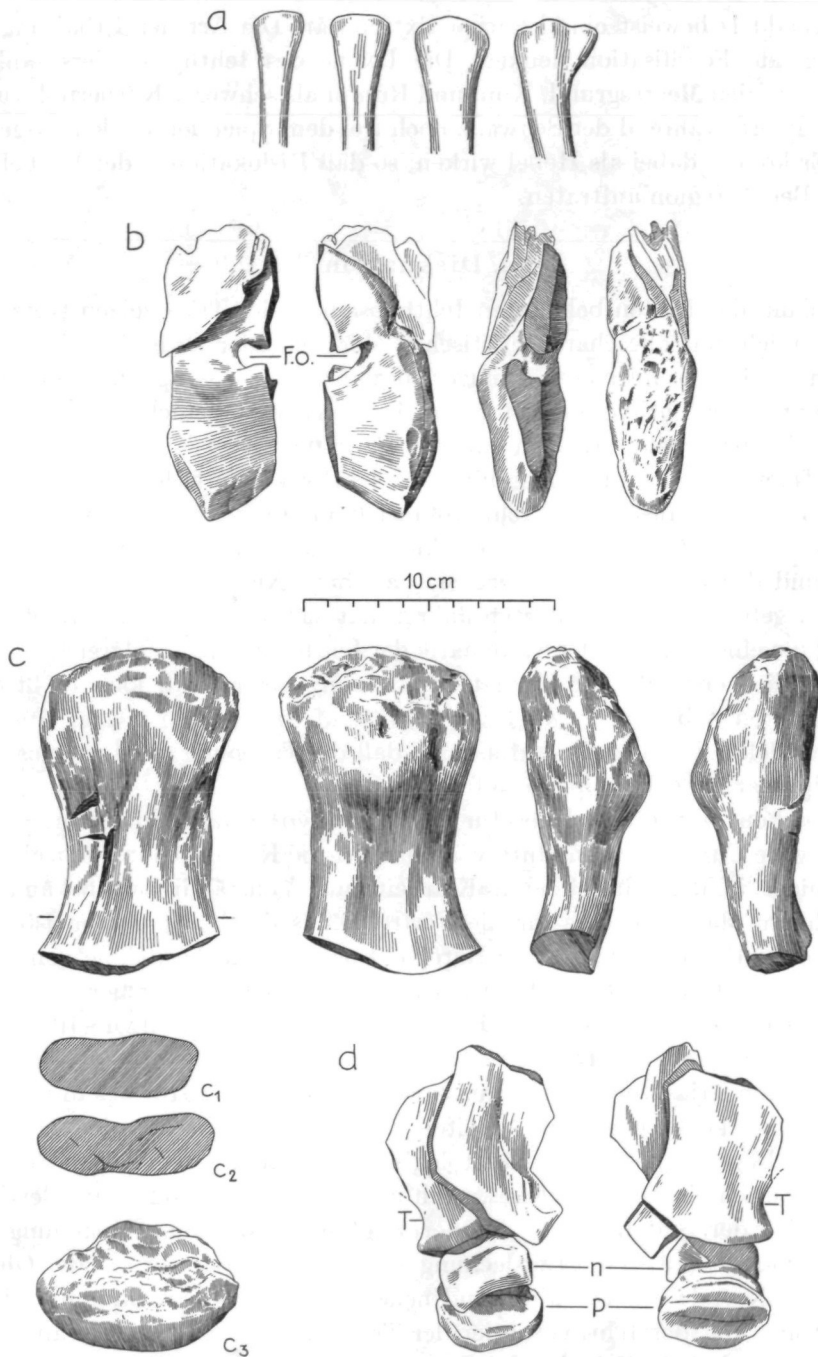


Abb. 7. *Shastasaurus* (?) sp. a proximale Rippenenden. b Fragment des Pubis, F. o. Foramen obturatorium. c Fragment Femur prox., c₁ Querschnitt der Diaphyse, c₂ Ansicht von unten, c₃ Ansicht von oben. d Tibia, Podialknochen p, Neuralbogen-Fragment n. Buchensteiner Schichten (Unterladin, Mitteltrias), Seceda, NE St. Ulrich/Ortisei (Prov. Bozen, Italien)

Hinterpaddels beweist eine kräftige Extremität. Die Art der Erhaltung läßt an folgende Fossilisation denken. Die Leiche des Ichthyosauriers sank als Ganzes auf den Meeresgrund. Kopf und Rumpf als schwerer Körperteil wurden zuerst fixiert, während der Schwanz noch frei dem Spiel der Wellen ausgesetzt war. Er konnte dabei als Hebel wirken, so daß Dislokationen der Wirbelsäule in der Beckenregion auftraten.

4. Diskussion

Schon die ältesten bekannten Ichthyosaurier der Trias zeigen trotz ihres Formenreichtums alle charakteristischen Merkmale der Ordnung. Übergangsformen zu einer primitiveren, weniger spezialisierten Reptilgruppe sind bisher unbekannt. Die Ichthyosaurier müssen eine lange Vorgeschichte aufweisen, die bis ins Pennsylvanian reichen könnte. V. KIPRIJANOFF (1881) unterschied erstmals zwischen latipinnaten und longipinnaten Ichthyosauriern des Lias („Ichthyosauri longipinnipedes“ und „Ichthyosauri largipinnipedes“). Diese Trennung auf Grund des Baues des Vorderpaddels wurde später auf die Formen der Trias und der Kreide übertragen. Sie hat ihren Niederschlag in allen Lehrbüchern gefunden. In den letzten Jahren hat sich C. MCGOWAN (1972, 1974, 1974a) um eine Revision der Systematik der Ichthyosaurier erfolgreich bemüht. Ursprünglich ebenfalls die landläufige Meinung vertretend, kam er in einer seiner letzten Arbeiten (C. MCGOWAN 1976) auf Grund statistischer Analysen von Schädelmerkmalen zur Auffassung, daß die Trennung der Ichthyosaurier in Latipinnate und Longipinnate fraglich ist.

Obschon eine große Literatur über Ichthyosaurier vorhanden ist und relativ viele Funde aus dem Jura vorliegen, ist die Kenntnis ihrer Morphologie noch nicht in der wünschbaren Klarheit und Vollständigkeit bekannt. In besonderem Maße gilt dies für die Vertreter aus der Trias. Die meisten beschriebenen Funde aus der Trias Europas beruhen, mit Ausnahme von *Mixosaurus* (E. REPOSSI 1903), auf einzelnen Wirbelkörpern, die generisch oft unbestimmbar sind. Klassisch ist das Werk von J. C. MERRIAM (1908) über Ichthyosaurier aus der Mittleren und Oberen Trias Nordamerikas. Funde aus der Mittleren Trias von Spitzbergen konnte C. WIMAN (1910) bekannt geben. Seither sind keine größeren Arbeiten über Trias-Ichthyosaurier mehr erschienen. Dagegen liegt im Paläontologischen Institut und Museum der Universität Zürich ein umfangreiches, noch unbearbeitetes Material aus der Mittleren Trias der Südalpen vor. Ferner zeigt eine vorläufige Mitteilung von Ch. C. CAMP (†) (1976) die Entdeckung großer Ichthyosaurier aus der Oberen Trias von Nevada an. Die alten und neuen Funde lassen vermuten, daß die Mannigfaltigkeit der Ichthyosaurier der Trias größer ist, als bisher angenommen wird, ja daß sie diejenige des Jura übertrifft.

Vergleich

Neben der Gattung *Mixosaurus* aus der Mittleren Trias der Südalpen sind die Gattungen *Cymbospondylus* aus der Mittleren und *Shastasaurus* aus der

Oberen Trias Nordamerikas am besten bekannt. Für einen Vergleich mit diesen Formen können wir folgende Merkmale heranziehen:

Größe

Form des Wirbelzentrums,

Pubis mit offenem Foramen,

Form der Tibia.

Mixosaurus, der primitivste bisher bekannte Ichthyosaurier, fällt, abgesehen von seiner geringen Größe, nicht in Betracht. Deshalb sind die Beziehungen zu den großen Vertretern, zu *Cymbospondylus* und *Shastasaurus* zu prüfen. Die hinteren Dorsalwirbel von *Cymbospondylus* werden als hochtriangular beschrieben. Eine Zugehörigkeit der vorliegenden Form zu *Cymbospondylus* kommt wegen ihrer sehr wahrscheinlich zirkulären Wirbelzentren nicht in Frage. Dagegen bestehen bessere Übereinstimmungen mit *Shastasaurus*, dessen Rumpfwirbel einen fast kreisförmigen Umriß aufweisen (J. C. MERRIAM 1908, F. v. HUENE 1925). Die Aushöhlung der Wirbelzentren zeigt bei großen Wirbelzentren von *Cymbospondylus* und *Shastasaurus* Unterschiede, die für die vorliegenden Wirbelkörper eine sichere Entscheidung nicht zulassen. Bei *Shastasaurus* ist das Foramen obturatorium des Pubis offen, wie beim vorliegenden Ichthyosaurier. Bei *Cymbospondylus* ist es geschlossen. Der Umriß der Tibia gleicht demjenigen von *Shastasaurus*.

Die wenigen Merkmale, die zum Vergleich herangezogen werden können, sprechen also für eine Zugehörigkeit des Fundes zum Formenkreis der Shastasauridae. Sichere Reste der Gattung *Shastasaurus* sind bisher nur aus der Oberen Trias beschrieben worden. Aus der germanischen Trias kennt man bisher gut erhaltene Reste von *Shastasaurus* nicht. Aus mittelhessischen Schichten der Karawanken hat F. v. HUENE (1925) einige Wirbelreste untersucht, die er als *Shastasaurus carinthiacus* v. HUENE beschrieben hat. Im Muschelkalk von Spitzbergen sind die mit *Shastasaurus* nah verwandten Gattungen *Pessosaurus* und *Pessopteryx* gefunden worden (C. WIMAN 1910).

Die Reste des Ichthyosauriers aus der ladinischen Stufe der Trias von der Seceda (Prov. Bozen, Italien) werden deshalb als

Shastasaurus (?) sp.

bestimmt.

Literatur

- CAMP, Ch. C. (†) (1976): Vorläufige Mitteilung über große Ichthyosaurier aus der oberen Trias von Nevada. — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, 185: 126—134, 1 Abb. — Wien.
- HUENE, F. v. (1925): *Shastasaurus*-Reste in der alpinen Trias. — Centralbl. f. Min. etc., 1925, B. 13: 412—417, 5 Textfig. — Stuttgart.
- KIPRIJANOFF, W. (1881): Studien über die fossilen Reptilien Rußlands. I. Theil. Gattung Ichthyosaurus König. — Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Petersbourg, VII. sér., 28/No. 8: 1—103, 19 Taf. — St.-Petersbourg.
- KUHN, O. (1934): Ichthyosauria. — Foss. Catalogus (Animalia), 63: 1—75. — Berlin (Junk).

- MCGOWAN, C. (1972): Evolutionary Trends in Longipinnate Ichthyosaurs with Particular Reference to the Skull and Fore Fin. — *Life Sci. Contr. R. Ont. Mus.*, no. **83**: 1–38, 20 Fig., 1 Tab. — Toronto.
- (1974): A Revision of the Longipinnate Ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England, with Descriptions of Two New Species (Reptilia: Ichthyosauria). — *Life Sci. Contr. R. Ont. Mus.*, no. **97**: 1–37, 11 Fig., 1 Tab. — Toronto.
- (1974a): A Revision of the Latipinnate Ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England (Reptilia: Ichthyosauria). — *Life Sci. Contr. R. Ont. Mus.*, no. **100**: 1–30, 12 Fig., 2 Tab. — Toronto.
- (1976): The description and phenetic relationships of a new Ichthyosaur genus from the Upper Jurassic of England. — *Can. J. Earth Sci.*, **13/5**: 668–683, 8 Fig., 2 Tab.
- MERRIAM, J. C. (1908): Triassic Ichthyosauria, with special reference to the American forms. — *Mem. Univ. Calif.*, **1**: 1–196, 154 Fig., 18 Taf. — Berkeley.
- REPOSSI, E. (1902): Il Mixosauro degli strati triassici de Besano in Lombardia. — *Atti Soc. Ital. Sci. Nat.*, **41**: 361–372, 2 Taf. — Milano.
- WIMAN, C. (1910): Ichthyosaurier aus der Trias Spitzbergens. — *Bull. Geol. Inst. Upsala*, **10**: 124–148, 6 Fig., 6 Taf. — Uppsala.
- ZAPFE, H. (1976): Ein großer Ichthyosaurier aus den Kössener Schichten der Nordalpen. — *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, **80**: 239–250, 3 Textabb., 1 Taf. — Wien.

Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	245—257	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	---------	---------------------

Zur Mikrofauna des Unterkambriums in der Haziraformation — Hazara, Pakistan

Von H. MOSTLER ¹⁾

(Mit 1 Abbildung, 1 Tabelle und 2 Tafeln)

Manuskript eingelangt am 28. April 1980

Zusammenfassung

Die Haziraformation (Hazara, Pakistan), die transgressiv dem Paläorelief der Sirbanformation aufliegt, ist in ihrem basalen Abschnitt aufgrund einer mittels Essigsäure herausgelösten Mikrofauna in das tiefe Unterkambrium (Tommotian) einzustufen. Demnach kommt der Sirbanformation präkambrisches Alter zu und somit ist allen weiteren stratigraphischen Spekulationen hinsichtlich der Einstufung dieser Formation der Boden entzogen.

Die Mikrofauna entspricht im wesentlichen der Faunenassoziation, wie sie aus der trilobitenfreien Stufe Chinas bekanntgemacht wurde. Ihr Schwerpunkt liegt in der *Lapworthella tortuosa*-Subzone bzw. *Sachites-Zhijiinites-Turcutheca*-Assemblage-Zone.

In dieser Studie werden acht neue Arten der Gattung *Sachites* (Cambroscleritida) beschrieben.

Summary

The acetic acid residue showed a microfauna proving that the Hazira-formation (Hazara, Pakistan), which lies transgressively on the paleo-relief of the Sirban-formation, belongs to the lowest part of the Cambrian (Tommotian). Therefore the Sirban-formation is of pre-Cambrian age and so all further stratigraphic speculations concerning the classification of this formation are without support.

The microfauna corresponds with the fauna-association known from the trilobite-lacking stage of China. Its point of effort lies in the *Lapworthella tortuosa*-subzone respectively *Sachites-Zhijiinites-Turcutheca*-assemblage-zone.

In this study eight new species of the genus *Sachites* (Cambroscleritida) are described.

Einleitung und Problemstellung

1972 gelang es dem Verfasser erstmals, aus dem Hazaragebiet von Pakistan fossilführendes Kambrium, vor allem mit Hilfe von Poriferen (Chancelloriidae WALCOTT 1920), nachzuweisen (siehe hierzu FUCHS & MOSTLER 1972). In der ebengenannten Arbeit wurde aber von einem der Verfasser (FUCHS) aus lithostratigraphischen Überlegungen das kambrische Alter der Haziraformation angezweifelt, da jener in der das Kambrium unterlagernden Formation ein

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Univ.-Prof. Dr. Helfried MOSTLER, Institut für Geologie und Paläontologie, Universitätsstr. 4, A-6020 Innsbruck, — Österreich.

altpaläozoisches Alter sieht. Es darf gleich vorweggenommen werden, daß es sich bei dem fossilbelegten Kambrium aufgrund der in dieser Studie beschriebenen Mikrofauna um ein tiefes Unterkambrium (Tommotian) handelt, welches über einen herausgehobenen Dolomitkomplex (gekennzeichnet durch eine intensive Verkieselung und Hämatitführung, wie dies bei Emersionen von Karbonatgesteinen üblich ist), der sogenannten Sirbanformation, einsetzt. Damit ist jene Schichtfolge, die von LATIF 1970 als Sirbanformation bezeichnet wurde, ohne Zweifel in das Präkambrium zu stellen. Alle anderen Überlegungen sind somit spekulativer Natur und müssen daher abgelehnt werden. Lithostratigraphische Vergleiche sind immer mit Unsicherheiten behaftet und daher oft genug gescheitert; nur der Biostratigraphie kommt in einem solchen Fall eindeutig Priorität zu. Die Lösung zur Frage der Korrelierbarkeit der betroffenen Formationen kann also nur noch in tektonischen Äußerungen gesucht werden, falls tatsächlich die gefundenen paläozoischen Brachiopoden (GUPTA 1972) aus der Sirbanformation stammen, was der Verfasser allerdings bezweifelt; oder aber die lithologischen Vergleiche, die von FUCHS 1971 über so große Areale hinweg vorgenommen wurden, gehen von falschen Voraussetzungen aus.

Ziel der vorliegenden Studie ist es nicht nur, exakt das Alter der basalen Haziraformation herauszuarbeiten, sondern auch Überlegungen anzustellen, mit welchem kambrischen Ablagerungsraum dieses Vorkommen am ehesten in Verbindung zu bringen ist.

Die folgende Profilsäule gibt den Schichtbestand der Haziraformation wieder. Hierbei ist festzuhalten, daß Schichtlücken zwischen dem Präkambrium und Kambrium einerseits bzw. zwischen Kambrium und Jura andererseits auftreten, wodurch auch leicht verständlich wird, daß auf lithologischer Basis aufbauende Vergleiche bei so unterschiedlich wirksamen Emersionen zu beträchtliche Fehleinstufungen führen können.

Über die Sedimentologie der fossilführenden Haziraformation vermittelt die Arbeit FUCHS & MOSTLER 1972.

Fauna

Einzelne Karbonatgesteinslagen unmittelbar über den Oolithbänken (siehe Abb. 1) sind sehr fossilreich. Massenhaft Mikrofossilien fallen jedoch in den phosphatführenden Kalken an, wobei etwa 80% der Biogene einer Phosphatisierung zum Opfer fielen und damit leicht mittels Essigsäure herauszulösen waren. Die Gesamtf fauna setzt sich wie folgt zusammen: Poriferen, Hyolithen, Hyolithelminthen, Cirripedier, Cambroscleritiden und diverse Mikroproblematika.

Porifera

Es handelt sich um Vertreter der Chancelloriidae, auf die in der Arbeit FUCHS & MOSTLER 1972 näher eingegangen wurde. Da sich hinsichtlich der

stratigraphischen Reichweite einiges geändert hat, sei nochmals kurz auf die bekanntgemachten Arten eingegangen.

Achiastrella pentactina SDZUY ist nach den Untersuchungen von MOSTLER & MOSLEH-YAZDI 1976 nicht, wie man bisher angenommen hat, auf das Unterkambrium beschränkt, sondern diese Art reicht bis in das Oberkambrium,

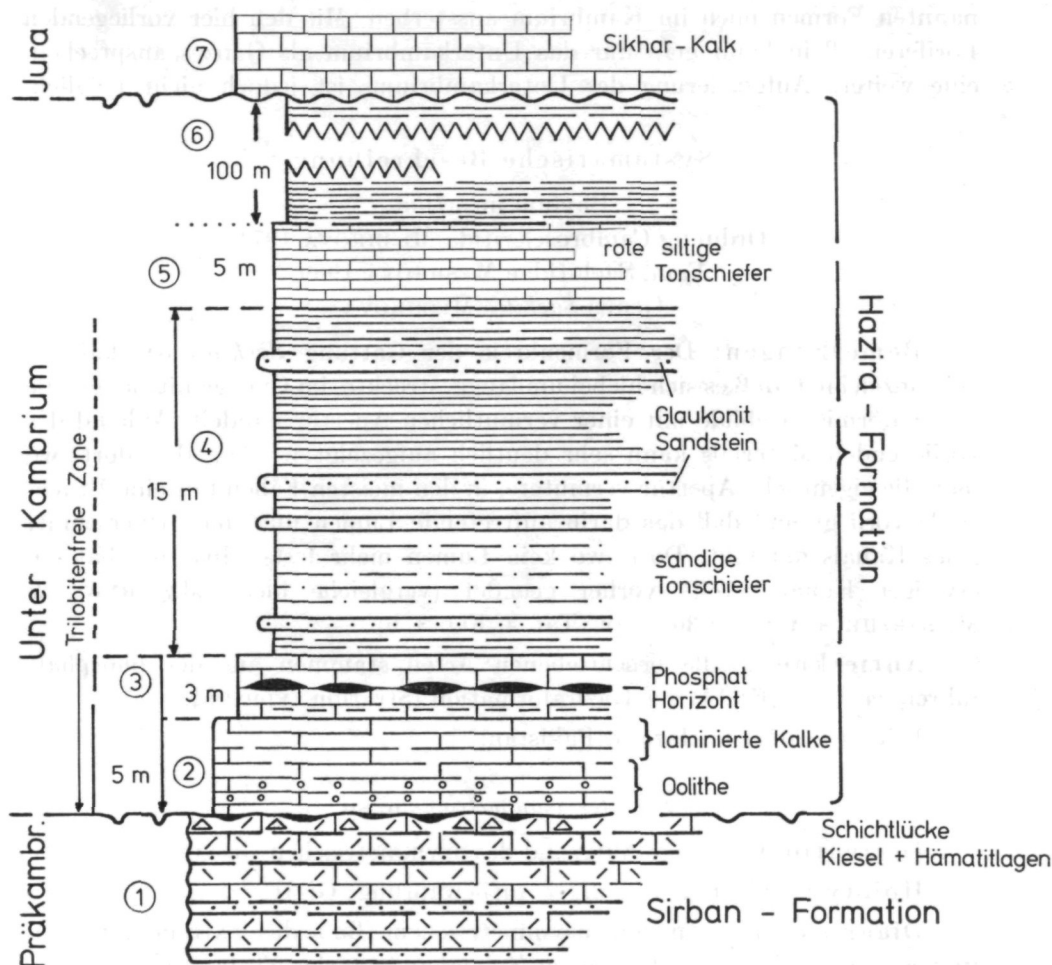


Abb. 1

überschreitet jedoch nicht die Kambrium/Ordoviz-Grenze. Es sei in diesem Zusammenhang ausdrücklich darauf verwiesen, daß diese Art in jener Fazies des Kambriums erlischt, in welcher die besten Lebensbedingungen für Poriferen herrschten. Zur selben Zeit setzt auch *Eiffelia* ? cf. *hispanica* aus, während *Allonia tripodophora* DORÉ & REID auf jeden Fall noch vor Anlaufen des Mittelkambriums ausstirbt und somit zweifelsohne auf das Unterkambrium beschränkt ist. Interessant in diesem Zusammenhang ist der Nachweis von

Chancelloria cf. *altaica* ROMANENKO innerhalb der Huangshandongformation (QUIAN et al. 1979); es handelt sich in der eben zitierten Arbeit jedoch um *Ch. iranica* MOSTLER & MOSLEH-YAZDI (Taf. 4, Fig. 11), die auch schon im tieferen Kambrium einsetzt und erst im hohen Oberkambrium erlischt.

Ganz unabhängig davon, welchen Stellenwert man den Chancellorien innerhalb des Kambriums beimißt, gesichert ist auf jeden Fall, daß alle genannten Formen noch im Kambrium aussterben. Mit den hier vorliegenden Poriferen allein kann man nur das Unterkambrium als Ganzes ansprechen, eine weitere Aufgliederung des Unterkambriums ist jedoch nicht möglich.

Systematische Beschreibung

Phylum incertum

Ordnung Cambroscleritida MESHKOVA 1974

Fam. Sachitidae MESHKOVA 1969

Genus *Sachites* MESHKOVA

Bemerkungen: Der Formenkreis der Gattung *Sachites* ist dadurch gekennzeichnet, daß es sich hierbei um langgestreckte, im Querschnitt langovale schalenförmige Gebilde mit einer vermutlichen Apertur handelt. Anhand des vorliegenden Materials kann sehr deutlich aufgezeigt werden, daß dort, wo man die eigentliche Apertur vermutete, in den meisten Fällen nur eine Bruchstelle vorliegt und daß das darin auftretende Lumen nur einen Querschnitt eines Kanals darstellt. Dort, wo kein Lumen mehr feststellbar ist, hat ein etwaiger Kanal bereits vorher geendet (vergleiche hiezu MATTHEWS & MISSARZHEVSKY 1975: 300, bzw. Taf. 4, Fig. 3, 6).

Anmerkung: Alle beschriebenen Arten stammen aus der phosphatführenden Lage (F 114) der Haziraformation (Stratum typicum).

Locus typicus: Hazara, Pakistan.

Sachites asymmetricus n. sp.

Derivatio nominis: Aufgrund des asymmetrischen Gesamtbaues.

Holotypus: Taf. 2, Fig. 2. — Aufbewahrung: Gi 315 ²⁾).

Diagnose: Formen mit asymmetrischem Bau des extrem gekielten Blattes; eine schwach aufgebogene Spitze und starke Verbreiterung kennzeichnen den hinteren Abschnitt des Blattes.

Beschreibung: Das hinten breite Blatt verringert abrupt die Breite (deutliche Einschnürung) nach etwa $\frac{1}{3}$ der Länge, um sich von dort aus allmählich zu verjüngen. Bedingt durch den exzentrischen Verlauf des Kieles ist der Blattzuschnitt asymmetrisch, was selbst noch im Bereich der Spitze zu erkennen ist (siehe Taf. 2, Fig. 18). Das plane, nur vorne etwas aufgebogene Blatt ist auf der Unterseite glatt.

²⁾ Gi bedeutet: Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Innsbruck.

Sachites cf. costulatus MESHKOVA

(Taf. 1, Fig. 7)

Sachites directus n. sp.

(Taf. 2, Fig. 6)

Derivatio nominis: Nach dem geradlinigen Verlauf der Außenbegrenzung benannt.

Holotypus: Taf. 2, Fig. 6. — Aufbewahrung: Gi 317.

Diagnose: Formen mit langem, über die ganze Länge gleich breit bleibendem Blatt, welches stark nach oben gewölbt ist und nur mit einem einzigen median verlaufenden Kiel ausgestattet ist. Vorder- und Hinterende annähernd gleich ausgebildet.

Beschreibung: Das stark hochgewölbte (stärkste Wölbung in der Mitte) lange Blatt führt nur einen schwach entwickelten Kiel in medianer Lage, der z. B. gerade in Taf. 2, Fig. 6 wenig zur Geltung kommt. Die Unterseite des Blattes ist glatt; eine Ansatzstelle zu einem Stiel wurde nicht beobachtet.

Sachites hexagona n. sp.

(Taf. 2, Fig. 8)

Derivatio nominis: Aufgrund des vorherrschend hexagonalen Oberflächenmusters.

Holotypus: Taf. 2, Fig. 8. — Aufbewahrung: Gi 318.

Diagnose: Massives, hinten breites Blatt mit stark aus der Ebene herausgedrehter kielführender Spitze und polygonalem bis hexagonalem Oberflächenmuster.

Beschreibung: Formen mit hinten breitem Blatt und einem nur im Bereich der Spitze in Erscheinung tretenden Kiel, der nach hinten in eine breite, schwach gewölbte Fläche mündet, die beiderseits von zwei markanten Rippen flankiert wird. Die Spitze ist stark aus der Ebene herausgebogen.

Auffallend ist das polygonale bis vorherrschend hexagonale Muster auf der Oberseite des Blattes.

Bemerkungen: *Sachites hexagona* n. sp. ähnelt *Sacchites sacciformis*, unterscheidet sich jedoch, abgesehen vom polygonalen bis hexagonalen Muster auf der Oberseite des Blattes, vor allem durch die stark herausgedrehte Spitze bzw. den nur auf die Spitze beschränkten Kiel und die stark gewölbte breite Mittelfläche.

Sachites latus n. sp.

(Taf. 2, Fig. 5)

Derivatio nominis: Nach der Breite des Blattes benannt.

Holotypus: Taf. 2, Fig. 5. — Aufbewahrung: Gi 316.

Diagnose: Symmetrisch gebautes, breites, nur sehr schwach gewölbtes

Blatt mit medianem Kiel, flankiert von je zwei Kielen, und einer abgerundeten Spitze.

Beschreibung: Das Blatt ist über zwei Drittel seiner Länge sehr breit und verjüngt sich erst weit vorne im Bereich der abgerundeten Spitze. Das Blatt ist völlig symmetrisch gebaut; der mediane Kiel verläuft geradlinig und wird auf jeder Seite von zwei Kielen flankiert, wobei die äußersten am schwächsten entwickelt sind.

Sachites longispinosus n. sp.

(Taf. 1, Fig. 13; Taf. 2, Fig. 15)

Derivatio nominis: Nach der langgezogenen Spitze benannt.

Holotypus: Taf. 1, Fig. 13. — **Aufbewahrung:** Gi 313.

Diagnose: Schwach gewölbte, nahezu plane Form mit dreikieligem Blatt und einer lang ausgezogenen, leicht nach oben gebogenen Spitze.

Beschreibung: Das Blatt verjüngt sich ein wenig im Mündungsbereich zum „Stiel“, der jedoch nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden kann. Die Blattoberseite weist drei wenig markant entwickelte Kiele auf, wobei der mittlere Kiel im Bereich der Spitze sehr markant hervortritt. Die beiden Außenkiele sind zwar stets vorhanden, aber doch nur bei gut erhaltenen Exemplaren deutlich auszunehmen. Das auf Taf. 2, Fig. 15 abgebildete Exemplar, welches von der Seite her aufgenommen ist, läßt infolge Korrosion keine Seitenkiele mehr erkennen und auch der Mittelkiel ist nur im Bereich der Spitze gut auszunehmen. Das Blatt ist plan und glatt (siehe hierzu Taf. 1, Fig. 21).

Bemerkungen: Ähnlichkeiten bestehen zu *Sachites zapfei* n. sp., wobei letztere sich durch einen ausgeprägten medianen Kiel deutlich unterscheidet.

Sachites saciformis MESHKOVA

(Taf. 1, Fig. 8, 22, 24)

Sachites solidus n. sp.

(Taf. 2, Fig. 9, 10)

Derivatio nominis: Nach dem massiven Bau des Blattes benannt.

Holotypus: Taf. 2, Fig. 9. — **Aufbewahrung:** Gi 319.

Diagnose: Breites, sehr massives Blatt mit markantem medianem Kiel, flankiert von je drei Rippen; die Unterseite ist völlig plan, die Oberseite ist konvex, hervorgerufen durch Zunahme der Blattdicke. Hinterende schmaler als das Vorderende.

Beschreibung: Sehr massives symmetrisches Blatt, geradlinig begrenzt, vorne breiter als rückwärts, wobei die Breite allmählich zum Vorderende hin zunimmt. Das schmalere Hinterende läßt noch die Andeutung eines Stielansatzes erkennen. Die konkave Oberseite weist einen medianen Kiel auf und ist auf beiden Seiten mit je 3 weiteren kielartigen Leisten (Rippen) ausgestattet. Die Unterseite ist völlig plan (siehe hierzu Taf. 2, Fig. 10).

Sachites ventriosus n. sp.
(Taf. 1, Fig. 14, 23, 25 ?)

Derivatio nominis: Nach der aufgetriebenen (bauchigen) Unterseite des Blattes benannt.

Holotypus: Taf. 1, Fig. 14 (Oberseite); Fig. 23 (Unterseite). — Aufbewahrung: Gi 314.

Diagnose: Langgestrecktes Blatt mit schräg zur Längsachse verlaufenden Rippen auf der Oberseite und stark ausgebauchter Unterseite.

Beschreibung: Das langgestreckte Blatt weist eher ein stumpfes Vorderende auf und fällt besonders durch die im schiefen Winkel zur Längsachse angelegte Berippung auf. Im Gegensatz zu allen anderen Sachiten ist auch die Unterseite skulpturiert, und zwar wölbt sich über die ganze Länge des Blattes eine bauchige Erhebung heraus, in welcher ein Kanal eingeschlossen ist (siehe hiezu das Lumen auf Taf. 1, Fig. 23). Genau im Schnittpunkt zwischen Blatt und Stiel ist die Form abgebrochen. Die Bruchstelle weist einen nahezu runden Querschnitt auf.

Sachites zapfei n. sp.
(Taf. 1, Fig. 1, 4, 11—12, 19; Taf. 2, Fig. 3)

Derivatio nominis: Zu Ehren von Herrn Prof. Dr. H. ZAPFE, Wien.

Holotypus: Taf. 1, Fig. 11. — Aufbewahrung: Gi 312.

Diagnose: Formen mit langgestrecktem, vorne zungenförmig spitz auslaufendem Blatt und deutlich medianem Kiel auf der Oberseite; hinten eine stielartige Verlängerung aufweisend.

Beschreibung: Der vordere Abschnitt ist zungenförmig ausgebildet bzw. ähnelt einem länglich spitz zulaufenden Blatt. Das Blatt ist wellig geschwungen, im Mittelteil aufgewölbt; die Wölbung endet erst kurz vor der Spitze. Die Spitze selbst ist nochmals hochgezogen. Die Oberseite des Blattes ist, abgesehen vom medianen Kiel, glatt bzw. bei einzelnen Exemplaren tritt eine schwache Quergliederung zur Längsachse auf (siehe hiezu Taf. 1, Fig. 4). Die Unterseite des Blattes ist glatt. Der hintere Blattabschnitt ist stielartig ausgebildet und steht über einen stumpfen Winkel mit dem Vorderteil des Blattes in Verbindung (siehe hiezu Fig. 1, 11 und 12 auf Taf. 1). Die Blattbreite verjüngt sich auf kurze Distanz um mehr als die Hälfte, was sehr gut in Fig. 3 auf Taf. 2 zum Ausdruck kommt. Der Kiel auf der Oberseite des Blattes endet im Verschmelzungsbereich zwischen Blatt und Stiel. Die Stiellänge erreicht in den meisten Fällen die Hälfte der Länge des Blattes (es ist nicht mit Sicherheit feststellbar, wo das eigentliche Stielende zu suchen ist.)

Weitere aus der Haziraformation stammende Mikrofossilien (siehe hiezu Tafel 1 und 2) sind im folgenden aufgeführt.

Klasse Hyolithida MAREK 1963
Ordnung Orthothecida MAREK 1966
Fam. Circothecidae MISSARZHEVSKY 1969
Genus *Circotheca* SYSSOIEV 1958
Circotheca sp. (Morphotyp a)
(Taf. 2, Fig. 7, 12)

Circotheca sp. (Morphotyp b)
(Taf. 2, Fig. 1)

Genus *Lophotheca* QUIAN
Lophotheca cf. *zhangshanensis* (HE)
(Taf. 1, Fig. 6)

Lophotheca ? sp.
(Taf. 1, Fig. 15)

Fam. Orthothecidae MISSARZHEVSKY 1969
Genus *Anabarites* MISSARZHEVSKY 1969
Anabarites ? sp.
(Taf. 1, Fig. 5)

Fam. Sulcavitidae SYSSOIEV 1958
Genus *Linevitus* SYSSOIEV
Linevitus sp.
(Taf. 1, Fig. 9)

Ordnung Hyolithelminthes FISHER 1962
Fam. Hyolithellidae WALCOTT 1886
Genus *Hyolithellus* BILLINGS 1872
Hyolithellus sp.
(Taf. 1, Fig. 10; Taf. 2, Fig. 16)

Hyolithellus ? sp.
(Taf. 1, Fig. 17)

Mikroproblematika

Genus „*Olivooides*“ sp.
(Taf. 1, Fig. 2)

Im Zuge der zur Zeit laufenden Untersuchungen wurden noch weitere Vertreter der Orthothecida und Hyolithelminthes von der Haziraformation bekanntgemacht (weder abgebildet noch beschrieben): *Sulcavites* sp., *Tiksitheca* sp. sowie eine Reihe von Mikroproblematika.

Faunendiskussion

Nach wie vor ist die Stellung der Hyolithida und Hyolithelminthes, und noch mehr jene der Cambroscleritida offen und somit die Diskussion um deren Zugehörigkeit voll im Fluß. Bei den Hyolithida sind es die Ähnlichkeiten mit den Mollusken (speziell mit Pteropoden), die Anlaß zur Diskussion geben. Der Autor folgt hier den Ansichten von FISHER 1962 bzw. MAREK 1963, in den Hyolithiden eine eigene Klasse zu sehen.

Die Hyolithelminthes, die am ehesten einer eigenen Gruppe von Würmern zuordenbar sind, werden, der Vorgangsweise FISHERS folgend, einer eigenen Ordnung zugeschrieben, während die Cambroscleritida wenigstens zum Teil aufgrund der völlig analogen Bauart und Morphologie den Arthropoden (Crustacea, Cirripedia) angehören dürften, wie dies BISCHOFF 1976 an unter- und mittelkambrischem Material Australiens aufzeigen konnte. Der Verfasser hat aber, da im vorliegenden Material die typischen Feinstrukturen von Cirripedia-Platten fehlen, von einer Zuordnung zu diesen abgesehen und sich zunächst der unproblematischen Systematik von MESHKOVA 1974 angeschlossen, vor allem weil er nur Vertreter der Familie Sachitidae nachweisen konnte, da solche der Familie Tommotiidae (diese werden unmittelbar mit den Cirripedia in Verbindung gebracht) nicht sicher identifizierbar waren.

Den höchsten Prozentsatz stellen die Hyolithida und Hyolithelminthes, deren Artenzahl jedoch relativ gering ist (zwei Arten treten nur sehr selten auf), gefolgt von Cambroscleritida, während die Chancelloriidae eher zurücktreten.

Die Fauna innerhalb der laminierten Kalke ist eher spärlich, jene aus dem Phosphathorizont sehr reich, was jedoch eher auf eine Art Kondensationseffekt zurückgeht. Alle Hyolithen und Hyolithelminthen sind angebrochen und zerbrochen, was auf Transport schließen läßt; so fehlen beispielsweise alle Operculi und viele der einzelnen Gehäuse sind ineinander geschachtelt. Dies läßt zweifelsohne auf eine Zusammenschwemmung bzw. Frachtsonderung schließen. Diesem Umstand dürfte es auch zuzuschreiben sein, daß die Faunen sich nicht in die beiden Zonen des Tommotians aufgliedern lassen, sondern eine nicht trennbare Faunenassoziation darstellen.

Anhand von Dünnschliffen, aus der Phosphatlage stammend, konnten bis zu sechs ineinander geschachtelte Hyolithengehäuse beobachtet werden. Man hat solche ineinander gefügten Gehäuse bisher als *Binoculites* DE CHARDIN ausgewiesen. Die dargelegte Situation zeigt eindeutig auf, daß diese Gattung auf mechanische Zusammenschwemmung mehrerer Hyolithengehäuse zurückgeht und daher zu verwerfen ist.

Bio- und lithostratigraphische Vergleiche

Die folgende Tabelle informiert über die biostratigraphische Situation des Unterkambriums in Sibirien und China. Obwohl bisher keine Archaeocyatha nachgewiesen werden konnten (auch Dünnschliffuntersuchungen verliefen dies-

bezüglich negativ), ist es aufgrund der hier vorgestellten Mikrofauna doch möglich, eine Einstufung der basalen Haziraformation in das Tommotian vorzunehmen. Entscheidend für diese Datierung war der Nachweis von Vertretern folgender Gattungen: *Circotheca*, *Tiksitheca*, *Anabarites* sowie *Hyolithellus* und *Sachites*. Die Fauna entspricht zum Teil der Tiksitheca-litis-Zone bzw. der Sachites-Zhijiinites-Turcutheca-Assemblage-Zone Chinas, die im wesentlichen zeitgleich mit der Lapworthella-tortuosa-Subzone sein dürfte. Damit ist für den karbonatgesteinsführenden Anteil der Haziraformation Pakistans ein tiefkambrisches Alter (trilobitenfreie Stufe) gesichert.

PRÄKAMBRIUM	UNTERKAMBRIUM				↑
	(Stufe ohne Trilobiten) TOMMOTIAN-STAGE		Einsetzen d. Trilob. ATDABAN-STAGE		
	Zone 1	Zone 2	Zone 3		
	<i>Aldanocyathus sunnaginicus</i> <i>Tiksitheca lici</i>	<i>Dokidocyathus regularis</i> <i>Lapworthella tortuosa</i> <i>Lapworthella bella</i>	<i>Dokidocyathus lenaicus</i> — <i>Majatheca tumefacta</i>		
	<i>Circotheca</i> — <i>Tiksitheca</i> <i>Anabarites</i> — <i>Protohertzina</i>	— ? <i>Sachites-Zhijiinites</i> <i>Turcutheca</i>			
		<i>Meishucun</i> <i>Huangshandong</i>	<i>Chiung-chussu</i> ?		
	<div><div></div><div>nicht trennbare Faunen-assoziation</div><div></div></div>				
	<div><div></div><div>Hazira-Formation</div><div></div></div>				

Wesentlich schwieriger ist es, einen lithostratigraphischen Vergleich anzustellen. Das einzige bisher bekannte Unterkambrium Pakistans stammt von der Salt Range. Da es sich hierbei um ein salinar entwickeltes Unterkambrium

handelt, ist ein unmittelbarer Vergleich mit der Haziraformation nicht möglich, so daß sich als das nächst benachbarte Gebiet das Unterkambrium von Kaschmir in klastischer Entwicklung zum Vergleich anbietet. Diesem fehlen jedoch die basalen Karbonatgesteine, während die höhere Schichtfolge bestens mit jener der Haziraformation übereinstimmt. Obwohl von der Fazies her eine Verbindung mit der dolomitischen Randfazies Nord- und Ostirans nahe läge (WOLFART 1973), scheitert ein unmittelbarer Vergleich an den mächtigen basalen roten Sandsteinen (Lalun-Sandstein und Äquivalente).

Lithofaziell der Haziraformation am ähnlichsten ist das tiefe Unterkambrium von China, entwickelt in der Meishucun-, Huangshandong- und Chiungchussu-Formation, die sich aus geringmächtigen Dolomiten, gefolgt von einem Phosphathorizont, zusammensetzen (QUIAN et al. 1979) und außerdem auch faunistisch bestens übereinstimmen, zumal beiden unterkambrischen Ablagerungsräumen *Archaeocyatha* fehlen. Das Unterkambrium von Sibirien, das sich ebenfalls aus Karbonatgesteinen zusammensetzt, ist jedoch in Form einer typischen *Archaeocyathiden*-Fazies entwickelt.

Wenn auch das tiefere Unterkambrium der Haziraformation faziell und faunistisch dem Unterkambrium der Südasiatischen Plattform (China) insbesondere, aber auch der Sibirischen Plattform näher steht als dem Unterkambrium der Salt Range bzw. jenem von Kaschmir, Tienschan und Altai, so hängt dies wohl viel mehr mit dem Einsetzen einer neuen Sedimentation über dem präkambrischen Karbonatkomplex (Sirbanformation) zusammen. Die Kalkoolithe leiten die Transgression ein, werden aber bald von sandig-siltigen Sedimenten des tieferen Wassers abgelöst, wodurch die Haziraformation den unterkambrischen Ablagerungen von Kaschmir doch sehr ähnlich wird. Das Unterkambrium des Hazaragebietes in Pakistan kann nicht getrennt von dem nordöstlichen Geosynklinalraum (Kaschmir bis Altai) gesehen werden, sondern im höheren Präkambrium werden, durch Vertikaltektonik ausgelöst, vereinzelt Blöcke aus dem Sedimentationsraum herausgehoben und verkarstet, und im allerhöchsten Präkambrium oder erst im tieferen Kambrium erneut in den Ablagerungsraum einbezogen.

Literatur

- BISCHOFF, G. C. O. (1976): *Dailyatia*, a new genus of the Tommotiidae from Cambrian strata of SE Australia (Crustacea, Cirripedia). — *Senckenbergiana lethaea*, 57 (1): 1–33. — Frankfurt am Main.
- COWIE, J. W. & M. F. GLAESSNER (1975): The Precambrian-Cambrian boundary: a symposium. — *Earth-Science Reviews*, 11 (1975): 209–251.
- FISHER, D. W. (1962): Small conoidal shells of uncertain affinities. — In: MOORE, C.: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part W.
- FUCHS, G. (1970): The Significance of Hazara to Himalayan Geology. — *Jb. Geol. B.-A.*, Sd.-Bd. 15: 21–23, — Wien.
- FUCHS, G. & H. MOSTLER (1972): Der erste Nachweis von Fossilien (kambrischen Alters) in der Hazira-Formation, Hazara, Pakistan. — *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck*, 2/2: 1–12. — Innsbruck.

- GUPTA, V. J. (1972): A Note on the Stratigraphic Position of the Sirdang Quartzites of the Type Area, Kumaon Himalayas. — Verh. Geol. B.-A., 1972. — Wien.
- LATIF, M. A. (1970): Explanatory notes on the Geology of South Eastern Hazara to accompany the revised Geological Map. — Jb. Geol. B.-A., Sd.- Bd. 15: 5—20. — Wien.
- MATTHEWS, S. C. & V. V. MISSARZHEVSKY (1975): Small shelly fossils of late Precambrian and early Cambrian age: a review of recent work. — Journ. Geol. Soc. Lond., 131/1975: 289—304, 2 figs., 4 plates.
- MOSTLER, H. & A. MOSLEH-YAZDI (1976): Neue Poriferen aus oberkambrischen Gesteinen der Milaformation im Elburzgebirge (Iran). — Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 5/1: 1—26. — Innsbruck.
- QUIAN, Y. (1977): Hyolitha and some Problematica from the Lower Cambrian Meishucun Stage in Central and S.W. China. — Acta Palaeontologica Sinica, 16/No. 2.
- (1978): The Early Cambrian Hyolithids in Central and Southwest China and their stratigraphical significance. — Mem. of Nanjing Inst. of Geol. and Paleont., Acad. Sinica, 11.
- (1979): Hyolithids and other small shelly fossils from the Lower Cambrian Huangshandong formation in the eastern part of the Yangtze Gorge. — Acta Palaeontologica Sinica, 18/No. 3.
- QUIAN, Y., M. CHEN & Y. CHEN (1979): Hyolithids and other small shelly fossils from the Lower Cambrian Huangshandong Formation in the eastern part of the Yangtze Gorge. — Acta Paleontologica Sinica, 18/No. 3.
- WOLFART, R. (1973): Das Kambrium im mittleren Südasien (Irak bis Nordindien). — Zbl. Geol. Paläont. Teil I, 1972, 5/6: 227—256, 347—376. — Stuttgart.
- ZHURAVLEVA, I. T. (1970): Marine faunas and Lower Cambrian stratigraphy. — Am. Journ. of Science, 269/December 1970: 417—445.

Tafelerklärungen

Tafel 1

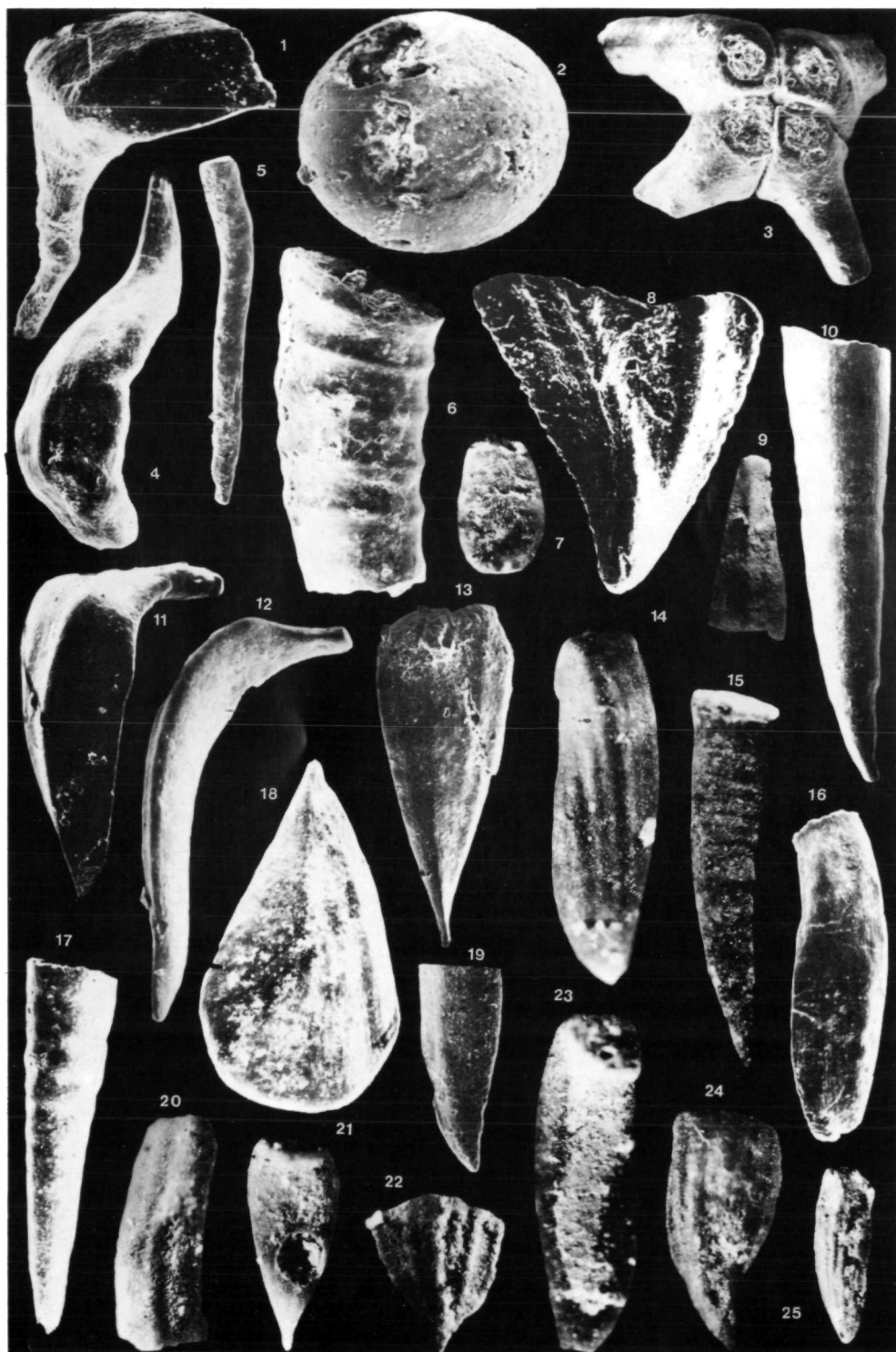
(Außer Fig. 7, 9, 14—16, 20—25 alles elektronenmikroskopische Aufnahmen)

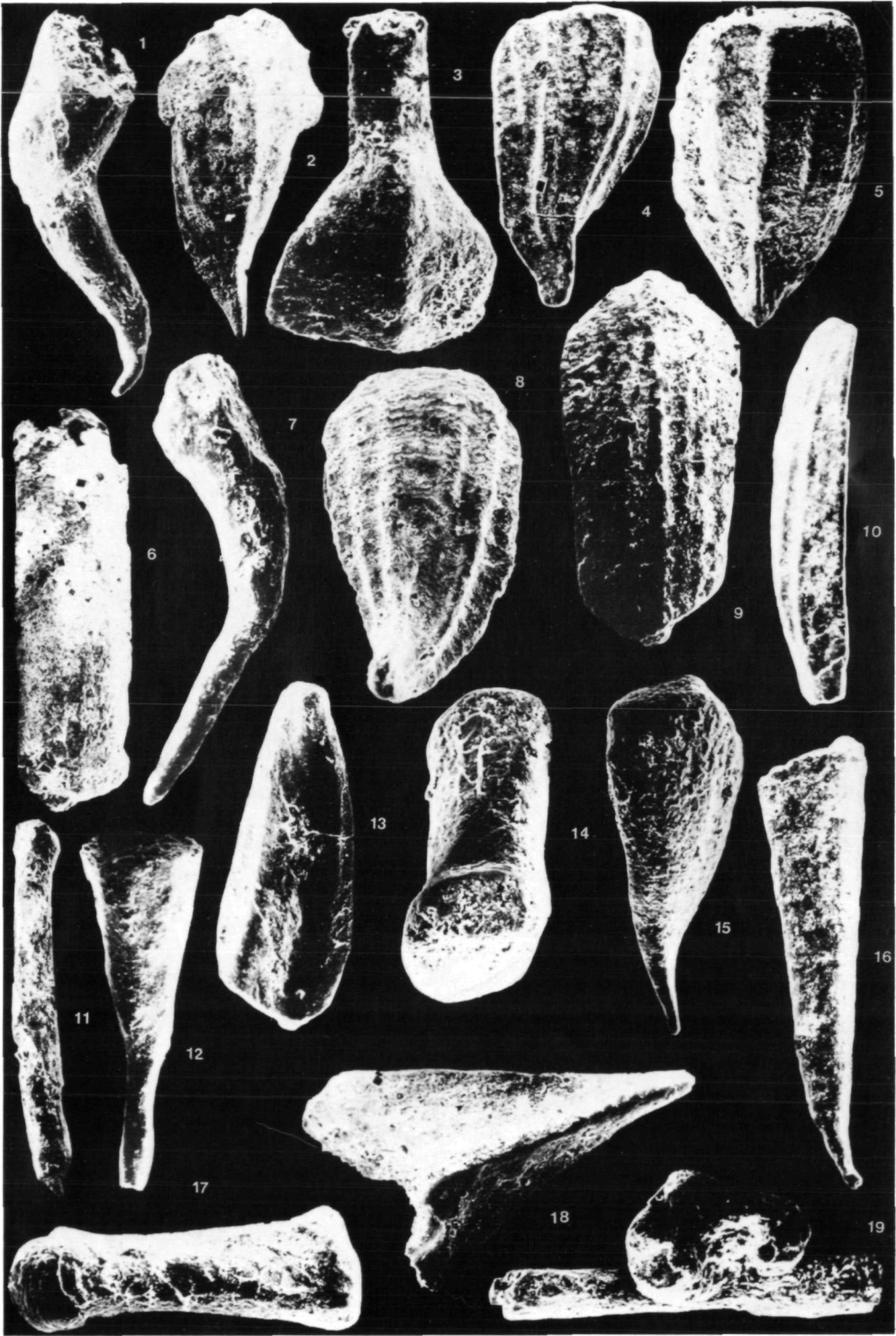
- Fig. 1, 4, 11, 12, 19: *Sachites zapfei* n. sp. (Fig. 11 = Holotypus, seitlich von oben), V = 65×; Fig. 19: V = 80×.
- Fig. 2: Problematikum „*Olivooides*“ QUIAN et al., V = 110×.
- Fig. 3: *Chancelloria* sp. (stauractines „*Archiaster*“), V = 65×.
- Fig. 5: *Anabarites* ? sp., V = 65×.
- Fig. 6: *Lophotheca* cf. *zhangshanensis* (HE), V = 40×.
- Fig. 7: *Sachites* cf. *costulatus* MESHKOVA, V = 40×.
- Fig. 8, 24: *Sachites* cf. *sacciformis* MESHKOVA (Fig. 8 = Bruchstück des Blattvorderteils), V = 110×; Fig. 24: V = 40×.
- Fig. 9: *Linevitus* sp., V = 35×.
- Fig. 10, 17: *Hyolithellus* sp., V = 40×.
- Fig. 13, 21: *Sachites longispinosus* n. sp. (Fig. 13 = Holotypus), V = 65×; Fig. 21: V = 40×.
- Fig. 14, 23, 25: *Sachites ventriosus* n. sp. (Fig. 14 = Holotypus), V = 65×; Fig. 25: V = 40×.
- Fig. 15: *Lophotheca* sp., V = 35×.
- Fig. 16, 20: *Sachites* sp., V = 65×.
- Fig. 22: *Sachites sacciformis* MESHKOVA.

Tafel 2

(Durchwegs elektronenmikroskopische Aufnahmen; alle Arten der Gattung *Sachites* sind, wenn nicht anders angegeben, mit der Oberseite dargestellt)

- Fig. 1: *Circotheca* sp. (Morphotyp b); abgebrochenes Exemplar mit hochgebogener Spitze; $V = 40\times$.
- Fig. 2, 18: *Sachites asymmetricus* n. sp.; Fig. 2 = Holotypus, $V = 60\times$; Fig. 18: Bruchstück aus dem Bereich der Spitze, $V = 110\times$.
- Fig. 3: *Sachites zapfei* n. sp. (Ansicht seitlich von oben, um den Verschmelzungsbereich zwischen Blatt- und Stielregion aufzuzeigen; $V = 100\times$).
- Fig. 4: *Sachites* cf. *sacciiformis* MESHKOVA (schräg von oben), $V = 65\times$.
- Fig. 5: *Sachites latus* n. sp. (Holotypus), $V = 80\times$.
- Fig. 6: *Sachites directus* n. sp. (Holotypus), $V = 55\times$.
- Fig. 7, 12: *Circotheca* sp. (Morphotyp a), $V = 40\times$ bzw. $65\times$.
- Fig. 8: *Sachites hexagona* n. sp. (Holotypus), $V = 80\times$.
- Fig. 9, 10: *Sachites solidus* n. sp. (Fig. 9 = Holotypus); Fig. 10: von der Seite; $V = 50\times$.
- Fig. 11: Problematikum 1 (nicht näher zuordenbar), $V = 90\times$.
- Fig. 13: *Sachites* sp.; $V = 80\times$.
- Fig. 14, 17: Problematikum 2, $V = 100\times$ (Fig. 17: Seitenansicht), $V = 50\times$.
- Fig. 15: *Sachites longispinosus* n. sp., $V = 70\times$.
- Fig. 16: *Hyolithellus* sp., $V = 40\times$.
- Fig. 19: Problematikum I mit aufgewachsenem Problematikum 3, $V = 65\times$.





Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	259—264	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	---------	---------------------

Eine Tetrapodenfährte aus dem Unter-Rotliegend von Kötschach in den westlichen Gailtaler Alpen, Kärnten — Österreich

Von G. NIEDERMAYR und E. SCHERIAU-NIEDERMAYR ¹⁾

(Mit 1 Abbildung und 1 Farbtafel)

Manuskript eingelangt am 6. Februar 1980

Zusammenfassung

Erstmalig wurde im Perm der Ostalpen eine Tetrapodenfährte, und zwar cf. *Ichniotherium cottae* (POHLIG) (det. H. HAUBOLD), gefunden. Der Erhaltungszustand der Fährte ist schlecht, doch scheint trotzdem damit ein weiterer Hinweis auf ein Rotliegend-Alter der die Fährte enthaltenden Ablagerungen gegeben zu sein. Nach den bisher vorliegenden sedimentologischen Daten ist aber nicht zu entscheiden, ob ein litoraler oder ein terrestrisch-fluviatiler Sedimentationsraum für diese Ablagerungen anzunehmen ist.

Summary

For the first time a tetrapod-footprint in Permian sediments of the Eastern Alps has been found. The recovered tracks have been determined as cf. *Ichniotherium cottae* (POHLIG) (det. H. HAUBOLD). The preservation of the imprints is bad, nevertheless they give an additional hint to a Rotliegend age of the corresponding sediments. Sedimentological data do not yet allow a decision whether the environment has been litoral or terrestrial-fluviatile.

Einleitung

Aus dem Perm der Südalpen wurde durch LEONARDI (1959) ein Fund eines Reptils, und zwar *Tridentosaurus antiquus* GB. DAL PIAZ, bekanntgemacht. Im Perm der Südalpen wurden auch Fährten von Tetrapoden nachgewiesen, und zwar aus dem bekannten Bletterbach-Profil bei Redagno und aus den Bergamasker Alpen (RAU & TONGIORGI 1972). Aus der unteren Mitteltrias der Südalpen hat BRANDNER (1973) ebenfalls Tetrapodenfährten beschrieben. Aus der Permotrias der Ostalpen sind Tetrapodenfährten bisher aber nicht bekannt gewesen. Aus diesem Grunde soll im folgenden über den Erstfund einer Tetrapodenfährte in permischen Ablagerungen der westlichen Gailtaler Alpen berichtet werden.

¹⁾ Anschrift der Verfasser: Dr. Gerhard NIEDERMAYR, Naturhistorisches Museum Wien, Mineralogisch-Petrographische Abteilung, Burgring 7, A-1014 Wien, Österreich. — Dr. Elisabeth NIEDERMAYR, Thimiggasse 15/1, A-1180 Wien, Österreich.

Durch die in den letzten Jahren sehr stark forcierte Anlage von Forstaufschließungswegen sind zum Teil ausgezeichnete Aufschlüsse geschaffen worden, die eine geologisch-petrologische Neuaufnahme vieler Gebiete sehr begünstigt hat. Dies gilt auch für den Bereich der westlichen Gailtaler Alpen, wo es sich eine Wiener Arbeitsgruppe zum Ziel gesetzt hat, die im Bereich zwischen Gailberg und Weißbriach auftretenden permo-skythischen Ablagerungen sediment-petrologisch näher zu untersuchen. Über die Ergebnisse dieser Untersuchungen — die zunächst im Rahmen eines vom Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung finanzierten Projektes durchgeführt wurden — liegen bereits einige Publikationen vor (u. a. NIEDERMAYR 1975, NIEDERMAYR, SEEMANN & SCHERIAU-NIEDERMAYR 1978). Besonders interessant war dabei eine zunächst als karbonisch angesehene, später dem Unter-Rotliegend zugeordnete Serie, an deren Basis eine bis dahin für diesen Bereich unbekannte,

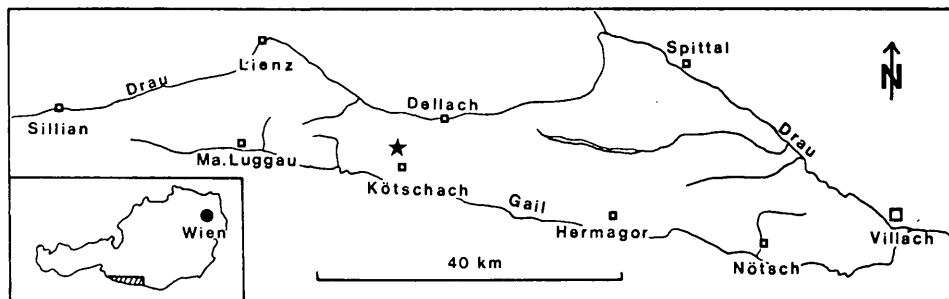


Abb. 1. Lage des Fährtenfundpunktes im Rotliegend der westlichen Gailtaler Alpen. Der entsprechende Aufschluß ist mit einem Sternchen markiert

relativ gut erhaltene und reichhaltige Flora, gebunden an Toneisensteine führende Sedimente, festgestellt werden konnte (SCHERIAU-NIEDERMAYR & NIEDERMAYR 1973, AMEROM & BOERSMA 1974, AMEROM et al. 1976).

Lithologie der Unter-Rotliegend-Serie von Kötschach

Bezüglich der lithologischen Charakterisierung dieser Serie sei auf die bereits zitierten Arbeiten verwiesen. Im Prinzip handelt es sich dabei jedenfalls um eine Wechsellagerung von Konglomerat- bzw. Brekzienlagen mit Sandsteinen und mehr oder weniger mächtigen Siltsteinhorizonten. Die gesamte Serie ist — von geringfügigen Ausnahmen, wie z. B. im Bereich der Pflanzenreste führenden Tonschiefer und Siltsteinlagen, abgesehen — tief dunkelrot gefärbt, was in erster Linie auf die diagenetisch bedingte Neubildung von Hämatit zurückzuführen ist. Hämatit konnte in den meisten Proben röntgenographisch nachgewiesen werden. Er umschließt in dünnen Häutchen die anderen Komponenten, tritt auch in Rissen auf und weist auf eine gute Durchlüftung der Sedimente im Anschluß an ihre Ablagerung hin. Zersetzte und entfärbte Biotite und andere eisenhaltige Mineralien sind als Lieferanten für das drei-

wertige Eisen in Betracht zu ziehen. Die in den Schwermineralpräparaten sehr häufigen Biotite zeigen denn auch sehr starke Ausbleichung und Zersetzungserscheinungen an.

Die den Grobklastika zwischengeschalteten Siltsteine sind in der Regel von Grabgängen intensivst durchzogen und weisen dementsprechend auf eine starke Besiedlung durch sedimentwühlende Lebewesen hin. Herr Prof. Dr. A. SEILACHER bestimmte die Fährten als *Planolites montanus* RICHTER (briefliche Mitteilung von Dr. W. GRÜN vom 14. 11. 1973). Nach AMEROM et al. (1976) wäre eher an das Vorliegen von *Scoyenia gracilis* WHITE zu denken. Die *Scoyenia*-Fazies wird als typisch für nicht-marine Sand- und Tonsteine, vor allem aber als charakteristisch für Redbeds angesehen (SEILACHER 1967, Fig. 2). GEYER (1977) hat allerdings darauf hingewiesen, daß der diagnostische Wert derartiger Spuren durch zusätzliche Daten von Vorkommen zu Vorkommen untermauert werden müßte. In diesem Zusammenhang kommt auch dem Auftreten von Spirorben, gebunden an teils konkretionäre Karbonateinschaltungen, im Hangenden dieser Serie eine gewisse Bedeutung zu. Die 1—2 mm dicken, kalkigen Röhren sind in der Regel spiralförmig gewunden und weisen eine skulpturierte Oberfläche mit deutlich sichtbaren, engstehenden Querrippen auf. Unser mikroskopischer Befund entspricht ziemlich genau jenen Beobachtungen, die STAPF (1971) an Spirorben aus dem pfälzischen Rotliegenden mitgeteilt hat. Die Kalkröhren sind teils den Karbonatschlieren eingelagert, bisweilen auch sehr reichlich, teils können sie aber auch im sandig-siltigen Material, das die Karbonatknollen umgibt, beobachtet werden. Nach REMANE & SCHLIEPER (1958) dringen eine Reihe von marinen Polychaeten, darunter auch *Spirorbis spirorbis*, heute bis in das Brackwasser vor. Die Problematik, ob *Spirorbis* in paläozoischen Sedimenten als Anzeiger für marine oder limnische Ablagerungsbedingungen gelten kann, behandelt STAPF (1971) recht ausführlich und weist darauf hin, daß Spirorben sowohl aus dem marinen als auch aus dem limnischen Milieu beschrieben worden sind. Die Bedeutung der Beobachtung von Spirorben in permischen Sedimenten liegt mit STAPF aber vor allem im Nachweis einer sessil benthonischen Fossilgruppe, die eindeutig für Flachwasserverhältnisse spricht, eine Zuordnung der entsprechenden Sedimente in Ablagerungen des vollmarinen, brackischen oder limnischen Faziesraumes jedoch nicht gestattet. Ähnliches gilt ziemlich sicher auch für die eingangs erwähnten Grabspuren. Neben Spirorben und Spurenfossilien wurden in den Karbonateinschaltungen der gleichen Serie selten auch noch Ostrakoden und Fischreste, und zwar Zähnnchen und Schuppen, festgestellt.

Auf Grund der erarbeiteten sedimentologischen Parameter wurde diese Unter-Rotliegend Serie als weitgehend terrestrisch-fluvial gebildet angesehen, abgelagert in einer intramontanen Senke (NIEDERMAYR 1975). Die in den Siltsteinen sehr häufigen Grabgänge — die oft mehrere Meter mächtigen Bänke bestehen nur aus diesen Grabspuren — könnten dagegen auch auf einen marinen Strandbereich hinweisen.

Jedenfalls handelt es sich aber um zeitweilig trockenfallende Ablagerun-

gen, die zyklisch von Wasser überflutet worden sein müssen. In Trockenzeiten ist eine Verhärtung der obersten Sedimentschichten anzunehmen, was u. U. bei nachfolgender Überflutung eine Konservierung der ehemaligen Sedimentoberfläche begünstigt und damit auch zur Erhaltung von im weichen, noch feuchten Schlamm eingedrückten Fährtenspuren führen konnte. Für ein periodisches Trockenfallen und eine Verhärtung der aquatisch abgelagerten Sedimente sprechen auch wiederaufgearbeitete Siltsteinbrocken, die in den psephitischen Bänken zusammen mit Gangquarzen, Schieferflatschen und Quarziten als Geröllkomponenten auftreten. Auf der Oberseite einer solchen Konglomeratbank wurden nun vor einiger Zeit an einem frischen Weganschnitt NW der Gehöftgruppe Dobra oberhalb Kötschach (Abb. 1) Tetrapodenfährten festgestellt und für das Naturhistorische Museum in Wien geborgen (Akquisitions-Nr. 1980/2165/1—2).

Interessant ist, daß besonders diese Konglomeratbank sowohl dem mikroskopischen Befund nach, als auch röntgenographisch, etwa 20 Gew.-% Karbonat, in erster Linie Dolomit, neben etwas Calcit, enthält. Der Dolomit tritt im Intergranularraum einesteils dispers verteilt, anderenteils auf Partikel aufgewachsen, in beiden Fällen in meist sehr kleinen, gut ausgebildeten Kristallen auf, ist also offensichtlich im Zuge einer frühdiagenetischen Sammelkristallisation einer karbonatreichen, lutitischen Matrix gebildet worden. Große, im allgemeinen xenomorphe und meist druckverzwillingte Dolomite füllen den verbleibenden Porenraum aus und sind sicher späterdiagenetisch entstanden. Einzelne Partikel weisen auch feinfaserige Krusten aus Dolomit auf. Beide Dolomit-Typen werden, wie auch die größeren Geröllkomponenten, von spätdiagenetischen Calcitgängen durchschlagen. Der Dolomit ist dem röntgenographischen Befund nach als Ca-reicher, vermutlich auch Fe-reicher Dolomit anzusprechen. Beim Calcit handelt es sich um einen Mg-Calcit mit etwa 4 Mol.-% MgCO_3 . Das textuelle Erscheinungsbild dieser Karbonate läßt eventuell an eine calicheartige Bildung denken. Ähnliche Texturen werden z. B. von NAGTEGAAL (1969) aus dem Karbon, Perm und der Unter-Trias der Pyrenäen beschrieben und als typisch für Caliche-Profile gedeutet. Ein sicherer Milieuhinweis ist aber auch dadurch nicht zu erhalten, da calicheartige Bildungen nicht nur aus rein terrestrischen Ablagerungen, sondern auch aus dem marinen Strandbereich bekanntgemacht worden sind (READ 1974). Die Entscheidung, ob marine oder lakustrisch-fluviatile Ablagerungsbedingungen für diese Sedimente anzunehmen sind, muß daher vorläufig noch offen bleiben.

Auf Grund von Überlegungen, die die Sedimentologie und die paläogeographische Lage dieser Unter-Rotliegend-Serie betreffen, wurde aber eher ein lakustrisch-fluviatiles Ablagerungsmilieu für diese Sedimente vermutet (NIEDERMAYR 1975). Eventuell ist auch an einen marinen Strandbereich zu denken.

Die sandig-siltigen und teils konglomeratisch-brekziösen Bildungen ver-zahnen sich randlich mit sehr groben und schlecht sortierten Schuttablagerungen, die als relativ ortsgebundener Hangschutt aufgefaßt werden müssen.

Diese Serie könnte damit Sedimentfolgen typischer Innenmolassen entsprechen, wobei hier auch auf die sauren Vulkanite im Hangenden dieser Unter-Rotliegend-Serie hinzuweisen ist, die solche Innenmolassen oft abzuschließen pflegen.

Beschreibung der Tretapodenfährte

Die Fährteneindrücke fanden sich auf der Oberseite einer etwa 1 Meter mächtigen Konglomeratbank. Es konnten zwei Fährtenplatten geborgen werden. Die größere Platte war etwa zwei Quadratmeter groß und mußte bei der Bergung in zwei Teile zerlegt werden. Entsprechend dem für die Erhaltung einer Fährte ungünstigen, grobklastischen Material konnten nur die Klaueneindrücke festgestellt werden. Insgesamt wurden fünf sichere Eindrücke gezählt, davon vier Fußeindrücke und ein Handeindruck. Weitere, einzelne Klaueneindrücke sind wahrscheinlich auf den Platten vorhanden, aber nicht sicher zuzuordnen. Nach den erkennbaren Klaueneindrücken beträgt die einfache Schrittlänge (Pace) etwa 50 cm (gemessen von der dritten Zehe). Der eine sicher festgestellte Handeindruck liegt 10 cm vor dem Fußeindruck (wieder gemessen von der dritten Zehe). Die Breite des Fußes beträgt 15 cm, jene der Hand hingegen nur 12 cm. Die angeführten Meßdaten sind aber auf Grund des sehr schlechten Erhaltungszustandes der Fährte nur als Richtwerte zu verstehen. Weder Fuß- noch Handballen sind bei der hier beschriebenen Fährte zu erkennen. Einer freundlichen brieflichen Mitteilung von Herrn Dr. H. HAUBOLD, Halle, zufolge wäre die vorliegende Tetrapodenfährte als cf. *Ichniotherium cottae* POHLIG zu determinieren. Diese Angabe erfolgte an Hand eines Fotos. Nach HAUBOLD (1974) wäre ein Rotliegend-Alter für die die Fährte enthaltende Sedimentfolge anzunehmen. Zum gleichen Ergebnis kommen auch AMEROM et al. (1976) an Hand der Auswertung der im Liegenden der Fährtenplatten auftretenden Florenreste. KOZUR (1979) hat die Richtigkeit dieser stratigraphischen Einstufung aber bezweifelt. Es wäre zu hoffen, daß weitere und besser erhaltene Fährtenfunde im gegenständlichen Bereich gelingen und damit vielleicht auch eine stratigraphisch brauchbare Aussage ermöglichen.

Danksagung

Für die Bestimmung der Fährte danken wir Herrn Dr. H. HAUBOLD, Halle. Herr Dr. H. KOLLMANN von der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien hat die Bergung der gegenständlichen Fährtenplatten veranlaßt. Dafür und für die kritische Durchsicht des Manuskriptes sind wir ihm zu Dank verpflichtet. Danken müssen wir aber auch der Nachbarschaft Kötschach-Heimberg, die die Befahrung des Forstweges und die Bergung des Materials gestattete.

Literatur

- AMEROM, H. W. J. VAN & M. BOERSMA (1974): Vorläufige Untersuchungsergebnisse an älteren und neu aufgesammelten jungpaläozoischen Pflanzenfunden der Ostalpen (Österreich). — *Carinthia* II, 164/84: 9–15.
- , M. BOERSMA, G. NIEDERMAYR & E. SCHERIAU-NIEDERMAYR (1976): Das permische

- Alter der „Karbon“-Flora von Kötschach (Kärnten, Österreich). — *Carinthia* II, 166/86: 93–101.
- BRANDNER, R. (1973): Tetrapodenfährten aus der unteren Mitteltrias der Südalpen. — Veröffentl. Univ. Innsbruck, 86 (Festschr. HEISSEL): 57–71.
- GEYER, G. (1977): Grundzüge der Stratigraphie und Fazieskunde. — 2. Bd.: 341 S. — Stuttgart (E. Schweizerbart).
- HAUBOLD, H. (1974): Die fossilen Saurierfährten. — Die Neue Brehm-Bücherei, 479: 168 S. — Wittenberg Lutherstadt (Ziemsen).
- KOZUR, H. (1978): Bemerkungen zum Vorkommen der Gattung *Callipteris* BRONG. im Karbon. — Verh. Geol. B.-A., 1978: 11–22.
- LEONARDI, P. (1959): *Tridentosaurus antiquus* GB. DAL PIAZ, Rettile protorosaurom Permiano del Trentino orientale. — Mem. Istit. Geol. Pad., 21: 1–15.
- NAGTEGAAL, P. J. C. (1969): Microtextures in recent and fossil calciche. — Leidse Geol. Med., 42: 131–142.
- NIEDERMAYR, G. (1975): Gedanken zur lithofaziellen Gliederung der postvariszischen Transgressions-Serie der westlichen Gailtaler Alpen, Österreich. — Mitt. Geol. Ges. Wien, 66/67 (1973–1974): 105–126.
- , R. SEEMANN & E. SCHERIAU-NIEDERMAYR (1978): Die Perm-Trias-Grenze im westlichen Drauzug, Kärnten–Osttirol. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 81: 1–17.
- RAU, A. & M. TONGIORGI (1972): The Permian of Middle and Northern Italy. — In: H. FALKE (Ed.): Rotliegend. Essays on European Lower Permian. Internat. Sediment. Petrogr. Series, 15: 216–280.
- READ, J. F. (1974): Calcrete Deposits and Quaternary Sediments, Edel Province, Shark Bay, Western Australia. — Mem. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 22: 250–282.
- REMANE, A. & C. SCHLIEFER (1958): Die Biologie des Brackwassers. — 348 S. — Stuttgart (Schweizerbart).
- SCHERIAU-NIEDERMAYR, E. & G. NIEDERMAYR (1973): Vorläufiger Bericht über die, durch neue Pflanzenfunde belegte, postvariszische Transgressions-Serie aus dem Raum Kötschach in den Gailtaler Alpen, Kärnten. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 77: 115–123.
- SEILACHER, A. (1967): Bathymetry of trace fossils. — Marine Geol., 5: 413–428.
- STAFF, K. R. G. (1971): Röhrentragende Spirorben (Polychaete, Vermes) als Zeugen des sessilen Benthos aus dem pfälzischen Rotliegenden. — Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch., 60: 167–174.

Tafelerklärungen

Tafel 1

Fährtenplatte mit Fußindrücken von cf. *Ichniotherium cottae* POHLIG aus dem Rotliegend von Kötschach, Kärnten. Bildausschnitt etwa 1 Meter breit. — NHM, Akquisitions-Nr. 1980/2165/1.

Ein Conodonten-cluster aus der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kt. Tessin/Schweiz)

VON HANS RIEBER ¹⁾

(Mit 1 Abbildung im Text und 2 Tafeln)

Manuskript eingelangt am 2. Juli 1979

Zusammenfassung

Ein Conodonten-cluster aus einem karbonatfreien, stark bituminösen Schiefer des mittleren Teils der Grenzbitumenzone (Unterladin) des Monte San Giorgio (Tessiner Kalkalpen) wird beschrieben. Um ein besseres Bild von der Morphologie der komprimierten, mehr oder weniger zerbrochenen Conodonten zu erhalten, wurden von dem durch Herauslösen der Conodontenreste mit konzentrierter Salzsäure erhaltenen Abdruck ein Silikonkautschuk-Abguß angefertigt. Von diesem konnten mit dem Elektronenraster-Mikroskop Aufnahmen hergestellt werden. Das Conodonten-cluster enthält: ein Paar Plattform-, ein Paar ozarkodiniforme, mindestens vier einfache oder zwei Paar hindeodelliforme und ein Paar enantiognathiforme, zwei Paar prioniodiniforme und ein Paar ? prioniodiniforme Elemente. Außerdem liegen zahlreiche Bruchstücke vor, die keinen bestimmten Elementen zugeordnet werden können. Die Lage der Elemente innerhalb des Apparates wird diskutiert.

Die relativ zahlreichen, mehr oder weniger vollständig überlieferten Conodonten-Apparate deuten auf äußerst ruhige Ablagerungsbedingungen am damaligen Meeresgrund.

Abstract

A cluster of Conodonts found in the highly bituminous shales of the middle part of the Grenzbitumenzone (Lower Ladinian, Middle Triassic) of the Monte San Giorgio, Limestone Alps of Ticino, is described. To get a better idea on the morphology of the compressed and more or less damaged elements, there were made Silicon-coutchouc-replicas of the moulds which were obtained by dissolving the Conodonts with concentrated hydrochloric acid. The cluster is a natural assemblage of Conodonts and contains: one pair of platform elements, one pair of ozarkodiniform, at least four simple or two pairs of hindeodelliform, one pair of enantiognathiform, two pairs of prioniodiniform and one pair of ? prioniodiniform elements. Moreover, there are stated some elements or parts of them which could not be assigned to determined elements. The situation of the elements within the apparatus is dicussed.

The more or less completely preserved apparatuses of Conodonts show that the bituminous shales were deposited on a sea-bottom where the water was stagnant.

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Hans RIEBER, Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, Künstlergasse 16, CH-8006 Zürich. — Schweiz.

Einleitung

Bei der Präparation eines Haigebisses wurden im Frühjahr 1977 in einem etwas angewitterten bituminösen Tonschiefer der Grenzbitumenzone des Monte San Giorgio Conodonten entdeckt. Die Conodonten waren in weißer Substanz erhalten und hoben sich von dem schwarzen, karbonatfreien Tonschiefer sehr deutlich ab. Um weitere Conodonten zu finden, wurde von dem noch vorhandenen bituminösen Tonschiefer unter dem Binokular Splitter um Splitter abgetragen und nach Conodonten abgesucht. Dabei wurden bald neben Einzelementen auch einige Conodonten-clusters gefunden.

Wie die Untersuchung ergab, handelt es sich bei einigen dieser Conodonten-clusters mit sehr großer Wahrscheinlichkeit um natürliche Ansammlungen (Conodonten-Apparate) und nicht etwa um zusammengeschwemmte Einzelemente oder um den Inhalt von Koprolithen.

Wohl sind aus der Mitteltrias von A. RAMOVŠ (1977 und 1978) schon Conodonten-clusters beschrieben worden. Es handelt sich dabei jedoch um clusters des Skelettapparates mit *Pseudofurnishius murcianus* VAN DEN BOOGAARD, während die Plattform-Elemente der clusters aus der Grenzbitumenzone der Gattung *Gondolella* resp. *Neogondolella* angehören.

Da die Präparation und wissenschaftliche Bearbeitung der zahlreichen aus der Grenzbitumenzone vorliegenden Conodonten viel Zeit beanspruchen wird, soll im Rahmen dieser Publikation nur ein relativ gut erhaltener Apparat, der ziemlich vollständig zu sein scheint, beschrieben werden.

Erhaltung und Präparation

Die ersten Reste von Conodonten aus der Grenzbitumenzone wurden von W. MÜLLER (1964) beschrieben. Er hatte beim Aufbereiten von tonigen Tuffiten aus der Grenzbitumenzone neben Schwermineralien wenige ganze und einige Teilstücke von Einzelementen gefunden.

Die daraufhin folgenden wiederholten Versuche, durch Auflösen der bituminösen Dolomitbänke der Grenzbitumenzone weitere Conodonten zu finden, waren ohne Erfolg. Umso erstaunlicher ist es, daß neuerdings in mehreren Lagen der feingeschichteten bituminösen Tonschiefer der Grenzbitumenzone Conodonten nachgewiesen werden konnten. Allerdings schwankt die Häufigkeit und Erhaltung von Schicht zu Schicht ziemlich stark. Teils liegen die Conodonten in weißer, nicht durchscheinender Substanz vor, teils sind sie hellgrau, fettglänzend und durchscheinend, teils fast schwarz und glänzend. Der Erhaltungszustand scheint von dem Anwitterungszustand der bituminösen Tonschiefer abzuhängen. Nach bisherigen Beobachtungen ist die Erhaltung in weißer Substanz auf stärker angewitterte Lagen beschränkt, während in den wenig oder nicht angewitterten bituminösen Tonschiefern die Conodonten hellgrau oder schwarz erhalten sind.

Da sich die karbonatfreien, bituminösen Tonschiefer weder in Säuren noch in Laugen auflösen lassen, konnten die Conodonten nicht chemisch isoliert

werden. Deshalb wurden unter dem Binokular mit Hilfe feinsten Meissel kleine Stückchen von den bituminösen Tonschiefern abgespalten und nach Conodonten abgesucht. Dabei war es nicht zu vermeiden, daß die spröden Conodonten zerbrachen und zersplitterten. Der häufigste Fundzustand der Conodonten ist deshalb ein Plättchen und das dazugehörige Gegenplättchen mit Bruchstücken der Substanz der Conodonten in den Abdrücken derselben. Vollständige, durch die Präparation nicht verletzte Conodonten in Substanzerhaltung konnten auf diese Weise bisher weder ein- noch gar doppelseitig freigelegt werden.

Häufig sind nach dem Spalten der bituminösen Tonschiefer Teile der Conodonten noch von Gestein bedeckt. Mit Hilfe sehr fein geschliffener Präparationsnadeln gelang es, einige wenigstens einseitig weitgehend freizulegen, während andere dabei mehr oder weniger zerstört wurden.

Um trotz dieser Schwierigkeiten ein möglichst vollständiges Bild der äußeren Form der Conodonten zu erhalten, wurde bei einigen Funden die Substanz der Conodonten mit konzentrierter Salzsäure aus dem unlöslichen Gestein herausgeätzt. Von den so entstandenen Negativen wurden mit Silikonkautschuk Positive angefertigt. Nach dem Bedampfen ergaben diese Silikonkautschuk-Nachgüsse mit dem Rasterelektronen-Mikroskop zum Teil erstaunlich aussagekräftige Aufnahmen (Tafel 1) der Conodonten-clusters. Dabei konnte auch festgestellt werden, daß ein Teil der Conodonten offenbar schon vor der Präparation zerbrochen im Gestein vorgelegen haben muß. Die Zerschlagung der relativ spröden Conodonten steht sicher im Zusammenhang mit der starken Kompaktion der bituminösen Tonschiefer. Diese Kompaktion wird nicht nur durch die Art des Sediments belegt, sondern auch durch die stark komprimierten Skelette von Fischen und Sauriern, sowie durch zusammengepreßte Koprolithen in den bituminösen Tonschiefern. Die Tatsache, daß die meisten Einzelelemente innerhalb eines clusters mehr oder weniger zerbrochen sind, erschwert deren Bestimmung und macht sie teilweise unmöglich.

Für die Untersuchung des vorliegenden clusters wurden Umrißzeichnungen von den rasterelektronen-mikroskopischen Vergrößerungen des Silikonkautschuk-Ausgusses und von den lichtmikroskopischen Aufnahmen der Gegenplatte mit anhaftenden Bruchstücken der Conodonten angefertigt (Abb. 1). Da der Silikonkautschuk-Abguß der Außenbegrenzung, die Bruchfläche zwischen den Platten jedoch einem mehr oder weniger zentralen Schnitt des Conodonten-clusters entsprechen, konnte durch Kombination beider Umrißzeichnungen eine etwas bessere Vorstellung von der räumlichen Anordnung der einzelnen Elemente im cluster gewonnen werden.

Beschreibung des Conodonten-clusters

Vorbemerkung: Die Orientierung der einzelnen Elemente zueinander und innerhalb des vorliegenden Conodonten-clusters stimmen nicht überein, unabhängig davon, was man als vorn und hinten oder links und rechts oder oben und unten am Conodonten-cluster ansieht. Da bei der bisher praktizierten

Orientierung der isolierten Einzelemente der Anordnung in den Conodonten-Apparaten nicht Rechnung getragen werden konnte, darf diese Inkonsequenz nicht verwundern. Um einer vielleicht später möglichen natürlichen Orientierung der Conodonten-Apparate nicht vorzugreifen oder eine solche unnötig zu komplizieren, werden für die Beschreibung des vorliegenden Conodonten-Apparates neutrale Bezeichnungen wie A-, B-, C- und D-Seite (siehe Abb. 1) gewählt. Die Einzelemente und Teilstücke wurden außerdem numeriert, damit sie besser angesprochen werden können.

Material: Zur Untersuchung lagen zunächst die Platte und Gegenplatte mit den in den Abdrücken anhaftenden Conodontenbruchstücken und licht-mikroskopische Aufnahmen davon vor. Von der Gegenplatte wurde nach dem Herauslösen der Conodontenteile ein Silikonkautschuk-Abguß und von diesem rasterelektronen-mikroskopische Vergrößerungen (Tafel 2) angefertigt. Der Silikonkautschuk-Abguß der Gegenplatte entspricht in seiner Orientierung dem Original in der Platte.

Die Elemente: Auf der A-Seite des Apparates befindet sich ein Paar Plattform-Elemente (1+2), die mit den Dentikeln gegeneinander weisen. Die kräftigen Dentikel im hinteren Teil des Blattes sind niedrig und getrennt voneinander. Im vorderen Teil dagegen sind die Dentikel dicht beieinander sowie lang und spitz. Hinter der Mitte des Blattes sind die Dentikel am kürzesten ausgebildet. Die Zahl der Dentikel beträgt bei Element 1 19 und bei Element 2 20 oder 21. Da beide Plattform-Elemente auf der Seite liegen, sind die Basalgruben nicht sichtbar. Die Basalgrube dürfte jedoch unterhalb des drittletzten Dentikels liegen, denn dort erhebt und verbreitert sich der Kiel der Unterseite absatzartig. Diese Erhebung und Verbreiterung kann am besten als Umrandung der dort liegenden Basalgrube gedeutet werden. Die Plattform ist nur an dem Silikonkautschuk-Ausguß einigermaßen deutlich sichtbar. Sie beginnt am hintersten Dentikel als schmaler seitlicher Rand, verbreitert sich gegen vorn schnell und erreicht noch hinter der Mitte des Elements ihre größte Breite. Etwa von der Mitte nach vorn nimmt sie schnell an Breite ab und endet zu Beginn des vordern Viertels des Elements. Die vordersten 5 Dentikel bilden ein freies Blatt. Auf der Oberseite und randlich ist die Plattform ornamentiert, unten ist sie glatt. Die beiden Plattform-Elemente liegen so, daß ihre Vorderenden zum Conodonten-Apparat hin orientiert sind. Bei den Plattform-Elementen dürfte es sich um *Neogondolella excentrica* BUDUROV & STEFANOV 1972 oder um *Gondolella transita* KOZUR & MOSTLER 1971 handeln.

Im Anschluß an das Paar Plattform-Elemente folgen in Richtung auf die C-Seite ein Paar Zahnreihen-Conodonten (3+4), die zu *Ozarkodina tortilis* TATGE zu stellen sind. Während das mit den Dentikeln gegen die A-Seite weisende Element (3) zerbrochen und dadurch gerade gestreckt vorliegt, zeigt das andere Element (4) den für *Ozarkodina tortilis* typisch gebogenen Ast recht deutlich. Die beiden Elemente weisen mit ihren Vorderenden gegen die B-Seite.

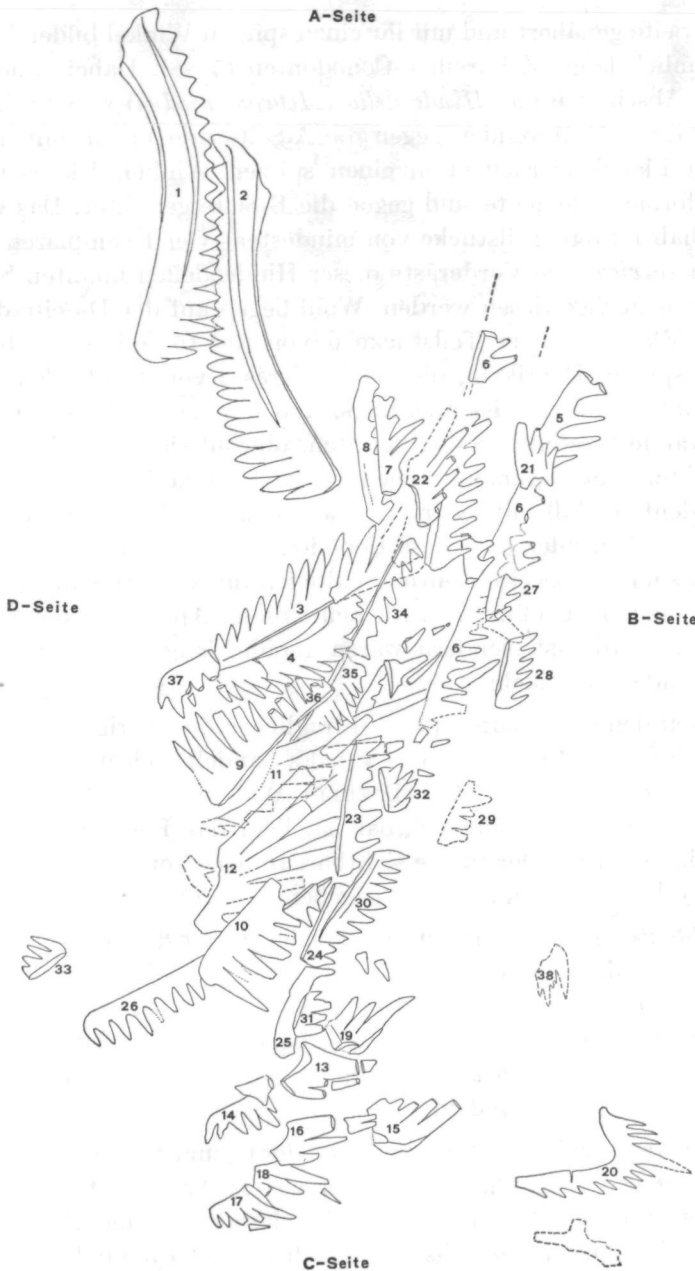


Abb. 1. Umrißzeichnungen eines Conodonten-clusters aus Schicht 117 der mittleren Grenzbitumenzone (Unterladin) des Monte San Giorgio. Mit ausgezogenen Linien sind die Umrisse der Conodonten, die auf der rasterelektronen-mikroskopischen Aufnahme des Silikonkautschuk-Ausgusses zu erkennen sind, angegeben. Mit gestrichelten Linien sind Ergänzungen, die nur auf der lichtmikroskopischen Aufnahme des Originals auf der Platte sichtbar sind, dargestellt. Punktierte Linien entsprechen vermuteten Grenzen. Die Bezeichnungen A-, B-, C- und D-Seite dienen der Orientierung (siehe Text) und mit 1 bis 38 wurden die Einzelelemente bzw. Bruchstücke davon numeriert. Vergrößerung ca. 60-fach. Original auf Taf. 1 und 2 abgebildet

Der B-Seite genähert und mit ihr einen spitzen Winkel bildend, liegen fast gerade, ziemlich lange Zahnreihen-Conodonten (5–8). Dabei handelt es sich um hintere Abschnitte von *Hindeodella* (*Metaproniodus*) *suevica* (TATGE). Sie weisen mit ihren Hinterenden gegen die A-Seite und bilden mit den ähnlich orientierten Plattform-Elementen einen spitzen Winkel. Die Dentikel aller hindeodelliformen Elemente sind gegen die B-Seite gerichtet. Das vorliegende cluster enthält hintere Teilstücke von mindestens vier Exemplaren (5–8) von *Hindeodella suevica*. Die Vorderäste dieser Hindeodellen konnten bisher nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. Wohl liegen auf der D-Seite des clusters zwei kurze Elemente oder Teilstücke davon (9+10) mit sechs bzw. sieben hohen und spitzen Dentikeln, die als Vorderäste von Hindeodellen gedeutet werden könnten. Seltsam ist allerdings, daß nur zwei solche Conodonten in dem Apparat festgestellt werden konnten, obwohl sie wegen ihrer typischen Form und ihrer Größe kaum übersehen werden können. Dieser Umstand könnte darauf hindeuten, daß entweder nur zwei Hindeodellen einen ausgeprägten Vorderast besaßen, oder daß diese Conodonten (9+10) keine Teilstücke von *Hindeodella* sind. Die zweite Deutung halte ich für wahrscheinlicher. In diesem Fall hätten die hindeodelliformen Elemente dieses Apparates keinen besonders ausgeprägten Vorderast, sondern wären gerade, lange Äste mit vielen nach hinten weisenden Dentikeln.

Zwischen den Conodonten (9+10) fraglicher Zugehörigkeit liegt ein Paar enantiognathiformer Elemente (11+12). Es handelt sich um typische Exemplare von *Enantiognathus ziegléri* (DIEBEL). Während das Element 12 an dem Silikonkautschuk-Ausguß gut sichtbar ist, liegt das Element 11 etwas tiefer und ist deshalb nur auf der Platte sichtbar. In der Umrißzeichnung sind beide Elemente in der Lage zueinander angegeben.

Der C-Seite genähert liegen zahlreiche Bruchstücke von Conodonten (13–18). Es handelt sich dabei wohl um vier oder mehr Elemente von *Prioniodus* (*Cypridodella*) *muelleri* (TATGE). Die Teilstücke 13 und 14 sowie 16 und 17 scheinen zusammengesetzt je ein mehr oder weniger vollständiges Element zu ergeben. Bei dem Bruchstück 19 könnte es sich ebenfalls um ein Teilstück von *Prioniodus muelleri* handeln.

Der Conodont 20 in der Ecke zwischen der C- und B-Seite könnte ebenfalls zu *Prioniodus* gehören. Allerdings ist er so bruchstückhaft und wohl auch komprimiert erhalten, daß eine sichere Bestimmung nicht möglich erscheint. Es könnte sich auch um ein Teilstück von *Hibbardella* handeln.

Auf den hindeodelliformen Elementen 5 und 6 liegen zwei Conodonten-bruchstücke (21 und 22), die am ehesten von *Prioniodus muelleri* stammen könnten. Im mittleren Abschnitt des Apparates sind mehrere Bruchstücke von Zahnreihen-Conodonten sichtbar, von denen einige (20–31) ziemlich sicher zu *Hindeodella suevica* gehören. Ob es sich bei den Conodonten 32 (B-Seite) und 33 (D-Seite) ebenfalls um Teilstücke von *Hindeodella* handelt, ist zweifelhaft. Bei dem Bruchstück 34, das seiner Morphologie nach durchaus zu *Hindeodella* zu

passen scheint, sind die Dentikel in eine andere Richtung (zur C-Seite hin) geneigt, als bei den anderen zu *Hindeodella* gezählten Bruchstücken. Ob der Rest 35 die Fortsetzung von 34 oder ein Bruchstück eines anderen Conodonten ist, kann nicht sicher entschieden werden. Das Bruchstück 36 könnte eventuell die Fortsetzung von Bruchstück 9 sein. Das Bruchstück 37 könnte ein Teilstück von *Ozarkodina tortilis* (4) oder aber eines nicht mehr bestimm-
baren Elements sein. Bei Nummer 38 handelt es sich um ein kleines nicht bestimmbares Conodonten-Bruchstück.

Der vorliegende Apparat enthält somit:

- 1 Paar Plattform-Elemente (1+2)
- 1 Paar ozarkodiniforme Elemente (3+4)
- mindestens 4 einzelne bzw. 2 Paar hindeodelliforme Elemente (5—8)
- 1 Paar enantiognathiforme Elemente (11+12)
- mindestens 2 Paar prioniodiniforme Elemente (15—18)
- 1 Paar ? prioniodiniforme Elemente (21+22)
- 1 Paar nicht sicher zuordenbare Elemente oder Teilstücke davon (9+10)
- Dazu kommen zahlreichen Bruchstücke, die ziemlich sicher von Hindeodellen stammen, sowie einige Reste, deren Zugehörigkeit noch völlig unbestimmt ist.

Lagebeziehung der Elemente innerhalb des Apparates: Die beiden Plattform-Elemente liegen ziemlich getrennt von den Zahnreihen-Elementen des clusters. Dabei ist zu bemerken, daß die Plattform-Elemente nicht in der Verlängerung der Hinterenden der hindeodelliformen Elemente angeordnet sind. Die ozarkodiniformen Elemente liegen zwischen den Plattform- und den übrigen Zahnreihen-Elementen und damit ebenfalls nicht in der Verlängerung der hindeodelliformen Elemente, sondern mehr oder weniger parallel zu ihnen daneben. Die hindeodelliformen und die enantiognathiformen Elemente lassen eine mehr oder weniger symmetrische Anordnung zu einer Ebene erkennen, die zwischen den Hindeodellen (6+7) sowie den beiden enantiognathiformen Elementen (11+12) verläuft. Die prioniodiniformen Elemente (15—18) scheinen ebenfalls symmetrisch zu dieser Ebene angeordnet zu sein, allerdings etwas gegen die B-Seite verlagert.

Es soll hier noch darauf hingewiesen werden, daß bei allen bisher vorliegenden vollständigeren Conodonten-clusters aus der Grenzbitumenzone die Plattform- und die ozarkodiniformen Elemente — sofern diese überhaupt nachgewiesen werden können — stets neben der oben angedeuteten Symmetrieebene liegen. Die insgesamt einigermaßen regelmäßige Anordnung der Elemente bei dem vorliegenden Conodonten-cluster sowie die sehr ähnliche Anordnung der entsprechenden Elemente bei einigen weiteren bisher nicht beschriebenen clusters aus der Grenzbitumenzone, lassen meines Erachtens den Schluß zu, daß es sich bei dem vorliegenden cluster um eine natürliche Ansammlung, um einen Conodonten-Apparat, handelt. Bisher konnten nicht zwei oder gar mehrere Conodonten-Apparate auf einer Schichtfläche in un-

mittelbarer Nachbarschaft gefunden werden. Deshalb darf angenommen werden, daß ein Conodonten-Apparat auch einem Conodonten-Tier entspricht. Bevor jedoch nicht weitere Untersuchungen über die qualitative und quantitative Zusammensetzung der Conodonten-Apparate sowie über deren Topographie vorliegen, sollen keine Spekulationen über die Funktion des Conodonten-Apparates und über die systematische Zugehörigkeit des Conodonten-Tieres angestellt werden.

Vorkommen

Der Conodonten-Apparat stammt aus Schicht 117 der Grabung „Punkt 902“ in der Grenzbitumenzone des Monte San Giorgio. Nach H. RIEBER (1973a) handelt es sich dabei um unteres Ladin, und zwar um die *reitzi*-Zone oder allenfalls die tiefste *curionii*-Zone. Von H. KOZUR (1972) wird *Gondolella transita* als Zonenfossil für die *transita*-Zone, die er mit dem unteren Teil der *curionii*-Zone parallelisiert, verwendet. K. BUDUROV & S. STEFANOV (1972) geben für *Neogondolella excentrica* tiefstes Fassan an.

Ökologische Bemerkungen

Bei den bituminösen Tonschiefern der Grenzbitumenzone handelt es sich nach bisherigen Untersuchungen (H. RIEBER 1973b) um ein Sediment, das in einem Meeresbecken, an dessen Grund infolge Stagnation kein Sauerstoff vorhanden war, abgelagert wurde. Bisher wurden in den feingeschichteten bituminösen Tonschiefern keine autochthonen Benthonten gefunden. Deshalb kann auch für die Conodonten-Tiere eine benthische Lebensweise ziemlich sicher ausgeschlossen werden. Die Tiere müssen nektisch oder planktisch gelebt haben.

Da die Conodonten in einigen Horizonten recht häufig festgestellt werden konnten, müssen sie zeitweise in großer Zahl gelebt haben, oder es müssen viele Individuen lebendig oder tot in das Meeresbecken eingeschwemmt worden sein. Aus der Tatsache, daß relativ viele geordnete Conodonten-clusters — Conodonten-Apparate — gefunden wurden, kann man auf sehr ruhige Bedingungen am damaligen Meeresgrund schließen. Die überaus zierlichen Conodonten-Apparate wären schon von schwachen Bodenströmungen zerstreut und verfrachtet worden.

Dank

Der Verfasser dankt den Präparatoren H. LANZ und A. FASSNACHT für ihre Hilfe bei der Beschaffung von bituminösen Schiefern im Gelände sowie für die geduldige und erfolgreiche Suche nach Conodonten in diesem Gestein. Herr Dr. K. BUDUROV, Sofia, war dem Verfasser bei der Bestimmung von Conodonten aus der Grenzbitumenzone sehr behilflich, und Herr Dr. H. KOZUR, Meiningen, gab zahlreiche wertvolle Ratschläge. Beiden Herren sei auch an dieser Stelle Dank gesagt. Für die Finanzierung eines kurzen Geländeaufenthaltes im Tessin dankt der Verfasser der Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

Literatur

- BITTER, P. H. von (1976): The Apparatus of *Gondoella subblanceolata* GUNNELL (Conodontophorida, Upper Pennsylvanian) and its Relationship to *Illinella typica* RHODES. — Life Sci. Contr., R. Ont. Mus., 109: 44 pp. — Toronto.
- BUDUROV, K. J. (1975): Die triassischen Conodontenprovinzen auf dem Territorium Bulgariens. — C. R. Acad. Bulg. Sci., 28/12: 1681—1684. — Sofia.
- (1976): Die triassischen Conodonten des Ostbalkans. — Geol. Balcanica, 6/2: 95—104. — Sofia.
- BUDUROV, K. J. & STEFANOV, S. A. (1972): Plattform-Conodonten und ihre Zonen in der Mittleren Trias Bulgariens. — Mitt. Ges. Geol. Berbaustud., 21: 829—852. — Innsbruck.
- (1973): Etliche neue Plattform-Conodonten aus der Mitteltrias Bulgariens. — C. R. Acad. Bulg. Sci., 26/6: 803—806. — Sofia.
- HUCKRIEDE, R. (1958): Die Conodonten der mediterranen Trias und ihr stratigraphischer Wert. — Paläont. Z., 32: 141—175. — Stuttgart.
- JEPPSON, L. (1979): Conodont element function. — Lethaia, 12: 153—171. — Oslo.
- KOZUR, H. (1972): Die Conodontengattung *Metapolygnathus* HAYASHI 1968 und ihr stratigraphischer Wert. — Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 2/11: 1—37. — Innsbruck.
- (1974): Die Conodontengattung *Metapolygnathus* HAYASHI 1968 und ihr stratigraphischer Wert. Teil II. — Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 4/1: 1—35. — Innsbruck.
- (1978): Zur Bedeutung paläökologischer Untersuchungen bei den Perm- und Trias-Conodonten. — Schriftenr. geol. Wiss. Berlin, 10: 59—71. — Berlin.
- KOZUR, H. & H. MOSTLER (1971): Probleme der Conodontenforschung in der Trias. — Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 1/4: 1—19. — Innsbruck.
- (1972): Die Conodonten der Trias und ihr stratigraphischer Wert. I. Die „Zahnreihen-Conodonten“ der Mittel- und Obertrias. — Abh. Geol. Bundesanst., 28/1: 1—36, 15 Taf. — Wien.
- (1972): Die Bedeutung der Conodonten für stratigraphische und paläogeographische Untersuchungen in der Trias. — Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., 21: 777—810. — Innsbruck.
- MOSHER, L. C. (1968): Triassic conodonts from western North America and Europe and their correlation. — J. Pal., 42: 895—946. — Tulsa/Oklahoma.
- MÜLLER, W. (1964): Conodonten aus der mittleren Trias der Tessiner Kalkalpen. — Eclogae geol. Helv., 57: 747—753. — Basel.
- RAMOVŠ, A. (1977): Skelettapparat von *Pseudofurnishius murcianus* (Conodontophorida) in der Mitteltrias Sloweniens (NW Jugoslawien). — N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 153: 361—399. — Stuttgart.
- (1978): Mitteltriassische Conodonten-clusters in Slowenien (NW Jugoslawien). — Paläont. Z., 52: 129—137. — Stuttgart.
- RIEBER, H. (1973a): Cephalopoden aus der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). — Schweiz. Pal. Abh., 93: 96 S. — Basel.
- (1973b): Ergebnisse paläontologisch-stratigraphischer Untersuchungen in der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). — Eclogae geol. Helv., 66: 667—685. — Basel.
- SCHMIDT, H. (1934): Conodonten-Funde in ursprünglichem Zusammenhang. — Paläont. Z., 16: 76—85. — Berlin.
- SCOTT, H. W. (1934): The zoological relationship of the conodonts. — J. Paleont., 8: 448—455, 2 Taf. — Tulsa/Oklahoma.
- TATGE, U. (1956): Conodonten aus dem germanischen Muschelkalk. — Paläont. Z., 30: 108—127. — Stuttgart.

- ZIEGLER, W. (1973): Catalogue of Conodonts I. — 504 S., 23 Abb., 27 Taf. — Stuttgart (Schweizerbart).
- & M. LINDSTRÖM (1975): Fortschrittbericht Conodonten. — Paläont. Z., **49**: 565—598. — Stuttgart.

Tafelerklärungen

Tafel 1

Rasterelektronen-mikroskopische Aufnahme eines Silikonkautschuk-Abgusses der Hohlform des Conodonten-clusters aus Schicht 117 der mittleren Grenzbitumenzone (Unterladin) des Monte San Giorgio. Vergrößerung 60-fach, Katalognummer W/1c.

Tafel 2

Makrophoto der Platte mit Bruchstücken (weiß) und dem Abdruck (schwarz glänzend) von Conodonten des Conodonten-clusters aus Schicht 117 der mittleren Grenzbitumenzone des Monte San Giorgio. Vergrößerung 70-fach, Katalognummer W/1a.

**H. RIEBER: Ein Conodonten-cluster aus der Grenzbitumenzone
(Mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kt. Tessin/Schweiz)**

Tafel 1





Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	275—283	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	---------	---------------------

Neue Ammoniten aus der Sandkalkbank der Hochmoossschichten (Obersanton; Gosau, Österreich)

Von HERBERT SUMMESBERGER ¹⁾

(Mit 6 Abbildungen im Text, 3 Tafeln und 1 Tabelle)

Manuskript eingelangt am 14. Juli 1980

Zusammenfassung

Der Erstfund eines *Damesites compactus* (VAN HOEPEN) aus den österreichischen Gosauschichten rechtfertigt einen ergänzenden Nachtrag zu den vorangegangenen Beschreibungen der Fauna der Sandkalkbank vom Bibereck (WIEDMANN 1978b, SUMMESBERGER 1979). Das neuerliche Sammelergebnis von 22 Ammoniten im Jahre 1979 ist im folgenden zusammengefaßt und findet vorwiegend in der Statistik seinen Niederschlag. Einige ergänzende Beobachtungen sind in der systematischen Beschreibung angeführt. Paläogeographische und stratigraphische Ergebnisse decken sich mit den Ergebnissen von 1979 (l.c.).

Summary

Since the author's paper (l.c., 1979) 22 ammonites were collected in the second half of 1979 at the Bibereck-locality previously described. One of them, *Damesites compactus* (VAN HOEPEN), is of greater importance for stratigraphic and paleogeographic correlation and causes this paper.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	275
Summary	275
Danksagung	275
Abkürzungen	276
Systematische Paläontologie	276
Literaturverzeichnis	282

Danksagung

Ganz besonderer Dank gebührt insbesondere der Sammlerfamilie E. SKOUMAL, Dipl.-Kfm. K. SKOUMAL und Mag. Dr. P. SKOUMAL sowie Herrn W. P. MAHERNDL für die leihweise Überlassung des neu aufgesammelten Materials. Herrn W. ZWINGER

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Dr. Herbert SUMMESBERGER, Geologisch-Paläontologische Abteilung, Naturhistorisches Museum Wien, Burgring 7, Postfach 417, A-1014 Wien. — Österreich.

(NHMW) danke ich für die Anfertigung der Fotos, Herrn W. PRENNER (NHMW) für Fotomontage und Retuschierarbeit.

Dem Kulturrat der Stadt Wien sei der herzlichste Dank für die Zuerkennung eines Wissenschaftsstipendiums ausgesprochen.

Abkürzungen

Es wurden die gleichen Abkürzungen verwendet wie in der vorangegangenen Arbeit (l. c., S. 112). Die Länge des Maßstabes bei den Abbildungen beträgt, wenn nicht anders angegeben, 1 cm.

Systematische Paläontologie

Klasse Cephalopoda CUVIER 1779

Unterklasse Ammonoidea ZITTEL 1884

Ordnung Lytoceratida HYATT 1889

Unterordnung Lytoceratina HYATT 1889

Superfamilie Tetragonitaceae HYATT 1900

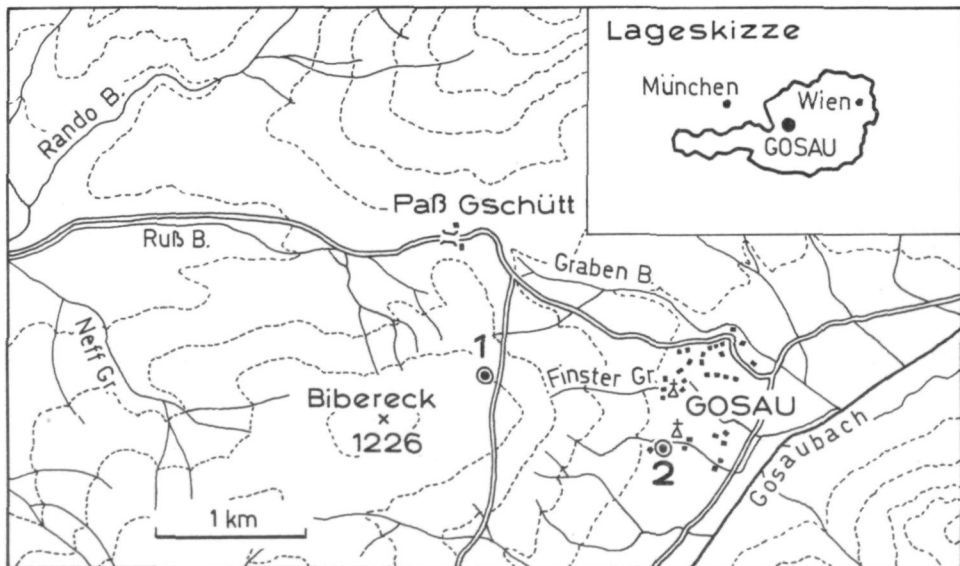
Familie Gaudryceratidae SPATH 1927

Gattung *Gaudryceras* de GROSSOUVRE 1894

Gaudryceras mite (HAUER)

(Taf. 1, Fig. 1; Abb. 2)

Synonymie, Diskussion, geographische Verbreitung und stratigraphische Reichweite siehe KENNEDY & SUMMESBERGER (1979, S. 74—76).



1⊙ Fundstelle Finstergabenwandl, 2⊙ Fundstelle Kirchenwirt

Abb. 1. Geographische Lageskizze der Fundstelle „Finstergabenwandl“ im Becken von Gosau

Material: SK 1979/4; Steinkern mit Schale, $5\frac{1}{2}$ Innenwindungen.

Beschreibung: Der Windungsquerschnitt des vorliegenden Exemplares ist nicht hochoval (SUMMESBERGER 1979, S. 113), sondern scheint rund gewesen zu sein soweit die Verdrückung diese Beobachtung erlaubt. Die übrigen Merkmale sind (l. c.) ausreichend angeführt. Die Externsutura des vorliegenden Stückes (Abb. 1) bei Wh 4,7 ist durch besonders schmalen E und breiten, besonders tiefen L gekennzeichnet. Der Zerschlitungsgrad ist etwas geringer als beim Holotyp (KENNEDY & SUMMESBERGER, Text. Fig. 1), dessen Sutura von größerer Wh stammt.

Stratigraphische Reichweite, Diskussion: siehe die zitierten Arbeiten.

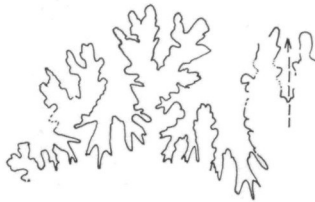


Abb. 2. *Gaudryceras mite* (HAUER); SK 1979/4; Externsutura (Wh 4,7)

Unterordnung Ancyloceratina WIEDMANN 1966

Superfamilie Ancylocerataceae HYATT 1900

Familie Turrilitidae MEEK 1876

Unterfamilie Nostoceratinae HYATT 1894

Gattung *Hyphantoceras* HYATT 1900

Untergattung *Madagascarites* COLLIGNON 1966

Hyphantoceras (*Madagascarites*?) *amapondense* (VAN HOEPEN)

(Taf. 1, Fig. 2, Abb. 3)

Synonymie und Holotypus: siehe SUMMESBERGER 1979, S. 123).

Material: SK 1979/2; Steinkern mit Schaleresten, Fragment; verdrückt.

Beschreibung: Da ein ganzer Umgang vorliegt, dessen Erhaltungszustand etwas besser ist als der von NHMW 1978/1963/20 (SUMMESBERGER 1979; Taf. 3, Fig. 19), können der Beschreibung (l. c. S. 123—133) folgende Ergänzungen angefügt werden: jede dritte bis fünfte Rippe ist erheblich verstärkt. Eine Beknotung, die (l. c., S. 123) in Betracht gezogen wurde, ist mit Sicherheit auszuschließen.

Die Hälfte des erhaltenen Umganges gehört bereits der Wk an. Über die Gesamtgröße und die tatsächliche Schalenform können jedoch keine neuen Angaben gemacht werden. Die Lobenlinie (Abb. 3) entspricht weitgehend der des obengenannten Stückes (l.c., Abb. 13) ist aber größenbedingt komplizierter.

Abmessungen:	D	Wh	Wb	Wb/Wh	U	U%
SK 1979/2	56	16,3	12,4	0,76	28,9	51,6
— 270°	—	8,5	8,05	0,95	—	—

Die adapikalen, kleineren Werte zeigen, daß der Querschnitt angenähert rund ist. Die adoralen Wh-, Wb-Werte sind durch Verdrückung unbrauchbar.

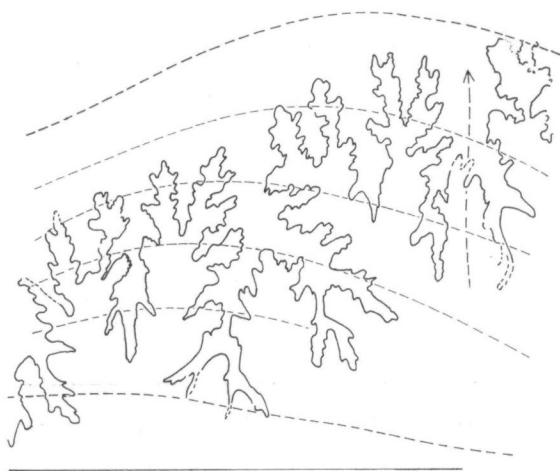


Abb. 3. *Hyphantoceras* (*Madagascariites*?) *amapondense* (VAN HOEPEN); SK 1979/2; Externsutura (Wh 11)

Ordnung Ammonitida ZITTEL 1884
 Unterordnung Ammonitina HYATT 1889
 Superfamilie Desmocerotaceae ZITTEL 1895
 Familie Desmocerotidae ZITTEL 1895
 Unterfamilie Desmocerotinae ZITTEL 1895
 Gattung *Damesites* MATSUMOTO 1942

Damesites compactus (VAN HOEPEN)
 (Taf. 1, Fig. 3—4; Abb. 4)

1921 *Desmoceras compactum* VAN HOEPEN, S. 21, Taf. 4, Fig. 5, 6, 7; Textfig. 12.

1961 *Damesites compactus* (VAN HOEPEN); COLLIGNON, S. 70; Taf. 26, Fig. 4, 4a, 4b; Textfig. 8.

Holotypus: Das von VAN HOEPEN (l. c.) abgebildete Stück.

Material: SK 1979/7; Steinkernfragment mit Schalerest; ? juvenil.

Abmessungen:	D	Wh	Wb	Wb/Wh	U	U%
SK 1979/7	30	14,4	10,4	0,72	2,2	7,3

Beschreibung: Die Windungen übergreifen die vorhergehenden, soweit dies beobachtbar ist, zur Gänze. Der Nabel ist daher beinahe geschlossen, bzw. an der Meßbarkeitsgrenze klein. Der Windungsquerschnitt ist hochoval mit abgeplatteten Flanken. Diese verlaufen ohne scharfe Kanten zum Nabel und zu den Externseiten. Der Venter ist durch einen auffallenden, schmalen scharfen Kiel mit dreieckigem Querschnitt geziert. Einschnürungen, Rippen oder Knoten treten nicht auf. Die Sutura (Abb. 4) ist durch zahlreiche Elemente charakterisiert, deren Größe radial vollkommen regelmäßig zunimmt. Die Oberfläche des Steinkerns erscheint dadurch in gleichartige Sektoren geteilt.

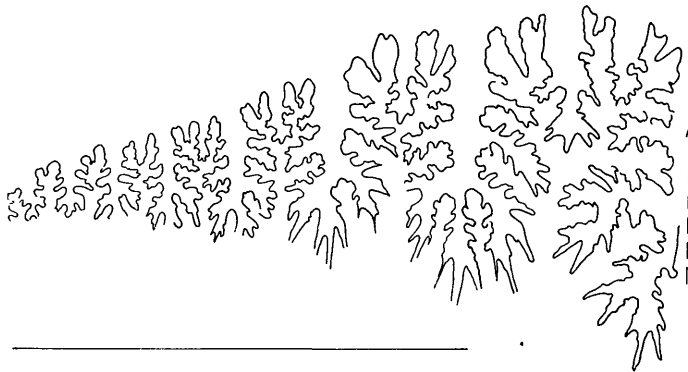


Abb. 4. *Damesites compactus* (VAN HOEPEN); SK 1979/7; Externsutura (Wh 20)

Die Loben sind weit und übersichtlich, die Lobilien lang ausgezogen. Sättel und Foliolen sind regelmäßig bifid, die Loben unregelmäßig trifid.

Diskussion: Die von v. HOEPEN (l. c.) beschriebene Art zeichnet sich gegenüber den anderen Vertretern der Gattung *Damesites* (MATSUMOTO 1942) durch besonders tiefen Nabel aus. v. HOEPEN's Holotypus ist ein sehr kleines Individuum (D 18,2). Es ist anzunehmen, daß es ein juveniles Exemplar ist. Ebenfalls juvenil scheint das vorliegende Stück zu sein. Die von COLLIGNON (1961, Taf. 26, Fig. 4, 4a, 4b) abgebildeten Stücke weisen Durchmesser von 42—68 mm auf. Ob diese adult sind, ist nicht bekannt. Die spezifische Identität scheint mir trotzdem zweifelsfrei, da die wenigen ausgeprägten Merkmale auch an VAN HOEPEN's Exemplar beschrieben sind.

Geographische Verbreitung und stratigraphische Reichweite:

In allen drei Verbreitungsgebieten — Pondoland, Madagaskar, Becken von Gosau — tritt *Damesites compactus* im Obersanton auf. v. HOEPEN begründet seine Einstufung mit der nahen Verwandtschaft seiner neuen Arten *D. simplex* (v. HOEPEN) und *D. crassum* (v. HOEPEN) zu dem von DE GROSSOUVRE (1894, S. 168) aus Südfrankreich beschriebenen *D. pyrenaicum* (DE GROSSOUVRE). Die beiden ersteren Ammoniten kommen gemeinsam mit *D. compactus*, der letztere gemeinsam mit *Texanites texanus* (ROEMER) vor.

COLLIGNON (l. c. S. 71) gibt für seine Fundstelle des *D. compactus* ebenfalls obersantonnes Alter an.

Überfamilie unsicher
Familie unsicher
Unterfamilie Diaziceratinae BASSE 1974
Gattung *Skoumalia* SUMMESBERGER 1979

Skoumalia austriaca SUMMESBERGER; Form B
(Taf. 2, Fig. 5—6; Taf. 3, Fig. 7—8; Abb. 5—6)

Skoumalia austriaca SUMMESBERGER ist (1979, S. 141—145, Taf. 9, Fig. 37—41; Abb. 26—30) an Hand von 2 Exemplaren die je eine Form A und

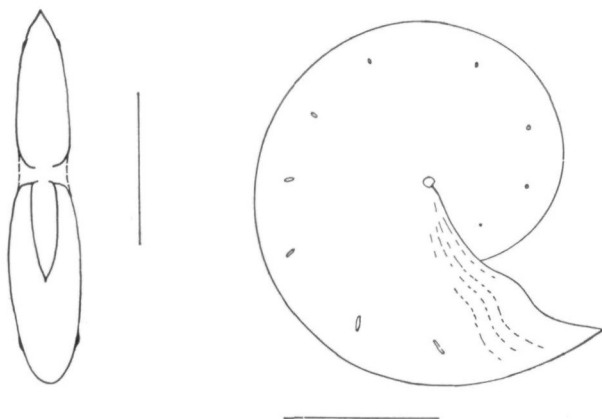


Abb. 5. *Skoumalia austriaca* SUMMESBERGER; SK 1979/3; Seitenansicht und Querschnitt; Länge des Maßstabes: 5 cm

B vertreten, beschrieben worden. Das neue aufgefundene Stück ist ein weiterer, besser erhaltener Vertreter der Form B. Die folgenden zusätzlichen Beobachtungen sollen die Artbeschreibung ergänzen:

Abmessungen:	D	Wh	Wb	Wb/Wh	U	U%
SK 1979/3						
max.	122,2	69,7	29	0,42	—	—
—180°		48,5	17,4	0,36	—	—
lsut		34,2	16,7	0,38	—	—

Beschreibung: Die Beobachtung von Lobendrängung im ersten Drittel des letzten Umganges (Abb. 6) zeigt, daß ein adultes Stück vorliegt. Der Enddurchmesser (D 122,2) könnte daher die erreichbare Maximalgröße der Form B

darstellen. Die Wohnkammer ist zur Gänze erhalten, der Mundrand (Taf. 3, Fig. 8; Abb. 5) ist sanft bikonkav geschwungen. Bemerkenswert ist, daß der Kiel auf der zweiten Hälfte der Wk seine Schärfe verliert. Das letzte Stück der Wk (ca. 90°) ist kiellos, die Ventralseite ist sanft gewölbt (Taf. 3, Fig. 8) und zeigt eine kaum wahrnehmbare Medianfurche.

Das vorliegende Exemplar zeichnet sich ebenfalls durch einen überaus engen Nabel aus; da die Schale verdrückt ist, können keine Umbilikalwerte angegeben werden. Genau wie bei SK 1978/21 treten keine Nabelknoten auf. Die Marginalknoten zeigen bei zunehmendem D deutliche bullate Ausbildung (Abb. 5).



Abb. 6. *Skoumalia austriaca* SUMMESBERGER; SK 1979/3; Externsutura (Wh 52)

Faunenliste (Ammoniten)

- Gaudryceras mite* (HAUER)
- Baculites fuchsi* REDTENBACHER
- Baculites* cf. *fuchsi* REDTENBACHER
- Baculites* cf. *tanakai* MATSUMOTO & OBATA
- Baculites* sp.
- Boehmoceras krekeleri* (WEGNER)
- Boehmoceras loescheri* RIEDEL
- Hyphantoceras* (*Madagascarites* ?) *amapondense* (VAN HOEPEN)
- Nostoceratide indet.
- ?*Diplomoceras* (Subgenus ?) *tenuisulcatum* (FORBES)
- ?*Diplomoceras* (Subgenus ?) *largesulcatum* (FORBES)
- Damesites compactus* (VAN HOEPEN)
- ?*Parapuzosia* cf. *seppenradensis* (LANDOIS)
- Kitchinites stenomphalus* SUMMESBERGER
- Hauericeras* (*Gardeniceras*) *gardeni* (BAILY)
- Eupachydiscus isculensis* (REDTENBACHER)
- Nowakites draschei* (REDTENBACHER)
- Skoumalia austriaca* SUMMESBERGER
- Stantonoceras depressum* (HYATT)
- Placenticeras paraplanum* WIEDMANN
- Placenticeras maherndli* SUMMESBERGER
- Reginaites gappi* WIEDMANN

Tabelle 1. Die Verteilung der Bibereckfauna auf Familien und Unterfamilien. Systematik nach KULLMANN & WIEDMANN (1960)

	Stück	% Wert
Tetragonitaceae		
Gaudryceratidae	2	2,12
Ancylocerataceae		
Baculitidae	5	5,32
Phlyctioceratidae	6	6,38
Nostoceratidae	3	3,19
Diplomoceratidae	2	2,12
Hoplitaceae		
Desmoceratidae		
Desmoceratinae	1	1,06
Puzosiinae	2	2,12
Hauericeratinae	1	1,06
Pachydiscidae	8	8,51
Diaziceratidae	3	3,19
Placenticeratidae	59	62,76
Acanthocerataceae		
Collignoniceratidae		
Peroniceratinae	2	2,12
Gesamtzahl	94	99,95

Literaturverzeichnis

- KENNEDY, W. J. & H. SUMMESBERGER (1979): A revision of *Ammonites mitis* HAUER and *Ammonites glaneggensis* REDTENBACHER from the Gosau Beds (Upper Cretaceous) of Austria. — Beitr. Paläont. Österreich, 6: 71–87, 4 Taf., 1 Textfig. — Wien.
- KOLLMANN, H. A. (1980): Stop 6.2 Zwieselberg forest road, Gosau, S. 144–147, Fig. 33. — In: MATURA, A. & H. SUMMESBERGER (1980): Geology of the Eastern Alps (An Excursion Guide). — Abh. Geol. B. A., 34: 103–170, 52 Fig., 10 Tab. — Wien.
- SUMMESBERGER, H. (1979): Eine obersantonische Ammonitenfauna aus dem Becken von Gosau (Oberösterreich). — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 82: 109–176, 15 Taf., 48 Abb., 4 Tab., 1 Profiltaf. — Wien.
- WIEDMANN J. (1979a): Die Ammoniten der NW-deutschen, Regensburger und Ostalpinen Oberkreide im Vergleich mit den Oberkreidefaunen des westlichen Mittelerrangebietes. — Aspekte der Kreide Europas. IUGS Series A, No. 6: 335–350, 6 Tab. — Stuttgart.
- (1979b): Ammonites. — S. 41–49, Taf. 5–8, Fig. 7–10. — In: HERM, D., E. G. KAUFFMAN & J. WIEDMANN (1979): The age and depositional environment of the „Gosau“ — Group (Coniacian — Santonian), Brandenburg/Tirol, Austria. — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 19: 27–92, 11 Textfig., 1 Tab. u. Taf. 5–11. — München.

Tafelerklärungen

Tafel 1

Fig. 1. *Gaudryceras mite* (HAUER); SK 1979/4; lateral; 2×.

Fig. 2. *Hyphantoceras (Madagascarites ?) amapondense* (VAN HOEPEN); SK 1979/2; lateral; 1×.

Fig. 3. *Damesites compactus* (VAN HOEPEN); SK 1979/7; ventral; 2×.

Fig. 4. *Damesites compactus* (VAN HOEPEN); SK 1979/7; lateral; 2×.

Tafel 2

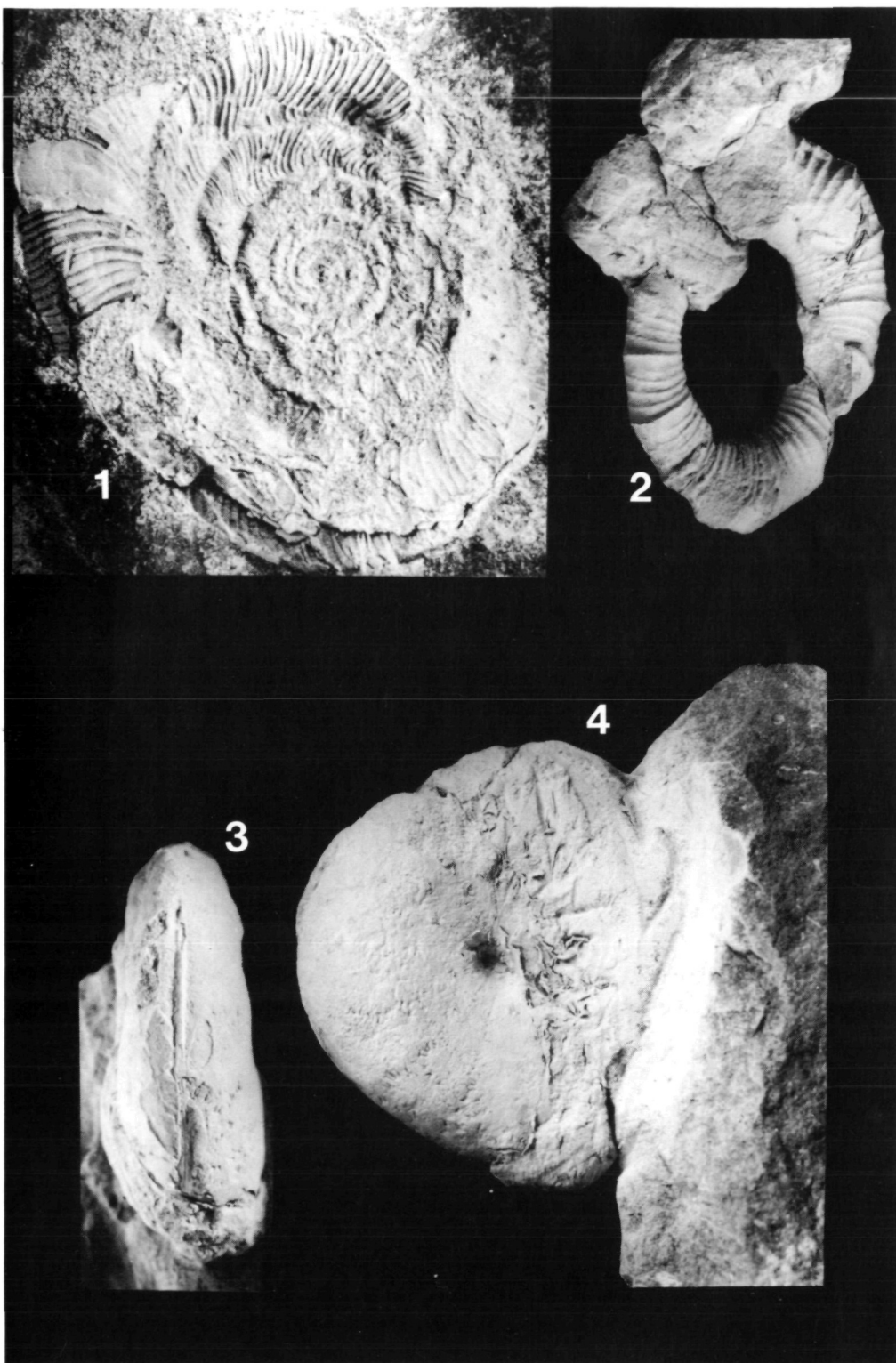
Fig. 5. *Skoumalia austriaca* SUMMESBERGER; Form B; SK 1979/3; ventral; 1×.

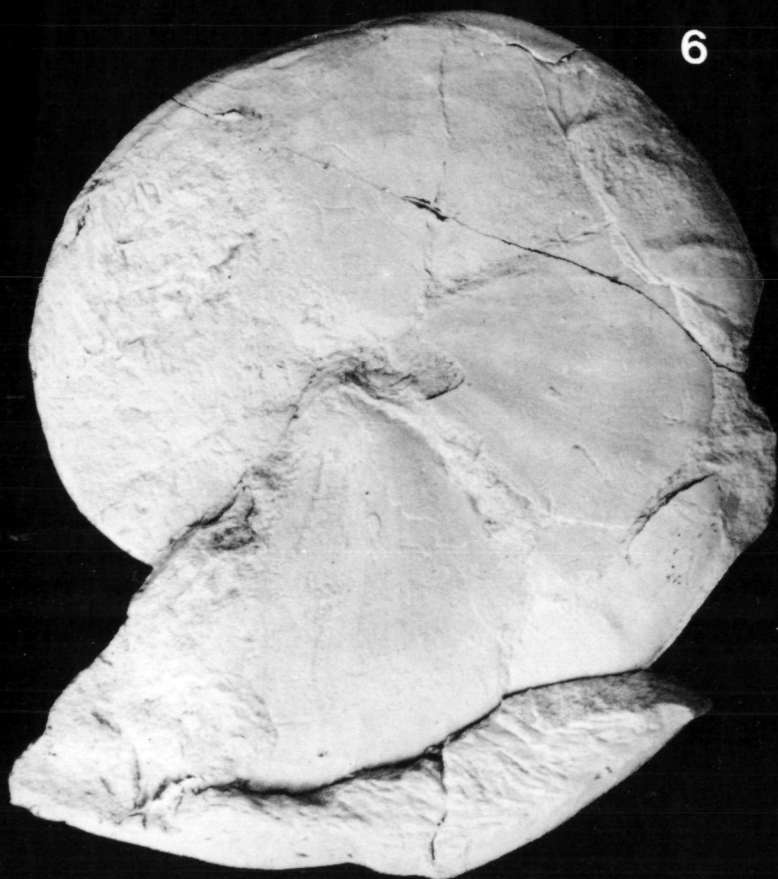
Fig. 6. *Skoumalia austriaca* SUMMESBERGER; Form B; SK 1979/3; lateral, Phragmokon und Wohnkammer; 1×.

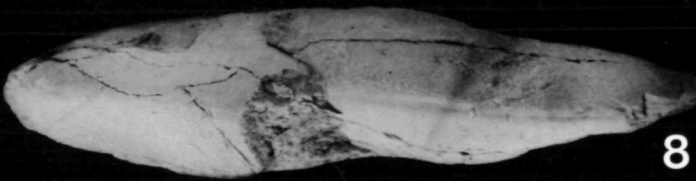
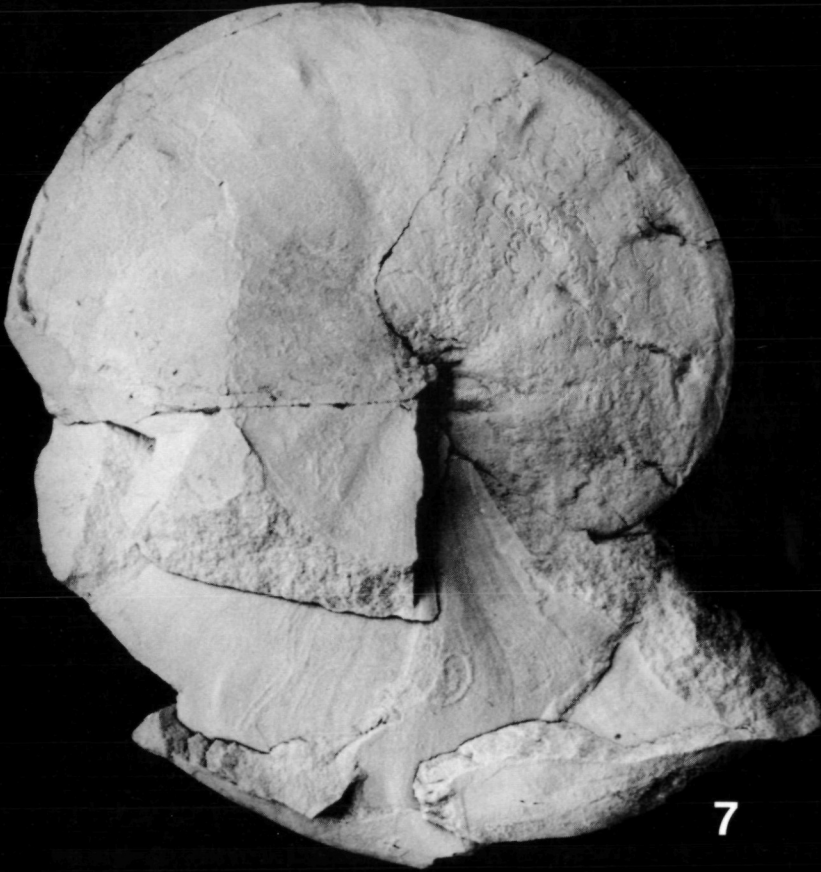
Tafel 3

Fig. 7. *Skoumalia austriaca* SUMMESBERGER; Form B; SK 1979/3; lateral; 1×.

Fig. 8. *Skoumalia austriaca* SUMMESBERGER; Form B; SK 1979/3; ventral, Wohnkammer Vorderabschnitt; 1×.







Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	285—301	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	---------	---------------------

Zum Problem der „zirkumpazifischen“ und der Tethys-Verbreitung mariner Evertebraten in der Trias

Von ERICH THENIUS ¹⁾

(Mit 2 Textabbildungen)

Manuskript eingelangt am 31. März 1980

Summary

The so-called Circum-Pacific and the disjunct Tethyan distribution of pelagic fossils (*Otapiria*, *Monotis*, *Halobia* and some ammonoids) in Triassic time are discussed. The distribution patterns of *Otapiria*, *Monotis ochotica* and *M. subcircularis* are not in conflict with the recognition of a single continent (Pangaea) in Triassic time. But the distribution pattern of *Otapiria* is a bipolar Pacific distribution, that of the *Monotis ochotica* a Western Pacific and that of *M. subcircularis* an Eastern Pacific distribution pattern.

The disjunct Tethyan distribution (e. g. Mediterranean — Himalaya — Timor — Pacific North America) of the *Monotis salinaria*-group, of some species of the *Halobia fallax*-line and of some brachiopods (e. g. *Halorella amphitoma*) and ammonoids is probably the result of ecological conditions (nectonic or pseudoplanktonic mode of life of ammonoids and bivalves; planktotrophic larvae by bivalves and brachiopods and the paleoclimatological situation in the Triassic) and of the Ocean currents.

A direct marine connection between the western end of the Tethys in Europe and the ancestral Pacific (Panthalassa) in middle and late Triassic is improbably, but cannot be excluded; also a direct connection between the western North America and the eastern Asian continental margins in early Mesozoic time, as suggested by DERCOURT and others, is very improbably.

Zusammenfassung

Diskussion der sog. „zirkumpazifischen“ Verbreitung von *Otapiria* und einzelner *Monotis*-Arten (z. B. *M. ochotica* und *subcircularis*) in der Ober-Trias sowie der disjunkten Tethys-Verbreitung von *Monotis salinaria*, von *Halobia (fallax-Reihe)* und von Ammonoideen der Mittel- und Ober-Trias (z. B. *Balatonites*, *Paraceratites*, *Trachyceras*, *Proarcestes*, *Tropites*, *Halorites*, *Juvavites*, *Malayites*, *Himavatites*, *Choristoceras*).

Die „zirkumpazifische“ Verbreitung von *Otapiria* und einzelner *Monotis*-Arten (*M. ochotica*, *M. zabaikalica* und *M. subcircularis*) ist keine zirkumpazifische, sondern bei *Otapiria* als bipolar-pazifisches, bei *Monotis ochotica* als west-, bei *M. subcircularis* als ostpazifisches Verbreitungsmuster zu bezeichnen.

Die disjunkte Tethys-Verbreitung der *Monotis salinaria*-Gruppe, einzelner Arten der *Halobia fallax*-Reihe, einzelner Brachiopoden (z. B. *Halorella amphitoma*) und zahl-

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Erich THENIUS, Institut für Paläontologie der Universität Wien, Universitätsstraße 7/II, 1010 Wien, Österreich.

reicher Ammonoideen ist vermutlich ökologisch bedingt (Ausbreitungsmöglichkeiten durch nektonische Adult- bzw. planktotrophe Larvenstadien mittels Meeresströmungen auch über den offenen Ozean hinweg). Eine direkte Meeresverbindung zwischen dem Westende der Tethys und dem „Ostpazifik“ (Panthalassa) ist derzeit ebenso unwahrscheinlich wie eine nahe Nachbarschaft zwischen dem west- und ostpazifischen Küstengebiet als Teile eines Neopazifik (i. S. von DECOURT).

Einleitung und Problemstellung

Der folgende Beitrag zur Festschrift anlässlich des 65. Geburtstages von Herrn Prof. Dr. Helmuth ZAPFE behandelt ein Thema, das keineswegs neu ist und in jüngster Zeit von KOZUR (1973) und WESTERMANN (1973) diskutiert wurde. Bereits MOJSISOVICS (1886, 1896), FRECH (1908) und DIENER (1916) haben sich ausführlich mit dieser Problematik beschäftigt.

Die im Rahmen des IGCP erfolgten Neuuntersuchungen der klassischen Trias-Lokalitäten der Ostalpen durch H. ZAPFE (1974, 1978) und seine Mitarbeiter erbrachten wesentliche Fortschritte in der biostratigraphischen Gliederung und führten zu einer genaueren bzw. sicheren, weltweiten altersmäßigen Parallelisierung, nachdem MCLEARN (1960), SILBERLING (1959), SILBERLING & TOZER (1968) und TOZER (1965, 1967, 1971) die Grundlagen der biostratigraphischen Gliederung der marinen Trias in Nordamerika erarbeitet hatten. Neuere faunistische, taxonomische und ökologische Untersuchungen über „pelagische“ Bivalven, wie sie etwa WESTERMANN (1962—1972) für *Monotis* und GRUBER (1976, 1977) für die Halobien in den letzten Jahren durchführten, haben überdies zu einer besseren Ausgangsbasis geführt. Dazu kommen neue Befunde und Erkenntnisse in paläogeographischer Hinsicht sowie aktuopaläontologische Untersuchungen über die Ausbreitungsmöglichkeiten mariner Benthos-Evertebraten. Sie alle ließen eine erneute Diskussion wünschenswert erscheinen.

In Anbetracht des Umfanges der Befunde wurde hier stellvertretend nur eine kleine, aber ausreichende Auswahl mariner Evertebraten der Trias herangezogen. ZAPFE selbst hat sich seit Jahren mit der Untersuchung des alpinen (= mediterranen) Mesozoikums beschäftigt, wobei der Schwerpunkt seiner Forschungen den Trias-Faunen und der Trias-Stratigraphie galt. Im Zuge seiner Untersuchungen von Trias-Faunen sei auf den erstmaligen Nachweis von *Otapiria* (Monotidae) aus der alpinen Ober-Trias hingewiesen (GRANT-MACKIE & ZAPFE 1973, ZAPFE 1973a). Otapirien waren bis dahin nur aus Neuseeland, Neukaledonien und Ostasien sowie aus Alaska und Zentralchile bekannt. Als Angehörige der Monotiden zählt *Otapiria* zu den sog. pelagischen Bivalven, wie etwa auch *Posidonia*, *Claraia*, *Daonella* und *Monotis*, für die meist eine pseudoplanktonische Lebensweise angenommen wurde, mit der wiederum die weite, z. T. kosmopolitische Verbreitung in Zusammenhang gebracht wurde. Das Verbreitungsbild der Gattung *Otapiria* wäre — wenn man von dem Vorkommen in der mediterranen Trias absieht — als zirkumpazifisch zu bezeichnen.

Das gleiche gilt für die Gattung *Monotis*, deren Verbreitungsbild WESTERMANN (1973) in Verbindung mit einer taxonomischen Revision dargestellt hat. Das Verbreitungsbild von *Monotis* ist jedoch praktisch kosmopolitisch und nur für einzelne Artengruppen wird eine zirkumpazifische bzw. eine Tethys-Verbreitung angenommen. Eine eingehende Analyse erfolgt im nächsten Kapitel.

In Ergänzung zu diesen Verbreitungsbildern sei auch auf die Verbreitung einiger anderer pelagischer Evertebraten, wie Ammonoideen, Schwebcrinoiden (z. B. *Somphocrinus*) und Conodonten hingewiesen, wie sie in den Alpen hauptsächlich in den Hallstätter Kalken vorkommen (ARKELL & al. 1957, KRISTANTOLLMANN 1970, KOZUR & MOSTLER 1972, KRYSTYN 1973, PECK 1948). Das bemerkenswerte an dieser Verbreitung ist, daß diese Faunenelemente nicht nur auf die Tethys beschränkt, sondern auch im westlichen Nordamerika heimisch sind. Ein derartiges Verbreitungsbild war z. T. schon frühzeitig bekannt (HYATT 1892, SMITH 1914, 1927, DIENER 1916, JAWORSKI 1923), wurde jedoch erst in Verbindung mit den neuen paläogeographischen Befunden und Erkenntnissen erneut zum Problem.

Als (Meso-)Tethys-Verbreitung ist hier das Vorkommen mariner Organismen von den Alpen im Westen (Mediterrane Provinz) über Kleinasien bis in den Himalaya (Indische Provinz) und nach Südostasien (Indonesien) verstanden. Für ein Verbreitungsbild, das auch Teile der pazifischen Region Nordamerikas umfaßt, wäre die Bezeichnung disjunkte Tethys-Verbreitung anzuwenden.

Eine Erklärung dieser Verbreitungsbilder ist mit folgenden Fragen verknüpft: 1) Systematische Stellung (z. B. artliche Identität) und stammesgeschichtliche Beziehungen, 2) Altersstellung der Fundschichten (Nachweis der Gleichzeitigkeit innerhalb der weltweit gültigen Ammoniten- bzw. Conodonten-Zonen) und der Nachweis eines zeitlich verschiedenen Auftretens in den einzelnen Provinzen, 3) Ausbreitungsmöglichkeiten der einzelnen Arten (z. B. durch pelagische bzw. planktonische Lebensweise von Adult- bzw. Larvenstadien und deren Dauer) sowie Meeresströmungen, 4) Fazies der Fundschichten (z. B. Hallstätterkalke, Zlambachschichten der Beckenfazies, Kieselkalke), 5) Paläogeographie (Position der Kontinente samt Schelfgebieten und Ausdehnung der Ozeane bzw. epikontinentaler Meere; vgl. „Sea-floor spreading“-Konzept), 6) Paläoklimatologie (Klimazonen als Barrieren). Erst die Beantwortung dieser Fragen ermöglicht konkrete Aussagen über das Zustandekommen des jeweiligen Verbreitungsbildes.

Befunde und ihre Analyse

Zunächst zur Gattung *Otapiria*. Die von MARWICK (1935) als eigene Gattung abgetrennte Monotide ist bisher aus der Ober-Trias und dem Jura nachgewiesen. Die Ober-Triaskvorkommen sind aus Österreich, der ČSSR,

Nordostsibirien, Chile und Neuseeland bekannt, die Jura-Fundstellen liegen in Neuseeland, Neukaledonien, Nordostsibirien und Nordalaska (Abb. 1).

Die mediterrane Form von *Otapiria* (*O. marshalli alpina* ZAPFE) stammt aus dem Sevat (Ober-Nor bzw. Unter-Rhät; vgl. dazu WIEDMANN & al. 1979) der Zlambachschichten des Salzkammergutes (Oberösterreich) und damit aus der tonreichen Beckenfazies der Ober-Trias. Diese Form steht *O. marshalli* (TRECHM.) aus dem älteren Lias von Neuseeland und Neukaledonien am nächsten. Die übrigen Formen der Ober-Trias sind artlich von *O. marshalli*



Abb. 1. Vorkommen von *Otapiria* zur Ober-Trias- und Jurazeit nach H. ZAPFE (1973). 1, 1a *Otapiria marshalli* (TRECHM.), U-Lias von Neuseeland (Südinsel) und Neukaledonien, 1b *O. dissimilis* (Cox), O-Trias (Rhät) von Neuseeland (Südinsel), 2 *O. mansoni* MARWICK, Tithon von Neuseeland (Nordinsel), 3 *O. tailleuri* IMLAY, Bajocien von N-Alaska, 4–4b *O. ussuriensis* (VORONETZ), O-Trias (O-Karn) von E-Sibirien, 5 *O. limaeformis* ZAKHAROV, Lias von NE-Sibirien, 6 *O. (?) cf. ussuriensis* (VORONETZ), O-Trias (Rhät) von Zentral-Chile, 7 *O. marshalli alpina* ZAPFE, O-Trias (Sevat), nördl. Kalkalpen und *Otapiria* sp., O-Trias (Rhät), West-Karpaten

verschieden (*O. ussuriensis*, *O. dissimilis*, *O. sp.*) und überdies sind ihre stammesgeschichtlichen Zusammenhänge nicht bekannt, so daß keine konkreten Angaben über etwaige Ausbreitungswege der einzelnen Arten gemacht werden können. Sieht man von *Otapiria marshalli alpina* bzw. *Otapiria* sp. (KOCHANOVA 1977) aus der mediterranen Ober-Trias ab, so scheint das Verbreitungsgebiet von *Otapiria* ein zirkumpazifisches zu sein. Allerdings fehlt — und dies ist recht bemerkenswert — bisher der Nachweis von *Otapiria* nicht nur aus Japan und Timor, sondern auch aus dem zentralen pazifischen Nordamerika, wie Kalifornien und Nevada. Das Verbreitungsgebiet wäre demnach — unter

Zugrundelegung der heutigen Geographie — nicht als zirkumpazifisch, sondern nach LATTIN (1967) als bipolar-pazifisch zu bezeichnen, wobei freilich die Bezeichnung amphi-boreal (im Pazifik) eher berechtigt erscheint. Dies würde bedeuten, daß *Otapiria* nur auf die gemäßigten Breiten beschränkt war, sofern damals richtige Klimazonen existierten.

Ein ähnlich disjunktes Verbreitungsbild zeigen gegenwärtig verschiedene Haarstern-Arten der Gattung *Promachocrinus* (Comatulida), deren Verbreitung als Schwebcrinoiden durchaus verständlich erscheint, wobei aller-

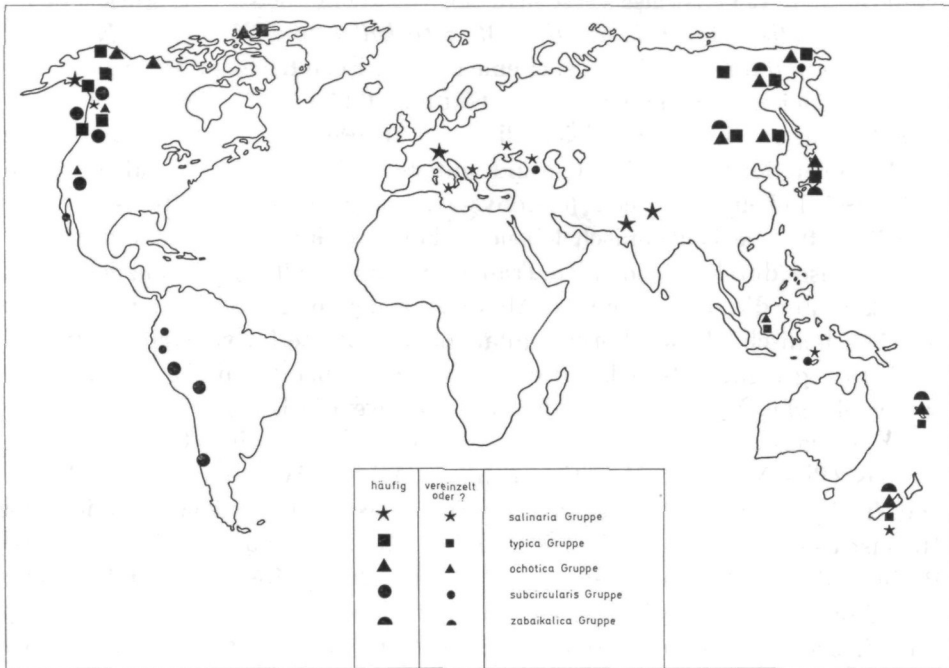


Abb. 2. Vorkommen von *Monotis* während der Ober-Trias nach G. E. G. WESTERMANN (1973), verändert und ergänzt. Beachte Verbreitung der *Monotis salinaria*-Gruppe im Tethysbereich und im pazifischen Nordamerika, *M. ochotica* im Westpazifik und *M. subcircularis* im Ostpazifik (Vorkommen auf Timor und im Kaukasus fraglich)

dings der Zeitpunkt der Disjunktion zur Diskussion steht: Pleistozän oder älter (was nach der subgenerischen Trennung eher anzunehmen ist).

Für *Otapiria* wäre demnach eine Entstehung im Warmwasserbereich der Tethys naheliegend, die einerseits die Ausbreitung in Ostsibirien und Alaska, andererseits in Neukaledonien, Neuseeland und Chile verständlich machen würde. Die Ausbreitung könnte auch längs der damaligen Küsten erfolgt sein, wie sie für die einstige Pangaea (WEGENER 1920) und der Panthalassa anzunehmen sind (HALLAM 1967, DIETZ & HOLDEN 1970, SMITH & BRIDEN 1977).

Für die Gattung *Monotis* aus der Ober-Trias stütze ich mich in taxo-

nomischer Hinsicht auf die Untersuchungen von WESTERMANN (1962, 1966, 1970, 1970a, 1973) und WESTERMANN & VERMA (1967). WESTERMANN unterscheidet innerhalb der Gattung im Ober-Nor mehrere Artengruppen: Die *Monotis salinaria*-Gruppe mit *M. salinaria* (einschl. *M. haueri*) und *M. digona*. Die *Monotis ochotica*-Gruppe mit *M. ochotica*, *M. pachypleura* und *M. jakutica*. Die *Monotis subcircularis*-Gruppe mit *M. subcircularis* und *M. callazonensis*, die WESTERMANN von der *M. ochotica*-Gruppe trennt und schließlich die *Monotis zabaikalica*-Gruppe mit *M. zabaikalica*, *M. calvata* und *M. routhieri* (Abb. 2). Bereits WESTERMANN (1973) weist darauf hin, daß eine pseudoplanktonische Lebensweise verschiedener, vor allem aber der \pm stark inaequivalven *Monotis*-Arten (*M. ochotica*, *M. zabaikalica* und *M. subcircularis*) sehr fraglich ist und für diese Arten eher eine benthonische Lebensweise anzunehmen ist. Zum gleichen Ergebnis kommt GRUBER (1976, 1977) bei den morphologisch recht ähnlichen und gleichfalls meist als pseudoplanktonisch bezeichneten Halobien der Ober-Trias. GRUBER unterscheidet nach der Schalenmorphologie drei Lebensformtypen (endobyssat, epibyssat und nektonisch), ohne allerdings für die benthonisch lebenden Formen eine „pseudoplanktonische“ Lebensweise (durch prämortalen Transport samt den Tangen) gänzlich auszuschließen. Für die Definition bzw. Abgrenzung der einstigen marinen Provinzen sind benthonisch lebende Formen (ohne planktonische Larvenstadien) zweifellos besser geeignet als nektonische bzw. pseudoplanktonische, so daß eine entsprechende Unterscheidung der Arten notwendig ist.

WESTERMANN (1973: 254) unterscheidet auf Grund seiner Untersuchungen für das Ober-Nor drei *Monotis*-„realms“: Arktis—West-Pazifik, Ost-Pazifik und Tethys (Abb. 2) und trennt damit das arкто-pazifische Reich von MOJSISOVICS (1896) in zwei gleichwertige „Reiche“. Für die Arktis—West-Pazifik-„Provinz“ ist vor allem die *M. ochotica*-Gruppe im älteren und jüngeren Ober-Nor, die *M. zabaikalica* im jüngsten Ober-Nor kennzeichnend. Arten der *M. ochotica*-Gruppe sind aus NE-Sibirien, Japan, der Arktis, Britisch-Kolumbien, Kalifornien, Borneo, Neukaledonien und Neuseeland beschrieben worden. Arten der *zabaikalica*-Gruppe sind auf NE-Sibirien, Japan, Neukaledonien und Neuseeland beschränkt. Sie fehlen jedoch in Timor. Für die Ost-Pazifik-„Provinz“ gilt die *Monotis subcircularis*-Gruppe als typisch. Arten dieser Gruppe wurden aus Alaska, Britisch-Kolumbien, Nevada, Niederkalifornien (s. PESSAGNO & al. 1979) und den südamerikanischen Anden sowie aus Timor (!) und möglicherweise aus dem Kaukasus beschrieben. Die *Monotis ochotica*- und die *subcircularis*-Gruppe schließen sich — wenn man von Britisch-Kolumbien, Nevada und Kalifornien absieht — praktisch in der Verbreitung aus. Die Tethys-„Provinz“ (i. S. von WESTERMANN) ist durch die *M. salinaria*-Gruppe gekennzeichnet. Arten dieser Gruppe sind nach ICHIKAWA (1958) vom mediterranen Bereich über den Kaukasus, Belutschistan und den Himalaya bis nach Timor verbreitet, kommen jedoch nach WESTERMANN (1973) auch in Neuseeland, im Yukon-Gebiet (Kanada) und in Alaska vor. Aus Nevada und Kalifornien sind sie bisher jedoch nicht mit Sicherheit beschrieben worden,

was vermutlich auch für die Vorkommen in Alaska und im Yukon-Territorium gilt.

Das Verbreitungsbild von *Monotis* unterscheidet sich somit von dem von *Otapiria* (s.o.) in verschiedenen Punkten, wobei besonders das Vorkommen der *salinaria*-Gruppe in Alaska und Neuseeland bemerkenswert erscheint. Berücksichtigt man die damalige paläogeographische Situation, so erscheint das Vorkommen der Arten der *M. subcircularis*-Gruppe tatsächlich für den Ost-Pazifik kennzeichnend, sofern man vom angeblichen Nachweis in Timor absieht. Ähnliches gilt für die *M. ochotica*-Gruppe mit der Arktis—West Pazifikverbreitung, wobei anscheinend der Nachweis in Timor fehlt („*Pseudomonotis*“ *ochotica densistriata* bei WANNER 1907 = „*Pseudomonotis*“ aff. *P. ochoticae* var. *densistriatae* KRUMBECK 1924 = *Monotis* (*Entomonotis*) *timorica* ICHIKAWA 1958 = *Monotis subcircularis* GABB nach WESTERMANN 1962) und *M. ochotica* im Osten bis nach Kalifornien verbreitet ist. Faßt man die einander nahestehenden und auch erdgeschichtlich gleichaltrigen Arten der *M. ochotica*- und der *M. subcircularis*-Gruppe zusammen, wie dies auch die subgenerische Abtrennung als *Entomonotis* zum Ausdruck bringt (ICHIKAWA 1958), so läßt sich jedoch von einer zirkumpazifischen Verbreitung sprechen, die auch Teile der Arktis einschließt. Problematisch bleibt dabei die Rekonstruktion der östlichen Tethys zur Trias-Zeit, eine Feststellung, zu der bereits WESTERMANN (1973: 257) kommt.

Entsprechend der Schalenmorphologie sei in diesem Zusammenhang lediglich die *M. salinaria*-Gruppe mit ihrer Tethys-Verbreitung berücksichtigt. Für *M. (Monotis) salinaria* ist nach der Schalenmorphologie noch am ehesten eine pseudoplanktonische bzw. epizoische Lebensweise anzunehmen (vgl. ICHIKAWA 1958, WESTERMANN 1962). Die *Monotis salinaria*-Gruppe zeigt im jüngeren Nor (Sevat = *Rhabdoceras suessi*-Zone) eine Verbreitung, wie sie auch für verschiedene Ammonoidea der Hallstätter Kalke des jüngeren Nor kennzeichnend ist. So weisen u. a. MÜLLER & FERGUSON (1939) darauf hin, daß aus der mittleren Gabb's-Formation von West-Nevada, die altersmäßig etwa der *suessi*-Zone entspricht (s. TOZER 1974), mindestens zwölf Ammonitenarten jenen der alpinen „*metternichi*-Zone“ nahestehen oder mit diesen identisch sind. *Monotis salinaria* wird allerdings für Nevada nicht angeführt, soll jedoch in Süd-Alaska und im südlichen Yukon-Territorium (West-Kanada) vorkommen. Ein ähnliches Verbreitungsbild ist auch von norischen Trigonien (FLEMING 1964), Brachiopoden (z. B. *Halorella amphitoma*, s. AGER 1967), Anthozoen (z. B. *Thamnasteria frechi*, *Astraeomorpha crassisepta*, *Pamiroseris meriani*, *Margarosmia zietenii*; s. MONTANARO GALLITELLI & al. 1979) und Hydrozoen (*Heterastridium conglobatum* REUSS; s. KOLLMANN 1964, TOZER 1967, CAMPBELL 1974, TATZREITER 1978) bekannt. Allerdings sind die genannten Anthozoen meist aus Kalifornien, Idaho und Alaska, die Heterastridien aus Alaska und Britisch-Kolumbien beschrieben worden. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckte sich disjunkt über die gesamte (Meso-) Tethys (mediterraner

Raum über Persien und den Himalaya bis nach Timor, Neukaledonien und Neuseeland und über die nordamerikanische Pazifikregion.

Nicht uninteressant ist in diesem Zusammenhang die Tatsache, daß von den insgesamt 12 Ammonitenzonen der Ober-Trias, die weltweit verfolgbar sind, vier auf identischen Arten beruhen. Wenn man von der *Choristoceras marshi*-Zone des Rhät absieht, sind es ausschließlich Zonen des Nor (*Mojsisovicsites kerri*- und *Juvavites magnus*-Zone des Lac sowie die *Rhabdoceras suessi*-Zone des Sevat). D. h., daß die faunistischen Übereinstimmungen mariner Triasfaunen zur Zeit der norischen Stufe am größten waren. Dies wird auch durch die Conodonten mit den identischen assemblage-Zonen im Ober-Karn und im Nor bestätigt (s. MOSHER 1968). Bereits MOJSISOVICS (1896) hat an Hand der Ammonitenverbreitung darauf hingewiesen und die Vermutung geäußert, daß das (ost-)pazifische „Becken“ erst zur Zeit der oberen Trias gebildet wurde.

Nach WESTERMANN (1970: 35) erfolgte die Ausbreitung der *Monotis salinaria*-Gruppe vom Rand des nördlichen Pazifik (Süd-Alaska, ? Yukon) über den pazifischen Ozean und die indonesische See bis in die Tethys, wo sie zur dominierenden Artengruppe wird. Mit einer derartigen Ausbreitungsrichtung läßt sich jedoch das Vorkommen von *Monotis salinaria haueri* in der *columbianus*-Zone (Alaun 2) nur schwer in Einklang bringen. Allerdings ist nach WESTERMANN die vertikale Verbreitung von *M. s. haueri* in Alaska nur ungenügend bekannt bzw. die Zonengliederung in diesem Bereich revisionsbedürftig.

GRUBER (1977) unterscheidet innerhalb der Gattung *Halobia* mehrere Reihen bzw. Gruppen mit zahlreichen Arten, von denen *Halobia superba* (Ober-Karn), *H. rugosa* (Ober-Karn bis Unter-Nor), *H. austriaca* (Unter-Nor) und *H. fallax* (Unter-Nor bis Mittel-Nor) gleichfalls die disjunkte Tethysverbreitung aufweisen. Die Arten *H. superba*, *rugosa* und *fallax* sind nach GRUBER Angehörige der *H. fallax*-Reihe und als epi- bzw. endobyssate Weichgrundbewohner anzusehen. Die erdgeschichtlich ältesten „Arten“ dieser Reihe (*H. vixaurita*, *fluxa* und *zitteli*) aus dem älteren Karn (Cordevol-Jul) sind auf die mediterrane Provinz (*H. vixaurita*, *H. fluxa*) beschränkt bzw. auch aus der „arktischen“ Region (*H. zitteli*) bekannt. Im jüngeren Karn bzw. im Nor sind Halobien dieser Reihe (*H. rugosa*, *superba* und *fallax*) auch aus dem pazifischen Raum (Japan, Alaska, Kanada, Kalifornien) nachgewiesen. Bemerkenswert erscheint, daß die letztgenannten Arten im mediterranen Raum durchwegs aus Hallstätterkalken stammen, deren Ablagerungsmilieu seit dem vorigen Jahrhundert diskutiert wird (vgl. TOLLMANN 1976). Ursprünglich meist als Sedimente des bathyalen Bereiches gedeutet, werden diese mikritischen Kalke mit überwiegend pelagischen Faunenelementen heute meist als Ablagerungen von Schwellenzonen innerhalb der Beckenfazies bzw. des sublitoralen eu- bis hemipelagischen Meeresbereiches gedeutet (vgl. RIECHE 1971). Interessant ist dabei, daß RIECHE die Hallstätter Faziesbereiche außerhalb der Zlambach-Fazies ansiedelt bzw. RENZ (in FRECH 1908) die ozeanische

Monotis salinaria- und die epikontinentale „*Pseudomonotis*“ *ochotica*-Fazies unterscheidet.

Nun noch zu den Ammonoideen. Nach TOZER (1971) ist im Anis *Balatonites* aus dem Tethysbereich (Alpen, Ungarn, Balkan), aus Japan und Nevada, *Paraceratites* aus Eurasien und Nordamerika bekannt (ARKELL & al. 1957). Es ist dies ein Verbreitungsbild, wie es in ähnlicher Weise auch für andere Ammoniten-(Unter-)Gattungen (z. B. *Procladiscites*, *Proarcestes*, *Joannites*, *Tropites*, *Discotropites*, *Trachyceras*, *Protrachyceras*, *Halorites*, *Juvavites*, *Malayites*, *Cryptopleurites*, *Himavatites*, *Choristoceras* und *Rhabdoceras*) der Mittel- bzw. Ober-Trias gilt (vgl. auch McLEARN 1960, WIEDMANN 1973). Über die artliche Identität mancher Formen wird diskutiert. Meist sind es verschiedene Arten, die als Zwillingsarten bezeichnet werden können (vgl. *Tropites subbullatus*: *Tr. welleri*), wie dies in analoger Weise etwa von rezenten Planktonkrebsen (z. B. *Euphausia sibogaea*: Indik — West-Pazifik; *E. distinguenda*: Ost-Pazifik) zutrifft (BRINTON 1975).

Deutung

Wie bereits oben erwähnt, läßt sich durch die neuen paläogeographischen Vorstellungen die zirkumpazifische Verbreitung mariner Benthos-Formen zur Trias-Zeit ohne wesentliche Schwierigkeiten deuten, nicht oder kaum jedoch die disjunkte Tethys-Verbreitung. Eine gewisse Möglichkeit bieten Meeresströmungen, wie sie im damaligen Äquatorbereich für die Panthalassa bzw. für den sich bildenden Nordatlantik angenommen werden (BERGGREN & HOLLISTER 1974, FRAKES 1979). Derartige Meeresströmungen können nicht nur zur weltweiten Verbreitung pelagischer Elemente (z. B. Bivalven, Conodonten) beigetragen haben und damit — zumindest theoretisch — auch von Ammonoideen, sondern auch von marinen Benthosformen, die ein (mero-)planktonisches Larvenstadium entwickelt haben. Derartige Larven (z. B. Veliger-, Trochophora-, Semper'sche Larven) sind rezent von allen großen Evertabratenstämmen (z. B. Coelenterata, Tentaculata, Mollusca, Annelida, Echinodermata) bekannt (SCHELTEMA 1968, 1971, THORSON 1961). Die Dauer der planktonischen Larvalperiode wechselt nicht nur zwischen planktotrophen und lecithotrophen Formen und damit auch nach der taxonomischen Zugehörigkeit, sondern ist überdies von ökologischen Faktoren (z. B. Wassertemperatur, Möglichkeit des Festsetzens der Larve) abhängig, wodurch eine Dauer des Larvenstadiums bis zu acht Monaten möglich ist (s. TARDENT 1979). Dazu kommt die Tatsache, daß Teile der ostpazifischen Region (z. B. Kalifornien, Nevada) in der damaligen Tropenzone lagen.

Wie bereits TOZER feststellt, ist eine Ausbreitung von *Balatonites* über die Arktis, d. h. längst des Nordrandes der Pangaea, wie sie etwa für einzelne *Monotis*-Arten zutrifft, auszuschließen. Damals waren dort die Parapopano-ceratiden verbreitet, die übrigens auch aus Neuseeland bekannt sind. Die südliche Ausbreitungsroute längs des Gondwanakontinentes ist gleichfalls

nicht anzunehmen. Demnach bleiben als Erklärung der disjunkten Verbreitung nur eine Ausbreitung über den offenen Ozean (Panthalassa) oder eine direkte Meeresverbindung vom „Ostpazifik“ (Panthalassa) nach Osten zur Tethys übrig, wie sie etwa DIENER (1916) auf Grund der damals angenommenen weitgehenden Übereinstimmung der norischen Korallenfaunen bzw. erst kürzlich wieder KOZUR (1973) nach den Conodonten angenommen hat, sofern man nicht überhaupt mit einer damals stark veränderten Position des pazifischen Teiles der nordamerikanischen Platte im Sinne der neuen globalen Tektonik rechnet. Bereits TOZER (1971: 1007) schließt diese Möglichkeit nicht aus, indem er schreibt „perhaps even by some since divided continent, originally in Panthalassa, but now in part attached to North America and in part to Asia. These possibilities must be considered in the light of the evidence brought forth in support of the sea floor spreading“. Nach TOZER lebten jedoch alle Trias-Ammonoidea von NE-Britisch Kolumbien, Idaho und vermutlich auch der Great Basin Region einst unzweifelhaft an der Küste der nordamerikanischen Platte. Lediglich die Faunen von Kalifornien, Vancouver und Süd-Yukon dürften ursprünglich etwas weiter westwärts gelebt haben, da etliche Gattungen diesen Faunen fehlen. Eine seitherige Verschiebung nach Norden wird für den Süd-Yukon (mit Warmwasserfaunen) nicht ausgeschlossen.

Die Trias war eine akryogene Periode, d. h. es existierten damals keine Eiskappen im Polgebiet, da beide Pole im offenen Ozean lagen. Dementsprechend ist nicht nur ein Fehlen polarer Zonen anzunehmen, sondern auch eine weitere Ausdehnung der (sub-)tropischen und der (warm-)gemäßigten Zonen (vgl. THENIUS 1974). Diesen Vorstellungen fügt sich auch die Jahresringbildung an Holzgewächsen ein (CHALONER & CREBER 1973). Britisch-Kolumbien wird als Übergangsbereich zwischen „borealer“ und tropischer Zone angesehen (vgl. TATZREITER 1978).

Über die damalige Ausdehnung des Pazifik sind auf Grund von Meeresbodenuntersuchungen der heutigen Ozeane keine direkten Aussagen möglich, da die derzeit ältesten bekannten Meeresbodensedimente des Pazifik nicht älter als Jura sind. Die älteren Anteile sind durch Subduktion heute meist nicht erhalten geblieben. Demnach kann die ältere Geschichte des Pazifik nur an Hand mariner Ablagerungen im Kontinentalbereich (einschl. Schelf) rekonstruiert werden, was zu Diskussionen und damit zu verschiedenen Modellvorstellungen führte.

Eine geht davon aus, daß das pazifische Nordamerika einst Teil des asiatischen Kontinentes war (s. MELVILLE 1966, WILSON 1968, DANNER 1970, HUGHES 1975), wobei einerseits paläobiogeographische Befunde, andererseits der geologische Bau (ehemaliger Ozeanboden und einstige Inselketten) bzw. die Paßform des Kontinentalsockels für derartige Vorstellungen herangezogen wurden. DERCOURT (1970) unterscheidet — abgesehen vom heutigen Pazifik (Ober-Jura bis Holozän) — auf Grund geotektonischer Untersuchungen einen Archao-Pazifik (Silur bis Unter-Devon), einen Palao-Pazifik (Mittel-Devon bis Mittel-Perm) und einen Neo-Pazifik (Ober-Trias bis Mittel-Jura). Sämt-

liche dieser Ozeane seien durch das sea-floor spreading entstanden, jedoch durch Subduktion nur teilweise in Form von Gebirgsketten erhalten geblieben. Die Bildung des jeweiligen Ozeans setzt mit einem Festlandsgraben ein, der zum mittelozeanischen Rücken wird. Der im Silur durch das sea-floor spreading zwischen Asien und Nordamerika entstandene Archäo-Pazifik führt durch Subduktion im Westen zu einem Inselgürtel, nämlich der Kaskaden-Platte. Ein westlich davon zwischen Asien und der Kaskaden-Platte neu gebildetes Riftsystem leitet im Devon die Entstehung des Paläo-Pazifiks ein, dessen Erweiterung im Jung-Paläozoikum zum Verschwinden des Archäo-Pazifik und zur Deformation der Kaskaden-Platte führt. Der Neo-Pazifik entsteht durch eine neuerliche Expansion, wie gewaltige submarine Ergüsse zeigen und führt schließlich in der Ober-Trias durch Subduktion zu neuen vulkanischen Inselketten. Mit der Entstehung des ostpazifischen Rückens im jüngeren Jura wird die Bildung des heutigen Pazifik eingeleitet. Nach diesen Modellvorstellungen wäre eine primäre Nachbarschaft des pazifischen Nordamerika mit der (süd-)ostasiatischen Küstenregion im jüngeren Paläozoikum (vgl. *Cathaysia*-Flora in Südostasien und im westlichen Nordamerika; s. HART 1969, KAISER 1976; vgl. dag. CHALONER & MEYER 1973, KREMP 1974, ASAMA 1976) anzunehmen. Da fast nur pelagische Elemente eine disjunkte Tethys-Verbreitung zeigen, ist dieses Modell nicht einfach von der Hand zu weisen, selbst wenn man berücksichtigt, daß die Vorstellungen von DERCOURT nicht allgemein anerkannt werden (vgl. MONGER, SOUTHER & GABRIELSE 1972).

Wie weit die Disjunktionen auf Fundlücken beruhen, ist freilich nicht ganz auszuschließen. Bemerkenswert ist, daß die zirkumpazifische Geosynklinale zur Perm- und Triaszeit äußere und innere „Ketten“ erkennen läßt, die meist mit Eu- und Miogeosynklinalen gleichgesetzt werden. Im äußeren oder alpinen „belt“ fehlt die Unter-Trias. Dieses Fehlen ist nach FORCE (1973) am besten „by the presence of a spreading Lower Triassic sea floor under thrusting all the surrounding continental mass“ zu erklären.

Schwierigkeiten bereitet jedoch auch die in der Ober-Trias zunehmende Übereinstimmung von Tethys- und „Ost-Pazifik“-faunen nach diesem Modell, sofern man diese nicht als klimatisch oder faziell bedingt ansieht. Die Faunenübereinstimmung würde eher für eine erst in der jüngeren Mittel-Trias entstandene direkte Meeresverbindung zwischen „Ostpazifik“ und Tethys sprechen, eine Auffassung, wie sie bereits frühzeitig angenommen (vgl. SMITH 1907, 1927) und von DIENER (1916: 529) als Poseidon bezeichnet wurde. Allerdings fehlen — wie zuletzt BEURLIN (1974) betont hat — für eine derartige Verbindung nicht nur jegliche Hinweise durch marine Faunen zwischen dem östlichen Zentralmexiko (vgl. SCHUCHERT 1955, 1968) und Marokko (s. a. NAIRN & STEHLI 1974), sondern auch die Verbreitung der Landwirbeltiere spricht dagegen (COX 1973, 1973a).

Das Westende der Tethys bildete vermutlich im Bereich des heutigen westlichen Mittelmeeres eine Bucht. Marine (Ober-)Triasablagerungen sind westlich bis in den Bereich der Betischen Kordillere (Südspanien) bzw. ins

Rifgebiet (Marokko) bekannt. *) Erst für den älteren Jura wird eine direkte Meeresverbindung zwischen Tethys und „Ostpazifik“ im Zuge der Öffnung des zentralen Atlantik angenommen (vgl. ERBEN 1956, WEYL 1961, GEYER 1979).

Folgende Deutungsmöglichkeiten der disjunkten Tethysverbreitung sind somit zu berücksichtigen:

1) Direkte Verbindung zwischen „Ostpazifik“ und Tethys (Poseidon i. S. von DIENER),

2) „Westpazifik“ und „Ostpazifik“ in der Trias noch nicht getrennt (vgl. DERCOURT),

3) Verbreitung durch ökologische Faktoren (planktonische Larvenstadien bzw. nektonische Adultstadien in Verbindung mit Meeresströmungen und Paläotemperaturen).

Beim Abwägen der verschiedenen Deutungen kommt derzeit dem Punkt 3 die größte Wahrscheinlichkeit zu, ohne daß jedoch der Punkt 1 mit Sicherheit auszuschließen ist. Für die berücksichtigten Arten ist eine nektonische (Ammonoidea) oder pseudoplanktonische Lebensweise (*Halobia*, *Monotis salinaria*) bzw. das Vorkommen planktonischer Larvenstadien (z. B. Brachio-poden, Heterastridien) anzunehmen. Außerdem spielen fazielle Gemeinsamkeiten und die paläoklimatologische Entwicklung eine Rolle. Sie machen nicht nur das vermehrte Vorkommen gemeinsamer Arten in der mediterranen Provinz und der ostpazifischen Region verständlich, sondern erklären auch die während der Trias stark wechselnden faunistischen Gemeinsamkeiten bzw. Verschiedenheiten zwischen der mediterranen und der indischen Tethys-Provinz.

*) Wie FÖRSTER (1979) nachweisen konnte, stammen die angeblichen Kreide-Conodonten von Kamerun zwar aus der Mittel-Trias, jedoch nicht aus Kamerun, sondern aus Spanien. Auch aus den Tiefseebohrungen im Atlantik konnten bisher keine Trias-ablagerungen nachgewiesen werden (s. EWING & al. 1969, TUCHOLKE, VOGT & al. 1979). Allerdings muß berücksichtigt werden, daß unter den ältesten Sedimenten im westlichen Nord-Atlantik (Tithon in Tiefwasserfazies) östlich der Bahamas (DSDP Leg 1, Site 4 und 5) das sog. „basement“ nicht erbohrt wurde. Außerdem liegen diese Bohrungen fast 700 km vom Kontinentalschelf entfernt. Für die Bohrung No. 387 westlich der Bermuda-Insel (DSDP Leg 43) ist zwar älteste Unter-Kreide (Ober-Berrias — Unter-Valangin) über dem „basement“ (Basalt) nachgewiesen, doch liegt auch diese Bohrung etwa 800 km vom Kontinentalrand entfernt. Dies bedeutet, daß noch ältere (epikontinentale) Marinsedimente küstenwärts zu erwarten sind. Hier können erst neuere Bohrungen eine Entscheidung bringen. Bohrungen im Bereich des Kontinentalschelfs vor der atlantischen Küste erbrachten zwar (Ober-) Triasablagerungen in mariner Flachwasserfazies, doch dürften diese der germanischen Fazies entsprechen (vgl. SHERIDAN 1974). Allerdings wird von geologischer Seite auf Grund von tektonischen Strukturen und paläomagnetischen Befunden immer wieder der Beginn der Trennung Nordamerikas von Afro-Europa für die Ober-Trias angenommen (s. BALLARD 1972, PHILLIPS & FORSYTH 1972 u. a.). In Verbindung damit ist die Annahme eines permo-triadischen Alters des Ozeanbodens des Golfs von Mexiko bemerkenswert (s. HELWIG 1975, LADO & al. 1976).

Wie weit ökologische Faktoren ausschlaggebend sein können, zeigen die Trilobitenfaunen des Oberkambriums von China und dem westlichen Nordamerika. Die beiden Kontinenten gemeinsame Chiangnanfauna wird von COOK & TAYLOR (1975) als Tiefwasserfauna, die jeweils endemische chinesische und die nordamerikanische Fauna hingegen als Schelffauna gedeutet.

Danksagung

Für Überlassung von Literatur, für verschiedene Hinweise bzw. anregende Diskussion möchte ich auch an dieser Stelle den Herren Dr. Bernhard GRUBER, Oberösterreichisches Landesmuseum in Linz, OÖ., Dozent Dr. Leopold KRZYSTYN und Prof. Dr. Friedrich STEININGER, beide Institut für Paläontologie der Universität Wien, sowie Prof. Dr. Alexander TOLLMANN, Institut für Geologie der Universität Wien, meinen herzlichen Dank aussprechen. Dies gilt auch für Frau Mag. Christine SCHWEIFER, Institut für Paläontologie der Universität Wien, für die Hilfe bei der Literaturbeschaffung.

Literatur

- AGER, D. V. (1967): Some Mesozoic brachiopods in the Tethys region. — *System. Assoc. Publ.*, 7: 135–150. — London.
- ARCELL, W. J. & al. (1957): Cephalopoda Ammonoidea. — *Treatise on Invert. Paleont.*, Pt. L, Mollusca 4: XXII+490 S. — Lawrence.
- ASAMA, K. (1976): Gigantopteris flora in southeast Asia and its phytopaleogeographic significance. — In: KOBAYASHI, T. & W. HASHIMOTO (eds.): *Geology and Palaeont. of SE Asia*, 17: 191–207. — Tokyo (Univ. Press).
- BALLARD, R. D. (1972): Geology of Gulf of Maine and adjacent land areas. — *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 57 (2), 2146 (Abstr.). — Menasha.
- BERGGREN, W. A. & C. D. HOLLISTER (1974): Paleogeography, paleobiogeography and the history of circulation in the Atlantic ocean. — In: HAY, W. W. (ed.): *Studies in Paleo-oceanography*. — *Soc. Econ. Paleont. & Miner., Spec. Publ.* 20: 126–186. — USA.
- BEURLEN, K. (1974): Die geologische Entwicklung des Atlantischen Ozeans. — *Geotekton. Forsch.*, 46: 1–69. — Stuttgart.
- BRINTON, E. (1975): Euphausiids of Southeast Asian waters. — *Naga Rept.*, 4 (5): 1–287. — 1975.
- CAMPBELL, J. D. (1974): Heterastridium (Hydrozoa) from Norian sequences in New Caledonia and New Zealand. — *J. Roy. Soc. New Zealand*, 4 (4): 447–453. — Wellington.
- CHALONER, W. G. & S. V. MEYEN (1973): Carboniferous and Permian floras of the Northern continents. — In: HALLAM, A. (ed.): *Atlas of Palaeogeography*, 169–186. — Amsterdam (Elsevier).
- & G. T. CREBER (1973): Growth rings in fossil woods as evidence of past climates. — In: TARLING, D. H. & S. K. RUNCORN (eds.): *Implications of continental drift to the Earth Sciences* 1: 425–437. — London (Acad. Press).
- COOK, H. E. & M. E. TAYLOR (1975): Early Paleozoic continental margin sedimentation, trilobite facies, and the thermocline, western United States. — *Geology*, 3: 559–562. — USA.
- COX, C. B. (1973): Triassic Tetrapods. — In: HALLAM, A. (ed.): *Atlas of Palaeobiogeography*, 213–223. — Amsterdam (Elsevier).
- (1973): The distribution of Triassic terrestrial tetrapod families. — In: TARLING, D. H. & S. K. RUNCORN (eds.): *Implications of continental drift to the Earth Sciences* 1: 369–371. — London (Acad. Press).

- DANNER, W. R. (1970): Paleontologic and stratigraphic evidence for and against sea floor spreading and opening and closing oceans in the Pacific Northwest. — *Geol. Soc. Amer. Abstr. with Programs*, vol. 2 (2): 84–85. — USA.
- DERCOURT, J. (1970): L'expansion océanique actuelle et fossile; ses implications géotectoniques. — *Bull. Soc. géol. France*, (7) 12: 261–317. — Paris.
- DIENER, C. (1916): Die marinen Reiche der Trias. — *Denkschr. k. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl.*, 92: 405–549. — Wien.
- DIETZ, R. S. & J. C. HOLDEN (1970): The breakup of Pangaea. — *Scientific American*, 223 (4): 30–41. — New York.
- ERBEN, H. K. (1956): Der Lias und Dogger Mexikos und ihre intrakontinentalen Beziehungen. — *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* 103: 28–79. — Stuttgart.
- EWING, M. & al. (1969): Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project. — Vol. 1: XX+672 S. — Washington.
- FLEMING, C. A. (1964): History of the bivalve family Trigoniidae in the South-West Pacific. — *Austral. J. Sci.*, 26 (7): 196–204.
- FÖRSTER, R. (1979): Die Herkunft der Mungo-Kreide Conodonten. — *Mitt. Bayer. Staats-Smlg. Paläont., hist. Geol.*, 19: 187–194. — München.
- FORCE, E. R. (1973): Permian-Triassic contact relations in Circum-Pacific geosynclines. — *Pacific Geol.*, 6: 19–23. — Tokyo.
- FRAKES, L. A. (1979): Climates throughout geologic time. — XII+310 S. — Amsterdam (Elsevier).
- FRECH, F. (1908): Die amerikanische (zirkumpazifische) Trias. — *Lethaea geogn.*, 2, Das Mesozoikum 1 (4): 549–551. — Stuttgart (Schweizerbart).
- GEYER, O. F. (1979): Zur Paläogeographie mesozoischer Ingressionen und Transgressionen in Kolumbien. — *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.* 1979 (6): 349–368. — Stuttgart.
- GRANT-MACKIE, J. A. & H. ZAPFE (1973): Otapiria (Monotidae, Bivalvia) aus den Zlambachschichten des Salzkammergutes, OÖ. — *Anz. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl.*, 1973 (7): 45–49. — Wien.
- GRUBER, B. (1976): Neue Ergebnisse auf dem Gebiet der Ökologie, Stratigraphie und Phylogenie der Halobien (Bivalvia). — *Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud.*, 23: 181–198. — Wien.
- (1977): Die Gattungen Halobia Bronn., 1830 und Perihalobia Gruber, 1976 (Posidoniidae, Bivalvia) in der mediterranen Tethys und Nordamerika. — *Diss. Form. u. Naturwiss. Fak.* 26.307: 1–204, 25 Taf. — Wien.
- HALLAM, A. (1967): The bearing of certain palaeozoogeographic data on continental drift. — *Palaeogeogr., Palaeoclimat. & Palaeoecol.*, 3: 201–241. — Amsterdam.
- HART, G. F. (1969): Palynology of the Permian period. — In: TSCHUDY, R. H. & R. A. SCOTT (eds.): *Aspects of Palynology*, 271–289. — New York (Wiley).
- HELWIG, J. (1975): Tectonic evolution of the Southern continental margin of North America from a Paleozoic perspective. — In: NAIRN, A. E. M. & F. G. STEHLI (eds.): *The ocean basins and margins.*, 3: 243–282. — New York, London (Plenum Press).
- HUGHES, T. (1975): The case for creating of the North Pacific ocean during the Mesozoic era. — *Palaeogeogr., Palaeoclimat. & Palaeoecol.*, 18: 1–53. — Amsterdam.
- HYATT, A. (1892): Jura and Trias at Taylorville, California. — *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 3: 395–412. — USA.
- ICHIKAWA, K. (1958): Zur Taxonomie und Phylogenie der triadischen „Pteriidae“ (Lamellibranchiata) mit bes. Berücks. der Gttg. Clarea, Eumorphotis, Oxytoma u. Monotis. — *Palaeontographica*, (A) 111: 131–212. — Stuttgart.
- JAWORSKI, E. (1923): Die marine Trias in Südamerika. — *N. Jb. Miner. etc., Beil. Bd.* 47: 93–200. — Stuttgart.
- KAISER, H. (1976): Die permische Mikroflora der Cathaysia-Schichten von Nordwest-Schansi, China. — *Palaeontographica*, B 159: 83–157. — Stuttgart.

- KOCHANOVA, M. (1977): First record of the genus *Otapiria* in the West Carpathians. — *Zapadné Karpaty*, Ser. Paleont. 2—3: 221—225. — Bratislava.
- KOLLMANN, H. (1964): Funde von *Heterastridium conglobatum* Reuss (*Heterastridiidae*, *Hydrozoa*) im Dachstein-Riffkalk und ihre stratigraphische Bedeutung. — *Verh. Geol. B.-Anst.*, 1964 (2): 181—187. — Wien.
- KOZUR, H. (1973): Faunenprovinzen in der Trias und ihre Bedeutung für die Klärung der Paläogeographie. — *Geol.-Paläont. Mitt.* Innsbruck, 3: 1—41. — Innsbruck.
- & H. MOSTLER (1972): Die Bedeutung der Conodonten für stratigraphische und paläogeographische Untersuchungen in der Trias. — *Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud.*, 21: 777—810. — Innsbruck.
- KREMP, G. O. W. (1974): A re-evaluation of global plantgeographic provinces of the Late Paleozoic. — *Rev. Palaeobotany & Palyn.*, 17: 113—132. — Amsterdam.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. (1970): Die *Osteocrinus*-fazies, ein Leithorizont von Schwebcrinoiden im Oberladin-Unterkarn der Tethys. — *Erdöl u. Kohle, Erdgas, Petrochemie*, 23: 781—789. — Hamburg.
- KRUMBECK, L. (1924): Die Brachiopoden, Lamellibranchiaten und Gastropoden der Trias von Timor II. Paläontologischer Teil. — *Paläont. v. Timor*, 22 (1): 143—417. — Stuttgart (Schweizerbart).
- KRYSTYN, L. (1973): Zur Ammoniten- und Conodonten-Stratigraphie der Hallstätter Obertrias (Salzkammergut, Österreich). — *Verh. Geol. B.-Anst.*, 1973 (1): 113—153. — Wien.
- LADD, J. W., R. T. BUFFLER, J. L. WATKINS, J. L. WORZEL & A. CARRANZA (1976): Deep seismic reflection results from the Gulf of Mexico. — *Geology*, 4: 365—368. — Boulder.
- LATTIN, G. DE (1967): Grundriss der Zoogeographie. — 1—606. — Jena (Fischer).
- MARWICK, J. (1935): Some new genera of the Myalinidae and Pteriidae of New Zealand. — *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, 65: 295—303. — Wellington.
- MCLEARN, F. H. (1960): Ammonoid faunas of the Triassic Pardonet formation, Peace River Foothills, British Columbia. — *Canada Geol. Surv., Mem.* 311: 1—118. — Ottawa.
- MELVILLE, R. (1966): Continental drift, Mesozoic continents and the migrations of the Angiosperms. — *Nature*, 211 (6045): 116—120. — London.
- MOJSISOVICS VON MOJSVAR, E. (1886): Arktische Triasfaunen. — *Mém. Acad. Sci. St. Pétersbourg*, (7) 33 (6): III+159 S. — St. Pétersbourg.
- (1896): Beiträge zur Kenntnis der obertriadischen Cephalopoden-Faunen des Himalaya. — *Denkschr. k. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl.*, 63: 575—701. — Wien.
- MONGER, J. W. H., J. G. SOUTHER & H. GABRIELSE (1972): Evolution of the Canadian Cordillera: A plate-tectonic model. — *Amer. J. Sci.*, 272: 577—602. — New Haven.
- MONTANARO GALLITELLI, E., A. RUSSO & P. FERRARI (1979): Upper Triassic coelenterates of Western North America. — *Boll. Soc. Paleont. Ital.*, 18 (1): 133—156. — Modena.
- MOSHER, L. C. (1968): Triassic conodonts from Western North America and Europe and their correlation. — *J. Paleont.*, 42 (4): 895—946. — Tulsa.
- MULLER, S. W. & H. G. FERGUSON (1939): Mesozoic stratigraphy of the Hawthorne and Tonopah quadrangles, Nevada. — *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 50: 1573—1624. — USA.
- NAIRN, A. E. M. & F. G. STEHLI (eds.) (1974): The ocean basins and margins. vol. 2. The North Atlantic. — XIV+598 S. — New York, London (Plenum Press).
- PECK, R. E. (1948): A Triassic crinoid from Mexico. — *J. Paleont.*, 22 (1): 81—84. — Tulsa.
- PESSAGNO, E. A., W. FINCH & P. L. ABBOTT (1979): Upper Triassic Radiolaria from the San Hipolito Formation, Baja California. — *Micropaleont.*, 25 (2): 160—197. — New York.

- PHILLIPS, J. D. & D. FORSYTH (1972): Plate tectonics, palaeomagnetism and the opening of the Atlantic. — Bull. geol. Soc. Amer., **83**: 1579–1900. — Boulder.
- RIECHE, J. (1971): Die Hallstätter Kalke der Berchtesgadener Alpen. — Dissert. Techn. Univ., 1–172. — Berlin.
- SCHELTEMA, R. S. (1968): Dispersal of larvae by equatorial ocean currents and its importance to the zoogeography of shoal-water tropic species. — Nature, **217**: 1159–1162. — London.
- (1971): The dispersal of the larvae of shoal-water benthic invertebrate species over long distances by ocean currents. — IVth Europ. Marine Biol. Sympos., 7–28. — Cambridge (Univ. Press).
- SCHUCHERT, CH. (1955): Atlas of Paleogeographic maps of North America. — XI + 177 S. — New York (Wiley & Sons).
- (1968): Historical geology of the Antillean-Caribbean Region. — Reprint. — XXVI + 811 S. — New York (Hafner Publ. Comp.).
- SHERIDAN, R. E. (1974): Conceptual model for the Block-Fault origin of the North American Atlantic continental margin geosyncline. — Geology, **2**: 465–468. — Boulder.
- SILBERLING, N. J. (1959): Pre-Tertiary stratigraphy and Upper Triassic paleontology of the Union District, Shoshone Mountains, Nevada. — U.S. Geol. Surv., Prof. Pap. **322**: 1–67. — Washington.
- SILBERLING, N. J. & E. T. TOZER (1968): Biostratigraphic classification of the marine Triassic in North America. — Geol. Soc. Amer., Spec. Pap. **110**: 1–63. — Boulder.
- SMITH, A. G. & J. C. BRIDEN (1977): Mesozoic and Cenozoic Paleogeographic maps. — 1–63. — Cambridge (Univ. Press).
- SMITH, J. P. (1907): The stratigraphy of the western American Trias. — Festschr. A. von Koenen, 377–434. — Stuttgart.
- (1914): The middle Triassic marine invertebrate fauna of North America. — U.S. Geol. Surv., Prof. Pap. **83**: 1–254. — Washington.
- (1927): Upper Triassic marine invertebrate faunas of North America. — U.S. Geol. Surv., Prof. Pap. **141**: 1–262. — Washington.
- TARDENT, P. (1979): Meeresbiologie. Eine Einführung. — VII + 381 S. — Stuttgart (Thieme).
- TATZREITER, F. (1978): Zur Stellung der Himavatites columbianus-Zone (höheres Mittelnor) in der Tethys. — Österr. Akad. Wiss., Schr. R. Erdwiss. Komm., **4**: 105–139. — Wien (Springer).
- THENIUS, E. (1974): Eiszeiten — einst und jetzt. Ursachen und Wirkungen. — Kosmos-Bibliothek, No. **284**: 1–64. — Stuttgart.
- THORSON, G. (1961): Length of pelagic larval life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by Ocean currents. — Oceanograph. Amer. Assoc. Adv. Sci., 1961: 455–474. — USA.
- TOLLMANN, A. (1976): Analyse des klassischen nordalpinen Mesozoikums. — Monogr. d. nördl. Kalkalpen II: IX + 580 S. — Wien (Deuticke).
- TOZER, E. T. (1965): Upper Triassic ammonoid zones of the Peace River Foothills, British Columbia, and their bearing on the classification of the Norian stage. — Canad. J. Earth Sci., **2**: 216–226. — Ottawa.
- (1967): A standard for Triassic time. — Bull. Canada Geol. Surv., **156**: 1–103. — Ottawa.
- (1971): Triassic time and ammonoids. Problems and proposals. — Canad. J. Earth Sci., **8** (8): 989–1031. — Ottawa.
- (1974): Definitions and limits of Triassic stages and substages. — Österr. Akad. Wiss., Erdwiss. Kommiss., **2**: 195–206. — Wien.
- TUCHOLKE, B. E., P. R. VOGT & al. (1979): Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project. — vol. **43**: XXV + 1115. — Washington.

- WANNER, J. (1907): Triaspetrefakten der Molluken und des Timorarchipels. — N. Jb. Miner. etc., Beil. Bd. 24: 161–220. — Stuttgart.
- WEGENER, A. (1920): Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. — Die Wissenschaft, No. 66 (2. Aufl.): 1–135 S. — Braunschweig (Vieweg).
- WESTERMANN, G. E. G. (1962): Succession and variation of *Monotis* and the associated fauna in the Norian Pine River Bridge section, British Columbia (Triassic, Pelecypoda). — J. Paleont., 36: 745–792. — USA.
- (1966): New occurrences of *Monotis* from Canada (Triassic, Pelecypoda). — Canad. J. Earth Sci., 3: 975–986. — Ottawa.
 - (1970): Occurrence of *Monotis* subcircularis Gabb in Central Chile and the dispersal of *Monotis* (Triassic, Bivalvia). — Pacific Geol., 2: 35–40. — Tokyo.
 - (1970a): Species distribution of the world-wide Triassic pelecypod *Monotis* Bronn. — Proc. Intern. Geol. Congr. 22nd., New Delhi 1964, Sect. 8. — New Delhi.
 - (1973): The Late Triassic Bivalve *Monotis*. — In: HALLAM, A. (ed.): Atlas of Palaeobiogeography, 251–258. — Amsterdam (Elsevier).
- WESTERMANN, G. E. G. & H. VERMA (1967): The Norian Pine River Bridge section, British Columbia, and the succession of *Monotis*. — J. Paleont., 41: 798–803. — USA.
- WEYL, R. (1961): Die Geologie Mittelamerikas. — Beitr. z. region. Geol. d. Erde, 1: 1–226. — Berlin (Borntraeger).
- WIEDMANN, J. (1973): Upper Triassic heteromorph Ammonites. — In: HALLAM, A. (ed.): Atlas of Palaeobiogeography, 235–249. — Amsterdam (Elsevier).
- , F. FABRICIUS, L. KRYSTYN, J. REITNER & M. URLICHS (1979): Über Umfang und Stellung des Rhaet. — Newsl. Stratigr., 8 (2): 133–152. — Berlin, Stuttgart.
- WILSON, J. T. (1968): Static or mobile earth: the current scientific revolution. — Proc. Amer. Philos. Soc., 112: 309–320. — Philadelphia.
- ZAPFE, H. (1973): *Otapiria* (Monotidae, Bivalvia) aus der alpinen Trias. — Ann. Naturhist. Mus., 77: 149–158. — Wien.
- (Red.) (1974): Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. — Österr. Akad. Wiss., Schr. R. Erdwiss. Komm., 2: 1–251. — Wien (Springer).
 - (Red.) (1978): Beiträge zur Biostratigraphie der Tethys-Trias. — Österr. Akad. Wiss., Schr. R. Erdwiss. Komm., 4: 1–242. — Wien (Springer).

Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	303—328	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	---------	---------------------

Zur Stratigraphie und Ontogenese von *Neomegalodon* (*N. triqueter triqueter* (WULFEN, 1793) (Bivalvia) aus der Trias der Gailtaler Alpen (Kärnten, Österreich)

Von GOTTFRIED TICHY¹⁾

(Mit 10 Textabbildungen und 5 Tafeln)

Manuskript eingelangt am 24. Mai 1976

Zusammenfassung

Die Typusart der Gattung *Neomegalodon* — *Neomegalodon triqueter triqueter* (WULFEN) — aus dem unterkarnischen (cordevolischen) Wettersteinkalk wird in seiner ontogenetischen Veränderung untersucht und ein Neotypus aufgestellt. Einzelne Vertreter der Triquetergruppe, *N. triqueter subtriqueter* (FIEDLER) und *N. triqueter pannonicus* (FRECH), werden in die Bearbeitung miteinbezogen. Ein Abschnitt ist der Ernährung, Lebendstellung und Bankbildung der Megalodonten gewidmet.

Summary

The ontogenetic variation of the type specimen of *Neomegalodon triqueter triqueter* from the lower Carnian (Cordevolian) „Wettersteinkalk“ was studied and a neotype has been established. Some species of the group of *N. triqueter* such as *N. triqueter subtriqueter* (FIEDLER) and *N. triqueter pannonicus* (FRECH) are included in this paper. A brief essay about their way of nourishment and position of life as well as the genesis of megalodont — bearing layers is given.

I. Einleitung

Kaum eine Art stiftete vor allem durch die Unkenntnis des Schloßapparates und der Steinkernmorphologie eine so große Verwirrung in der Stratigraphie wie die am längsten bekannte Art des Genus *Neomegalodon*.

Die ersten Berichte dieser Bivalve stammen von PLOYER (1783, 160), der im Wettersteinkalk von Bleiberg (Kärnten) „sogar am Gipfel des Gebürges eine Menge Kerne von Herzmuscheln in verschiedener Größe“ beobachtete. Später wurde sie von WULFEN (1793, 48) als „*Cardium triquetrum*“ beschrieben. Die Beschreibung sowie die Abbildung ist leider sehr mangelhaft. Der Holotyp ist schon seit langem verschollen. HAUER (1853, 715, 725) hielt den Wettersteinkalk aufgrund der darin vorkommenden Megalodonten für unterliassischen Dachsteinkalk, der in „völlig abnormaler Weise“ vom „Lagerschiefer“ über-

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Dr. Gottfried TICHY, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Salzburg, Akademiestraße 26, A-5020 Salzburg.

lagert wird. ROSTHORN (1854, 212) erkannte die Lage als völlig normal und auch HAUER (1854) äußerte noch im selben Jahr entgegen der allgemeinen Ansicht — besonders gegen STOPPANI —, daß der erzführende Kalk in Kärnten wenigstens zum Teil eine ältere Bildung als der bis dahin altersmäßig gleichgestellte Dachsteinkalk darstelle. Auch FÖTTERLE (1855; 1856) und PETERS (1855) hielten den Erzkalk noch für liassisch. B. v. COTTA erkannte zum ersten Mal, daß der erzführende Kalk mit dem Arlberger- oder Wettersteinkalk altersgleich ist. Den darin vorkommenden Megalodonten mißt er keinerlei Bedeutung bei. Erst als LIPOLD (1856; 1863, 173) in den Nord-Karawanken nachweisen konnte, daß der Schiefer das normale Hangende des Erzkalkes bildet und „Megalodon triqueter“ dem „Hallstätter Kalk“ (= Erzkalk) und nicht dem Dachsteinkalk angehört, verbesserte PETERS (1863) seine früher geäußerte Ansicht und nahm ebenfalls eine normale Abfolge an. MOJSISOVICS (1872) bezeichnete den erzführenden Kalk eindeutig als Wettersteinkalk. R. HOERNES (1879, 112) bildet in seiner Megalodontenmonographie ein von Oberbergrat SEELAND gezeichnetes Profil durch den Rudolfschacht von Bleiberg ab, aus dem das Auftreten von *N. triqueter triqueter* in den obersten Partien des Wettersteinkalkes deutlich hervorgeht. Der „erzführende Kalk“ ist „eine den Raibler Schichten untergeordnete Bank von dolomitischem Kalk“. Auch die Megalodonten aus dem Kaiser Leopold-Erbstollen, die HOERNES zur Untersuchung vorlagen, stammen aus dem „Esino- oder Hallstätter Kalk“, gleich unterhalb der Raibler Schichten. An den Steinkernen konnte er oft Bleiglanz oder Kieselzink feststellen, ein Beweis, wie nahe die Megalodonten der Erzführung gelegen sind.

Obwohl das Auftreten dieser Art im oberen Wettersteinkalk (= Cordevol) schon lange bekannt ist, stufte Hofmann (1871) den Dolomit des Ofner Gebirges (Ungarn) aufgrund des Vorkommens von „*Megalodon triqueter*“, der in Wirklichkeit zu einer jüngeren Spezies gehört, in das Nor ein. Seiner Meinung nach sollte diese Art nie tiefer als im Nor vorkommen. Bei KUTASSY (1927, 115; 1934, 46) galt *Neomegalodon triqueter* als das klassische karnische (s. str.) Leitfossil. An dieser Meinung wurde bis heute festgehalten (ROSENBERG 1959, KOCHANOVA 1973). Im Treatise (1969, p. N743) wird „*Megalodon*“ (*N. triqueter* sogar ins Rhät eingestuft).

Diese Arbeit stellt zum Teil einen Ausschnitt aus meiner Dissertation dar.

Danksagung

Für die ständige Betreuung durch meinen verehrten Lehrer, Prof. Dr. H. ZAPPE (Wien), sowie für die finanzielle Unterstützung durch die Bleiburger Bergwerksunion (Klagenfurt), möchte ich mich herzlich bedanken. Frau Prof. Dr. E. VEGH (Budapest) sowie Herrn Prof. Dr. A. ALLASINAZ (Milano) danke ich für das zur Verfügung gestellte Vergleichsmaterial.

II. Fazies

Im Ladin und im unteren Karn (Cordevol) findet eine ausgeprägte starke Faziesänderung schon auf relativ kurzer Entfernung in N—S Richtung statt.

Dies steht im krassen Gegensatz zu der auf 124 km nahezu gleichbleibenden Entwicklung der Bleiberger Fazies in E—W Richtung (vgl. HOLLER, 1960, 72). Diese Entwicklung reicht nach HOLLER (1960, 63) von den gesamten östlichen Gailtaler Alpen bis zu den N-Karawanken, von der Gradlitzten bei Förolach bis zum Ursulaberg (W Windisch Graz in Jugoslawien).

Während in der „Nordfazies“ (nördlich des Bleiberger Erzbergkammes) über mächtig entwickelten „Partnachschiechten“, den mitteltriadischen Plattenkalken nach BECHSTÄDT & MOSTLER (1974), Wettersteinkalk und in den obersten Partien Wettersteindolomit folgt, ist in der „Südfazies“ = „Bleiberger Fazies“ (südlich des Bleiberger Erzbergkammes) die unterladinische Stufe in Form von Wettersteindolomit vertreten. Darüber folgt etwa 80 m „Liegender Wettersteinkalk“, 60 m „mittlerer Erzkalk“ und darauf 60 m „hangender Erzkalk“ (HOLLER, 1953, 37).

Die obertags einheitlich hellgrau aussehenden, mehr oder weniger deutlich gebankten Kalke der „Süd-Fazies“ lassen erst in den Grubenaufschlüssen ein weit differenzierteres Bild erkennen. So hat HOLLER aufgrund seiner zahlreichen montangeologischen Untersuchungen eine lithologische Gliederung des Wettersteinkalkes vornehmen können. Der überwiegend ungeschichtete Wettersteindolomit ist meist hellgrau, grau oder braun, gelegentlich auch weiß, oder durch die Verwitterung rosa bis rötlich (Torsattel am Dobratsch) gefärbt. Er zeigt die für den Dolomit typische grusige Verwitterung. Der liegende Wettersteinkalk hat in Bleiberg seine untere Begrenzung in 300 m, seine obere in 122 m unterhalb des Kiesoolithes. Er besteht aus Kalken verschiedenen Grautones, die mit bräunlichen bis weißen Kalken alternieren. Diploporen sind relativ häufig (z. B. Migitschriegel im W von Kreuth). Der „Erzkalk“ gliedert sich in einen in Bleiberg 62 m umfassenden liegenden Anteil, der von HOLLER als „mittlerer Erzkalk“ benannt wurde, und in ein 60 m mächtiges Schichtpaket, den sogenannten „hangenden Erzkalk“. Der „mittlere Erzkalk“ beginnt mit der berühmten Megalodusbank, eine ca. 1 m mächtige, dunkelgraue bis bräunliche, kalkige bis dolomitische Bank. Darüber folgen in monotoner Wechsellagerung graugrün bis weiße Tonflaserkalke mit hellen Kalken. Der „hangende Erzkalk“ ist durch das rhythmische Auftreten von 6 „Edlen Flächen“ oder „Edlen Lagern“ charakterisiert. Diese „Edlen Flächen“ weisen an ihrer Basis meist synsedimentäre Breccien (= „Schwarze Breccien“) auf, die 1–2 dm mächtig werden. Daran schließen etwa 1–2,5 m fossilführende Kalke — meist mit Megalodonten — der sogenannte „Zwischenstein“. Den Abschluß einer Edlen Fläche bilden meist die milchig-weißen Dolomitbänke (1–2 dm), das sogenannte „Milchige“. Hievon ausgenommen sind die Hauptsüdschlagfläche, wo die Hangendbegrenzung ebenfalls von der „Schwarzen Breccie“ gebildet wird, und das Dreierlager, das anstelle des Milchigen eine grüne Mergelbank aufweist. Eine genaue Untersuchung dieser Zykllotheme wurde von BECHSTÄDT (1973, 1975) durchgeführt. Die Ausbildung der einzelnen Flächen und ihre Abstände voneinander sind so charakteristisch, daß sie für den Bergbau eine wichtige stratigraphische Hilfe darstellen. Alle

Meßpunkte werden in Bleiberg auf die Unterkante der Kiesoolithbank bezogen.

Folgende „Edlen Lager“ treten im Bereich von Bleiberg auf:
(Die erste Zahl gibt die Entfernung der Oberkante, die zweite diejenige der Unterkante vom Kiesoolith an.)

Pflockschachtlager	10,5—12,6 m
Zerrissenes Dreierlager	17,3—17,9 m
Dreierlager	21,1—22,8 m
Mauerschachtl	26,4—28,9 m
Kriegelzeche	34,0—35,5 m
Hauptsüdschlagfläche	46,5—49,2 m
Muschelleitfläche	52,8—54,4 m
Wechselplattenfläche	61,5—63,3 m

Exakt gelten diese Maße nur für das Profil von Bleiberg, die anderen Profile weisen geringe Änderungen auf (HOLLER 1960; EPPENSTEINER 1970). Die „Edlen Flächen“ sind im 6. Lauf der Rudolf-Hauptsüdschlagausrichtung schön aufgeschlossen.

Der Erzkalk enthält an Megafossilien vorwiegend Megalodonten und, weniger individuenreich, meist turmförmige Gastropoden. Diploporen wurden in dieser Fazies trotz eifriger Suche nicht gefunden. Nur vereinzelt treten Solenoporaceen auf. Wo im Lagerstättenbereich der „oft enorme Reichtum an Dasycladaceen“ auftritt (BECHSTÄDT 1973, 29), ist dem Verfasser nicht bekannt. Massenvorkommen von Dasycladaceen finden sich weiter im Westen, im Gebiet des Migitschriegels. In dieser Fazies treten nur selten Megalodonten auf, die meist nur eine geringe Größe aufweisen.

Eine analoge lithologische Gliederung in 3 Typen beschreibt REIS (1910, 61—114; 1911, 68) aus dem Wettersteingebirge und MILLER (1962, 24—25) aus dem Mieminger Gebirge. Dort folgt über einem großoolithführenden, massigen, hellgrauen bis hellbraunen Wettersteinkalk ein gebankter, algenreicher lagunärer Kalk, wobei sich der Algenkalk mit dem Riffkalk seitlich verzahnt. Den Abschluß der Wettersteinkalkentwicklung bildet der feingeschichtete, 100—200 m mächtige „obere Wettersteinkalk“. Dieser zeigt ähnlich wie in Bleiberg syndimentäre Feinbreccien mit Kreuzschichtungsgefügen (MAUCHER 1954, 459). Die genannten Autoren nennen daraus das Auftreten von Megalodonten und dickschaligen Schnecken. Auch hier fehlen, wie in Bleiberg, die Kalkalgen („Gyroporellen“) völlig (REIS 1911, 68). Die Vererzung scheint ebenfalls an die Fazies des „oberen Wettersteinkalkes“ gebunden zu sein. Nach SCHNEIDER (1953) und TAUPITZ (1954) trifft dies für den gesamten bayerisch-nordtiroler Raum und nach WERNECK (1974) auch für den oberösterreichischen und niederösterreichischen Anteil der nördlichen Kalkalpen zu.

Das Alter des hangenden Wettersteinkalkes wird mit unterem Karn (Cordevol) durch das Auftreten von *Poikiloporella duplicata* in der West-

schachtscholle (BECHSTÄDT 1973, 48) und durch das Auftreten von *Carnites floridus* (WULFEN) sowie *Omphaloptycha rosthorni* (M. HOERNES) angegeben. Aus der Sammlung ROSTHORN (Nr. 7426 = Nr. 2689 des Klagenfurter Landesmuseums) konnte ein mit Bleiglanz und Zinkblende reich vererztes Handstück mit einem pyritisierten Steinkern eines juvenilen *Carnites floridus* (Durchmesser 17 mm) entdeckt werden. Im Anschliff ist der Kalk mittelgrau, brecciös. Die Zuordnung zum vererzten Wettersteinkalk ist mit großer Sicherheit anzunehmen, da die über den 1. Raibler Schiefer folgenden Camgite eine andere lithologische Beschaffenheit aufweisen. *Carnites floridus* ist mir sonst nur aus dem untersten (= 1.) Raibler Schiefer der drei „Cardita-Schiefer“ bekannt. Mit Ausnahme der Carditadolomitvererzung der Grube Max, die erst vor 22 Jahren entdeckt wurde, sind die Zwischendolomite nicht vererzt. *Carnites floridus*, der in Bleiberg seinen locus typicus hat, wurde nicht nur im julischen Raibler Schiefer, sondern auch in den cordevolischen Schichten von St. Cassian gefunden (LEONARDI & POLO 1952, 12). Aus dem erzführenden Kalk von Bleiberg liegt auch ein Hohldruck und der dazugehörige Steinkern einer *Omphaloptycha rosthorni* (M. HOERNES 1856) vor. Diese Art wurde ebenfalls aus dem cordevolischen Dobratschgipfelkalk bekannt, der als eine altersgleiche Bildung mit dem oberen Wettersteinkalk der Bleiberger Fazies angesehen werden kann.

Bereits MOJSISOVICS (1872), FRECH (1894) und GEYER (1901b) haben in den Kalken, die den Dobratschgipfel, den Höhenrain sowie den Elfer- und Zwölfernock aufbauen, ein Äquivalent des erzführenden Bleiberger Kalkes gesehen. ANDERLE (1951 u. 1967) hat diese von der geschichteten Lagunenfazies heteropen Kalke aufgrund ihrer „Unterlagerung“ von Raibler Schichten im Süden sowie durch das Vorkommen von Megalodonten (die bereits MOJSISOVICS 1872 erwähnt) und Korallen als „Lithodendronkalke“, also als norischen Dachsteinkalk, gedeutet. Die Ergebnisse ANDERLES wurden von TOLLMANN (1963, 171) als weiterer Beleg für den Zusammenhang zwischen N-Alpen und Drauzug gewertet, da hier, wie in den Nördlichen Kalkalpen, die Hauptdolomitfazies gegen Osten in die Dachsteinfazies überzugehen scheint. Wie die Untersuchungen von OTT (in KRAUS & OTT 1968) zeigen, sind die verschiedenen Problematica und Sphinctozoen sowie einige wenige Faunen- und Florenelemente der Dobratschgipfelkalke dem Wettersteinkalk der nördlichen Kalkalpen und z. T. auch mit den Cipitblöcken der südtiroler Trias gemeinsam. Wenn auch keines der Fossilien einen stratigraphischen Wert besitzt, so zeigt ihr gemeinsames Vorkommen sowie das Fehlen typischer Problematica, wie z. B. *Microtubus communis* FLÜGEL, ladinisches (s. l.) Alter an. Weitere Fossilfunde, die mir im Lahnergraben (N-Dobratsch) gelangen, schließen ebenfalls das norische Alter aus und sprechen für Cordevol, sodaß wohl kein Zweifel über das Alter der Gipfelkalke mehr sein dürfte. Aus dem Wettersteinkalk des Dobratsch konnten neben der typischen Riffauna, Sphinctozoen (z. B. *Cryptocoelia zitteli* STEINMANN etc.), Korallen, Bryozoen, Pectiniden, große turmförmige Gastropoden (*Omphaloptychia rosthorni*,

O. eximia etc.) und auch Cephalopoden wie *Joannites joannisaustriacae* (KLIPSTEIN), *Celtites evolutus* SALOMON sowie ein unbestimmbarer Arcestidae gefunden werden. Besonders *Joannites joannisaustriacae*, der im Almlahner, 200 m unter dem Ausstieg auf das Plateau, und auf der Roßtratten (Kabelgraben) gefunden wurde, bestätigt das unterkarnische Alter. Diese Art wird selten aus dem Jul zitiert, kommt aber vor allem im Cordevol (Stuores Wiese von St. Cassian und in den Roten Kalken von Pozoritta in der Bukowina) vor. Aus der gleichalten Wettersteinkalkfauna vom Jägerhaus von Baden bei Wien beschrieb TOULA (1913) sogar echte Trachyceraten.

III. Fundortbeschreibung

Der Bleiberger Erzberg (Oberkärnten) stellt den östlichen Ausläufer der Gailtaler Alpen dar und bildet somit einen Teil des Drauzuges. Im Bereich von Bleiberg, am locus typicus des *Neomegalodon triqueter triqueter*, konnten obertag über 300 Exemplare desselben, meist Steinkerne und wenige Schalenexemplare, aufgesammelt werden. Die Aufsammlung wurde mit einigen Stücken aus den Grubenaufschlüssen ergänzt, von wo sie, infolge der fehlenden Verwitterung, äußerst schwer zu gewinnen sind.

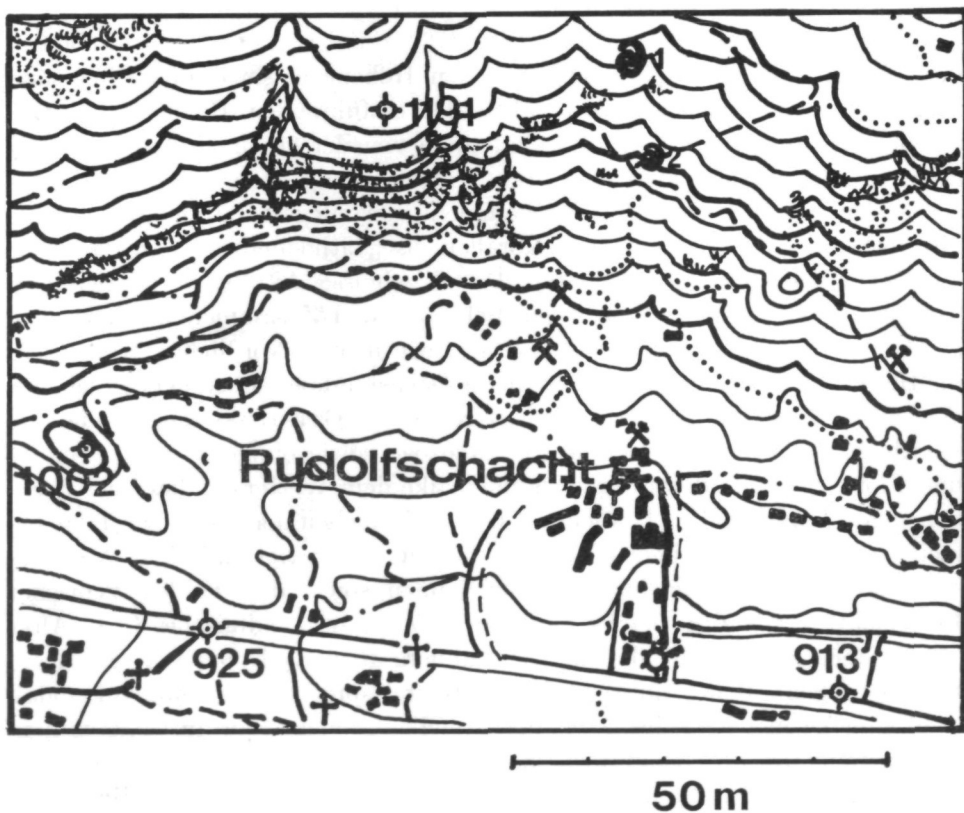


Abb. 1. Fundortskizze

Fundort Nr. 1 (Scheuchenstein)

Der Fundort befindet sich an einem Felsabsturz am Südhang des Erzberges, in 1170 m NN, direkt oberhalb des Freibades von Bleiberg (Grube Rudolf). Das Fallen der Schichten beträgt $240/13^\circ$. Der grau anwitternde Kalk ist im frischen Zustand weißlich bis hell ockerfarben. Über der fossilführenden Bank konnte beim Abklettern der Wände (über 20 m) keine Spur einer „Edlen Fläche“ festgestellt werden. Demnach kann nur, dem Grubenprofil zufolge, die „Megalodusbank“ des oberen Wettersteinkalkes in Frage kommen. Diese liegt im Profil etwa 120 m unterhalb der Kiesoolithbank und weist einen Abstand zur nächsten Fläche von etwa 60 m auf. Die Abstände zur jüngeren Flächen voneinander betragen maximal 11 m.

Fundort Nr. 2 (Gelbe Wand)

Am Weg zum Fundort Nr. 1, vorbei am Haus Nr. 83 (1000 m NN) findet man beim Aufstieg in 1100 m Höhe, knapp oberhalb des Weges, zwei große abgerutschte Gesteinsblöcke. Etwa 6 m darüber liegt eine Wand ($240/10^\circ$), die Querschnitte von Megalodonten und kleinen Turmschnecken zeigt. Etwa 25 m weiter östlich, 3 m höher befindet sich eine vorspringende Felsmasse, deren Kalk im frischen Zustand hell beigefarben ist. Die Schichten fallen $270/15^\circ$. Von dort stammen zahlreiche große Exemplare (H: 55—ca. 80 mm), die zusammen mit kleinen und kleinsten Megalodonten vorkommen.

IV. Erläuterungen der Maßangaben

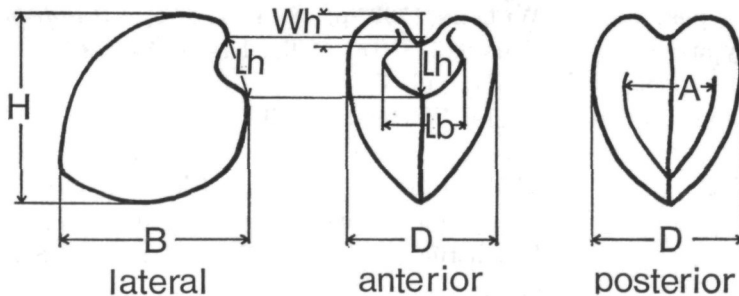


Abb. 2. Skizze zu den Maßangaben

Breite (B): Unter Breite verstehe ich die größte Länge der apikalen Kante des Steinkerns, in der Kommissurebene gemessen. Die Orientierung des Steinkernes ist aus der Abb. 2 ersichtlich.

Höhe (H): Die Höhe ist das Maß senkrecht zur Breite gemessen.

Dicke (D): Ist das Maß der größten Dicke des Steinkernes eines zweiklappigen Exemplares, senkrecht auf die Kommissurebene gemessen.

Größte Höhe der „Lunula“ am Steinkern (L_h): Die Höhe der „Lunula“ wird innerhalb der Kommissurebene, vom oberen Meßpunkt zwischen den

Wirbelspitzen bis zur unteren Stelle, wo die beiden Klappen erstmals ohne markante Änderung der Form in die Schalenflanken übergehen.

Größte Breite der „Lunula“ am Steinkern (L_b): Unter Lunulabreite versteht man den größten Abstand zwischen der lateralen Begrenzung der Lunula.

Größte Breite der Area am Steinkern (A): Darunter versteht man den größten Abstand zwischen den meist scharf ausgeprägten Abdrücken des hinteren Schalenrandes beider Klappen.

V. Paläontologie

Klasse:	Bivalvia
Unter-Kl.:	Pteriomorphia BEURLIN 1944
Ordnung:	Hippuritoidea NEWELL 1965
Über-Fam.:	Megalodontaceae MORRIS & LYCETT 1853
Familie:	Megalodontidae MORRIS & LYCETT 1853
Gattung:	<i>Neomegalodon</i> GÜMBEL 1862

Neomegalodon (Neomegalodon) triqueter triqueter (WULFEN 1793).

KUTASSY: 1934, p. 46 (*Megalodus*) — Cum syn.

ALLASINAZ: 1965, p. 136, T. 9, f. 4a—d, T. 14, f. 3—5 (*Neomegalodon*)

ALLASINAZ: 1968, p. 230 (*Neomegalodon*)

LEIN & ZAPFE: 1971, p. 6 (Megalodonten der triqueter-Gruppe)

TICHY: 1972, p. 94 (*Neomegalodon*)

ZAPFE: 1972, p. 596, T. 1, f. 4a—b. *Megalodus* (*Neomegalodon* aut.) cf. *triqueter* (WULFEN)

Holotypus:	WULFEN 1793, p. 48, T. 1, f. 1, 2 (<i>Cardium</i>).
Neotypus:	siehe S. 318, Taf. 2, fig. 1a—e; Abb. 3d.
Locus typicus:	Bleiberg ob Villach.
Stratum typicum:	Oberer Wettersteinkalk.
Alter:	Cordevol (Karn s. l.).
Fundort:	Bleiberg, Fundort Nr. 1, 2 (siehe S. 309).
Material:	über 300 doppelklappige Steinkerne, zahlreiche Bruchstücke. Wenige Exemplare mit Schalenfragmenten.
Abbildung:	Taf. 1, fig. 2, 3; Taf. 2—4, Taf. 5, fig. 2.

Diagnose: Allen Größenstadien gemeinsam sind die stumpfen, plumpen Wirbel der Steinkerne, die nicht zu tiefe Lunula und die fast stets vorhandene Hinterkante (die nach der Definition von DIENER in GÜRICH 1925, 43 — fehlen sollte). Die Wirbelhöhe ist niedrig. Die dünne Schale zeigt gelegentlich Anwachsstreifen.

Beschreibung der ontogenetischen Formveränderung:

Die „ganz unerwartete Konstanz der Steinkerne“, die nach FRECH (1904, 98) bei den „verschiedenen Größenstadien“ auftreten sollten, konnte in der

vorliegenden Untersuchung nicht bestätigt werden. Die Arbeiten von ZAPPE (1964) und VEGH (1968, 1974) an anderen Vertretern der Megalodontiden zeigen, daß die kleineren, jüngeren, sich von den größeren, mit typischen Merkmalen ausgestatteten Individuen, deutlich unterscheiden. Die juvenilen

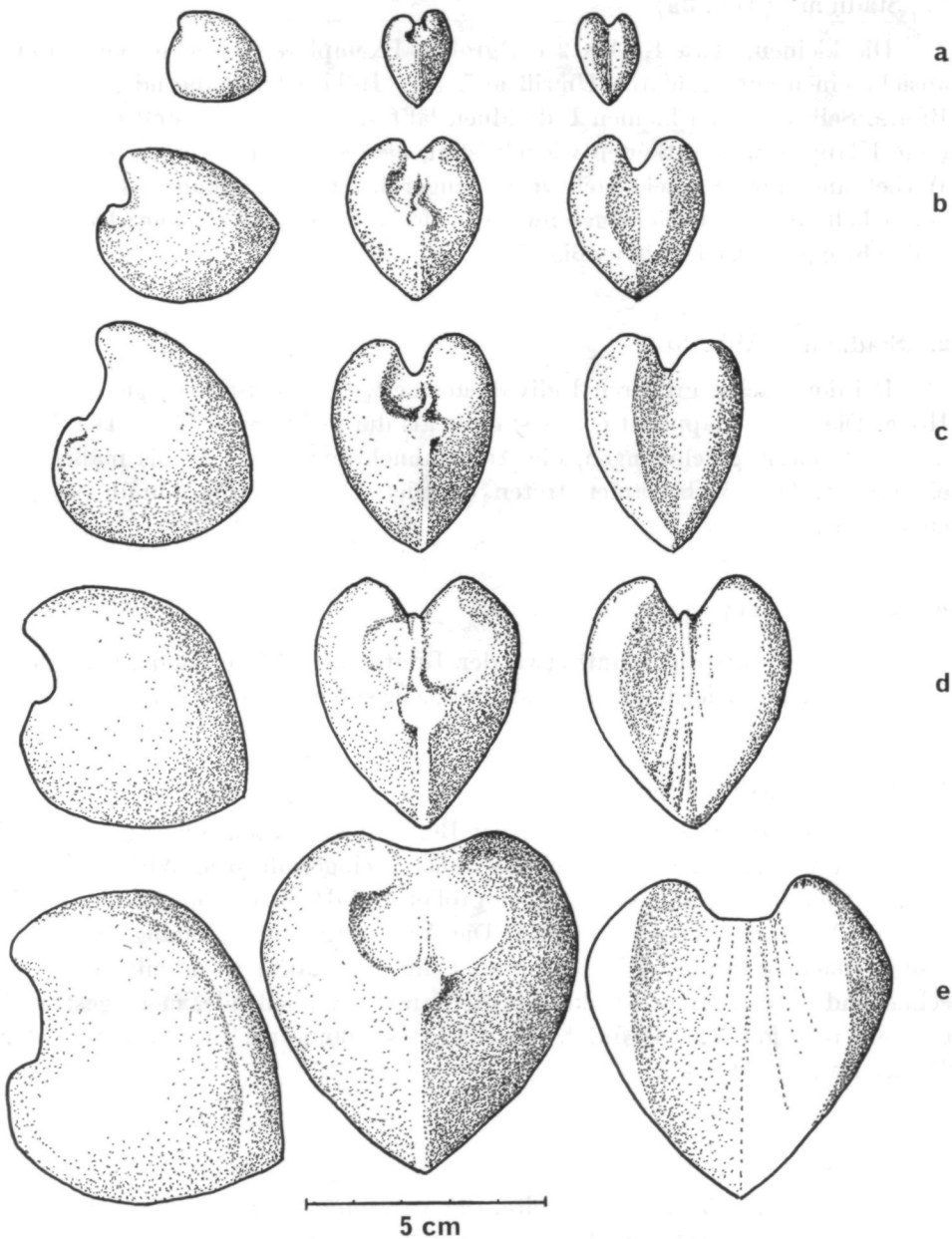


Abb. 3. Ontogenetische Entwicklung von *Neomegalodon (N.) triqueter triqueter* (WULFEN)

Exemplare verschiedener Megalodontidenarten ähneln einander oft sehr stark, sodaß eine Bestimmung dieser sehr schwierig ist. Auch bei *Neomegalodon triqueter triqueter* ist eine deutliche Veränderung der Form im Laufe der Ontogenese festzustellen (vgl. TICHY 1974, 178).

1. „Stadium“ (Abb. 3a)

Die kleinen, etwa 1,5 bis 2 cm großen Exemplare weisen in der Seitenansicht einen subcirkularen Umriß auf. Ihre Höhe ist annähernd gleich der Breite. Selbst an den kleinen Individuen läßt sich bereits feststellen, daß die linke Klappe etwas stärker entwickelt ist als die rechte. Die stumpf endigenden Wirbel sind nur schwach nach vorne eingerollt. Ihre Areakante ist deutlich entwickelt und zieht leicht geschwungen der Hinterkante entlang. Die Areaeinbuchtung ist seicht bis mäßig tief.

2. „Stadium“ (Abb. 3b)

Bei den nächst größeren Individuen überwiegt die Breite gegenüber der Höhe. Die linke Klappe ist etwas stärker als die rechte entwickelt. Die Areakante ist mäßig geschwungen, die Areaeinbuchtung ist seicht bis mäßig tief eingesenkt. Die Wirbelzapfen treten deutlicher hervor, die Lunula ist gut entwickelt.

3. „Stadium“ (Abb. 3c)

Die Höhe entspricht nun etwa der Breite. Die Wirbel sind abgerundet und stumpf. Der Umriß ist mehr oder weniger subcirkular bis dreieckig.

4. „Stadium“ (Abb. 3d)

Die Höhe überwiegt gegenüber der Breite. Die Wirbelzapfen sind stumpf und nach vorne, gegen die Kommissurebene, eingerollt. Die Wirbelhöhe ist im Vergleich zu den jüngeren Formen größer und deutlicher, im Vergleich mit anderen Megalodonten aber niedrig. Die Areavertiefung ist mäßig, im Querschnitt flach V-förmig. Die Krümmung der Areakante ist unmittelbar anschließend an den Umbo stärker als die daran anschließende, mehr gestreckt erscheinende Partie, was durch ein rascheres allometrisches Wachstum der Rückseite bedingt ist.

5. „Stadium“ (Abb. 3e)

Die Höhe ist größer als die Breite. Die Area nimmt gegenüber den kleineren Exemplaren einen größeren Raum ein. Die Areakante erscheint in der Seitenansicht in stärkerem Maße geknickt. Die Areaeinbuchtung ist flach.

Erläuterungen zu den Diagrammen

Zeichenerklärung:

mm		mm		mm	
+ < 5	I	○ 25-34	IV	▭ 55-64	VII
△ 5-14	II	□ 35-44	V	⊕ 65-74	VIII
◇ 15-24	III	⬡ 45-54	VI	☆ 75-84	IX
→ Lokalisation des Neotypus von <i>Neomegalodon (N.) triqueter triqueter</i> (WULFEN) △ Weiße Signatur: Fundort „Scheuchenstein“ ▲ Schwarze Signatur: Fundort „Gelbe Wand“					

Abb. 4. Zeichenerklärung zu den Diagrammen

Dicken-Breiten-Verhältnis

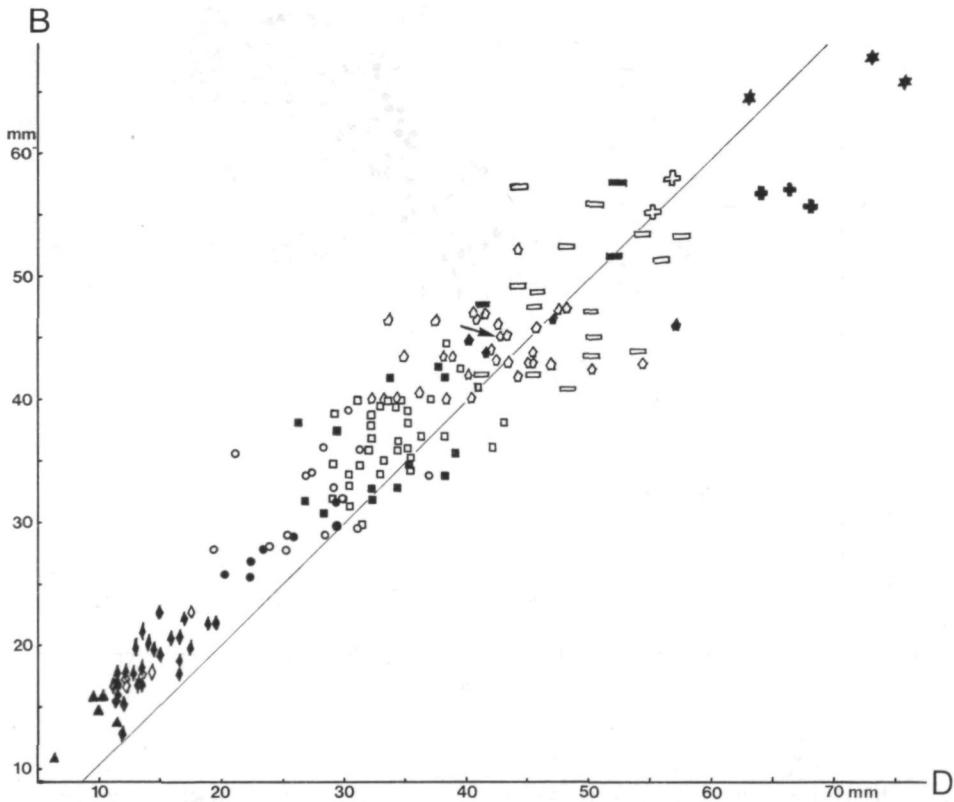


Abb. 5. Dicken-Breiten-Verhältnis. Die Höhenwerte sind durch Gruppensymbole dargestellt

Das Diagramm zeigt eine lineare Zunahme der Dicke mit der Breite. Auffallend ist dabei die große Variation, die mit fortschreitender Dicke und Breite zunimmt. Wenn man die Größenkategorien der Höhe etwa dem Alter gleichsetzt, ergibt sich bei kleinen Individuen (Klasse IV) eine stärkere Variation der Breite gegenüber der Dicke. Später, ab der Klasse V, variiert die Dicke stärker als die Breite. Noch deutlicher ist der Unterschied in der Höhen-Kategorie VII. Die Variation innerhalb der einzelnen Höhenklassen geht anfangs eher in die Breite, später in die Dicke.

Höhen-Breiten-Verhältnis

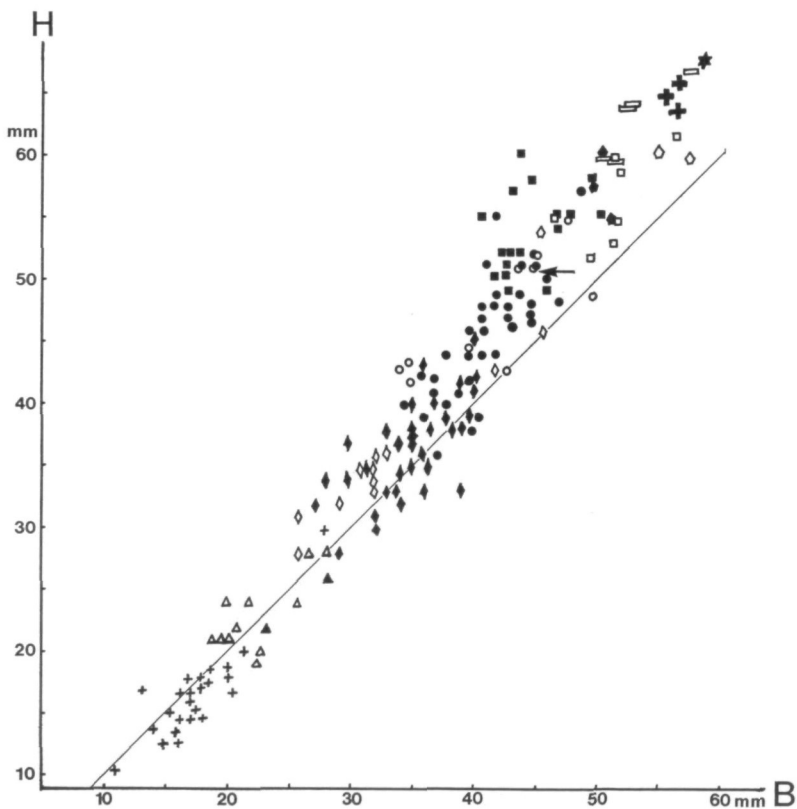


Abb. 6. Höhen-Breiten-Verhältnis. Die Dickenwerte sind durch Gruppensymbole dargestellt

Die Höhe nimmt im Verlaufe der ontogenetischen Entwicklung gegenüber der Breite stärker zu, wobei die Größenzunahme fast linear erfolgt. So sind die kleineren Exemplare (zw. 10–20 mm) fast alle etwas breiter als hoch.

Mit 25 mm ist die Höhe gleich der Breite, während alle größeren Exemplare mehr hoch als breit sind. Nur bei *Neomegalodon (N.) triqueter pannonicus* (FRECH) ist die Höhe annähernd gleich der Breite. Ab einer gewissen Breite (ca. 50 mm) nimmt die Streuung in der Höhe und der Dicke — bei gleichbleibender Breite — stark zu.

Höhen-Dicken-Verhältnis

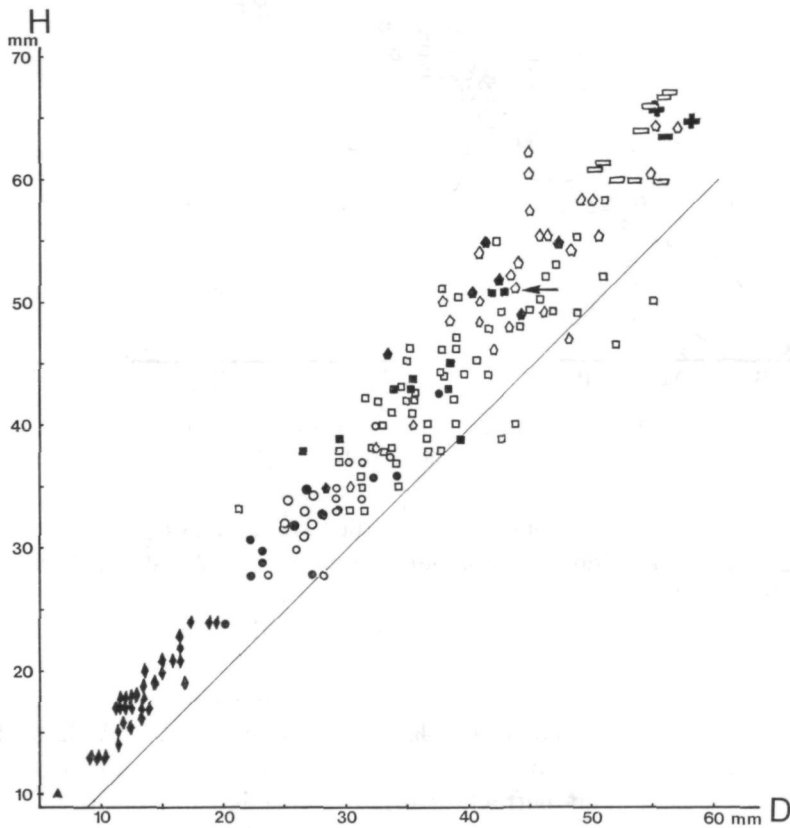


Abb. 7. Höhen-Dicken-Verhältnis. Die Breitenwerte sind durch Gruppensymbole dargestellt

Mit zunehmender Höhe nimmt auch die Dicke linear zu, doch wird mit größerer Höhe die Streuung der Dicke größer. Die Breitenklassen variieren ziemlich stark. Innerhalb der Breitenklasse IV (28—37 mm) um 9 mm, bei V (33—60 mm) um 27 mm und bei VI (46—64 mm) um 18 mm.

Areabreite-Dicken-Verhältnis

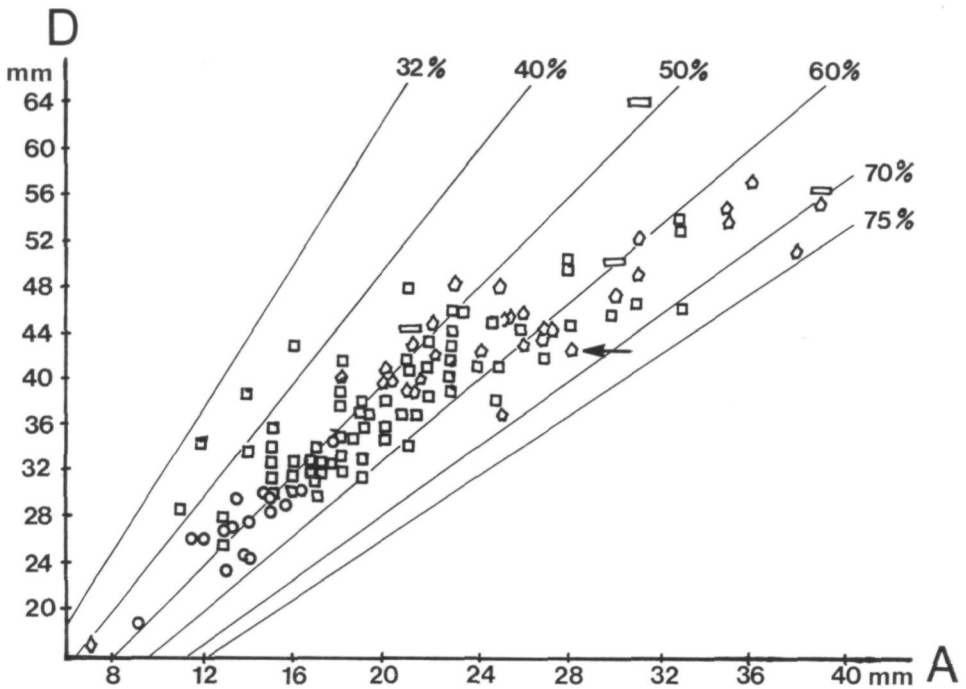


Abb. 8. Areabreite-Dicken-Verhältnis. Die Höhenwerte sind durch Gruppensymbole dargestellt

Im Laufe der Ontogenese nimmt die Areabreite gegenüber der Dicke ständig zu. Bei kleineren Individuen (Fundort Nr. 2) ist die Streuung der Größenklasse II für die Höhe und Breite noch ziemlich groß. Bei den nächstfolgenden Größenklassen III und IV (für H und B) beträgt der Anteil der Areabreite zur Dicke 50% und etwas darüber. Bei der Höhenklasse V macht der prozentmäßige Anteil zwischen 50 und 60% der Gesamtdicke aus und bei den bis zu 65 mm hohen Exemplaren (Höhenklasse VI–VII) fast 75%. Das Maximum am Prozentverhältnis von Dicke und Areabreite liegt zwischen 50 und 60%. Insgesamt betrachtet ergibt sich mit zunehmender Dicke eine verhältnismäßig stärkere prozentuelle Zunahme der Areabreite, die deutlich durch das Fallen der Linie zum Ausdruck kommt.

Höhen-Lunularhöhen-Verhältnis (Abb. 9)

Mit zunehmender Höhe wird auch die Lunularhöhe größer. Eine leichte Tendenz zur prozentuellen Vergrößerung der L_h mit der Höhe ist festzustellen. Im Gesamtbild zeigt sich, daß der Anteil der L_h zwischen 30 und 35% der Gesamthöhe liegt. Die Variation bewegt sich innerhalb der Extremwerte von 25 und 40%.

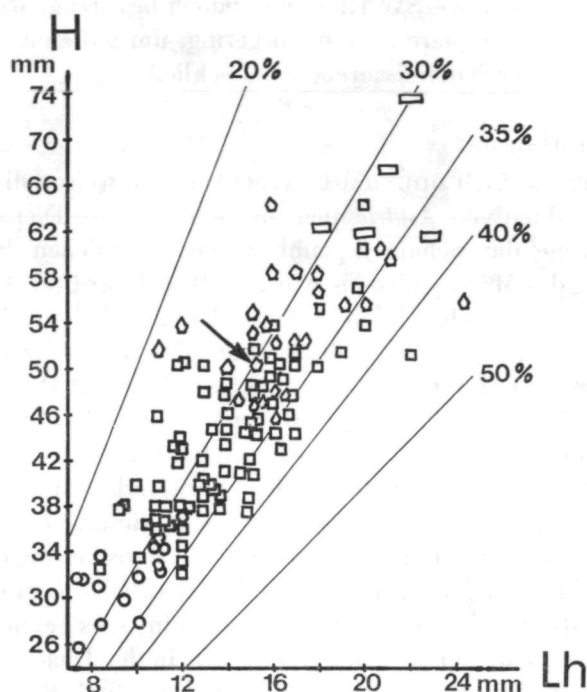


Abb. 9. Höhen-Lunularhöhen-Verhältnis. Die Dickenwerte sind durch Gruppensymbole dargestellt. Die Prozentangaben beziehen sich auf das Verhältnis der Höhe zur Lunularhöhe

Einregelung:

Die in Lebendstellung befindlichen Megalodonten wurden eingemessen. Die Lage der Kommissurebene der insgesamt 44 gemessenen Exemplare, in Richtung posterior nach anterior, wurde vom Zentrum des Achsenkreuzes weg eingetragen. Ein Individuum entspricht der Länge von 1 cm. Es fällt hierbei auf, daß die Kommissurebene der einzelnen Individuen in verschiedenen Richtungen

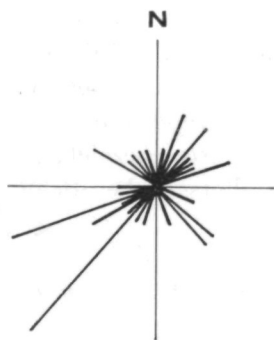


Abb. 10. Einregelung der Megalodonten des Fundortes „Scheuchensteine“, Erklärung im Text

zu liegen kommen, die NE—SW Richtung jedoch bevorzugt wird. Die Anzahl der eingemessenen Exemplare ist aber zu gering, um auf eine eventuelle Strömung in Richtung der Kommissurebene zu schließen.

Sexualdimorphismus:

Wie KAUFFMAN & BUDDENHAGEN (1969) zeigen, weisen die gleichaltrigen weiblichen Individuen von *Astarte* nicht nur eine größere Dicke, sondern auch eine größere Höhe der Schale gegenüber den männlichen Individuen auf. Die Erscheinung des Marsupialismus wurde z. B. bei Carditacea (*Venericardia*) beobachtet. Falls dies auch bei den vorliegenden Megalodonten zuträfe, würde dies bedeuten, daß neben einer großen Streuung der Dicke, bei gleichbleibender Höhe, eine größere Dehnung der Breitenklasse im H-D-Diagramm auftritt, da die Breite bei den verschiedenen altersgleichen Individuen gleich bleibt.

Wie auf Abb. 7 (H/D) zu sehen ist, zeigt die Breitenklasse IV nur eine geringe Streuung, während alle folgenden Breitenklassen eine zunehmende Streuung aufweisen. Auch die Variation der Dicke nimmt ab der Breitenklasse V enorm zu. Die breite Streuung an sich und die Vergrößerung der Variabilität der Dicke mit zunehmendem Alter — besonders deutlich ab der Größenklasse V und ab ca. 4 cm Breite — lassen das Vorhandensein eines Sexualdimorphismus für möglich erscheinen. Der geringe Unterschied in der Dicke zwischen beiden Geschlechtern und die große individuelle Streuung (vgl. S. 313), wie sie bei dieser Art vorliegt, läßt allerdings kein deutliches Bild des Geschlechtsdimorphismus zu.

Verbreitung: Östliche Gailtaler Alpen (Bleiberger Fazies, Dobratsch), Karawanken, Italien (?).

Was die Verbreitung des *N. (N.) triqueter triqueter* betrifft, ist mir diese Art bisher nur aus den Gailtaler Alpen bekannt. Mit großer Wahrscheinlichkeit ist sie auch in den Karnischen Alpen, wo die „Bleiberger Fazies“ anhält, ebenfalls anzutreffen. TELLER (1898, 68) erwähnt einige Funde von *N. triqueter* vom Obir und vom Bergbau der Grafensteiner Alpe sowie aus den erzführenden Kalken der Petzen. Das Vorkommen dieser Spezies in Ungarn (HOFMANN 1871; KUTASSY 1927 etc.) hat sich als ein Irrtum herausgestellt, sodaß KUTASSY (1936, 1047) selbst feststellen mußte, daß der echte „*M. triqueter*“ ausschließlich in Bleiberg vorkommt. Die dem echten *N. triqueter triqueter* sehr nahe stehenden Exemplare aus dem oberen Jul der S-Alpen wurden von mir vorläufig unterartlich mit cf. *triqueter* bezeichnet (siehe S. 319). Aus Italien wurde mir aus mit Bleiberg altersgleichen Schichten bisher kein *N. triqueter* bekannt.

Aufstellung eines Neotypus für *Neomegalodon (N.) triqueter triqueter* (WULFEN 1793).

Da das Original von WULFEN (1793, p. 48, T. 1, f. 1, 2) nicht mehr aufzufinden ist, muß ein Neotypus aufgestellt werden. Dazu wurde ein adultes

Exemplar mittlerer Größe ausgewählt, das etwa dem Mittelwert innerhalb der Variationsbreite entspricht. Um auch die ontogenetische Entwicklung zu dokumentieren, wurden größere und kleinere Individuen dieser Art als Typoide dazugegeben.

Abbildung des Neotypus: Taf. 2, Fig. 1a—e.

Aufbewahrung: Geologisch-Paläontologische Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien.

Inventarnummer: 1980/27/1

Abbildungen der Typoide: Taf. 1, fig. 2, 3; Taf. 3, fig. 1; Taf. 4, fig. 2.

Aufbewahrung: Geologisch-Paläontologische Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien.

Inventarnummern der

Typoide: 1980/27/2—4

Maße der abgebildeten Exemplare (in mm):

	T. 1/2	T. 1/3	T. 2/1 Neotypus	T. 3/1 T. 4/1	T. 4/2
B	18	35	45	55	42
H	18,5	37,5	51	61	45
D	14	32,5	42,5	65	40
A	5	17,5	28	43	23
L _b	6	19	20	35	24
L _h	5	15	15	16	17
<u>B. 100</u>					
H	97,29	93,4	88,24	90,16	98,83
<u>D. 100</u>					
H	75,68	78,1	83,33	106,56	88,89

Neomegalodon (*N.*) *triqueter* cf. *triqueter* (WULFEN)

Material: 3 Schalenexemplare, teilweise in Steinkernerhaltung. Darunter das Abbildungsoriginal von ALLASINAZ: 1964, T. 9, f. 4a—d.

Fundort: Rifugio Albani, ca. 1 km N des Gipfels der Pizzo della Presolana (Lombardei).

Alter: Jul-Tuval Grenze.

Abbildung: Taf. 4, fig. 1a—d.

Beschreibung: Gegenüber dem cordevolischen *N. triqueter triqueter* von Bleiberg sind die Vertreter dieser „Population“ mehr breit als hoch. Infolgedessen ist auch die Lunula etwas niedriger. Die Areakante ist scharf ausgeprägt und wird am Steinkern gegen den Apex zu, wie bei den Bleiberger Exemplaren, stumpf. An den Schalenexemplaren verläuft die Areakante bis zur Wirbelspitze und ist gegen median eingekrümmt. Die linke Klappe ist ebenso wie bei der Typusart etwas stärker entwickelt. Die Schale selbst ist dünn. Die Wirbel sind gleich den Bleiberger Exemplaren geringfügig nach innen eingedreht und endigen stumpf.

Bemerkung: Da einige Individuen von Bleiberg (Taf. 4, fig. 2) eine ähnliche Gestalt aufweisen, wie sie bei den vorliegenden Exemplaren auftritt, ist es zweckmäßig, die Literatur nicht mit einer neuen Unterart zu belasten. Weil jedoch deutliche Übergänge zu anderen karnischen Unterarten, wie z. B. zu *N. triqueter pannonicus*, vorhanden sind, wurde diese Unterart mit cf. *triqueter* bezeichnet. Erst wenn spätere Untersuchungen feststellen sollten, daß die noch innerhalb der zur Variationsbreite des *N. triqueter triqueter* gestellten Merkmale (geringere Höhe gegenüber der Breite, geschwungene Area-kante etc.) konstant seien, ist eine subspezifische Abtrennung gerechtfertigt.

Vom *N. triqueter pannonicus* (FRECH) unterscheiden sich diese julischen Megalodonten durch die deutliche, scharfe Hinterkante, die weniger stark eingedreht ist als die bei der unter „*Megalodus Piae*“ (nomen nudum) bezeichneten Art (s. T. 5, fig. 1), und durch die nur wenig eingedrehten und stumpf endigenden Wirbelzapfen.

Die von PIA im Jahr 1922 am Dürrenstein (Pragser Dolomiten) gefundenen und am Naturhistorischen Museum aufbewahrten Megalodonten wurden von KUTASSY als *Megalodon Piae* n. sp. bezeichnet und von PIA (1937, 118) später erwähnt. Eine Beschreibung erfolgte bisher nicht. Unter Berücksichtigung der Variationsbreite weisen die vorliegenden Exemplare dieselben Merkmale auf, wie sie für *N. triqueter pannonicus* charakteristisch sind. Bemerkenswert ist die Ausbildung der Area an einem kleinen Individuum, das in dieser Beziehung noch an *N. triqueter triqueter* erinnert. Die julischen Exemplare des *N. triqueter* cf. *triqueter* aus Italien, sowie diejenigen aus den obersten Partien der Raibler Schichten (Tuval?) am Ochsenboden (Flexenpaß) zeigen auch in ihrem seitlichen Umriß durch die geringere Höhe, die sie von den cordevolischen unterscheidet, eine gewisse Ähnlichkeit mit *N. triqueter pannonicus*. Die von den beiden Arealkanten begrenzte Fläche verbreitert sich, wie bei der Typusart, rasch adapikal, verengt sich aber bald infolge der starken Eindrehung der Wirbel gegen den Umbo zu. Diese Megalodonten wurden an der Basis des Dürrensteindolomits, im Hangenden des Schlern-dolomits, gefunden, sodaß ihr karnisches Alter wahrscheinlich ist.

Stratigraphische Position: Dunkle, megalodontenführende bituminöse Kalke (Schicht Nr. 11 bei ALLASINAZ 1968a, 330, fig. 2) mit *Triadomegalodon cassianus* (HOERNES) und *N. triqueter* (WULFEN), knapp unterhalb des tuvalischen (?) „*Calcare mineralizzato*“. In den Kalken unterhalb der Megalodonten führt ALLASINAZ (1965, 123; fig. 4) *Trachyceras aonoides* MOJSISOVICS an. Die Megalodonten werden von ALLASINAZ ins Jul eingestuft.

Maße (in mm):

	B	H	D	A	Lb	Lh	$\frac{B \cdot 100}{H}$	$\frac{D \cdot 100}{H}$
<i>N. triqueter</i> cf. <i>triqueter</i> (Taf. 1/1)	40	39	34	22	18	8,5	102,56	87,18
<i>N. pannonicus</i> (Taf. 5/1)	47	42	45	26	24	8	111,90	107,14

Neomegalodon (N.) triqueter subtriqueter (FIEDLER, 1904)

SKUPHOS: 1894, p. 176, T. 5, f. 16a, b, 17, 18 (*Megalodus triqueter* Wf. sp.)
FIEDLER: 1904, p. 9 (*Megalodus subtriqueter* FIEDLER)
KUTASSY: 1934, p. 45 (*Megalodus subtriqueter* FIEDLER) — Cum syn.
ALLASINAZ: 1965, p. 140 (Tab.) — *Neomegalodon (N.) subtriqueter* (F.) (Jul, Tuval)
VEGH: 1964, p. 201 (Tab.) (Karn)
TICHY: 1974, p. 178.

Holotypus: SKUPHOS: 1894, p. 176, f. 16a, 17, 18 (*Megalodus triqueter* WULFEN sp.).
Locus typicus: Alle Höhen der Saladina bei Dalaas (N-Alpen).
Stratum typicum: Arlberger Kalk (nicht Raibler Schichten).
Alter: Cordevol (?).
Aufbewahrungsort: Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie.
Inventarnummer: As I 755 (Lektotypus).
Inventarnummern der Typoide: As I 756; As I 757.
Abbildung: Taf. 1, fig. 1a—f (As I 755).

Bemerkung: FIEDLER (1904) gibt für die Abtrennung seiner Art von „*Megalodon triqueter*“ weder einen Grund an, noch gibt er eine Beschreibung oder eine Abbildung davon. Er schreibt nur, daß er den irrtümlich von SKUPHOS als *Megalodon triqueter* beschriebenen kleinen Megalodonten „*Megalodus subtriqueter*“ nennen möchte.

Den von „*M. triqueter*“ abweichenden Charakter hat schon WÖHRMANN (1893, 703) festgestellt und schreibt, daß dieser keineswegs zu „*M. triqueter*“ gehört. Die artliche Abgrenzung ist, in Anbetracht der großen Variabilität der Megalodontiden, nicht gerechtfertigt, sodaß ich höchstens einer unterartlichen Benennung zustimmen kann.

Beschreibung: Diese Unterart besitzt gegenüber gleichgroßen Bleiberger Exemplaren eine etwas größere Höhe. Ähnliche H/B-Verhältnisse treten bei den Bleiberger Megalodonten erst bei Höhen von 37 mm (Breite 34 mm) auf. Der Schalenrand ist in der Seitenansicht halbkreisförmig, gegen anterior stark aufgebogen. Das Vorderende erscheint stark verkürzt. Aber auch diese Erscheinung ist an einigen Bleiberger Exemplaren festzustellen. Die linke Klappe ist gegenüber gleichgroßen Individuen aus dem oberen Wettersteinkalk von Bleiberg etwas stärker entwickelt. An dem Individuum As I 755 sind bereits Merkmale enthalten, die bei der Typusart erst in späteren Wachstumsstadien auftreten.

Vorkommen: S-Abhang der Gamsfreit; alle Höhen bei Dalaas, Ochsenboden bei Stuben.

Alter: Der mächtige Kalksteinzug über den Partnachsichten, in denen *N. triqueter subtriqueter* vorkommt, wurde von SKUPHOS (1894) zu den Raibler Schichten, von FIEDLER (1904, 8) zu den Arlbergschichten gerechnet. Bereits WÖHRMANN (1893, 703) hat die unteren Kalksteinzüge von den Raibler

Schichten getrennt. BÖSE (1898, 707) hielt diese Kalke für Arlbergsschichten, die westlichen Vertreter des Wettersteinkalkes.

Maße (in mm):

	As I 755	As I 756	As I 757
B	28	ca. 20	9
H	30	ca. 24	9
D	23	18	6
A	12	8	—
L _b	9,3	10	ca. 2
L _h	ca. 13	11	2
W _h	3,5	3	—
<u>B.100</u>			
H	93,3	83,3	100
<u>D.100</u>			
H	76,6	75,0	66,6

Biostratinomie und Ökologie der Megalodonten

Die Anhäufung der Megalodonten in „Lebendstellung“, bei gleichzeitigem Zusammenschluß der Klappen, ist vor allem ein Anzeichen einer ruhigen und raschen Sedimentation bzw. einer schnellen diagenetischen Verfestigung des Sedimentes. Da die Megalodonten keine sinupalliaten Formen waren, war auch ihre grabende Lebensweise stark eingeschränkt. Die ganz oder teilweise im Sediment steckenden Bivalven wurden nach ihrem Absterben rasch mit Sediment bedeckt, sodaß der darauffolgende Verwesungsprozeß, der die Adduktoren zerstörte, kein oder nur ein unbedeutendes Aufklaffen der Schalen erlaubte. Dort, wo eine größere Wasserturbulenz herrschte (untermeerische Strömungen, Sturmfluten etc.), wurden die Bivalven ausgewaschen und ihre Klappen z. T. getrennt (z. B. Muschelleitfläche).

Die Annahme, daß diese Tiere stenotherm und stenohalin waren (CZURDA 1973), entbehrt jeder Grundlage, da die Biotope, die einem besonders raschen Wechsel der Lebensbedingungen unterliegen, stets euryhaline Bewohner beherbergen. Welche stenohalinen Bivalven würden wohl auch fast ausschließlich in einem ihnen feindlichen Lebensraum siedeln?

Die Artenarmut und der Individuenreichtum der Megalodontenbänke zeigt bereits auf ein extremes Milieu hin (TICHY, 1974, 177). Je spezialisierter ein Biotop ist, desto einseitiger ist auch das Lebensbild und umso charakteristischer die Biozönose ausgebildet, wobei die größte Populationsdichte einer Art nicht unbedingt mit ihrem optimalen Siedlungsgebiet zusammenfallen muß. Dies zeigt auch STRAUCH (1972, 99) am Beispiel von *Macoma balthica*.

Die große Variationsbreite (vgl. Abb. 5—7), die für die Megalodonten charakteristisch ist, könnte unter anderem auch durch Schwankungen der Temperatur und Salinität hervorgerufen sein. Untersuchungen der rezenten Art *Cardium*

edule L. ergaben deutliche Änderungen in der Morphologie durch den Einfluß der Salinität (KÄSTNER 1965, 420).

Die meist scharfe Obergrenze der Megalodontenbänke hängt ganz ohne Zweifel mit einer jähen Verschlechterung der Lebensbedingungen (Veränderungen der Salinität, der Temperatur, des Nahrungsangebotes und der Sauerstoffversorgung etc.) zusammen, die mit einem Seichterwerden in Verbindung gebracht werden kann. Gelegentlich sind an der oberen Begrenzung der Megalodontenbänke, wie z. B. im Wettersteinkalk von Bleiberg (Muschelleitfläche) Subsolutionserscheinungen festzustellen (TICHY, 1972, p. 30, Abb. 5), die eine deutliche Sedimentationsunterbrechung widerspiegeln. Belege für eine zumindest zeitweise erhöhte Salinität geben das Auftreten von idiomorphen Quarzen und Gipsschüppchen im oberen Wettersteinkalk ab Profilmeter 252 (ca. 130 m über der liegenden Megalodus-Bank). Diese Mineralgesellschaft tritt schlagartig gehäuft auf und hält gegen das Hangende mit nur geringen Unterbrechungen an (vgl. EPPENSTEINER 1966, 116, 121). Im 7. Lauf Antoni-Hauptsüdschlagfläche (= „Anhydritläuf“) treten in den subtidalen Zwischensteinen sogar kleine Megalodonten aus blauem Anhydrit auf (EPPENSTEINER 1966, 129).

Rückschlüsse auf die Todesart dieser Muschel sind nur mit großer Vorsicht zu ziehen. Für das Absterben dieser Tiere durch Ersticken im rasch sedimentierten Kalkschlamm (ZAPFE 1957, GAŹDZICKI 1971) konnte CZURDA (1973, 403) an den Megalodontidenbänken der Klostertaler Alpen anhand der Sedimentstruktur keine Anzeichen bemerken.

Auch für den Bleiberger Raum fand BECHSTÄDT (1975, 80, 88) keine Anzeichen einer stärkeren Wasserbewegung und kommt zu dem Schluß, daß es sich hier um geschützte Teile einer Lagune handeln muß. Durch Hebungen weiter Flachwassergebiete kann zwar eine stärkere Erwärmung des Meerwassers und eine Erhöhung des Salzgehaltes erfolgen, wodurch einige Tiere verdrängt werden oder absterben. Die „Lebendstellung“ der oft in über 1 m mächtigen Bänken stockwerkartig übereinander siedelnden Megalodonten wäre damit jedoch noch nicht geklärt. Es ist eher anzunehmen, daß die Megalodonten, mit geringen Ausnahmen, eines „natürlichen“ Todes gestorben sind.

Der Annahme, daß die Megalodonten eher Sedimentfresser als Suspensionsfresser waren (CZURDA 1973, 407), muß aufgrund der funktionell-morphologischen Befunde widersprochen werden. Megalodonten sind integripalliate Bivalven, das heißt, sie besaßen keine langen Siphonen, so wie sie bei einer tiefer grabenden Lebensweise — die z. B. für *Mya* und *Tellina* typisch ist — nötig sind. Sie waren sicherlich, ähnlich dem rezenten *Cardium*, nur gering im Sediment eingegraben und gleich diesem Suspensionsfresser. Sedimentfresser („deposit feeders“) haben eher eine komprimierte Gestalt und stets eine glatte Schale, die ihnen ein rasches Zurückziehen in das Sediment ermöglicht. Sie sind ferner in der Lage, horizontale Bewegungen auszuführen. Im Gegensatz dazu stehen die Megalodonten mit ihren mehr oder minder gedrungenen Formen. Spuren horizontaler Bewegungen der Bivalven im Sediment konnten

aus den Anschliffen und Dünnschliffen nicht entnommen werden. Sie dürften, wie die Mehrzahl der Suspensionsfresser, mehr oder weniger „ortstreu“ gewesen sein. Auch aktuopaläontologische Vergleiche über die Ernährungsweise rezenter Molluskenarten zeigen eine deutliche Zunahme der Suspensionsfresser mit den niederen Breiten. So ernähren sich z. B. von 171 litoralen Molluskenarten von Puerto Rico 92,5% durch organisches Material in Suspension (STRAUCH 1972, 112).

Die morphologischen Merkmale sowie das Milieu, ein relativ stabiler Kalkschlammgrund, deuten ebenfalls mit großer Wahrscheinlichkeit auf eine suspensionsfressende Lebensweise hin.

VI. Literatur

- ANDERLE, N. (1951): Zur Schichtfolge und Tektonik des Dobratsch und seine Beziehung zur alpin-dinarischen Grenzzone. — Jb. Geol. Bund. Anst., **94** (1950): 1–102, 6 Abb., 5 Taf. — Wien.
- (1967): Bericht 1966 über geologische Aufnahmen auf Blatt Arnoldstein (200) und Blatt Villach (201). — Verh. Geol. Bund. Anst., A13–A14. — Wien.
- ALLASINAZ, A. (1964): Il Trias in Lombardia (Studi geologici e paleontologici) V.: I fossili carnici del gruppo di Cima Camino (Brescia). — Riv. Ital. Paleont., **70**: 187–262, 7 Taf. — Milano.
- (1965): Il Trias in Lombardia (Studi geologica e paleontologici) IX: Note tassonomiche sulla fam. Megalodontidae. — Riv. Ital. Paleont., **71**: 11–152, 6 Taf. — Milano.
- (1968): Il Trias in Lombardia (Studi geologici e paleontologici) XXIII: Cefalopodi e Gasteropodi dello Julico in Lombardia. — Riv. Ital. Paleont., **74**: 327–374, 11 fig., 14 Taf. — Milano.
- BECHSTÄDT, T. (1973): ZyklotHEME im hangenden Wettersteinkalk von Bleiberg-Kreuth. (Kärnten, Österreich). — Festschr. HEISSEL, Veröff. Univ. Innsbruck, **86**: 25–55, 3 Abb., 2 Taf., 1 Beil. — Innsbruck.
- (1975): Zyklische Sedimentation im erzführenden Wettersteinkalk von Bleiberg-Kreuth (Kärnten, Österreich). — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **149**: 73–95, 8 Abb. — Stuttgart.
- & H. MOSTLER (1974): Fossilagerstätten im mitteltriadischen Plattenkalk der Gailtaler Alpen (Kärnten, Österreich). — „Die Stratigraphie der alpinmediterranen Trias“. Symposium Wien 1973, Schriftenreihe Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss., Bd. 2: 45–55, 2 Abb., 2 Taf. — Wien.
- BÖSE, E. (1898): Beiträge zur Kenntnis der alpinen Trias. II. Die Faziesbezirke der Trias in den Nordalpen. — Z. dtsh. Geol. Ges., **50**: 695–761. — Berlin.
- COLIN, E. & W. NACHTMANN (1974): Die permotriadische Schichtfolge der Villacher Alpe (Dobratsch), Kärnten. — Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **4**: 1–43, 2 Taf., 4 Abb. — Innsbruck.
- COTTA, B. VON (1863): Über die Blei-Zink-Lagerstätten Kärntens. — Berg- u. Hm. Z., **22**: 9–12, 33–35, 41–44, 53–55. — Freiberg.
- CZURDA, K. (1973): Fazies und Stratigraphie obertriadischer Megalodontenvorkommen der westlichen Nördlichen Kalkalpen. — Verh. Geol. Bund. Anst., Jg. 1973, H. 3: 397–409, 8 Abb. — Wien.
- EPPENSTEINER, W. (1970): Studien über Sedimentation und Diagenese des oberen Wettersteinkalkes in Bleiberg-Kreuth (Kärnten). — Dissertationen der Universität Wien, **49**: 89 S., 24 Abb., 1 Taf. — Wien (Verlag Notring).
- FIEDLER, O. (1904): Über Versteinerungen aus den Arlbergerschichten bei Bludenz und

- einige neue Fundorte von Flysch und Aptychenkalken im oberen großen Walsertal, Vorarlberg. — Z. dtsh. Geol. Ges., 56: 8—13. — Stuttgart.
- FOETTERLE, F. (1856a): Lagerungsverhältnisse der Steinkohlen- und Triasgebilde im südwestlichen Teile von Kärnten. — Jb. Geol. Reichs-Anst., 7: 372—373. — Wien.
- (1856b): Raibler und Bleiberger Schichten. — Jb. Geol. Reichs Anst., 7: 373. — Wien.
- FRECH, F. (1894): Die Karnischen Alpen. — Abh. Naturforsch. Ges. Halle, 18: 514 S. — Halle.
- (1904): Neue Zweischaler und Brachiopoden aus der Bakonyer Trias. — Res. wiss. Erforschung d. Balatonsees, 1/1. — Paläont. Anhang: 1—138, fig. 1—140. — Wien.
- GAZDZICKI, A. (1971): Megalodon limestones in the sub-tatric Rhaetian of the Tatra Mts. — Acta Geol. Polonica, 21: 387—398, 2 Taf., 6 Abb. — Warszawa.
- GEYER, G. (1901): Zur Tektonik des Bleiberger Thales in Kärnten. — Verh. Geol. Reichs-Anst., 51: 338—359, 4 Abb. — Wien.
- HAUER, F. (1853): Über die Gliederung der Trias-Lias und Juragebilde in den nord-östlichen Alpen. — Jb. Geol. Reichs-Anst., 4: 715—784. — Wien.
- (1854): Canavals Mitteilung über den bleiglanzführenden Kalkstein und Muschel-marmor in Kärnten. — Jb. Geol. Reichs-Anst., 5: 212—214. — Wien.
- HÖRNES, M. (1856): Über einige neue Gastropoden aus den östlichen Alpen. — Denkschr. Akad. Wiss. mathem. naturwiss. Kl., 10: 173—178, 3 Taf. — Wien.
- HOERNES, R. (1880): Materialien zu einer Monographie der Gattung *Megalodus* mit besonderer Berücksichtigung mesozoischer Formen. — Denkschr. Akad. Wiss., mathem.-naturwiss. Kl., 42: 1—37 (91—126), 7 Taf. — Wien.
- HOFMANN, K. (1872): Die geologischen Verhältnisse des Ofen-Kovácsier Gebirges. — Mitt. Jb. kgl. Ungar. Geol. Anst., 1/2: 149—232, Taf. 13. — Budapest.
- HOLLER, H. (1953): Der Blei-Zink-Bergbau, seine Entwicklung, Geologie und Tektonik. — Carinthia II, 143 (63. Jg.): 35—46, 1 Beil. — Klagenfurt.
- (1960): Zur Stratigraphie des Ladin im östlichen Drauzug und in den Nordkarawanken. — Carinthia II, 150 (70): 63—75. — Klagenfurt.
- KAESTNER, A. (1965): Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Bd. I: Wirbellose, 1. Teil (Protozoa, Mesozoa, Parazoa, Coelenterata, Protostomia ohne Mandibulata), 2. A., 845 S., 660 Abb. — Stuttgart (Gustav Fischer).
- KAUFFMAN, E. G. & BUDDENHAGEN, H. (1969): Protandric Sexual Dimorphism in Paleocene *Astarte* (Bivalvia) of Maryland. — In: WESTERMANN, G. E. G.: Sexual Dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications. — 76—93, 2 Textabb. — Stuttgart (Scheizerbart).
- KRAUS, O. & E. OTT (1968): Eine ladinische Riff-Fauna im Dobratsch-Gipfelkalk (Kärnten, Österreich) und Bemerkungen zum Faziesvergleich von Nordalpen und Drauzug. — Mitt. Bayer. Staatssammlung Paläont. hist. Geol., 8: 263—290, 3 Abb., 4 Taf. — München.
- KUTASSY, A. (1927): Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie der alpinen Trias-schichten in der Umgebung von Budapest. — Földt. Intezet Evkönyve, 27: 107—175, 6 Taf. — Budapest.
- (1934): Fossilium Catalogus, 68 Pachyodonta mesozoica (Rudistis exclusis). — 202 S. — s-Gravenhage (W. Junk).
- (1936): Faunen aus dem Hauptdolomit und Dachsteinkalk des Budaer Gebirges. — Mathem. naturwiss. Anzeiger Ungar. Akad. Wiss., 54: 1006—1050, 3 Taf. — Budapest.
- LEIN, R. & H. ZAPFE (1971): Ein karnischer „Dachsteinkalk“ mit Pachyodonten in den Mürztaler Alpen, Steiermark. — Anz. Österr. Akad. Wiss., mathem.-naturwiss. Kl., 1971 (10): 1—7. — Wien.

- LEONARDI, P. & C. POLO (1952): La Fauna Cassiana di Cortina d'Ampezzo. Parte II. Cefalopodi. — Mem. Ist. Geol. Min. Univ. Padova, 17: 1–28, 5 Taf., 1 Textabb. — Padova.
- LIPOLD, M. V. (1856): Die alpine Lias- und Juraformation im SE Teile von Kärnten. — Jb. Geol. Reichs-Anst., 7: 369–371. — Wien.
- MAUCHER, A. (1954): Zur „alpinen Metallogenese“ in den Bayerischen Kalkalpen zwischen Loisach und Salzach. — Tscherms. Min. Petrogr. Mitt., 4: (Festband Bruno Sander): 454–463. — Wien.
- MILLER, H. (1962): Zur Geologie des westlichen Wetterstein- und Mieminger Gebirges (Tirol). — Diss. Univ. München, 118 S. — München.
- MOJSISOVICS, E. v. (1872): Über die tektonischen Verhältnisse der erzführenden Triasgebirge zwischen Drau und Gail. — Verh. Geol. Reichs-Anst., 351–353. — Wien.
- PETERS, K. (1856): Die Umgebung von Deutsch-Bleiberg in Kärnten. — Jb. Geol. Reichs-Anst., 7: 67–90. — Wien.
- (1863): Einige Bemerkungen über die Blei-Zink-Lagerstätten Kärntens. — Österr. Z. Berg. Hüttenwes., 11: 173–174; 187–190; 204–206. — Wien.
- PIA, J. v. (1937): Stratigraphie und Tektonik der Pragser Dolomiten in Südtirol. — 248 S., 14 Taf., 17 Abb. — Wien (Selbstverlag).
- PLOYER, K. v. (1783): Beschreibung des Bleybergwerks zu Bleyberg bey Villach in Kärnthen. — Klagenfurt u. Laibach (Nachdruck: Karinthia 1952, Folge 17, p. 113).
- REIS, O. (1911): Erläuterungen zur geologischen Karte des Wettersteingebirges. I. Teil: Kurze Formationsbeschreibung, allgemeine tektonische und orogenetische Übersicht. — Geogn. Jh., 23 (1910), 61–114. — München.
- ROSENBERG, G. (1959): Geleitworte zu den Tabellen der Nord- u. Südalpinen Trias der Ostalpen. — Jb. Geol. Bundes-Anst., 102: 477–479. — Wien.
- SCHLAGER, W. (1963): Zur Geologie der östlichen Lienzer Dolomiten. — Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., 13 (1962): 41–120. — Wien.
- SCHNEIDER, H.-J. (1953): Der Bau des Arnspitzstockes und seine tektonische Stellung zwischen Wetterstein- und Karwendelgebirge. — Geol. Bavarica, 17: 17–55, 7 Abb., 1 Taf. — München.
- SKUPHOS, T. (1894): Über die Entwicklung und Verbreitung der Partnachschichten in Vorarlberg und im Fürstentum Liechtenstein. — Jb. Geol. Reichs-Anst., 43 (1893): 145–178, 1 Taf. — Wien.
- STANLEY, S. M. (1970): Relation of Shell Form to Life Habits of the Bivalvia (Mollusca). — Geol. Soc. Amer., Memoire 125: 296 S., 40 T. — Baltimore, Maryland.
- TAUFPITZ, K. C. (1954): Die Blei-, Zink- und Schwefelerzlagerstätten der Nördlichen Kalkalpen westlich der Loisach. — Bergakademie Clausthal.
- TELLER, F. (1898): Erläuterungen zur Geologischen Karte 1:75.000 von Österreich, Zone 20, Col. XI, SW Gruppe Nr. 83: Eisenkappel und Kanker, 142 S. — Wien.
- TICHY, G. (1972): Beitrag zur Triasfauna von Bleiberg (Gailtaler Alpen, Kärnten) mit besonderer Berücksichtigung der Megalodontiden. — Unpubl. Diss. Phil. Fak. Univ. Wien, 264 S., 13 Tab., 9 Diagr., 39 Taf. — Wien.
- (1974): Beiträge zur Palökologie und Stratigraphie der triassischen Megalodonten (Bivalven). — „Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias“, Symposium Wien, Mai 1973, Schriftenreihe Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss., 2: 177–182, 1 Abb., 1 Tab. — Wien.
- TOLLMANN, A. (1963): Ostalpensynthese. — 256 S., 11 Taf., 23 Abb. — Wien (Deuticke).
- TOULA, F. (1913): Die Kalké vom Jägerhaus unweit Baden (Rauchstallbrunngraben) mit nordalpiner St. Cassianer Fauna. — Jb. Geol. Reichs Anst., 63: 77–126, 4 Abb., 4 Taf. — Wien.

- VEGH-NEUBRANDT, E. (1964): A Triász Megalodontidák Rétegtani jelentősége. (Stratigraphische Bedeutung der triassischen Megalodontiden). — Földt. Közl., **94**: 195–205, 7 Abb. — Budapest.
- (1968): A Megalodontidák Fejlődésének főbb vonásai. (Hauptzüge der Entwicklung der Megalodontiden). — Földt. Közl., **98**: 227–240, 7 Abb. — Budapest.
- (1973): Új Megalodontacea fajok a magyarországi felsőtriásból. (Neue Megalodontacea-Arten aus der Obertrias von Ungarn). — Földtani Közlöny, **102** (2): 10–39, 2 Abb., 10 Taf. — Budapest.
- WERNECK, W. L. (1974): Faciesdifferenzierung und Erzvorkommen im oberen Wettersteinkalk der nördlichen Kalkalpen zwischen Traun und Enns (Oberösterreich). — Berg- u. Hüttenmänn. Mh., **119** (6): 211–221, 7 Abb. — Wien.
- WÖHRMANN, S. v. (1889): Die Fauna der sogenannten Cardita- und Raibler Schichten in den Nordtiroler und bayerischen Alpen. — Jb. Geol. Reichs-Anst., **39**: 181–258, 6 Taf. — Wien.
- (1893): Die Raibler Schichten nebst kritischer Zusammenstellung ihrer Fauna. — Jb. Geol. Reichs-Anst., **43**: 617–768, 1 Taf., 1 Tab. — Wien.
- WULFEN, F. X. (1793): Abhandlungen von kärnthnerischen pfauenschweifigen Helmintholith oder opalisierenden Muschelmarmor. — Erlangen.
- ZAPFE, H. (1964): Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe. Zur Kenntnis der Megalodontiden des Dachsteinkalkes im Dachsteingebiet und Tennengebirge. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, **67**: 253–286. — Wien.
- (1972): *Cornucardia hornigii* (BITTNER) in einer „Dachsteinkalk-Fazies“ der Nordalpen. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, **76**: 587–604, 1 Taf., 2 Abb. — Wien.

Tafelerklärung

Tafel 1

Fig. 1. *Neomegalodon (N.) triqueter subtriqueter* (FIEDLER), Lectotypus: As I 755. — a, b) posterior, c, d) anterior, e) lateral dext., f) lateral sin.

Fig. 2. *Neomegalodon (N.) triqueter triqueter* (WULFEN), Syntypus. „Gelbe Wand“ Bleiberg, Ind. Nr.: 18. — a, b) posterior, c) anterior, d) lateral sin.

Fig. 3. *Neomegalodon (N.) triqueter triqueter* (WULFEN), Syntypus. „Scheuchensteinsteine“ Bleiberg, Ind. Nr. 17. — a) posterior, b) anterior, c) lateral dext., d) anterior—Umbonalregion.

Tafel 2

Fig. 1. *Neomegalodon (N.) triqueter triqueter* (WULFEN), Neotypus. „Scheuchensteinsteine“ Bleiberg, Ind. Nr. 34. — a, b) posterior, c) lateral dext., d) lateral sin., e) anterior.

Tafel 3

Fig. 1. *Neomegalodon (N.) triqueter triqueter* (WULFEN), Syntypus. „Gelbe Wand“ Bleiberg Ind. Nr. 81. — a) lateral sin., b) lateral dext., c) anterior, d, e) posterior.

Tafel 4

Fig. 1. *Neomegalodus (N.) triqueter cf. triqueter* (WULFEN), Abbildungsoriginal zu ALLASINAZ (1964, T. 9, f. 4a–d). Rifugio Albani, ca. 1 km N des Gipfels der Pizzo della Presolana (Lombardei). — a, b) posterior, c) anterior, d) lateral dext.

Fig. 2. *Neomegalodon (N.) triqueter triqueter* (WULFEN). Bleiberg, Kärnten. Aufbewahrung: Landesmuseum Klagenfurt. — a) posterior, b) anterior, c) lateral dext., Klüfte mit Bleiglanz verheilt. Siehe S. 304.

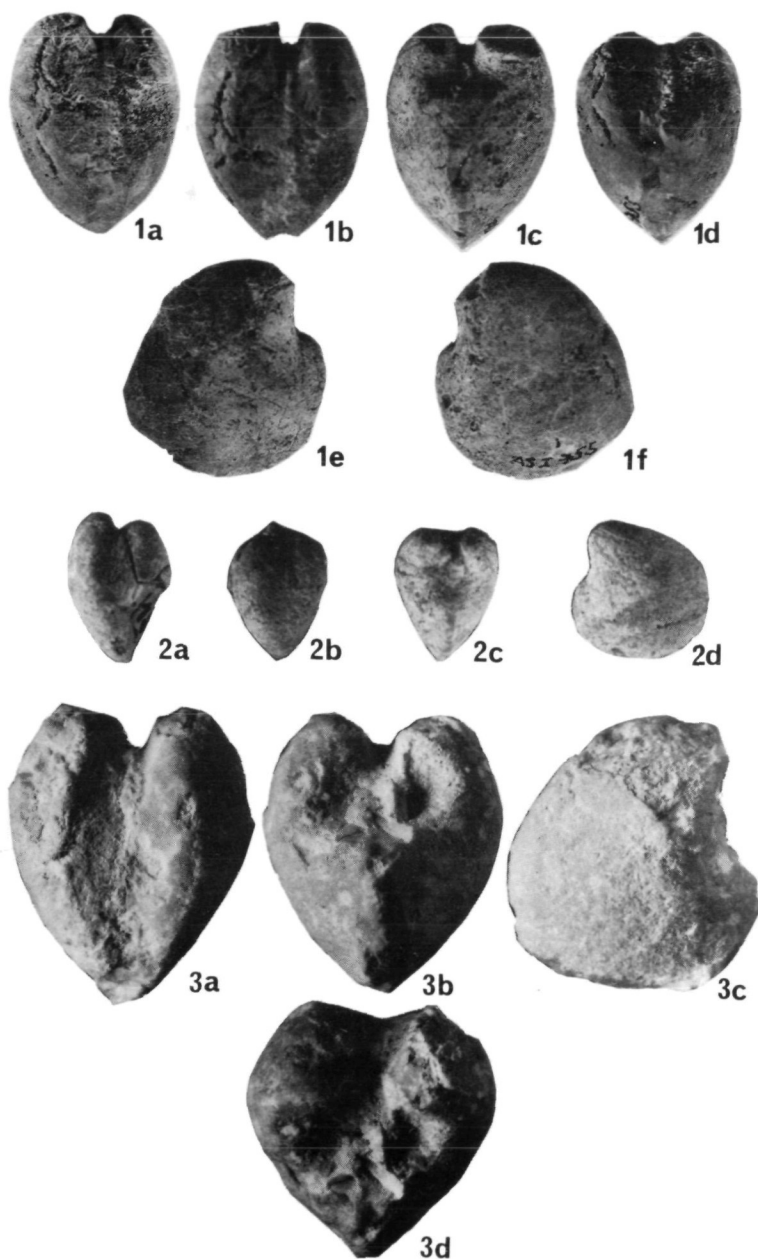
Tafel 5

Fig. 1. *Neomegalodon* (*N.*) *triqueter pannonicus* (FRECH) (= „*Megalodus Piae*“).
Dürrenstein (Pragser Dolomiten, Italien). — a) posterior, b) anterior, c) lateral dext.,
d) posterior, e) anterior.

Sämtliche Figuren sind in natürlicher Größe abgebildet und werden, falls nicht
anders angegeben, am Naturhistorischen Museum in Wien aufbewahrt.

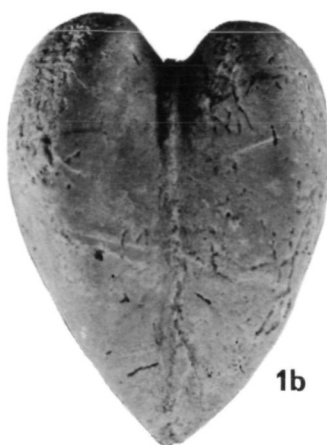
G. TICHY: Zur Stratigraphie und Ontogenese von *Neomegalodon* (N.)
triqueter triqueter (WULFEN, 1793) (Bivalvia) aus der Trias der
Gailtaler Alpen (Kärnten, Österreich)

Tafel 1





1a



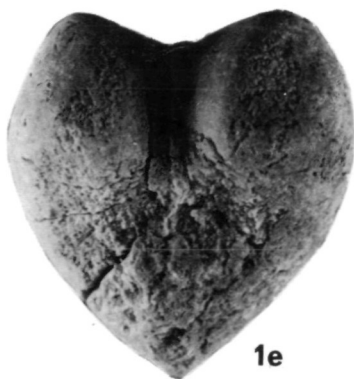
1b



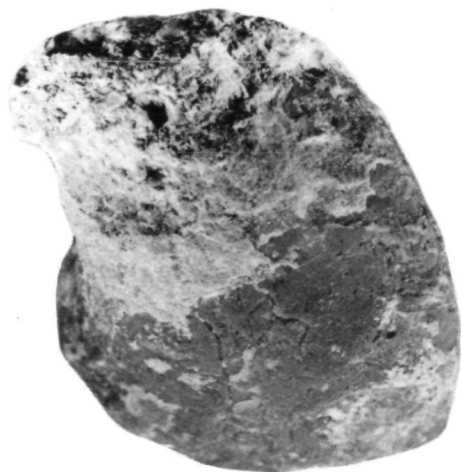
1c



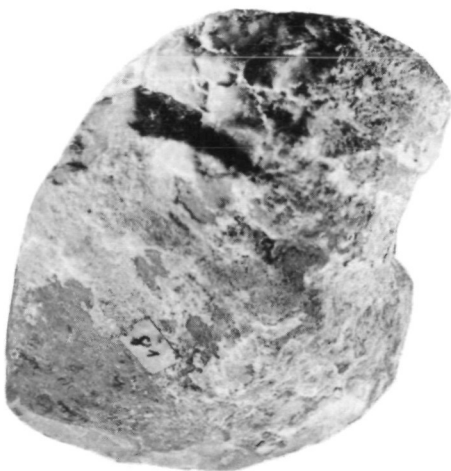
1d



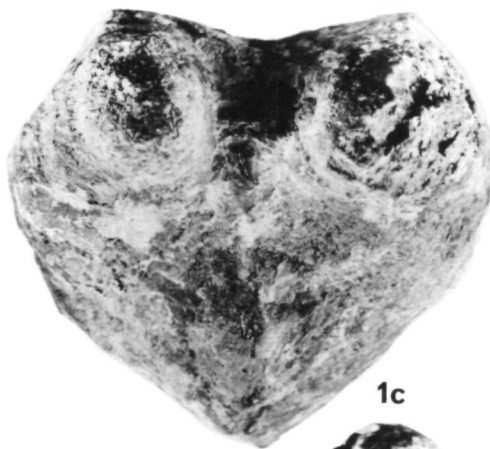
1e



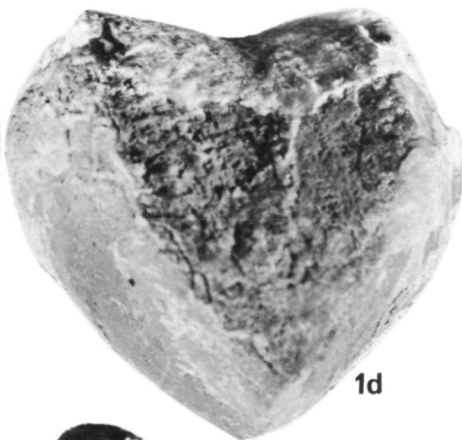
1a



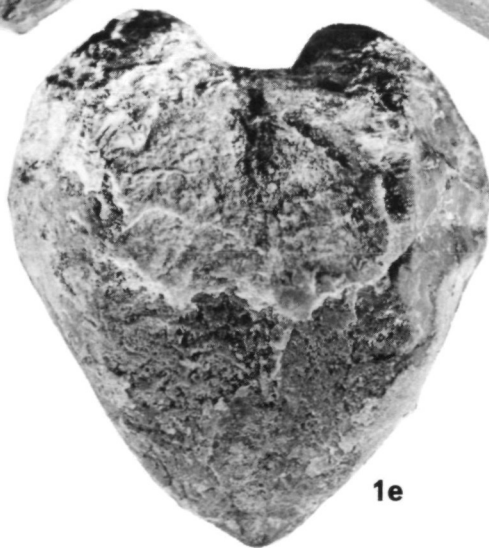
1b



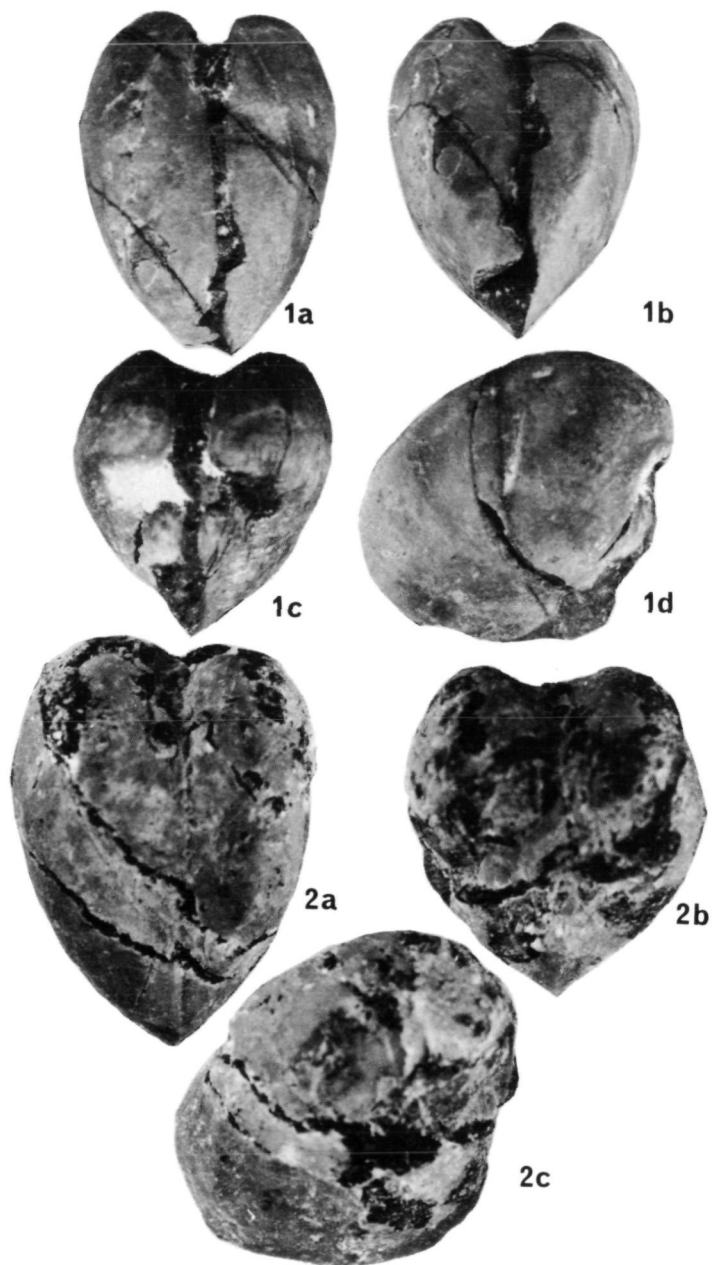
1c



1d



1e

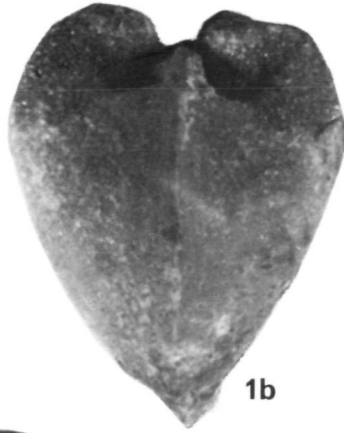


G. TICHY: Zur Stratigraphie und Ontogenese von *Neomegalodon* (N.)
triqueter triqueter (WULFEN, 1793) (Bivalvia) aus der Trias der
Gailtaler Alpen (Kärnten, Österreich)

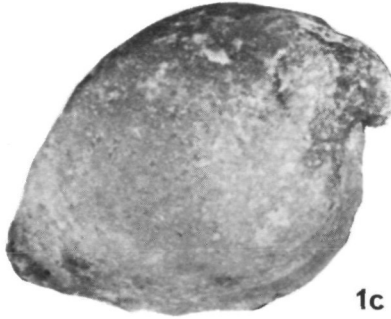
Tafel 5



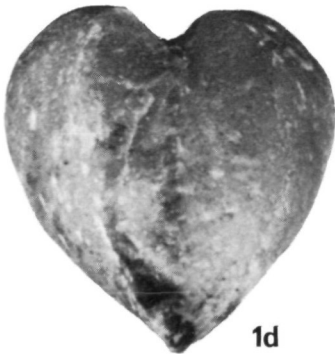
1a



1b



1c



1d



1e

Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	329—341	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	---------	---------------------

Cerviden-Reste (Ruminantia, Mammalia) aus dem Obermiozän von Maragheh (Iran)

Von HEINZ TOBIEN *)

(Mit 1 Textabbildung und 1 Tafel)

Manuskript eingelangt am 5. Oktober 1979

Zusammenfassung

Erstmalig werden Cerviden-Reste (1 Geweihfragment, ein Mandibelrest mit P_2-M_3) aus der obermiozänen Säugerfundstätte Maragheh (NW-Iran) beschrieben. Sie werden der Unterfamilie Pliocervinae zugeordnet.

Im Hinblick auf den Savannenbiotop der Lokalfauna von Maragheh wird die ökologische Bedeutung dieser seltenen Hirsch-Funde diskutiert.

Summary

For the first time findings of cervids (a fragment of an antler and a mandible with P_2-M_3) from the late Miocene Maragheh site (NW-Iran) are described. They are referred to the subfamily Pliocervinae.

In view of the savanna character of the Maragheh local fauna the ecological bearing of these rare cervid specimens is discussed.

Résumé

C'est pour la première fois que deux trouvailles de cervidés (un fragment de bois et la branche horizontale d'une mandibule avec P_2-M_3) du gisement de mammifères à Maragheh (NO-Iran) d'âge Miocène terminal sont décrites. Elles sont rangées dans la sousfamille des Pliocervinae.

A l'égard du caractère de savane de la faune locale de Maragheh on discute les conséquences écologiques de ce rare élément faunique.

1. Einleitung

Die vallesisch-turolischen *Hipparion*-führenden Lokalfaunen im Umkreis des Mittelmeeres, in SE-Europa und in Vorderasien haben — hinsichtlich Artenzahl und Fundmenge — nur wenige Cerviden-Reste geliefert. Dies steht im Gegensatz zu der an Arten und Individuen reichen Boviden-Komponente. Beispiele hierfür bieten die *Hipparion*-Faunen von: Pikermi, Halmyropotamos

*) Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Heinz TOBIEN, Johannes-Gutenberg-Universität, Institut für Geowissenschaften, Postfach 3980, D-6500 Mainz 1. — Bundesrepublik Deutschland.

(Griechenland), Mt. Léberon, Orignac (Frankreich), Concud, Valles-Penedes (Spanien), Csakvar, Polgardi (Ungarn), Bribir (Jugoslawien), Taraklia, Novo-Elisabetovka (UdSSR).

Andere *Hipparion*-Lokalfaunen aus den genannten Arealen haben — trotz manchmal langer und intensiver Sammlungstätigkeit — keine Cerviden-Reste geliefert. Dazu gehören zum Beispiel: Veles (Jugoslawien), Saloniki, Mazedonien (Ravin de la Pluie: DE BONIS & al. 1977), Samos (Griechenland), Kalimanzi, Kromidovo (Bulgarien), Giurcani, Cimislia (Rumänien), Sebastopol, Eldar (UdSSR), ferner die zahlreichen anatolischen *Hipparion*-Faunen. (Zu Obigem siehe THENIUS 1959, OZANSOY 1965, S. 13, SICKENBERG & al. 1975).

Ebensowenig hat Maragheh (NW-Iran) trotz seiner langen, 1840 begonnenen Erforschungsgeschichte (BERNOR 1978, S. 9), Cerviden-Reste geliefert. Dagegen nennt die bei BERNOR (1978, S. 14) zusammengestellte Artenliste 13 Boviden-Spezies.

Ähnliches gilt für die Liste bei OZANSOY (1965, S. 13), die von 11 anatolischen Lokalitäten 17 Boviden-Taxa anführt. Auch die von SICKENBERG (1975, S. 56—100) dort untersuchten, zahlreichen Fundpunkte der *Hipparion*-Fauna haben viele Boviden-Reste geliefert.

Dennoch sind aus dem Fundgebiet Maragheh (100 km südl. Täbris) durch die Grabungen des Paläontologischen Institutes der Universität Mainz — in Zusammenarbeit mit dem Geological Survey of Iran, Teheran (Abt.-Direktor Dr. M. MEHRNUSCH) (TOBIEN 1968a, S. 55—57) — zwei Cerviden-Reste aufgefunden worden. Wegen ihrer offensichtlichen Seltenheit — nicht nur für Maragheh — sollen sie im folgenden bekannt gegeben werden.

Es handelt sich um ein Geweihfragment und einen Unterkieferrest mit P_2 — M_3 dext. Beide Fundstücke stammen aus der Knochenlinse („pocket“) „G“. Wie schon lange von Maragheh und auch von vielen anderen Lokalitäten der eurasiatischen *Hipparion*-Fauna bekannt, kommen die Säugerreste oft in Linsen-artigen, meist dicht gepackten, wirr gelagerten Anreicherungen verschiedenster Taxa vor, die durch sterile Zwischenmittel von \pm größeren Mächtigkeiten getrennt werden. Sie sind das Ergebnis Saison-bedingter Zusammenschwemmungen von mehr oder weniger zerfallenen und skelettierten Kadavern (TOBIEN 1968b, S. 567).

Die Grabungen des genannten Institutes untersuchten 9 derartige „Knochenlinsen“ („A“ bis „I“) ¹⁾. In einer von ihnen — „G“ — kamen die genannten Reste zum Vorschein: Das Geweihfragment wurde bereits im Gelände gefunden, der Mandibelrest erst im Labor bei der Freilegung und Präparation eines größeren, eingegipsten Knochenkomplexes, zusammen mit Resten von *Hipparion* und Boviden.

¹⁾ Hierüber, über die stratigraphischen Lagebeziehungen der einzelnen Linsen, ihren Fauneninhalt und ihre Taphonomie wird in Kürze durch die Herren Prof. Box-Mainz, Dr. MEHRNUSCH-Teheran und den Verfasser berichtet werden.

2. Das Geweihfragment

Das Fundstück — mit einer Gesamtlänge von 82²⁾ — besteht aus dem Rosenstock, der Rose und der basalen Partie der Stange (Taf. 1, Fig. 1a—d).

Der Rosenstock weist an seinem Unterende noch einen Rest des Frontale auf (Taf. 1, Fig. 1a, c); die innere Höhe vom Frontale-Ansatz bis zum Ansatz der Rose beträgt ca. 36, die gesamte Höhe des Rosenstocks bis zur Rose — soweit erhalten — 53. Die Oberfläche ist glatt, und zeigt — bei streifendem Lichteinfall — vorn und vor allem hinten flache, quer verlaufende Korrosions Spuren (?Bißspuren). Der Umriss des Rosenstockes ist rundlich, hinten etwas abgeflacht (Abb. 1a). Durchmesser Mitte Rosenstock: antero-posterior: 20, medio-lateral: 22; Umfang: 69.

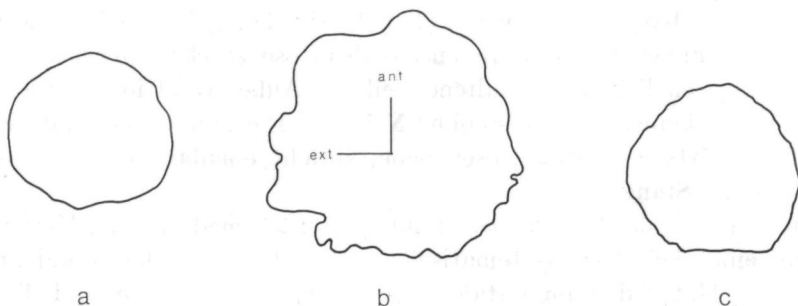


Abb. 1. Pliocervine, Geweihfragment, Turolium, Maragheh (Iran), MG-26, Geological Survey of Iran, Teheran. Umriss von: 1a: Rosenstock, Mitte; 1b: Rose; 1c: Stangenbasis. Nat. Gr. (s. Taf. 1, Fig. 1); ant: vorn; ext.: außen (für alle drei Umrisse)

Die Rose ist gut entwickelt, von rundem Umriss (Abb. 1b) und mit etwa 10 Perlen versehen. Sechs sind außen und vorn besonders kräftig, hinten und vor allem innen, sind die Perlen schwächer (Taf. 1, Fig. 1a—d). Von den Perlen gehen keine Leisten zur Stange hinauf, nur zwei Perlen am Hinterrand sitzen zwei kurze Grate auf (Taf. 1, Fig. 1c).

Die Ebene der Rose liegt nicht senkrecht zur Rosenstock-Achse, sondern ist gegen den Rosenstock geneigt und bildet mit ihm einen mediad offenen Winkel von ca. 100° (Taf. 1, Fig. 1a, d): Offensichtlich ein Hinweis darauf, daß die Stange nicht senkrecht dem Rosenstock aufgesetzt, sondern nach außen geneigt war.

Durchmesser der Rose: antero-posterior: 32; medio-lateral: 34; Umfang: 104.

Von der Stange ist nur der basale Teil erhalten (Taf. 1, Fig. 1a—d). Die Bruchfläche verläuft derart schief, daß von der Hinterwand noch 21, von der Vorderwand nur noch 11 Höhe erhalten sind.

²⁾ Maßangaben — auch im Folgenden — in mm.

Trotzdem ist erkennbar, daß der Umfang nahezu kreisrund ist — mit einer Abplattung der Hinterwand (Abb. 1c). Letzteres, ebenso wie die ebene Hinterwand des Rosenstockes, der nach vorn abfallende Frontale-Rest und die hinten schwach entwickelte Rose waren für die vorn-hinten Orientierung des Fragmentes und damit für die Bestimmung als linksseitiges Geweih — mit Vorbehalt — maßgebend.

Die Furchung ist — soweit der noch vorhandene Stangenrest ersehen läßt — schwach (auf der Hinterseite) bis fehlend (auf der übrigen Oberfläche).

Der runde, nicht in antero-posteriorer Richtung gedehnte Stangenumriß läßt darauf schließen, daß ein eventueller unterer Sproß erst in einem größeren Abstand über der Rose angesetzt haben muß. Geweihe mit einer der Rose dicht ansitzenden Sprosse haben eine entsprechend längsgedehnte Rose und Stangenbasis.

In Vorder- bzw. Hinteransicht (Taf. 1, Fig. 1a, c) ist die Innenwand der Stangenbasis, in bezug auf die Innenseite des Rosenstocks, stärker nach außen geneigt. Dagegen liegt der erhaltene Teil der Außenwand in der Flucht der Rosenstock-Außenwand, ist also ohne Neigung. Dies, zusammen mit der nach auswärts-abwärts geneigten Rosenebene, spricht ebenfalls für eine seitliche Ausladung der Stange.

Durchmesser der Stangenbasis: ant.-post.: 23, med.-lat. 23, Umfang: 78.

Für eine definitive systematische Beurteilung ist das Fundstück zu fragmentär. Unter den im Catalonium (hierunter Vallesium und Turolium zusammengefaßt: Siehe FAHLBUSCH 1976, Tabelle 1) in den eingangs erwähnten Arealen vorhandenen Cerviden-Gattungen kommen für einen Vergleich in Frage die Gattungen: *Amphiprox* HAUPT, 1935; *Euprox* STEHLIN, 1928; *Cervavitus* KHOMENKO, 1913; *Pliocervus* HILZHEIMER, 1922; *Eostyloceros* ZDANSKY, 1925; *Procapreolus* SCHLOSSER, 1924.

Bei *Eostyloceros* sitzt die Vordersprosse dicht über der Rose, Stangenbasis und Rose sind dadurch stark längsgedehnt (ZDANSKY 1925, Taf. 1, S. 3; KOROTKEVITSCH 1970, Abb. 1, Taf. 1 für *E. pidoplitschkoi* aus der Kutchurgan-Serie der Moldau-Republik, UdSSR: longitudinaler \varnothing /transversaler \varnothing der Rose: 51,6/37,0; 43,0/31,3; 34,4/25,0; 40,0/31,5; 29,8/26,7 etc.). Dies trifft für den Maragheh-Fund nicht zu.

Amphiprox mit der Spezies *A. anocerus* (KAUP, 1839) hat zwar ebenfalls hohen Rosenstock, gerundete Stangenbasis mit hochsitzender Geweihgabel. Der Rosenstock ist jedoch bedeutend höher, die seitliche Ausladung der Stange fehlt, und das ganze Geweih ist wesentlich kleiner (HAUPT 1935, S. 52, Taf. 3; und Autopsie des Typus-Stückes im Hess. Landesmuseum Darmstadt).³⁾

Ähnliches gilt für *Euprox* mit *E. dicranocerus* (KAUP, 1839). Dazu kommt eine starke Furchung der Stange bereits an der Basis (THENIUS 1948, Abb. 8). Sie fehlt dem Fund aus Maragheh.

³⁾ Den Herren Abt. Leiter Dr. R. HEIL und Dr. W. v. KOENIGSWALD danke ich für die Erlaubnis hierzu.

Procapreolus, mit *Procapreolus loczyi* (POHLIG, 1911, S. 1) und den ukrainischen Formen (KOROTKEVITSCH 1970, S. 62—119) hat eine hoch über der Rose ansetzende erste Sprosse: daher runde Rose und Stangenbasis, sowie — wegen der Ausladung des Geweihes — geneigte Rosenebene. *Procapreolus* ist aber — zumindest in den südrussischen Vorkommen — in den Dimensionen von Rosenstock, Rose und Stangenbasis deutlich kleiner als der Fund von Maragheh (vgl. Tabelle 8 bei KOROTKEVITSCH 1970, S. 78—79; und unsere Tabelle 1). Vor allem ist jedoch die Stange bis zur Rose *Capreolus*-artig stark gefurcht, die Rose stark geperlt und der Rosenstock deutlich niedriger (POHLIG 1911, Taf. 5, Fig. 1, 2; KOROTKEVITSCH 1970, Abb. 43). Dies fehlt dem Maragheh-Fundstück.

Cervavitus (KHOMENKO, 1913) mit den als Wuchsformen von SCHLOSSER (1923, S. 582), DIETRICH (1938, S. 263) und PIDOPLICHKO & FLEROV (1952) interpretierten Genera „*Cervocerus*“ und „*Damacerus*“ aus Taraklia hat ebenfalls geneigte Rosenebene mit kräftiger Rose und \pm hoch ansetzender erster Sprosse (KHOMENKO 1913, Taf. 6).

Jedoch ist die Tendenz der Stange zu lateraler Kompression bereits über der Rose deutlich ausgeprägt (KHOMENKO 1913, Taf. 6, Fig. 1a—3a, 4a, 6a). Dies ist auch aus den Maßangaben bei KHOMENKO (1913, S. 135; unsere Tab. 1) ersichtlich. Hier überwiegen die antero-posterioren Werte die medio-lateralen Werte der Stangenbasis.

Wegen der tiefgefurchten und an der Innenseite abgeplatteten Stange, der kräftig geperlten Rose dürfte auch der von ZAPFE (1951) als „*Cervocerus* (?) sp. iuv.“ beschriebene Abwurf aus dem Oberpannon des Eichkogels bei Mödling von dem Maragheh-Rest verschieden sein.

Soweit dies der fragmentäre Erhaltungszustand erlaubt, würden somit noch die meisten Beziehungen zu *Pliocervus* bestehen. In der Tat trifft dies für die Dimensionen von Rosenstock, Rose und Stangenbasis (s. Tabelle 1), wie auch für den gerundeten, nicht längsgedehnten Umriß von Stange, Rose und Rosenstock (Abb. 1a—c) zu. Dies hebt auch SYMEONIDIS (1974, S. 310) für letztere Geweihteile, wie auch für die Stange des *Pliocervus pentelici* aus Pikermi-Chomateri hervor.

Übereinstimmend mit *Pliocervus pentelici* ist ferner die schwache bis fehlende Furchung der Stange. Dies wird von SYMEONIDIS (1974, S. 310) für den Fund von Pikermi-Chomateri betont. Die schwache Furchung der Stange lassen auch die Abbildungen bei MELENTIS (1967, Taf. 39—41; 1968, Taf. 2—4) für die Geweihreste aus Halmyropotamos bzw. des Typusstückes aus Pikermi ersehen.

In der Höhe des rundlichen Rosenstockes, der schwach entwickelten Rose, der gerundeten Stangenbasis und dem offensichtlich basal nur wenig oder garnicht gefurchten Geweih ist der Maragheh-Fund auch dem im Stangen-Aufbau eigenartigen *Pliocervus matheronis* (GERVAIS, 1852) ähnlich. (GAUDRY 1873, Taf. 13, Fig. 1—4; DAWKINS 1878, S. 404, Abb. 1). DAWKINS gibt jedoch an,

Tabelle 1. Geweihe einiger Pliocervinen

Taxon	Rosenstock			Rose			Stange, basal			
	Höhe (med.)	ø ant.- post.	ø med.- lat.	Um- fang	ø ant.- post.	ø med.- lat.	Um- fang	ø ant.- post.	ø med.- lat.	Um- fang
Cervide Maragheh Mg — 26	36	20	22	69	32	34	104	23	23	78
<i>Pliocervus pentelici</i> ¹⁾	30/30	25/25	29/28	83/84	45/46	48/48	144/ 144	27/25	30/28	100/94
<i>Pliocervus pentelici</i> ²⁾	32 ³⁾	23—25	19—21	70	28	27	89	24	22	79
dito ²⁾	34 ³⁾	25	24	70	ca. 35	ca. 33	103	25	23	81
dito ²⁾	—	—	—	—	28	27	88	—	25	78
dito ²⁾	—	—	—	—	ca. 37	ca. 32	103	—	25	78
dito ⁴⁾	35/35	22	—	—	35	—	—	26	—	—
(Orig. DAMES)										
<i>Cervus mathewsonis</i> ⁵⁾	30	23	—	—	—	—	—	28	—	—
<i>Cervavitus tarakliensis</i> ⁶⁾	—	20,5—25 (22,9)	18—25 (21,6)	—	30—46 (39,0)	29—43 (35,8)	—	20,5—30,4 (25,9)	19,5—27,5 (23,2)	—
<i>Pliocerv. kutchurganicus</i> ⁷⁾	27,2	22,0	22,5	—	18,5—39,5 (32,0)	18,2—36,5 (29,6)	—	15,5—29,5 (24,1)	14,5—31,5 (24,6)	—
<i>Pliocervus</i> sp. ⁷⁾	29,0	28,0	25,0	—	29,6—42,0 (36,0)	26,5—40,0 (33,8)	—	21,2—33,6 (26,2)	20,0—30,7 (24,6)	—
<i>Procapreolus</i> div. sp. ⁸⁾	27,0 24,0—36,5 (30,8)	21,0 15,0—20,4 (16,7)	23,6 16,5—22,4 (18,2)	—	21,5—30,2 (26,4)	20,0—30,4 (26,2)	—	14,3—23,5 (19,0)	15,2—23,6 (19,8)	—

¹⁾ SYMEONIDIS 1974, S. 313—315; ²⁾ MELENTIS 1967, Tab. 15; ³⁾ eig. Mess. MELENTIS 1967, Taf. 40, Fig. 1 u. Fig. 2 innen; ⁴⁾ MELENTIS 1969, S. 12; ⁵⁾ GAUDRY 1873, S. 67; ⁶⁾ KHOMENKO 1913, S. 135; ⁷⁾ KOROTKEVITSCH 1965, S. 114—115; ⁸⁾ KOROTKEVITSCH 1970, Tabelle 8; (med.): Innenmaß des Rosenstockes. Eingeklammerte Zahlen: Mittelwerte

daß die Rose im rechten Winkel zu Stange und Rosenstock liegt (S. 404). Dies wäre ein Gegensatz zum Maragheh-Fund.

Immerhin steht nach Obigem das Maragheh-Fragment diesen Formen noch am nächsten. Es wäre demnach provisorisch als „*Pliocervine*, cf. *Pliocervus* sp.“ zu bezeichnen.

Eine Zuweisung zu einer der beiden genannten Spezies muß wegen des fragmentarischen Charakters des iranischen Fundes offen bleiben.⁴⁾

Es ist hier nicht der Ort, in eine Diskussion über Umfang und Berechtigung der Unterfamilie Pliocervinae und ihrer Angehörigen einzutreten. Immerhin bedeutet für diese Gruppe der hohe Rosenstock und seine schräge Einpflanzung auf dem Schädeldach noch eine Erinnerung an die Cervulinen (*Euprox*, *Amphiprox* etc.) und entfernt *Pliocervus* und Verwandte von den echten Hirschen (Cervinae) mit niedrigem Rosenstock und vertikalerer Stellung der Rosenstöcke. Dazu kommt als weiteres Merkmal der hohe Ansatz der unteren Geweihsprosse. Unterschiedlich innerhalb der Pliocervinen — wenn sie überhaupt eine selbständige Gruppe bilden — wäre die Beschaffenheit des Geweihes, wie sie einerseits im *matheronis*-Typ, zum anderen im *pentelici*-Typ repräsentiert ist.

3. Der Mandibelrest

Der Fund besteht aus einem Teil des rechtsseitigen Ramus horizontalis. Ihm fehlt das Vorderende mit den Incisiven, ferner ist der basale Teil des Ramus unter den drei Molaren, sowie der ganze Ramus ascendens weggebrochen. Die Zahnreihe ist mit P_2 — M_3 dext. vollständig. Das hintere Formentale liegt in Höhe des P_3 -Vorderendes (Taf. 1, Fig. 2a, b, c).

Alle Zähne sind voll angekauft, der M_1 sogar schon ziemlich weit abgenutzt: Es handelt sich somit um ein adultes Individuum. Der Schmelz ist labial fein, aber deutlich gerunzelt, lingual weniger deutlich, wobei hier ein Teil der Runzelung bereits durch Zungenusur entfernt ist.

Der P_2 (Maße s. Tabelle 2) enthält bereits in angedeuteter Form die wesentlichen Elemente des Cerviden-Prämolaren. Von einer markanten Hauptspitze (Protoconid) sinkt nach vorn ein Grat ab, der in einer Schmelzknospe endet. Von ihrem Gipfel zieht eine winzige vertikale Schmelzrinne wurzelwärts. Hinter ihr liegt ein ähnlich kleiner, vertikaler Schmelzwulst. Die Rinne entspricht ohne Zweifel der am P_3 und P_4 deutlicheren, vordersten, lingualen Furche (Synklinid 1; = vallée 1 bei HEINTZ 1970, Abb. 21), der dahinter liegende Wulst dem ersten Antiklinid (= „Culisse 1“ bei OBERGFELL 1957, S. 75,

⁴⁾ *Pl. matheronis* und *Pliocervus pentelici* sind im Geweihhabitus sehr verschieden: Bei ersterem gerade, nicht gebogene Stange, untere und obere Sprosse mit offenem, z. T. fast rechtem Winkel an der Stange ansetzend (GAUDRY 1873, Taf. 13, Fig. 1—4; DAWKINS 1878, Abb. 1. KRETZOI (1968, S. 164) schlug dafür den neuen Gattungsnamen *Ctenocervus* vor). Bei *P. pentelici* Stange in Seitenansicht zweifach gebogen, untere und obere Sprosse in spitzem Winkel an der Stange ansetzend (siehe das Typus-Exemplar von DAMES 1883; bei MELENTIS 1968, Abb. 1 neu und besser abgebildet). Die von KOROTKEVITSCH (1965, Abb. 3, 4, 1970, Abb. 44, 45, 48, 49) als *Pliocervus* abgebildeten Geweihe aus Südrußland entsprechen dem *pentelici*-Typ, der *Cervavitus orlovi* FLEROV, 1950 von Pavlodar ähnelt mehr dem *matheronis*-Typ.

77; „Paraconide“ bei HEINTZ 1970, Abb. 20). Vom Protoconid selbst verläuft schräg nach hinten-innen das deutlich entwickelte zweite Antiklinid (= „Culisse 2“, l. c.; „Métaconide“ l. c.). Beide Antiklinide schließen zwischen sich eine breite Senke (Synklinid 2; = „vallée 2“ l. c.) ein.

Vom Protoconid reicht ferner nach hinten ein kurzer, durch Usur aufgeschliffener Grat. Von ihm zieht parallel zum 2. Antiklinid das 3. Antiklinid (= „Culisse 3“ l. c.; „Entoconide“ l. c.) nach hinten-innen. Die dazwischen liegende, enge Senke entspricht dem 3. Synklinid (= „vallée 3“ l. c.) der Cerviden-Prämolaren. Hinter dem dritten Antiklinid folgt die Andeutung eines 4. (= Schluß-) Antiklinides. Beide sind durch eine flache Senke (= 4. Synklinid; „vallée 4“ l. c.) getrennt.

Der P_3 (Maße s. Tab. 2) zeigt die am P_2 geschilderten Merkmale in voller Ausbildung; die vier Synklinide sind vor allem in Lingualansicht (Taf. 1, Fig. 2b) — mit dem ersten Synklinid als schwächstem — gut zu erkennen. Das erste Antiklinid ist kräftig, das zweite kegelartig und etwas vom Protoconid isoliert, damit einem Metaconid entsprechend. Die lingualen Ausgänge der Synklinide 2, 3 und 4 sind noch offen.

Am P_4 (Maße s. Tab. 2) fällt vor allem die Ausweitung des Metaconides in mesialer und distaler Richtung auf (Taf. 1, Fig. 2c). Bei den jüngeren Cerviden geht dieser Prozeß bekanntlich weiter und führt zum lingualen Verschluß des 2. Synklinides. An dem Maragheh- P_4 ist der Kontakt mit dem 1. Antiklinid bereits herbeigeführt. Am weitesten offen ist das 3. Synklinid, während der linguale Ausgang des 4. Synklinides durch die am P_4 am weitesten fortgeschrittene Usur bereits verschlossen ist.

Die drei Molaren (Maße s. Tab. 2) zeigen den Grundplan aller Cerviden. Hervorzuheben ist das völlige Fehlen der *Palaeomeryx*-Falte. Das Ectostylid (= „Basalwarze“) ist kräftig, von M_1 nach M_3 etwas schwächer werdend. Vorn außen ist ein schwaches, von M_1 nach M_3 jedoch an Stärke etwas zunehmendes Cingulum vorhanden. Die geringe labialwärtige Neigung seines Oberrandes läßt auf Brachyodontie der Molarkronen schließen (Taf. 1, Fig. 2a). An den Hinterwänden und den labialen Kronenbasen sind keine Cingula vorhanden.

Das hinter dem Metaconid gelegene Stylid ist an M_2 und M_3 kräftig (an M_1 bereits abgetragen) und ragt nach hinten über die Vorderinnenkante des Entoconides hinaus (Taf. 1, Fig. 2b). Dagegen fehlt das bei manchen Hirschen gutentwickelte, hinter dem Entoconid gelegene Stylid (HEINTZ 1970, S. 137, Taf. 29, Fig. 1, 2) hier gänzlich (Taf. 1, Fig. 2b). Entoconid und Talonid sind eng miteinander verbunden und bilden auf der Lingualseite eine geschlossene Wand (Taf. 1, Fig. 2b).

Im Gegensatz zu den zahlreich bekannt gegebenen Boviden-Gebissen ist von Cerviden-Gebissen aus den catalonischen Niveaus des Mittelmeerrumkreises und seiner Nachbargebiete noch weniger bekannt als es von Ge-
weihen gilt.

GAUDRY (1867, S. 305, 308, Taf. 56, Fig. 6, 7) publizierte zwei Cervidenhafte Unterkiefer von Pikermi, die er ?*Dremotherium* zuschrieb. Das Fig. 6 abgebildete Exemplar ist deutlich kleiner als der Maragheh-Fund (Tab. 2), die Molaren besitzen *Palaeomeryx*-Falte, die Innenwände der Molaren — vor allem am Hinterende des M_3 , sind nicht so geschlossen wie am Maragheh-Fund.

Das zweite Dokument von Pikermi ist nur wenig kleiner als MG-71 (Tab. 2), strukturell aber — hinsichtlich der Innenwände — ebenso von MG-71 verschieden. Nur die *Palaeomeryx*-Falte wird nicht erwähnt. Zu dem Maragheh-Fund bestehen demnach nur wenig Beziehungen, soweit ein Urteil nach den GAUDRY'schen Ausführungen und Figuren möglich ist.

Tabelle 2. Unterkiefer-Zähne einiger Pliocervinen

Taxon	P ₂		P ₃		P ₄		M ₁		M ₂		M ₃	
	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
Maragheh MG-71	9,0	5,1	11,2	6,2	11,2	7,3	12,5	10,0	14,3	11,0	19,2	11,3
„ <i>Dremotherium pentelici</i> “ Pi-kermi ¹⁾	7	—	8	—	9	—	10	—	11	—	14	7
„Seconde espèce de <i>Dremotherium</i> “ ¹⁾ Pikermi	—	—	—	—	11	6	11	—	13	—	17	—
<i>Cervus matheronis</i> Léberon ²⁾	—	—	—	—	11	—	13	—	—	—	18	—
<i>Cervavitus ta-rakiensis</i> ³⁾	6,9—10,8 (8,8)	5,5—6,3 (5,9)	11—12 (11,7)	6,7—7 (6,8)	11—12 (11,7)	7,5 (7,5)	11—13 (12)	8,4—9,5 (9,1)	12,5—14 (13,3)	9—10,7 (9,9)	18 (18)	10 (10)

Maße Mandibel MG-71, dext., Maragheh: Länge P₂—M₃: 76,0; P₂—P₄: 31,0; M₁—M₃: 46,0; Mandibel-Höhe bei Grenze P₄/M₁ lingual: 21,0; Mandibel-Dicke bei Grenze M₂/M₃: 10,1 (= max. Dicke)

Erläuterungen zur Tabelle:

¹⁾ GAUDRY 1867, S. 305, 308; ²⁾ GAUDRY 1873, S. 67; ³⁾ KHOMENKO 1913, S. 137.

Vom Mont Léberon beschrieb GAUDRY (1873, S. 66, Fig. 7) eine unvollständige Mandibel-Zahnreihe, die er mit den Geweihen dem *Cervus matheronis* zuordnete. In den Größen stimmen die Zähne (P_4 , M_2 , M_3) mit MG-71 überein (Tab. 2), eine *Palaeomeryx*-Falte ist nicht erwähnt, auf der Figur auch nicht sichtbar, der M_3 scheint ein voll an den vorderen Zahnteil angeschlossenes Talonid zu haben. Hier bestehen vielleicht mehr Beziehungen zu MG-71.

DAMES (1883, S. 96) stellte die beiden Unterkieferreste von Pikermi (s. oben) vermutungsweise zu *Cervus pentelici*. Nach den Befunden an den südrussischen *Pliocervus*-Vorkommen (s. unten) muß dies dahingestellt bleiben.

Die von KHOMENKO (1913, S. 137, Taf. 7, Fig. 6–10) abgebildeten Gebisse von *Cervavitus tarakliensis* stimmen zwar in den Größen mit dem Maragheh-Zähnen überein (Tab. 2), aber die unteren Molaren sind alle mit der *Palaeomeryx*-Falte versehen. Sie scheiden daher — wie auch nach den Geweihen — für einen weiteren Vergleich aus.

Reichere Materialien von *Pliocervus* sind von KOROTKEVITSCH (1965, 1970) aus südrussischen Vorkommen der Schwarzmeer-Umrandung beschrieben worden. Den Unterkiefer-Molaren fehlen die *Palaeomeryx*-Falten (KOROTKEVITSCH 1965, S. 109, Tab. 2; 1970, S. 147, Tab. 14) — im Gegensatz zu *Procapreolus*. In der Größe liegen die Zahnmaße des Maragheh-Fundes außerhalb bzw. an der oberen Grenze der Variabilität der südrussischen Stücke (KOROTKEVITSCH 1970, S. 84–87, Tab. 10).

Nach Vorstehendem kann der Mandibelrest von Maragheh zunächst und provisorisch ebenfalls bei den *Pliocervinen* untergebracht werden. Erst nach einer Vermehrung der Materialien aus dem Mittelmeer-Raum und dem Nahen Osten, sowie einem eingehenderen Vergleich mit den südrussischen Funden läßt sich wahrscheinlich Präziseres über die Maragheh-Funde ermitteln.

4. Bemerkungen zur Ökologie

Wenngleich die systematische Stellung der Maragheh-Cerviden-Reste ungeklärt bleiben mußte, so ist doch ihr ökologischer Aspekt von besonderem Interesse. Im Rahmen der Unterscheidung von Wald- und „Steppen“-Faunen des eurasiatischen Catalaniums⁵⁾ (typische Assoziationen: Eppelsheim gegenüber Pikermi: THENIUS 1949, 1951; ZAPFE 1949; TOBIEN 1956) gilt Maragheh als ein besonders extremes Beispiel einer Lokalfauna mit offenem Landschaftscharakter von Savannen-artigem Habitus (TOBIEN 1968a, S. 55). Die Sammel-Liste der Arten aus dem gesamten Fundgebiet von Maragheh bei BERNOR (1978, S. 14, 15) bestätigt dies erneut. Umso bemerkenswerter sind die —

⁵⁾ Das Catalanium (d. h. Vallesium plus Turolium) wird neuerdings dem Obermiozän — nach einer Regelung durch das „Regional Committee of the Mediterranean Neogene“ — zugerechnet; die Miozän/Pliozän-Grenze ist dadurch — gegenüber der alten Grenzziehung — im kontinentalen Bereich höher gerückt. Aus Gründen der besseren Verständigung folge ich dieser Regelung, obwohl sie — in der absoluten Chronologie — unausgewogen das Miozän sehr verlängert, und das Pliozän auf wenige Millionen Jahre verkürzt.

gewiß seltenen — Cerviden-Funde. Cerviden gelten ja gemeinhin als Waldbewohner, ihre Präsenz in tertiären Säuger-Faunenlisten wird als Hinweis auf die Anwesenheit von Wald, in welcher Form auch immer, gewertet (Galeriewälder, Trocken-, Sumpfwälder, Waldinseln in Savannen etc.).

Nach der faziellen Entwicklung der Sedimente im Fundgebiet bei Kerjaveh, aus dem die zwei oben behandelten Cerviden-Reste stammen (östl. Maragheh; BOY, MEHRNUSCH, TOBIEN in Vorbereitung; s. auch BERNOR 1978, S. 134 ff.), können permanente Wasserkörper (Flüsse, Seen, Teiche) nicht vorausgesetzt werden. Dafür spricht auch das Fehlen von ständigen Wasserbewohnern (Fische, aquatische Mollusken) wie auch von „stream and pool bounded“ niederen Tetrapoden (Krokodile, bestimmte Schildkröten-Gruppen) in den Tierlisten von Maragheh. Damit würden Galeriewälder und — eo ipso — Sumpfwälder als Lebensort für den (oder die) Maragheh-Cerviden ausscheiden. Somit verbleiben Trockenwälder, oder, wahrscheinlicher, Waldinseln in einer Savanne, näher dem Rande, als im Inneren des Sedimentationsbeckens von Maragheh gelegen.

Für *Pliocervus* aus Pikermi, Südrußland und den Cerviden von Mt. Léberon, sowie für die Maragheh-Reste, sofern sie zu *Pliocervus* gehören, ist ferner auffallend, daß sie in der typischen Waldfazies der *Hipparion*-Fauna nördlich der Alpen offensichtlich nicht vertreten sind. Hier sind andere Formen existent (s. THENIUS 1948). Dies spricht im Falle *Pliocervus* für eine ökologische Nische, die eher mit einer Savanne, als mit einer Waldlandschaft verknüpft ist. Die Ansicht von MELENTIS (1968, S. 14) *Pliocervus pentelici* als eine „Steppenart“ zu interpretieren, ist eine andere — schon wegen der Seltenheit des Vorkommens — allerdings weniger wahrscheinliche Alternative. Eher kann die Feststellung von SYMEONIDIS & ZAPFE (1974, S. 132), der Pikermi-Hirsch sei ein Waldbewohner gewesen, auch auf die Maragheh-Funde angewandt und hier durch obige Ausführungen ergänzt werden.

Danksagung

Dem Geological Survey of Iran, Teheran und seinem Abteilungsdirektor Dr. M. MEHRNUSCH sei auch an dieser Stelle für die großzügige Unterstützung und Hilfe während unserer Arbeiten in Maragheh 1967 bestens gedankt. Herrn Dr. E. HEINTZ — Paris bin ich für einen freundlichen Hinweis, den Herren K. SCHUCHMANN und M. SCHMICKING, beide Mainz, Institut für Geowissenschaften, für Präparations-, bzw. Fotoarbeiten, der Deutschen Forschungsgemeinschaft für eine Reisebeihilfe zu Dank verbunden.

Literatur

- BERNOR, R. L. (1978): The Mammalian Systematics, Biostratigraphy and Biochronology of Maragheh and its Importance for Understanding Late Miocene Hominoid Zoogeography and Evolution. — Diss. Univ. of California, XVI+314 S., 22 Abb. — Los Angeles.
- BONIS, L. de & al. (1977): Les Faunes de Vertébrés du Miocène supérieur de Macedoine: Nouveaux résultats. — Cinquième Réunion Annuelle des Sci. de la Terre, Rennes, 19–22 Avril 1977, 1 S.

- DAMES, W. (1883): Hirsche und Mäuse von Pikermi in Attica. — Z. Deutsch. geol. Ges., 35: 92—100, Taf. 5. — Berlin.
- DAWKINS, W. B. (1878): Contributions to the History of the Deer of the European Miocene and Pliocene Strata. — The Quarterly Journ., Geol. Soc. of London, 34: 402—420, 17 Abb. — London.
- DIETRICH, W. O. (1938): Zur Kenntnis der oberpliocänen echten Hirsche. — Z. Deutsch. Geol. Ges., 90/H. 5: 261—267, 3 Abb.
- FAHLBUSCH, V. (1976): Report on the International Symposium on mammalian stratigraphy of the European Tertiary. — Newsl. Stratigr., 5 (2/3): 160—167, 1 Tab. — Berlin, Stuttgart.
- GAUDRY, A. (1867): Animaux fossiles et Géologie de l'Attique. — 475 S., 75 Taf. — Paris.
- (1873): Animaux fossiles du Mt. Léberon; Etude sur les Vertébrés. — 180 S., 14 Taf. — Paris.
- HAUPT, O. (1935): Bemerkungen über die Hirsche aus dem Dinotheriensand Rheinhessens. — Notizbl. Ver. Erdkde., Hess. Geol. L.-Anst. zu Darmstadt, (5) 16: 50—55, Taf. 3. — Darmstadt.
- HEINTZ, E. (1970): Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. — Mém. Mus. d'Hist. natur., n. S., Sér. C, 22: 303 S., 319 Abb., 131 Tab., 40 Taf. — Paris.
- KHOMENKO, J. (1913): La faune méotique du village Taraklia du district de Bendery. I. Les ancêtres des Cervinae contemporains et fossiles. II. Giraffinae et Cavicornia. — Annuaire géol. et min. de la Russie, 15 (4—5): 107—143, Taf. 6—9. — Dorpat.
- KOROTKEVITSCH, E. L. (1965): Über Hirsche aus dem Pliozän des Kutchurgan-Tales und ihre paläogeographische Bedeutung. — Prirodnyaya Obstanovka i Fauna proshlogo, 2: 102—119. — Kiew (Ak. Nauk Ukrain. SSR, Zool. Inst.) (Russisch).
- (1970): Spätneogene Hirsche aus dem nördlichen Schwarzmeergebiet. — 174 S., 56 Abb. — Kiew (Akad. Nauk Ukrain. SSR, Zoolog. Inst.) (Russisch).
- KRETZOI, M. (1968): New generic names for homonyms. — Vertebrata Hungarica, 10/ Fasc. 1—2: 163—166. — Budapest.
- MELENTIS, J. K. (1967): Studien über fossile Vertebraten Griechenlands. 19. Die Pikermifauna von Halmyropotamos (Euböa, Griechenland). I. Teil: Odontologie und Kraniologie. — Ann. Géol. des Pays Helléniques, 19: 283—411, 28 Abb., 26 Tab., Taf. 28—50. — Athènes.
- (1968): Zur Morphologie und systematischen Stellung von *Pliocervus pentelici* (GAUDRY) aus dem Pont von Attika. — Praktika Akad. Athen, 43: 5—16, 1 Abb., 1 Tab., 5 Taf. — Athen.
- OBERGFELL, F. A. (1957): Vergleichende Untersuchungen an Dentitionen und Dentale altburdigaler Cerviden von Wintershof-West in Bayern und rezenter Cerviden. — Palaeontographica, Abt. A., 109, Liefg. 3/6: 71—166, 12 Abb., 4 Tab., Taf. 12—15. — Stuttgart.
- OZANSOY, F. (1965): Étude des gisements continentaux et des mammifères du cénozoïque de Turquie. — Mém. Soc. géol. France, N. S., 44/Fasc. 1, Mém. Nr. 102: 1—92, 10 Taf. — Paris.
- PIDOPLICHKO, I. G. & FLEROV, K. K. (1952): Eine neue Hirsch-Form aus dem Pliozän der südlichen Ukraine. — Dokl. Ak. Nauk. UdSSR., 84 (6): 1239—1242, 2 Abb. — Moskau. (Russisch).
- POHLIG, H. (1911): Über *Cervus loczyi* POHLIG n. sp. — aus: KADIC, O.: Die fossile Säugetierfauna der Umgebung des Balatonsees. — Anhang zu I. B. I. T. Res. wiss. Erforschg. des Balatonsees, 4 S., Taf. 5—6. — Budapest.
- SCHLOSSER, M. (1923): Mammalia-Säugetiere. — in: ZITTEL, K. A.: Grundzüge der Paläontologie II, S. 402—689. — München.
- (1924): Tertiary Vertebrates from Mongolia. — Palaeontologia Sinica, Ser. C., 1/Fasc. 1: 119 S., 5 Abb., 6 Taf. — Peking.

- SICKENBERG, O. & al. (1975): Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie. (Känozoikum und Braunkohlen der Türkei 17). — Geol. Jb., B 15: 167 S., 4 Abb., 8 Tab., 1 Taf. — Hannover.
- SYMEONIDIS, N. K. (1974): Ein vollständiges Geweih von *Pliocervus pentelici* (GAUDRY) aus Pikermi (Griechenland). — Ann. Géol. des Pays Helléniques, 1. Sér., 25: 308—316, 1 Abb., Taf. 25. — Athènes.
- & ZAPFE, H. (1974): Ein bedeutender Fund von *Chalicotherium goldfussi* KAUP (Mammalia, Perissodactyla) aus dem Altplozän von Pikermi (Griechenland). — Anz. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Jg. 1973, 110/H. 1: 132—137. — Wien & New York.
- THENIUS, E. (1948): Zur Kenntnis der fossilen Hirsche des Wiener Beckens, unter besonderer Berücksichtigung ihrer stratigraphischen Bedeutung. — Ann. Naturh. Mus. Wien, 56: 262—308, 10 Abb., 2 Tab. — Wien.
- (1949): Gab es im Wiener Becken eine Pikermifauna? — Anz. math.-naturwiss. Kl. Österr. Akad. Wiss., Jg. 1949/Nr. 8: 185—192. — Wien.
- (1951): Die jungtertiäre Säugetierfauna des Wiener Beckens in ihrer Beziehung zu Stratigraphie und Oekologie. — Erdöl-Zeitung, 1951, Nr. 5: 52—54, 1 Abb. — Wien.
- (1959): Tertiär. 2. Teil: Wirbeltierfaunen. — in: Handbuch der stratigraphischen Geologie, Bd. 3: XI+328 S., 12 Abb., 32 Tab., 10 Taf. — Stuttgart.
- TOBIEN, H. (1956): Zur Ökologie der jungtertiären Säugetiere vom Höwenegg/Hegau und zur Biostratigraphie der europäischen *Hipparion*-Fauna. — Schr. Ver. f. Geschichte u. Naturgeschichte der Baar u. d. angrenzenden Landesteile in Donaueschingen, 24: 208—223, 3 Abb. — Donaueschingen.
- (1968): Paläontologische Ausgrabungen nach jungtertiären Wirbeltieren auf der Insel Chios (Griechenland) und bei Maragheh (NW-Iran). — Jb. Vereinig. „Freunde Univ. Mainz“, 1968: 51—58, 7 Abb. — Mainz. (1968a).
- (1968): Typen und Genese tertiärer Säugerlagerstätten. — Eclogae geol. Helvet., 61: 549—575, 2 Abb. — Basel. (1968b).
- ZAPFE, H. (1949): Die Säugetierfauna aus dem Unterpliozän von Gaiselberg bei Zistersdorf in Niederösterreich. — Jahrb. Geol. Bundesanst., 93: 83—97, 1 Abb. — Wien.
- (1951): Ein Geweihrest aus dem unterpliozänen Süßwasserkalk des Eichkogels bei Mödling. — Anz. math.-naturwiss. Kl. Österr. Akad. Wiss., Jg. 1951/Nr. 6: 135—141. — Wien.
- ZDANSKY, O. (1925): Fossile Hirsche Chinas. — Palaeontologia Sinica, Ser. C, 2/Fasc. 3: 90 S., 4 Abb., 16 Taf. — Peking.

Tafelerklärung

Tafel 1

Fig. 1. Pliocervine, cf. *Pliocervus* sp., Geweihfragment, Turolium, Maragheh (Iran), MG-26; Geological Survey of Iran, Teheran. 1a: Vorderansicht; 1b: Außenansicht; 1c: Hinteransicht; 1d: Innenansicht. Nat. Gr.

Fig. 2. Pliocervine, Mandibelfragment mit P_2 — M_3 dext., Maragheh (Iran), MG-71; Geological Survey of Iran, Teheran. 2a: Außenansicht, nat. Gr.; 2b: Innenansicht, nat. Gr.; 2c: Kauflächenansicht, $\times 1,5$ nat. Gr.

Beide Objekte mit Ammoniumchlorid geweißt

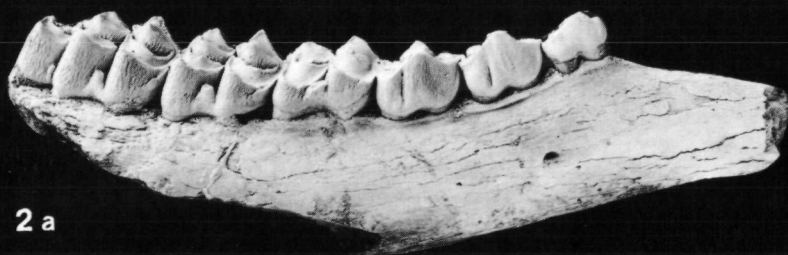


1a

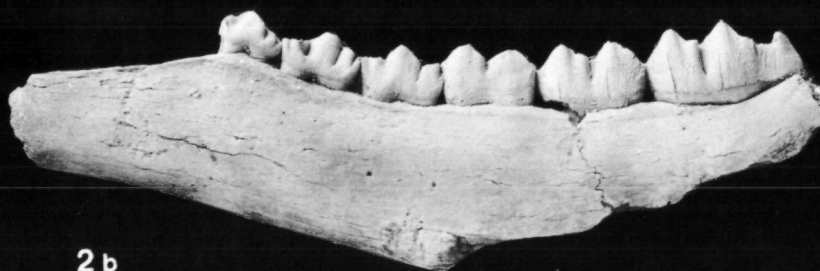
1b

1c

1d



2a



2b



2c

Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	343—349	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	---------	---------------------

Bedeutung der Triasforschungen bei hydrogeologischen Problemen in Ungarn

Von E. VÉGH-NEUBRANDT ¹⁾

(Mit 1 Abbildung)

Manuskript eingelangt am 9. Juli 1979

Die Triasforschung hatte in den letzten Jahrzehnten überall in Europa, sowie auch in Ungarn, an Bedeutung gewonnen. Dieser Aufschwung wurde durch die Tätigkeit von Prof. H. ZAPFE gefördert, indem er das Internationale Korrelationsprojekt für die Trias vorgeschlagen, in die Hand genommen hat, es animierte und organisierte.

Doch die Stratigraphie der Trias hat mit wenig Ausnahmen nur selten eine direkte Beziehung zur Praxis. Das gilt hauptsächlich für Ungarn, wo die Triasbildungen — außer Brennkalken — keine Rohstoffe enthalten. Indirekt hatten sie aber schon immer praktische Bedeutung als Liegendkomplexe der Bauxitlagerstätten und als Reservoir-Gesteine des Karstwassers. Dieses gewinnt mehr und mehr Gewicht einerseits in der Wasserversorgung, andererseits durch die Gefahr von Wassereintrüben in den Bauxit- und Braunkohlenbergwerken, die durch Erschöpfung der Reserven allmählich in tieferen Horizonten arbeiten müssen.

Die sehr mächtige mesozoische Karbonatserie wurde früher unter dem obigen praktischen Gesichtspunkt als eine einheitliche, zusammenhängende Karstmasse betrachtet. Die Prognosen der Wassergefahr wurden auf Analogien mit gut aufgeschlossenen, längst bekannten Bereichen basiert, wie das Doroger und Nyirader Gebiet. Diese Prognosen erwiesen sich oft — trotz der „analogen geologischen Verhältnisse“ — unverlässlich. Meistens erforderte der Aufschluß eine wesentlich geringere Wasserhaltung als erwartet; so im Kohlenbecken von Ajka und im Bauxitbecken von Iszkaszentgyörgy.

Diese Anomalien hat zuerst die Arbeitsgruppe des Forschungsinstitutes für Bergbauwesen untersucht. Als sie aber den Hintergrund der Probleme teilweise in stratigraphischen Ursachen fand, übergab sie die diesbezüglichen Arbeiten der Verfasserin und ihren Mitarbeitern. Nach unseren Ergebnissen stellte sich heraus, daß der geologische Aufbau der verschiedenen Gebirgsteile

¹⁾ Anschrift der Verfasserin: Prof. Dr. E. VÉGH, Institut für Angewandte Geologie der Eötvös-Universität, Muzeum körút 4a, H-1088 Budapest. — Ungarn.

nicht analog ist und daß der Karst des Transdanubischen Mittelgebirges aus mehreren Gründen nicht als einheitlich angesehen werden darf.

Die vom Anis bis zum Lias reichende Karbonatserie enthält mehrere undurchlässige Zwischenglieder.

Die Dolomite und Kalksteine von verschiedenem Alter haben ungleiche originale Porosität und — was noch wichtiger ist — sie reagierten nicht gleich auf die tektonische Beanspruchung, d. h. ihre Zerklüftung ist sehr verschieden.

Die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Gebiete ist nicht dieselbe; so ist auch die Dauer und Intensität der Paläo- und Neokarstifikation unterschiedlich.

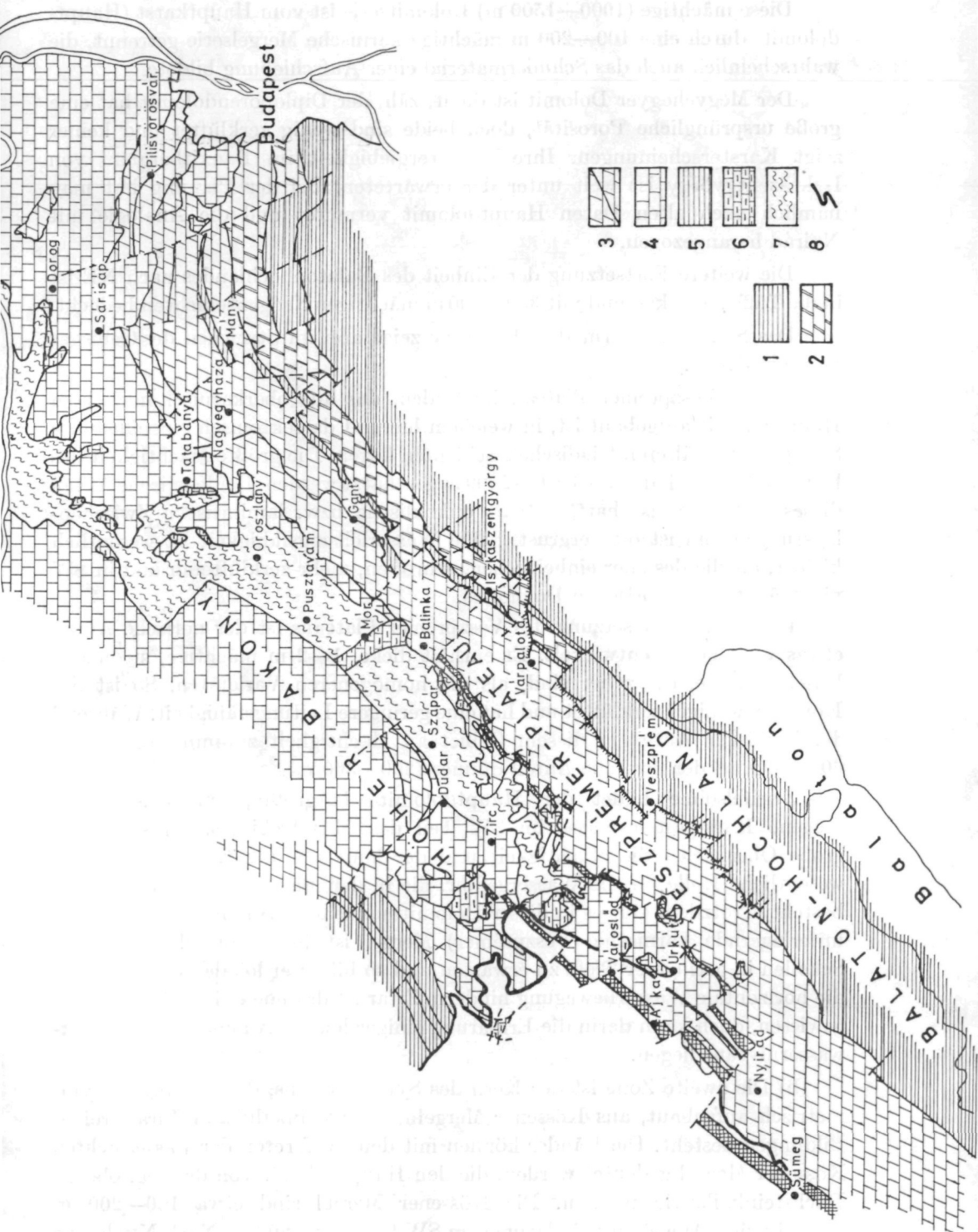
Lithologisch-stratigraphische Bedingungen

Das Transdanubische Mittelgebirge besteht aus zwei großtektonischen Einheiten: dem Balatonhochland und dem Synklinorium des Bakony. Dieses ist auf die Einheit des Balatonhochlandes aufgeschoben.

Das Balatonhochland besteht aus einer vollständigen Schichtfolge, die vom oberen Perm bis zu dem Hauptdolomit reicht. Die Serie enthält mehrere, sogar einige hundert Meter mächtige Kalkstein- und Dolomit-Komplexe (unteranisischer „Mergyehgyer Dolomit“, kordevolischer „Füeder Kalk“ und der Hauptdolomit selbst). Diese liegen zwischen wasserdichten oder nur gering wasserführenden Schichtgliedern und sind tektonisch in einzelne Blöcke isoliert. So konnte hier kein zusammenhängender Karst zustandekommen. Die gewinnbare Karstwassermenge reicht nicht einmal für die Wasserversorgung des Gebietes selbst. Die Aufschiebungslinie im N ist dementsprechend gleich die Südgrenze der Karstgebiete.

In NE, ungefähr an der Linie Várpalota-Balinka, tritt in der Anis-Ladinstufe ein wesentlicher Fazieswechsel auf. Der Mergyehgyer Dolomit vertritt hier fast das ganze Anis. Ladin ist in Plattformsedimenten (Diploporendolomit) entwickelt. Dazwischen liegen die geringmächtigen (20—30 m) hornsteinführenden Kalke, die höchstwahrscheinlich das oberste Anis darstellen.

Abb. 1. Karte des Mesozoikums im Transdanubischen Mittelgebirge und karsthydrogeologischer Charakter der einzelnen Einheiten. — Erklärung: 1. Perm-triadische Komplexe aus vorwiegend wasserdichten Schichten und isolierten kleineren Karsteinheiten. 2. Anisisch-ladinischer Dolomitkomplex des Mergyehgyer- und des Diploporendolomites. Nur wenig geeignet für Verkarstung, stark denudiert, größtenteils mit Neogen bedeckt. 3. Karnisch-norischer Hauptdolomit, im oberen Teil wegen Zerklüftung mit großer Wasserleitungsfähigkeit. 4. Norisch-rhätischer Dachsteinkalk, sehr verkarstungsfähig. 5. Kössener Mergelserie, wasserdicht, im SW-Teil des Gebirges bedeutend (mit Kreuzschraffur). 6. Jurabildungen für Verkarstung wenig geeignet. 7. Kretazische Komplexe, undurchlässig mit Kalkstein-Zwischengliedern lokaler Bedeutung. 8. Grenze der Verbreitung der Oberkreide, als jüngstem Glied mit teilweise verkarsteten Hippuritenkalcken



Diese mächtige (1000—1500 m) Dolomitserie ist vom Hauptkarst (Hauptdolomit) durch eine 100—200 m mächtige karnische Mergelserie getrennt, die wahrscheinlich auch das Schmiermaterial einer Aufschiebung bildete.

Der Megyehegyer Dolomit ist dicht, zäh, der Diploporendolomit hat eine große ursprüngliche Porosität, doch beide sind wenig zerklüftet und keiner zeigt Karsterscheinungen. Ihre Wasserergiebigkeit im Bauxitbergbau von Iszkaszentgyörgy ist weit unter der erwarteten. Bei der Planung hat man nämlich nach alten Daten Hauptdolomit vermutet und die Analogie mit Nyirád herangezogen.

Die weitere Fortsetzung der Einheit des Balatonhochlandes nach NE ist in die Tiefe gesunken und mit 300—500 m mächtigen Neogenschichten bedeckt.

Das Synklinorium des Bakony zeigt drei im Streichen des Gebirges liegende Zonen.

a) Das Veszprémer Plateau im Süden, das aus oberkarnisch-norischem Hauptdolomit aufgebaut ist, in welchem hie und da tektonisch eingeklemmte Schuppen von älteren triadischen Schichten liegen. Die größte Mächtigkeit des Hauptdolomites kann auf 1000—2000 m geschätzt werden. Der karnische Anteil dieses Dolomites ist hart, enthält onkoidische bzw. laminitische Zwischenlagerungen und ist oft vergrust. Seine Wasserleitungsfähigkeit ist wesentlich kleiner, als die des eher einheitlichen, schroffen, mehr zerklüfteten und in SW viel mächtigeren norischen Dolomites.

In der NE Fortsetzung des Veszprémer Plateaus ist der norische Anteil etwas verschieden entwickelt. Er enthält dicke, 1—2 m mächtige, stromatolitische Bänke, die zäher sind, als die homogenen Varietäten. So ist der Komplex weniger zerklüftet und hat eine geringere Leitungsfähigkeit. Während der karnische Anteil in diesem Gebiet an Mächtigkeit zunimmt (bis 500—600 m), wird der norische Anteil dünner (200—300 m).

Zweifelsohne bildet der Hauptdolomit die größte, am meisten homogene Karstgesteinsmasse im SW Teil des Mittelgebirges. Es spielt die große Oberfläche, die Mächtigkeit und der langdauernde Karstprozess eine wesentliche Rolle für die Wassergefahr, die in den Bauxitgruben von Nyirád besteht. Trotzdem gibt es in dieser Dolomitmasse auch Inhomogenitäten. Der unterlagernde karnische (Veszprémer) Mergel ist in tektonisch gehobenen Schollen in geringerer Tiefe zu erwarten und so bildet er lokale Schwellen, die die horizontale Wasserbewegung hindern. Zwar ist das noch nicht direkt nachgewiesen, doch kann darin die Erklärung einiger lokaler Anomalien des Karstwasserniveaus liegen.

b) Die zweite Zone ist der Kern des Synklinoriums, der ein wenig asymmetrisch aufgebaut, aus Kössener Mergeln, Dachsteinkalk und Jura-Kreide-Bildungen besteht. Die Ränder können mit dem Auftreten der wasserdichten Kössener Mergel gedeutet werden, die den Hauptdolomit von der sog. oberen Dachsteinkalkserie trennen. Die Kössener Mergel sind etwa 160—200 m mächtig, der Dachsteinkalk darüber im SW höchstens 200 m. Nach Nordosten

keilen aber die Kössener Schichten aus, die Dachsteinkalke treten hier schon im mittleren Nor auf und werden auf Kosten des Hauptdolomites und der Kössener Schichten allmählich mächtiger (500—600 m).

Der Dachsteinkalk ist ursprünglich sehr dicht, enthält aber Klüfte, die sich durch Auflösung vergrößerten. Das Gestein neigt also sehr zur Verkarstung und wo dieser Prozess fortgeschritten ist, stellt es das gefährlichste Liegende für den Kohlenbergbau (Tatabánya, Dorog) mit plötzlichen, unerwarteten und unprognostizierbaren riesigen Wassereinbrüchen (50—100 m³/Min) dar.

Damit scheint im Widerspruch zu stehen, daß sich solche Wassereinbrüche im Ajka-Halimba-Urkut-Gebiet noch nie ereigneten. Das hängt mit der geringeren Mächtigkeit des hiesigen Dachsteinkalkes zusammen, der nach unten durch Kössener Schichten isoliert ist und außerdem nie für längere Zeit über das Karstwasserniveau gelangte.

Der Jura ist im SW mehr oder weniger lückenlos, im NE dagegen lückenhaft und geringmächtiger entwickelt. Er besteht aus hornsteinführenden Kalcken, Hornstein, tonigen Kalken, Knollenkalken und Biancone Mergel. Insgesamt ist die Serie für Verkarstung ungeeignet und hat geringe Leitungsfähigkeit.

Dasselbe gilt auch für die Kreide-Schichtfolge, die zwar drei Kalkstein-Horizonte führt, wie den regional verbreiteten aptischen Krinoidenkalk, Requienien- und Orbitolinen-Kalk im mittleren Bakony und den Hippuriten-Kalk im SW-Bakony. Diese Horizonte sind aber im Liegenden durch Zwischenlagerungen und im Hangenden von einander und von anderen Karbonatkomplexen isoliert. Sie bedeuten nur dann Wassergefahr im Bergbau, wenn sie an Querbrüchen mit dem Hauptkarst in Kontakt kommen. Ausnahme ist der Hippuriten-Kalk, der teilweise auf den Hauptdolomit transgrediert.

c) Die dritte Zone, die Nordflanke des Synklinoriums ist der eigentliche hohe Bakony. Gegenüber der Südflanke (Veszprémer Plateau) überwiegt hier der Dachsteinkalk, der Hauptdolomit tritt in Einzelschollen und am N-Rand auf. Hier gibt es noch Reste des karnischen Mergels, der aber größtenteils an einer Verwerfung von mehreren hundert Metern Sprunghöhe in die Tiefe der Kleinen Ungarischen Ebene gesunken ist. Ebenso ist die Fortsetzung der Zone in Richtung NE von einigen hundert bis tausend m mächtigem Tertiär bedeckt. Die Zone hat Bedeutung in der Wasserversorgung des Gebietes und die über 1000 m tiefen Bohrungen produzieren Thermalwasser, das vielfältig genützt wird.

Zeit und Raum der Karstprozesse

Der Fortschritt der Verkarstung ist durch die Dauer des Prozesses, durch klimatische Verhältnisse während des Prozesses, durch den gleichzeitigen und nachträglichen Abtragungsgrad der Karstgesteine und durch die Ausfüllungen der Karsträume bedingt.

Bis Ende des Jura herrschte in diesem Gebiet eine praktisch kontinuierliche marine Sedimentation. In der unteren Kreide bildete sich in großen Zügen das

Synklinorium des Bakony mit gleichzeitiger intensiver Abtragung und Verkarstung an dessen Süd- und Nordflanke. Unter den warmen, alternierend feuchten und trockenen klimatischen Verhältnissen fand die Bauxitbildung statt. Während dieser Periode setzte sich im Kerngebiet des Synklinoriums die marine Ablagerung fort.

Nach dieser regionalen terrestrischen Periode wurde das Festland zuerst in der Umgebung von Ajka mit jüngeren Sedimenten bedeckt, die von der oberkretazischen Braunkohlen-Formation repräsentiert sind.

Diese Formation bedeckte teilweise auch die vorher abgelagerten Bauxitlinsen und Lagerstätten. Hier war also eine kurze Paläokarst-Periode, die aufgrund der basalen Dolomit-Trümmergesteine mit einer intensiven Abtragung endete. Diese Denudation planierte die Karstformen ein und verursachte die Ausfüllung der noch existierenden Risse und Klüfte. Das ist ein Grund dafür, daß der Kohlenbergbau von Ajka und der Bauxitbergbau von Halimba keine Wasserprobleme haben, obwohl der Obere Dachsteinkalk das Liegende der Lagerstätten bildet. Es spielt natürlich auch eine große Rolle, — wie schon früher erwähnt — daß dieser Kalk verhältnismäßig geringmächtig und von Kössener Mergel unterlagert ist.

An den anderen terrestrischen Gebieten wurde der Karstprozess durch den Sedimentationszyklus des Eozän unterbrochen. Die Eozänsedimente haben sich in Buchten und komplizierten Beckensystemen abgelagert und enthalten eine der wichtigsten Braunkohlenformationen von Ungarn. Nach kurzer Unterbrechung der Sedimentation und nach lokaler Abtragung der Eozänkomplexe fand die Oligozän-Transgression statt, die die Grenzen der Eozänablagerungen in W- und N-Richtung überschritt, nach S aber den Rand des Veszprémer Plateaus nicht querte. Durch weitere Transgression sind die Miozän- und Pliozän-Sedimente allgemein verbreitet. Sie sind aber heute nur als mehr oder weniger isolierte Flächen vorhanden, wenn man von den das Gebirge umgebenden Becken absieht (Kleine Tiefebene, Zalaer und Somogyer Hügelland), wo sie enorme Mächtigkeiten erreichten.

Während der Entwicklungsgeschichte des Transdanubischen Mittelgebirges können somit fünf regionale Paläoverkarstungs-Perioden nachgewiesen werden, woran sich die rezente Neoverkarstung anschließt. 1. Zwischen Tithon und Apt, 2. Vor dem Senon, 3. Vor dem Eozän, 4. Vor dem Oligozän, 5. Vor dem Pliozän und 6. Neoverkarstung.

Jede Periode folgte nach bedeutenden tektonischen Bewegungen und Hebungen und hat mit Abtragung der Sedimente von hoher morphologischer Lage und Aufschließen der Karstkomplexe begonnen. Jede endete mit einer Immersion oder Transgression.

Die Zeitdauer dieser Perioden entspricht theoretisch den einzelnen Sedimentationslücken. Die Feststellung der wirklichen Dauer der Paläoverkarstung ist aber schwierig, weil die Zeit der Abtragung der Deckensedimente wegen der verschiedenen Intensität der Hebung und der Denudationsprozesse nur schwer zu berechnen ist. Weitere Schwierigkeiten werden dadurch verursacht,

daß man die inzwischen mit später erodierten jüngeren Sedimenten bedeckte Gebiete so betrachtet, als wären sie einer kontinuierlichen Verkarstung ausgesetzt gewesen. In dieser Hinsicht muß eine detaillierte paläogeographische Analyse der Formationen und Untersuchung der Abtragungsprodukte durchgeführt werden.

Nach den jetzigen allgemeinen Kenntnissen können wir folgende Typen unterscheiden:

1. Gebiet ohne bzw. mit minimaler Verkarstung und mit ausgedehnten Jura- und Unterkreide-Sedimenten. Diese entsprechen in großen Zügen dem Bereich des Synklinoriumkernes.

2. Gebiete wo nur eine Verkarstungsperiode stattfand. Es sind die mit Apt-Turon oder Senon bedeckten Teile im nördlichen Vorland des Vértess-gebirges bzw. im Ajka-Halimbaer Becken, am Rand des Synklinoriumkernes.

3. Gebiete mit Superposition von mehreren Verkarstungsperioden an den vom Tertiär bedeckten Flanken des Synklinoriums.

4. Gebiete der Neoverkarstung, wo verschiedene Paläokarstprozesse nicht mehr zu unterscheiden sind.

Der Fortschritt der Verkarstung wird theoretisch mit der Zeit, d. h. mit der Superposition der Prozesse, größer. In der Wirklichkeit muß man das Verhältnis der Abtragung der schon verkarsteten Gesteine zu dem Verkarstungsprozess beachten. So z. B. in der Umgebung von Nagyegyháza-Mány ist vor der Eozän-Bedeckung des Karstes eine 800—1000 m mächtige Gesteinsmasse abgetragen worden. Dagegen fehlen im Doroger Gebiet nur 200—300 m von der Trias, die hier mit demselben Eozän bedeckt ist. Das deutet auf großen Unterschied der Intensität der Abtragung hin und das zeigt sich auch darin, daß der Untergrund der Nagyegyháza-Mányer Becken kaum, der des Doroger Beckens aber stark verkarstet ist.

Die Ausfüllungen der Klüfte sind auch von großer hydrogeologischer Bedeutung. In den abgedeckten Karstgesteinen findet man sehr verschiedene Ausfüllungen, wie Bauxit, Tone, Mergel, Sandsteine des Hangenden, Kalzit und hydrothermale Mineralien in gewissen Gebieten (Kiesel, Baryt, Limonit, Aragonit usw. z. B. im Budaer Gebirge).

Bei Dolomiten kann auch der Grus des Gesteines selbst als Füllmaterial dienen. Leider zeigen die Ausfüllungen keine Regelmäßigkeit; so müssen sie immer an Ort und Stelle untersucht werden, zusammen mit der Zerklüftung, um ihren Einfluß auf die Wasserleitungsfähigkeit zu beurteilen.

Das Thema dieser Arbeit ist noch bei weitem nicht erschöpft und in der Zukunft haben wir uns noch weiter mit der Detailuntersuchung einiger praktisch wichtiger Gebiete des Ungarischen Mittelgebirges zu beschäftigen.

A Third Contribution to the Fossil Small Mammal Fauna of Kohfidisch (Burgenland), Austria

By FRIEDRICH BACHMAYER ¹⁾ and ROBERT W. WILSON ²⁾

(With 9 textfigures and 3 plates)

Manuskript eingelangt am 14. Juli 1980

Zusammenfassung

Die Fortsetzung der Bearbeitung der Kleinsäuger von Kohfidisch (Burgenland), Österreich hat *Leptodontomys* (Eomyidae) und *Paraglitirulus* (Gliridae) als weitere Elemente der Fauna ergeben. Noch wichtiger ist aber die Erkenntnis vom Auftreten graphiuriner Schläfer, einer Gruppe, die sonst nur südlich der Sahara bekannt ist.

Die Untersuchung der Variabilität mehrerer Arten von Kohfidisch zeigt eine nicht unerwartete morphologische Schwankungsbreite (*Galerix zapfei*, *Anourosorex kormosi*, *Protozapus intermedius*, *Kowalskia fahlbuschi*, *Progonomys woelferi* und *Parapodemus lugdunensis*). Bei *Kowalskia fahlbuschi* aber ist das topotypische Material von Kohfidisch etwas verschieden von anderen dieser Art zugezählten Belegen von Fundorten im Wiener Becken und in Spanien. Es ist weder gewiß, ob diese Unterschiede geographisch oder stratigraphisch bedingt sind oder ob beides zusammenwirkt, noch ist eine besondere nomenklatorische Berücksichtigung dieser Differenzen geklärt.

Probleme der Messung bei fossilen Kleinsäufern werden diskutiert und es wird eine zahlenmäßige Übersicht der untersuchten Exemplare gegeben.

Abstract

Continuing study of small mammal remains from Kohfidisch (Burgenland), Austria, has added *Leptodontomys* (Eomyidae) and *Paraglitirulus* (Gliridae) to the fauna. More important, is the recognition of what appears to be graphiurine dormice, a group otherwise known only from south of the Sahara Desert.

Study of variation in several Kohfidisch species (*Galerix zapfei*, *Anourosorex kormosi*, *Protozapus intermedius*, *Kowalskia fahlbuschi*, *Progonomys woelferi*, and *Parapodemus lugdunensis*) shows a not unexpected variation in morphology. In *Kowalskia fahlbuschi*, however, the topotype Kohfidisch sample is somewhat different from other samples referred to that species from localities in the Vienna Basin and Spain. Whether these differences are geographic, temporal, or a combination of the two is not certain, nor is the proper nomenclatural treatment of these differences evident.

A brief discussion of problems of measurement of small fossil mammals, and a „census“ of the specimens studied are also given.

¹⁾ Division of Geology and Paleontology, Naturhistorisches Museum, A-1014 Wien I., Burgring 7. — Austria.

²⁾ Division of Vertebrate Paleontology, Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, Kansas, 66045. — USA.

Introduction

Work on the small mammal fauna of the fissures at Kohfidisch, the Burgenland, was continued in the springs of 1978 and 1979, and the present contribution has resulted.

Several additions and updating of taxonomic assignments are noted herein, but most of the present paper is concerned with the variation contained in the several previously recorded species known by large numbers of specimens. A census of the total specimens studied in work to date, but not of the total fauna is also included.

Acknowledgments

The second author wishes to acknowledge once again the hospitality offered him by the Staff of the Museum of Natural History of Vienna. This includes use of one of the guest rooms for two six-weeks periods, as well as for many other courtesies. Additionally, the Ministerium für Wissenschaft und Forschung made available a grant of funds for subsistence in both 1978 and 1979. Finally, the National Geographic Society supplied funds for travel and partial subsistence in 1978.

We wish here also to gratefully acknowledge the work of Frl. Christa BACHMAYER, who has done much of the preliminary segregation of the small mammal specimens in recent years.

Census of Kohfidisch Small Mammals

This census is not an accurate projection of the relative abundance of specimens in the Kohfidisch collection. Much material of such abundant species as *Anourosorex kormosi* and *Progonomys woelferi* was not isolated from lots (in vials) of jaws and teeth of various other small mammals, and single teeth were rarely extracted for study. On the other hand, every specimen of rare species, whether jaw or single tooth, was isolated and labelled. Such as it is, counting of individual specimens gave the following results.

Taxonomic Unit	Count
Insectivora	
Erinaceidae	
<i>Galerix</i> cf. <i>G. socialis</i>	52
<i>Galerix zapfei</i>	72
<i>Galerix</i> , undifferentiated	130
<i>Lanthanotherium</i> sp.	1
<i>Erinaceus</i> ? sp.	7
Soricidae	
<i>Pentenyia dubia</i>	71
<i>Petenyiella repenningi</i>	90

<i>Anourosorex kormosi</i>	150
Neomyine ? sp.	19
Talpidae	
<i>Desmana pontica</i> ?	24
Cf. <i>Desmanella crusafonti</i>	18
<i>Talpa gilothi</i>	6
Talpid sp.	3
Miscellaneous Insectivora	6
Chiroptera	
Megadermidae	
<i>Megaderma vireti</i>	36
Rhinolophidae	
<i>Rhinolophus delphinensis</i>	74
<i>Rhinolophus grivensis</i>	7
Vespertilionidae	
<i>Myotis</i> nr. <i>M. boyeri</i>	4
<i>Plecotus</i> (<i>Paraplecotus</i>) sp.	1
Cf. <i>Myotis</i> sp.	1
Chiroptera, unsorted	59
Lagomorpha	
Ochotonidae	
<i>Prolagus</i> cf. <i>P. oeningensis</i>	97
Rodentia	
Sciuridae	
<i>Spermophilinus</i> cf. <i>S. bredai</i>	28
<i>Pliopetaurista</i> cf. <i>P. bressana</i>	9
Castoridae	
Cf. <i>Chalicomys jaegeri</i>	1
Gliridae	
<i>Muscardinus austriacus</i>	47
Cf. <i>Myomimus dehmi</i>	24
Cf. <i>Myomimus multicristatus</i>	17
<i>Paraglrulus</i> cf. <i>P. lissiensis</i>	11
<i>Myomimus</i> ? sp.	2
<i>Graphiurops austriacus</i>	5
Zapodidae	
<i>Protozapus intermedius</i>	26
Eomyidae	
<i>Keramidomys</i> sp.	1
<i>Leptodontomys</i> sp.	1
Eomyid ? sp.	1

Cricetidae

<i>Kowalskia fahlbuschi</i>	110
<i>Epimeriones</i> cf. <i>E. austriacus</i>	3
<i>Promimomys</i> (<i>Prosomys</i>) sp.	1
<i>Prospalax petteri</i>	55

Muridae

<i>Progonomys woelferi</i>	177
<i>Parapodemus lugdunensis</i>	59

Hystriidae

<i>Hystrix</i> cf. <i>H. suevica</i>	18
--------------------------------------	----

Total counted:	1524
----------------	------

Genera in actual order of scoring (in high counts may be based largely on single teeth)

Common

(1) <i>Galerix</i>	254
(2) <i>Progonomys</i>	177
(3) <i>Anourosorex</i>	150
(4) <i>Kowalskia</i>	110
(5) <i>Prolagus</i>	97
(6) <i>Petenyiella</i>	90
(7) <i>Rhinolophus</i>	81
(8) <i>Petenya</i>	71
(9) <i>Parapodemus</i>	59
(10) <i>Prospalax</i>	55

Fairly Abundant

(11) <i>Muscardinus</i>	47	
(12) <i>Myomimus</i>	43	
(13) <i>Megaderma</i>	36	
(14) <i>Spermophilinus</i>	28	
(15) <i>Protozapus</i>	26	
(16) <i>Desmana</i>	24	
(17) <i>Neomyine</i> ?	19	
(18) Cf. <i>Desmanella</i>	18	tied
(19) <i>Hystrix</i>	18	tied
(20) <i>Paragliderulus</i>	11	

Rare

(21) <i>Pliopetaurista</i>	9
(22) <i>Erinaceus</i> ?	7
(23) <i>Talpa</i>	6
(24) <i>Myotis</i>	4
(25) <i>Epimeriones</i>	3

and finally one each

Lanthanotherium

Plecotus

Cf. *Myotis*

Cf. *Chalicomys*

Keramidomys

Leptodontomys

Promimomys

Considering the limitations of the census, it did not seem of any use to attempt minimum counts. The main advantage of the census would seem to lie in demonstrating what is common in the collection studied to what is rare.

Accuracy of Measurements and Counts

Making tooth measurements that are useful to other workers has always been a difficult problem to solve in the study of small mammals. It is becoming less so as measuring devices become more sophisticated, but not every one has available at all times such expensive equipment as the Leitz Ortholux microscope with measuring clocks. More often less expensive devices must be used, even calipers of all stages of accuracy. All of these must be calibrated against a standard engraved scale in order to determine the inaccuracies built into the equipment itself, but almost never is any reference to such a calibration made in the literature. A specific example of such error is the rating of the objective. It may be marked as X 1 if fixed, or at a mark indicating the same thing if a zoom, but it can not be exactly this. Errors in the calibration scale itself probably can be safely ignored, but oculars introduce additional error, and are, of course, frequently interchanged, and the kind with travelling cross hairs are certainly not matched with the objectives at the factory. Checking against an engraved scale will make this kind of error of no importance if agreement is reasonable. It is possible, however, with any kind of moving part to have slippage during translation or creep after travel has stopped.

Aside from the above, the operator himself introduces error, and perhaps the principal component. With any measuring device it is rarely possible to repeat the measurement, especially after a lapse of considerable time, and repeat the figures. SIMPSON, ROE & LEWONTIN (1960, p. 6) made an experiment of measuring a tooth with caliper calibrated to 0.1 mm and under a low power binocular microscope on five consecutive days. The results were: 13.0 mm, 13.3, 13.2, 13.1, 13.0, and 12.9. With more accurate equipment and smaller objects the decimal point shifts but the fluctuation remains in the last digit.

There seems to be reason to believe that measuring of teeth in jaws results in slightly smaller length dimensions than with isolated teeth. Refocusing of the microscope during measuring will also introduce variation. Lastly, imprecise orientation of specimens should introduce variation in measuring amounting to several hundredths of a millimeter.

The apparatus used in the measurements of this paper was a Zeiss binocular with Zeiss micrometer ocular reading to 0.01 mm. Immediate repeatability without shifting the specimen seemed to be in the 0.01—0.02 range, but greater when the specimen was reoriented at a later time. One-hundredth of a millimeter is a small unit with this apparatus as may be seen by failure to clearly resolve 0.01 lines on an engraved scale. Many small inaccuracies should, however, cancel out in measuring a large number of specimens and averaging.

The Zeiss measuring ocular was used with a X 1.0 objective. Measuring against a standard engraved scale showed that a measurement by this device with the X 1.0 objective was 4.6 per cent too small, and the resulting measurement should be multiplied by a correction factor of 1.048. All dimensions cited in the present paper are after correction. Inaccuracies of the instrument itself are further revealed by shifting to other objective powers. These others were measured against the same engraved scale, and corrected for the particular objective power. Results were as follows:

X 0.6	4.5 per cent too small (average of three trials)
X 1.0	4.6 per cent too small (average of six trials)
X 1.6	4.5 per cent too small (average of three trials)
X 2.5	1.6 per cent too small (average of three trials)
X 4.0	2.5 per cent too small (average of three trials).

Some of this fluctuation may be owing to greater ease of measuring the scale at higher magnifications, but deviation from the marked magnifications must be involved as well.

How much these several factors (and some not discussed) affect size comparisons between samples is difficult to estimate. The present measurements with the Zeiss device do give nearly consistently smaller dimensions than our previously published measurements using calipers (1970, 1978). Two examples will demonstrate this.

Protozapus intermedius: Holotype

	M ₁ , L	M ₁ , W	M ₂ , L	M ₂ , W
1970	1.2	1.0	1.0	0.9
Zeiss	1.12	0.99	0.99	0.95

Kowalskia fahlbuschi: Holotype

	M ₁ , L	M ₁ , W	M ₂ , L	M ₂ , W	M ₃ , L	M ₃ , W
1970	2.3	1.5	1.8	1.5	1.6	1.5
Zeiss	2.21	1.39	1.60	1.31	1.51	1.43

Some of the Kohfidisch specimens were measured by A. VAN DE WEERD of Utrecht University using Leitz equipment as well as by us in Vienna, thus giving the opportunity to compare the combined effect of different workers and different equipment. Means, when a large number of specimens are involved,

should cancel out lack of repeatability of measurements by the individual operator, and the first two comparisons are of means only. What remains as differences should be variation between operators and between equipment. The third comparison is of a single specimen of *Parapodemus lugdunensis*.

Progonomys woelferi (v. D. WEERD measurements given second)

	M	N	S	Percent Difference
M $\bar{1}$, L:	1.95	21	0.07	—1
W:	1.21	21	0.05	+2
M $\bar{2}$, L:	1.45	24	0.05	—1
W:	1.28	24	0.04	0
M $\bar{1}$, L:	1.97	27	0.07	
W:	1.19	27	0.05	
M $\bar{2}$, L:	1.46	33	0.06	
W:	1.28	33	0.04	

Parapodemus lugdunensis

	M	N	S	Percent Difference
M $\bar{1}$, L:	1.67	8	0.09	—2
W:	1.02	8	0.05	+2
M $\bar{2}$, L:	1.25	10	0.07	0
W:	1.11	10	0.03	+2
M $\bar{1}$, L:	1.70	8	0.09	
W:	1.00	7	0.05	
M $\bar{2}$, L:	1.25	10	0.05	
W:	1.09	10	0.04	

Parapodemus lugdunensis: M $\bar{1}$ —M $\bar{3}$, left

	M $\bar{1}$, L	M $\bar{1}$, W	M $\bar{2}$, L	M $\bar{2}$, W	M $\bar{3}$, L	M $\bar{3}$, W
B & W:	1.98	1.16	1.33	1.15	0.80	0.82
v. D. WEERD:	1.92	1.13	1.32	1.13	0.78	0.80
% diff.:	+3	+3	+1	+2	+2.5	+2

Comparison of means in the two sets of measurements show a fluctuation of two percent too small to two percent too large. We think this is an acceptable difference. Any less would seemingly involve one worker and one instrument making all measurements. The measurements of the individual of *Parapodemus lugdunensis* shows, as would be expected, greater discrepancies. Here our measurements are one percent to three percent larger. The absolute largest error is 0.06 mm, but four of the six measurements are only one to two hundredths apart, a surprisingly close agreement all things considered. To expect much closer agreement is to put reliance in the hundredths column

where accuracy is dropping off rapidly. For very small teeth of less than a millimeter in a dimension this is unfortunate because in percent a 0.1 mm may be important.

Counts

Certain variables such as strength of mesolophid are difficult to report with any consistency. Reliance in the present work is placed entirely on visual impression. VAN DE WEERD (1976, p. 52) reported for his work that results of repeated countings on the same feature appeared to differ up to ten percent. Obviously, different observers reporting on different assemblages will introduce artificial differences difficult to evaluate even with abundant text-figures as a guide. It is all too easy to introduce a false sense of accuracy into our observations and descriptions. BACHMAYER & WILSON (1970) have been cited several times for inadequate treatment of some of the common material from Kohfidisch. This present work is an attempt to meet some of these criticisms. Yet it seems to one of us (WILSON) that the only solution is to have one worker study all the material of a given species from all the principal localities, rather than depend on extensive studies of various workers each working largely on his or her own collections. We do believe that there are important distinctions to be made among fossil populations, but that faunal studies, by their very nature, can hardly accomplish the necessary exactness (in this regard see for example the comments of RAMAEKERS 1975, p. 106—108).

Remarks on Kohfidisch Taxa

Family Erinaceidae

Galerix zapfei BACHMAYER & WILSON, 1970

Lower dentition:

RÜMKE (1976, p. 269), in discussing the relationships of *Galerix atticus*, has indicated the great similarity of the lower molars of *G. zapfei* to this species. At the same time, she stated that the figures in our 1970 paper do not agree with our description, and moreover, that RABEDER's figure of $M\bar{1}$ of the holotype of *G. zapfei* (1973) is, "certainly different from *G. atticus*." In fact, $M\bar{1}$ of the holotype of *G. zapfei* (BACHMAYER & WILSON 1970, pl. 5, fig. 7) is reasonably close to RABEDER's figure. It is also much like RÜMKE's figures 6 and 9, pl. 1, and is less like figures 4 or 8, pertaining to *G. moedlingensis* of Pikermi. Other Kohfidisch specimens of *G. zapfei* seem identical in structure of $M\bar{1}$ and $M\bar{2}$ to those of *G. atticus*.

RÜMKE has cited as a distinctive feature of *G. atticus* in comparison with *G. zapfei* the two-rooted $P\bar{2}$ of the former versus the single-rooted $P\bar{2}$ of the latter. It should be noted, however, that in *G. atticus*, $P\bar{2}$ is represented only by a single specimen with "roots broken off" [although] "the constriction of the crown enamel shows that the tooth had two roots" (p. 268). In *G. zapfei*, however, $P\bar{2}$ is known only by its single-socketed alveolus. We may not be

comparing the same thing. The one clear thing is that the talonid construction of $M\bar{1}$ and $M\bar{2}$ of *G. zapfei* is more like that of *G. atticus* than it is like that of *G. moedlingensis*.

It is curious in view of the large number of *Galerix zapfei* specimens available from Kohfidisch that no jaws are represented in which a single-rooted $P\bar{2}$ is still present. One explanation is that single-rooted teeth fall out of the jaw more frequently than do two-rooted teeth. It also seems likely that not all specimens of *G. zapfei* have single-rooted $P\bar{2}$'s, as the following counts suggest.

$P\bar{2}$ present and double-rooted	Double-rooted socket for $P\bar{2}$	Single socket for $P\bar{2}$	<i>G. zapfei</i> lower molars	<i>G. „socialis“</i> type lower molars
10	21	37	51	17

These counts give a total of 48 specimens with double-rooted $P\bar{2}$'s or double-rooted sockets, associated with *G. socialis* type lower molars or with molars but lacking $P\bar{2}$ or its alveolus, or vice versa, versus a total of 88 specimens pertaining to *G. zapfei*. As a $P\bar{2}/M\bar{1}-M\bar{2}$ ratio, *G. zapfei* is represented by 37/51, as opposed to 31/17. Assuming that in fragmented specimens there should be present as many molar dentitions as premolar, and the counts sustain this assumption, there is then a decided overabundance of double-rooted $P\bar{2}$'s and sockets, suggesting that *G. zapfei* must have on occasion double-rooted sockets, in fact in 27 percent of the above sample. Thus, our previous statement of 1970 (p. 545) on the morphologic variations in $P\bar{1}-P\bar{2}$ should be modified to read: "(4) *Galerix zapfei*. Kohfidisch. $P\bar{2}$ with single undivided alveolus in majority of cases, but probably some which are double-rooted. $P\bar{3}$: mostly with a small paraconid; heel weak, and, in most cases with high point of heel on lingual side. $P\bar{4}$: heel weak."

Upper dentition:

It does not seem possible to separate the upper dentition of *Galerix zapfei* from the second Kohfidisch species. Certain specimens suggest a separation, but nothing seems consistent. The Kohfidisch uppers collectively are all beyond *G. socialis* in the nearly always divided mesostyle of the molars, and some of these must represent this second species, and some *G. zapfei*. The uppers are intermediate between those of Vösendorf and Eichkogel as RABEDER has reported (1973, p. 440), but the collection spread of the Kohfidisch specimens includes about every feature of specimens from both these localities.

In $M\bar{1}$ there is a rather consistent straightness to the posterior wing of the paracone, and the protoconule lacks in most instances the small posterior arm or fork seen in *G. moedlingensis*. $M\bar{3}$ is variable as might be expected, but in most, if not all, a distinct metacone cusp is present as in *G. moedlingensis*. There seems to be some, but slight, correlation of (a) more open valley between mesostyles, lack of a forked protoconule in $M\bar{1}-M\bar{2}$, and less built up metacone

on M_3 on the one hand, and (b) less separation of mesostyles, forked protoconule in M_1 — M_2 , and a more built up metacone on M_3 . It is possible that (a) refers to *G. zapfei* and (b) to the second species, but the separation is poor at best. *G. atticus* may eventually prove to be a synonym of *G. zapfei*.

Galerix cf. *G. moedlingensis*

Galerix exilis, BACHMAYER & WILSON, 1970

Galerix cf. *G. socialis*, BACHMAYER & WILSON, 1978

In regard to the lower dentition it is difficult to see clear differences from those of *G. socialis*, although the upper molars are all more advanced. With almost equal propriety, this species could be referred to as *G. cf. voesendorfensis*, but the stratigraphic position favors tentative assignment to *G. moedlingensis*. Evidence at present is not sufficient to justify a new specific name.

Erinaceus ? sp.

Plate 3, Figures 14, 14a

Since the 1978 report, another upper molar has been recovered, but, more importantly, Professor Helmuth ZAPFE has kindly furnished us with a fragment of left lower jaw with P_4 — M_2 , alveolus for P_2 , and partial alveolus of M_3 . This latter specimen is characterized by large size, exceeding in dimensions those of any *Erinaceus*, or related genus, of which we can find a record. Measurements of this new specimen are as follows.

P_4 , L: 4.29	M_1 , L: 6.17	M_2 , L: 5.65	Depth of jaw below M_1 : 8.1
W: 3.03	W: 4.42	W: 3.62	

Unfortunately, only one other Kohfidisch specimen is directly comparable, a fragment of lower jaw with M_2 (L: 4.27; W: 3.29). M_2 of the ZAPFE specimen is 32 percent longer, but only 9 percent wider. A length variation of 32 percent is distinctly greater than is present in collections of *Erinaceus* cf. *praeglacialis* from Hundsheim (RABEDER 1972) or *Erinaceus samsonowiczi* from Weze (SULIMSKI 1959), in which the variation is 13 and 10 percent respectively. The two M_2 's from Kohfidisch available for comparison show a size difference of 22 (length) and 15 (width) percent.

Compared to *E. samsonowiczi*, the new specimen is not only larger, but the mental foramen, situated under the posterior root of P_4 , is higher in position, and P_4 may be relatively larger. Likewise, compared to *E. cf. praeglacialis*, P_4 is larger, M_2 is longer, and the jaw deeper.

It thus seems that the Kohfidisch jaw warrants separate recognition in the fauna, and perhaps even designation as a new species. We have refrained from so doing in the hope that additional specimens will be found at Kohfidisch and clarify the situation.

Family Soricidae

Anourosorex kormosi BACHMAYER & WILSON, 1970

In *Anourosorex squamipes* from the Recent of eastern Asia, M_{3/3} are present in contrast to the extinct *Amblycoptus oligodon* and *A. topali* from Hungary in which M_{3/3} have been lost, and M₂ reduced to about the state of M₃ of *Anourosorex*, and M₂ to about the state of M₃ of *Anourosorex* in *A. topali*.

Anourosorex kormosi still retains both third molars. The following is a statement of the amount of reduction seen in the M₃ (see also BACHMAYER & WILSON 1978, p. 141) of the Kohfidisch specimens.

M₃ may vary from a two-rooted tooth with the crown bearing a distinctly basined heel through those in which the rear root is tiny to those which have only a single root. As root reduction proceeds the heel is progressively reduced to an extreme condition in which the heel has disappeared and the trigonid hardly more than a selene with excavation toward the lingual margin. The type specimen has a two-rooted M₃, but the heel is small and hardly basined. Of 46 specimens from Kohfidisch in which M₃ is present or its alveoli/alveolus are, 33 at least are two-rooted, and only four are single-rooted or with fused roots. Of 21 specimens with crowns preserved, six have moderately basined heels, 11 have reduced heels (without basin or nearly so), and four have no heel. In nine specimens the ratio of length of M₃ to M₁ can be determined. These ratios range from 0.27 to 0.46 with a mean of 0.40. The ratio for REFENNING's illustrated specimen of *A. squamipes* is about one-third (1967, fig. 39).

In a recent paper, STORCH (1978, p. 424—425) refers material from Dorn—Dürkheim to "*Anourosorex*" *kormosi*, and comments, „Trotzdem halte ich die Unterschiede für zu zahlreich und den stratigraphischen Abstand für zu groß um das Fossilmaterial ohne Vorbehalt zu *Anourosorex* zu stellen.“ This reservation is accompanied by a listing of differences between fossil specimens and the Recent *A. squamipes* (see also BACHMAYER & WILSON 1970) which are considerable if they prove to be constant. Danger in this regard is seen in the structure of M₃. STORCH gives "*A.*" *kormosi* as with "deutlichem kleinem Talonidbecken" and *A. squamipes* as "ohne differenziertes Talonid."

RZEBIK-KOWALSKA established (1975) the genus *Paranourosorex* for fossil specimens from Podlesice, Poland. *Paranourosorex* as described by RZEBIK-KOWALSKA differs from *Anourosorex kormosi* in: (1) larger size, (2) accentuated pigmentation, (3) patterns of P₄, M₁, and M₁, and (4) later geologic age. RZEBIK-KOWALSKA regards the relatively short trigonid of *Paranourosorex* as especially important. Otherwise, M₁ seems to have more of a mesostyle, but the accessory cusp mentioned by her seems also to be present in *A. kormosi* — in some specimens at least (see BACHMAYER & WILSON 1970, plate 6, fig. 25 for example). We are not sure that P₄ has any consistent differences. The lower incisor lacks the accessory crenulations of *A. kormosi*. KOWALSKA thinks that distinctions from *A. kormosi* are sufficient for generic recognition (p. 178).

Another genus in the same general group as *Anourosorex*, *Paranourosorex*, and *Amblycoptus* is *Crusafontina* GIBERT (Vallesian of Can Llobateres, Spain). STORCH has commented on the similarity of *Crusafontina endemica* to *A. kormosi*, although the similarity in $M\bar{3}$ cited by him is, as indicated above, a somewhat hazardous feature to use. Also GIBERT (1975, p. 120) states that his species shows certain similarities to *Anourosorex kormosi*. Generally speaking, *C. endemica* is less advanced than the somewhat younger *A. kormosi*. In the absence of a direct comparison of material, we are not prepared to say whether or not *A. kormosi* is closer to *C. endemica* than to *A. squamipes*, but several distinctions from *C. endemica* seem evident: (1) posterior molars ($M\bar{2}$ — $M\bar{3}$) more reduced relative to $M\bar{1}$, (2) $M\bar{1}$ with less posterior emargination, parastyle more prominent, mesostyle less developed, body of tooth less proportionately transversely extended, and (3) $M\bar{2}$ more reduced relative to $M\bar{1}$. These distinctions are in the direction of *A. squamipes*. In more detail, $M\bar{3}$ is represented by ten teeth in *C. endemica*, and are described by GIBERT as having entoconid and hypoconid. Reference to the preceding description of $M\bar{3}$ in *A. kormosi* indicates that probably three-fourths of the Kohfidisch specimens are more advanced, several markedly so. If measurements are reliable, and as based on means, the Kohfidisch $M\bar{1}$'s are absolutely larger, $M\bar{2}$'s and $M\bar{3}$'s about the same as those of *C. endemica*. Likewise, $M\bar{1}$ seems absolutely some larger and $M\bar{2}$ nearly the same. Judging from the $M\bar{1}$ figured by GIBERT (1975, pl. 2, fig. 6), the first upper molar of *Crusafontina* is much more "normal" than that of *A. kormosi* in which the approach to *A. squamipes* is clearly visible. Measurements do not show change toward anteroposterior elongation, but if attention is directed to the main body of the tooth, especially to the characteristics of the ectoloph, the considerable difference between *Crusafontina* and *A. kormosi* are quite obvious. The paracone and metacone in *Crusafontina*, for example, are subequal rather than as in *A. kormosi* where the paracone is much smaller.

We prefer to retain *kormosi* in *Anourosorex*, or perhaps as STORCH has done as „*Anourosorex*” *kormosi*, than to make any other assignment at present.

Family Talpidae

Talpa gilothi STORCH, 1978

Talpa? sp. — BACHMAYER & WILSON, 1970.

The humeri described by BACHMAYER & WILSON (1970) as *Talpa*? sp. have been referred to *Talpa gilothi* by STORCH (1978, p. 434—436, and especially Table 3).

Family Sciuridae

Spermophilinus cf. *S. bredai*

A number of additional specimens of *Spermophilinus*, including three lower jaws and scattered teeth, both upper and lower, have been added to the Kohfidisch collections. The discussion of relationships given in 1970 still holds

however. The great length of $M\bar{3}$ relative to the more anterior molars cited in 1970 is confirmed. Finally, as stated before, size of $M\bar{1}$ — $M\bar{2}$ agrees more closely with *S. bredai* than with *S. turolensis*.

Measurements

	R	M
$P\bar{4}$, L:	1.59—1.75	1.68
W:	1.46—1.60	1.52
$M\bar{1}$, L:	1.65—1.92	1.80
W:	2.00—2.14	2.09
$M\bar{2}$, L:	1.89—2.14	2.06
W:	2.34—2.55	2.44
$M\bar{3}$, L:	2.54—2.89	2.75
W:	2.24—2.31	2.27

Family Gliridae

Muscardinus austriacus BACHMAYER & WILSON, 1970

Muscardinus pliocaenicus austriacus. — BACHMAYER & WILSON, 1970.

As a result of fine-screening of Kohfidisch matrix, isolated teeth of the upper dentition of *Muscardinus p. austriacus* are now to be recorded. Association with the lowers of *M. austriacus* seems certain enough because only one species at Kohfidisch has the characteristic flat crowns. A description of the upper molar follows.

$M\bar{1}$: The tooth crown is supported by four more or less equally developed roots. Seven specimens demonstrate the crown pattern. The anteroloph is a completely separate crest. Protoloph and anterior centroloph are weakly united internally, with the centroloph extending across the tooth crown. A short anterior accessory crest sometimes (3 of 7) lies between them extending from the external side. The metaloph and posteroloph are somewhat more strongly united internally, and a posterior centroloph lies between them which is short in four specimens and long in three. The anterior accessory and the posterior centroloph may be regarded as primitive features in respect to living *Muscardinus*. In more detail, the anterior accessory may be present as a distinct short crest (1), as a style (2), or be completely absent (4). The posterior centroloph is always present, and extends completely across the tooth in one specimen, and nearly so in two more.

$M\bar{2}$: Only three specimens are available. In two of them the internal root is present as an elongate structure, grooved but not divided except at the tip. Six crests are present reaching a more or less continuous endoloph. All three have an accessory between protoloph and anterior centroloph on the external side, and a corresponding, but weaker, accessory from the endoloph. One of the

three teeth has a short posterior accessory extending from the external side between metaloph and posterior centroloph. Finally, in one of the M₂'s, a style is present at the external border between the two centrolophs.

M₃: The third upper molar is three-rooted. Eight teeth in all show the crown pattern. Much variation exists in dimensions of crown and number of crests in this sample. Size variation seems no greater, however, than in *Muscardinus hispanicus* (v. D. WEERD 1976, table 49, p. 149). The number of continuous crests varies from six to eight, with six the more common (5? of 8). The crests are generally parallel, but sometimes the posterior ones converge lingually. Seemingly the crest which fails to develop most frequently is the most anterior accessory, lying between anteroloph and protoloph. In those teeth with six continuous crests, the additional missing or incompletely developed crest is most likely the anterior accessory that lies between protoloph and anterior centroloph. One tooth in the sample is essentially five-crested. This tooth is difficult to interpret but probably results from incompleteness of the posterior centroloph.

Measurements

	R	M	N
M ₁ , L:	1.47—1.71	1.53	7
W:	1.02—1.29	1.29	7
M ₂ , L:	1.29—1.40	1.35	3
W:	1.26—1.38	1.33	3
M ₃ , L:	0.96—1.16	1.06	8
W:	1.09—1.32	1.21	8

Discussion: As specimens of the upper dentition from Kohfidisch become available, the seemingly close relationship to *Muscardinus pliocaenicus* of Poland, based originally on a single jaw fragment from Kohfidisch with P₄—M₁, seems to recede. It is perhaps better to view the Kohfidisch form as distinct at a specific level, and be designated as *Muscardinus austriacus*.

Muscardinus austriacus, in comparison with *M. pliocaenicus*, seems to exhibit the following differences: (1) M₂ three-rooted with only tip of internal root divided so far as now known rather than four-rooted; (2) M₃ three-rooted rather than four-rooted; (3) posterior centroloph of M₁ better developed; and (4) M₂ and M₃ seem to have more frequent accessory complications than in the Polish species.

Among other species of *Muscardinus*, the structure of M₁ seems distinctive in comparison with *M. vireti* and *M. hispanicus*, and most like *M. crusafonti* in crown pattern. Indeed, with the small samples available for comparison, it is difficult to cite convincing differences. *M. crusafonti*, however, has lower molars that are all two-rooted. Data in regard to pattern of M₁ and root

formation of molar teeth for various species may be summarized in the following two tables.

Pattern of M_1 on some Species of *Muscardinus*
(modified after v. D. WEERD, 1976. Tbl. 50)

	anterior centroloph		posterior centroloph		extra ridge	
	short	long	short	long	present	absent
<i>M. vireti</i>	0	12	0	12	0	12
<i>M. austriacus</i>	0	7	4	3	3 *)	4
<i>M. crusafonti</i>	0	7	5	2	1	6
<i>M. hispanicus</i>	4	16	20	0	8	12

Muscardinus Root System

	M_1	M_2	M_3	M_1	M_2	M_3
<i>M. pliocaenicus</i>	4	4	4	3	4	3—4 ³⁾
<i>M. vireti</i>	4	4—3 ⁴⁾	4—3 ⁵⁾	3—4 ⁶⁾	4	4
<i>M. austriacus</i>	4	3 ⁷⁾	3	3	4	3
<i>M. crusafonti</i>	3	?	?	2	2	2
<i>M. hispanicus</i> ⁸⁾	3	3	3	2	3	3

Increase with time in number of roots on the molars seems rather consistently demonstrated by *Muscardinus* samples from the Vallesian (Can Llobateres), early Turolian (Kohfidisch), late Turolian (Lissieu), and Ruscinian (Podlesice, Weze). Pattern changes are broadly consistent also as a trend toward less complex and variable patterns when *Eomuscardinus* and *Muscardinus* are compared, but seem not altogether consistent within *Muscardinus*. For example, the trend postulated by v. D. WEERD (1976, p. 151) toward longer centrolophs seems not to be continued in *M. pliocaenicus* and *M. avellanarius* (Recent) in respect to the posterior centroloph. In *M. pliocaenicus* the posterior centroloph is absent in two of three available specimens, and in *M. avellanarius* may also be absent. Moreover, root condition suggests that *M. crusafonti* is less rather than more evolved than *M. hispanicus* (see also HARTENBERGER 1966, tbl. 1, p. 598). However, so far as *Muscardinus austriacus* is concerned, it seems intermediate in both root formation and crown pattern between the upper Turolian *M. vireti*, and the Vallesian *M. hispanicus*.

*) Style only.

³⁾ Alveolus indicates 4 roots in one, three roots in another specimen, but posterior root furrowed and bifurcated at tip.

⁴⁾ Four roots usually, but sometimes internal pair fused.

⁵⁾ Four roots or better three, by fusion of inner roots.

⁶⁾ Three roots, sometimes four by division of the anterior root.

⁷⁾ Inner root broad, grooved and split at tip.

⁸⁾ On basis of crown pattern of M_1 , more primitive than *M. crusafonti*.

Myomimus cf. *M. multicristatus* (DE BRUIJN, 1966)

Specimens assigned to this species (BACHMAYER & WILSON 1978) can be duplicated by material from Eichkogel. It has been suggested (written communication, DE BRUIJN, 1978) that the Eichkogel population belongs to the genus *Vasseuromys* BAUDELLOT & DE BONIS, originally described (1966) from the upper Aquitanian of Laugnac, France. The Kohfidisch population exhibits differences from *Vasseuromys rugosus*, as for example in possessing a centrolophid which does not extend to the outer wall of the tooth. *Vasseuromys priscus* from Saint-Gérard-le-Puy (Cluzel Quarry), however, exhibits a centrolophid as in the Kohfidisch specimens (HUGUENEY 1974). Assignment to *Vasseuromys* is certainly more likely than to the Recent *Myomimus*. The name to be applied to the Kohfidisch species awaits completion of work on the Eichkogel glirids now being conducted by DE BRUIJN and HÖCK.

Paraglrulus cf. *P. lissiensis* (HUGUENEY & MEIN, 1965)

Plate 1, Figures 2—5

Our material seems quite in agreement with ENGESSER's diagnosis of *Paraglrulus* (1972, p. 211). The only exceptions are: (1) the principal cusps are not notably higher than the secondary (but not much if any different from ENGESSER's figures), and (2) the centroloph does not end as an independent cusp, but is joined with the anterior crests, but this is probably the case also in *P. cf. lissiensis* with which it is close in size.

From *Vasseuromys rugosus*, the Kohfidisch lower molars differ in less continuous external border and shorter centrolophid, but these differences seem not to apply to material referred to *V. priscus* by HUGUENEY 1974. The diagnosis, however, for the genus *Vasseuromys* as given by BAUDELLOT & DE BONIS, if taken literally, would seem to exclude *V. priscus*. The teeth from Kohfidisch referred to *Paraglrulus* are smaller than either of the above, or than cf. *M. multicristatus* from Kohfidisch.

Measurements of *Paraglrulus* cf. *P. lissiensis* from Kohfidisch

Tooth	R	M	N
M ₁ , L:	0.93—0.94	0.94	2
W:	1.03—1.05	1.04	2
M ₂ , L:	0.92—1.00	0.96	4
W:	0.92—0.96	0.95	4
M ₂ , L:	0.96	0.96	1
W:	1.00	1.00	1
M ₃ , L:	0.85—0.97 *)	0.91	2
W:	0.82—0.88	0.85	2

*) The larger of the two M₃'s may not pertain to this species.

Graphiurops nov. genus

Type Species: *Graphiurops austriacus*, nov. sp.

Generic Diagnosis: Size of cf. *Myomimus dehmi*, BACHMAYER & WILSON, 1978. Protoconid and hypoconid cusps of $M\bar{1}$ — $M\bar{2}$ well-separated. Metalophid(?) crest well-developed, other basin structures variable and vestigial. Shape of lower molars as in most glirids, not decisively wider than long as in *Graphiurus*. $M\bar{1}$ two-rooted, $M\bar{2}$ three-rooted.

Graphiurops austriacus nov. sp.

Plate 3, Figures 11—12

Gliridae, indet. BACHMAYER & WILSON, 1978.

Holotype: Fragment of right lower jaw with $M\bar{1}$. Coll. Natural History Museum, Vienna, Div. Geol. Paleont., No. 1980/53/1. Fig. in BACHMAYER & WILSON, pl. 3, fig. 14, 1978.

Referred Specimens: Fragment of left lower jaw with $M\bar{2}$, right $M\bar{1}$?, and right $M\bar{2}$?

Geological Age and Locality: Early Turolian fissure deposits near Kohfidisch, Burgenland.

Diagnosis: Only species known. Diagnosis as given for genus.

Description: The holotype and the additional jaw fragment with $M\bar{2}$ have been described previously (BACHMAYER & WILSON 1978, p. 151—152). An isolated right lower molar, probably $M\bar{1}$, perhaps shows a less complicated tooth pattern than does the holotype. The metalophid (?) crest pursues a more transverse course across the basin of the tooth, and the accessory structure between it and the anterolophid is lacking. The accessory structure adjacent to the hypoconid is also lacking, but one is present adjacent to the entoconid wall of the tooth. The latter may be joined to the metalophid (?) of the holotype, accounting for its more curving course.

The right $M\bar{2}$ (?) is damaged in the area of the hypoconid. Its basin pattern is very simple consisting only of the metalophid (?) crest. In this pattern it agrees with $M\bar{2}$ of the jaw fragment except that the small accessory cuspule adjacent to the entoconid in the latter is lacking.

In *Graphiurus* both $M\bar{1}$ and $M\bar{2}$ are decisively wider than long. In the Kohfidisch specimens, $M\bar{1}$ is longer than wide, and $M\bar{2}$ is only slightly longer than wide. Root patterns can not be determined in either of the two isolated teeth.

Measurements of *Graphiurops austriacus*

*) $M\bar{1}$, L:	1.02	$M\bar{1}$ (?), L:	1.05
W:	0.90	W:	0.91
$M\bar{2}$, L:	1.03	$M\bar{2}$ (?), L:	1.01
W:	1.09	W:	1.04

*) Holotype.

Comparisons and Relationships: The tooth patterns of the Kohfidisch specimens are unlike any fossil or living glirids hitherto known from Europe. Consequently, we suggested earlier (1978) that they were developed by heavy wear, at the same time admitting that wear in other glirids produced patterns "of a quite different character". Subsequently, we recognized a similarity to patterns of *Graphiurus* as illustrated by STEHLIN & SCHAUB, p. 521, 1950. Also, these authors stressed the point that in *Graphiurus* only the crown borders of the teeth are mechanically active, and the pattern within the tooth basin has only rudimentary relief. This is a fundamental feature of the Kohfidisch specimens except that the metalophid(?) is nearly if not quite so high as the adjacent border of the tooth. From this it seemed rather certain that we were dealing with some kind of graphiurine, and perhaps a species close to some living species of *Graphiurus*. If a graphiurine, it would be a new geographical record because these glirids have not been known previously from any place except Africa south of the Sahara Desert. We now have had opportunity to examine two specimens of *Graphiurus* (*Claviglis*) *murinus* in the Recent collections of the Natural History Museum of Vienna, nos. B825 and B830 from the Congo, and the relationship to *Graphiurus* itself does not seem so close as first thought although closer than to any other member of the Gliridae.

It is not easy to make out the basin pattern of *Graphiurus*, even in those species, for example *G. murinus*, where it is supposed to be most distinct. However, in comparison with the Kohfidisch genus, it is more complicated, but at the same time more subdued. In *Graphiurops* the metalophid(?) is a distinct crest, but other basin structures are essentially absent, and especially to be noted is the absence of the centrolophid and the third principal crest (hypolophid?). Moreover as stated in the description, protoconid-hypoconid separation is pronounced, decidedly more pronounced than in *Graphiurus*, and the shape of the lower molars are much more typically glirid than in the African genus.

The Gliridae seem to have originated in Europe from such a genus as the Eocene *Gliravus*. *Graphiurops* resembles *Gliravus* in having a pronounced metalophid, and in weak and variable structures in the centrolophid position, although in *Graphiurops* these are much less pronounced. On the other hand, in the typical glirids, these structures become strengthened.

STEHLIN & SCHAUB (1951) see similarities in pattern between *Graphiurus* and *Eliomys*, but the separation of *Graphiurus* from typical glirids must have occurred early in glirid history even if not as an early Oligocene isolate in Africa. Evidence for this early separation is seen in other structures than the dentition. Important in this regard is the structure of the anterior end of the zygomatic arch. In *Graphiurus* the lower surface of the arch for attachment of the *Masseter lateralis* is narrow and essentially horizontal, whereas in other glirids, the zygomatic plate is more or less tilted upward and is broader. This difference in zygomatic structure led MILLER & GIDLEY (1918) to place *Graphiurus* in a family separate from other glirids, and indeed in the superfamily group

Dipodoidea rather than with the Muroidea. The difference in zygomassteric structure is not necessarily a major distinction for we have a duplication of these differences within the fossil Cricetidae, but it does suggest early separation of the Graphiurinae from the main part of the Gliridae. Unfortunately, we do not, of course, know what the zygomassteric structure was like in *Graphiurops*.

Several alternative views as to the relationship of *Graphiurops* to living Graphiurinae seem possible. One is that the former is an early offshoot from the Eocenen glirid stock, just as the Graphiurinae are, with dental modifications along graphiurine lines, but not necessarily with any closer relationship. Second, and this seems more probable, *Graphiurops* is an authentic member of the Graphiurinae. It is possible in this case that the group originated in Europe before migration to Africa occurred, arriving on that continent near the beginning of the Oligocene and becoming a relict group there. Third, and this seems the most probable to us, an early primitive branch of the Gliridae became isolated south of the Sahara Desert, there developed into the Graphiurinae, and subsequently an aberrant branch of the stock extended its range back into Europe in Vallesian or early Turolian time.

A single tooth from Eichkogel in the Vienna Basin also shows the pattern of *Graphiurops*. H. DE BRUIJN & G. HÖCK are currently describing the Eichkogel glirids, and recognized the peculiar character of this tooth. Independently, DE BRUIJN (written communication, 1978) has also suggested graphiurine relationships for the Eichkogel specimen to Dr. HÖCK. It seems now evident that neither malformation nor wear is responsible for producing the *Graphiurops* pattern.

Family Zapodidae

Protozapus intermedius BACHMAYER & WILSON, 1970

Textfigure 1; Plate 3, Figure 13

Description: M₁. Nothing need be added to the previous description of M₁ (BACHMAYER & WILSON 1970, p. 567). M₁ seems consistently larger than M₂ where the teeth are associated in the same jaw, but of course the sample is small, and the difference may be small.

M₂: The 1970 description is sufficient except to note that M₁—M₂ when divorced from individual jaws do not show the length relations noted above (see text-fig. 1).

M₃: M₃ is known only by one tooth, but that is in a right maxillary with P₄—M₃ complete. The tooth is somewhat circular in outline, but narrows internally. The same five crests are present as in M₁ and M₂, but paracone and metacone are less cusped. The internal reentrant between protocone and hypocone is absent because the hypocone is reduced or even absent. M₃ is 25 percent shorter in length than M₂, and 12 percent shorter in width. M₃ differs from that figured by SULIMSKI for *Sminthozapus* (1964, pl. 16, fig. 7) in the strength of the mesoloph which reaches the external border of the tooth. In this it is

more like *Eozapus* (STEHLIN & SCHAUB 1951, fig. 231), but the mesoloph and metaloph crests are much more nearly parallel to each other.

$M\bar{1}$: An anteroconid is present in 69 percent (9 of 13) of the $M\bar{1}$'s, and absent in 31 percent (4 of 13). At Eichkogel, the anteroconid is present in all known $M\bar{1}$'s (6). An angulate projection from the mesoconid ("gegensporn" of STEHLIN & SCHAUB (1951)) approaches the protoconid to more or less degree. In about half the available specimens this projection reaches and touches the protoconid; in the remainder the projection fails to touch the protoconid or is lacking. According to STEHLIN & SCHAUB (1951) this angulation is a new feature in *Eozapus*. In two specimens there is a linear extension of the mesoconid (ectolophid) to the protoconid.

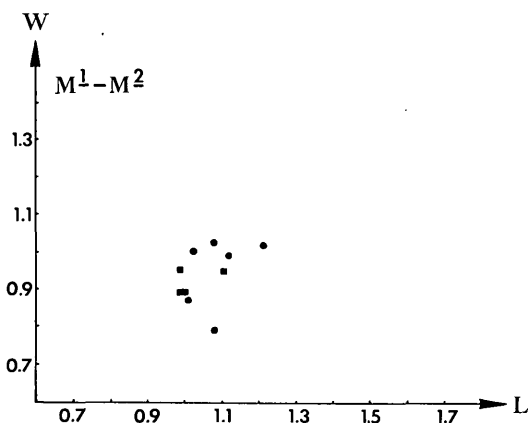


Fig. 1. *Protozapus intermedius*. $M\bar{1}$ = solid circles; $M\bar{2}$ = solid squares

$M\bar{2}$: This tooth is longer than $M\bar{1}$ in two of five specimens, about equal in size in another, and is smaller in two other specimens. The range is from 11 percent longer to 14 percent shorter. The protoconid is cut off from the anteroconid-metaconid in three of the five specimens possessing $M\bar{2}$, and one of those in which it is not is a heavily worn tooth.

$M\bar{3}$: An anteroconid is present in both available specimens. In one, the mesolophid does not reach the metastylid. The other is as described in 1978 (BACHMAYER & WILSON, fig. 15, and p. 153).

Measurements of *Protozapus intermedius* from Kohfidisch

Tooth	R	M	N	S	V
$P\bar{4}$, L:	0.38—0.41	0.39	3	—	—
W:	0.43—0.48	0.46	3	—	—
$M\bar{1}$, L:	1.01—1.21	1.08	7	0.06	5.56
W:	0.79—1.02	0.94	7	0.09	9.57

Tooth	R	M	N	S	V
M ₂ , L:	0.99—1.10	1.02	5	0.05	4.90
W:	0.84—0.95	0.91	5	0.03	3.30
M ₃ , L:	0.75	—	1	—	—
W:	0.74	—	1	—	—
M ₁ , L:	0.96—1.16	1.07	13	0.06	5.61
W:	0.68—0.84	0.76	13	0.05	6.58
M ₂ , L:	0.99—1.15	1.08	5	0.07	6.48
W:	0.71—0.93	0.83	5	0.06	7.23
M ₃ , L:	0.90—1.02	0.96	2	—	—
W:	0.74—0.80	0.77	2	—	—

Discussion: VAN DE WEERD (1976) has stated that *Protozapus* is a synonym of *Eozapus* from the Recent of Szechuen and Kansu provinces, China. We (1978) have not agreed to this synonymy. It is unfortunate that specimens of *Eozapus* seemingly are so rare in collections. In naming the type species of the genus only three skulls, none perfect, were known to PREBLE (1899). KLINGENER (1963) had only two (none of the original three), and most authors seem to be relying for details of the dentition on illustrations based on one PREBLE figure. Thus the parameters of the dentition are far from certain. The dentition of *Protozapus*, however, seems to show distinctions from the available figures of *Eozapus* as follows: (1) shorter M₂, (2) oblique valley frequently separates anteroconid-metaconid from protoconid-mesoconid, (3) weakness of mesolophid in M₃, (4) absence of anteroconid in M₃, and (5) seemingly less reduced M₃. None of these differences may be consistent, but in view of the time and geographic separation may be reason enough to maintain the genus *Protozapus* as separate. Moreover, there seems to have been a small radiation of nearly contemporaneous zapodids with *Eozapus*-like dentitions (*Sminthozapus* SULIMSKI 1964 and *Pliozapus* WILSON 1936 as well). Of these, *Protozapus* may be closest to *Eozapus*, but largely because it retained a slightly more primitive dental pattern.

VAN DE WEERD also states (p. 139) that, "the dental features of *Eozapus* and *Sminthozapus* are completely different from those of the genera *Zapus* and *Napaeozapus* in the new world. As a consequence, *Eozapus* is morphologically not intermediate between *Plesiosminthus* and *Zapus* and *Napaeozapus* as has been suggested by BACHMAYER & WILSON, 1970." Seemingly, the basis for this remark is our statement (1970, p. 567) that, "both the generic and specific names [i. e., *Protozapus intermedius*] indicate the intermediate position of the fossil remains in zapodid evolution." Our statement was intended to be taken quite broadly and we think VAN DE WEERD took it too literally, especially in view of our concluding statement relating *Protozapus* to "a rather isolated subgroup of zapodines centered in Asia" (KLINGENER 1966). American authors (PREBLE, WILSON, KRUTZSCH, KLINGENER, GREEN) have rather consistently placed *Eozapus* or its close relatives in the Zapodinae — not Sicistinae as

STEHLIN & SCHAUB do — and as descendents of one or another species of *Plesiosminthus*. From this point of view, *Protozapus* is more “intermediate” than VAN DE WEERD would have it. However, much more work with more specimens, and more direct comparisons of specimens rather than figures needs to be done before any final conclusions can be made. It may well be that we never will be in a position to do this because there is much more to determining relationships than simply comparing dentitions (see KRUTZSCH 1954, and KLINGENER 1964 as examples).

The most evident consensus that emerges from the work of various authors is that *Eozapus*, *Pliozapus*, *Sminthozapus*, and *Protozapus* are zapodines, not sicistines, and that the four genera are closely related to each other.

It should be noted that DAXNER-HÖCK states (1977, p. 25) that: “der M₃ von *Protozapus* im Obermiozän bereits viel stärker reduziert ist als der M₃ des pliozänen *Sminthozapus* — bzw. des rezenten *Eozapus*.” This statement does not agree with conditions in the Kohfidisch specimen which, judging from figure 231 in STEHLIN & SCHAUB (1951) of *Eozapus*, has a less not more reduced third upper molar. The single M₃ from Eichkogel is figured by DAXNER-HÖCK (1977, pl. 4, fig. 10), and comparison with that from Kohfidisch shows clearly that the Eichkogel specimen is not of *Protozapus*. It seems to us to be almost certainly murid, and probably an M₃ of *Parapodemus lugdunensis*.

Family Eomyidae
Leptodontomys species
Plate 1, Figure 1

A second eomyid tooth is now known from Kohfidisch. This is also a right upper M₁ or M₂, but is somewhat larger than the tooth of *Keramidomys* previously reported (1978, p. 147), and, moreover, has a different occlusal pattern, and represents the genus *Leptodontomys*. The pattern agrees well with that of *Leptodontomys bodvanus* of Osztamos Loc. 1, Hungary, illustrated by JANOSSY (1972, pl. III, fig. 4), but the tooth is somewhat larger than in that specimen.

Family Cricetidae
Kowalskia fahlbuschi BACHMAYER & WILSON, 1970
Textfigures 2—3; Plate 1, Figures 6—8; Plate 2, Figures 9—10

A general description of the species, *Kowalskia fahlbuschi*, was given in 1970. The species has since been tentatively identified in the geographically near Eichkogel fauna of Austria (DAXNER-HÖCK 1972), and in more distant localities such as Spain and France. Hence, it is now necessary to investigate more fully than before the variation in the large sample from Kohfidisch. A tooth by tooth discussion follows.

M₁: This tooth is characterized by (1) a weak and delicate labial spur of the anterolophule (see MEIN & FREUDENTHAL 1971b for nomenclature). In

32 percent of the specimens it reaches the outer border, fails to do so in 24 percent, and is essentially absent in 44 percent. In *K. cf. fahlbuschi* of Eichkogel these percentages are 61 percent, 23 percent, and 16 percent respectively. In Spanish specimens (v. D. WEERD 1976) referred to *K. fahlbuschi*, the labial part of the anterolophule is constant in its absence. (2) a rather modest development of the mesoloph in which it is long in 38 percent of the specimens, short in 49 percent, and essentially absent in 14 percent. Percentages at Eichkogel are 86 percent, and only 14 percent in which it is short to medium. In the Spanish specimens reported by VAN DE WEERD, the mesoloph is short to absent. (3) anterior closure of the paracone-metacone pit is present in 71 percent of specimens, and 29 percent show poor or no closure. This contrasts with 64 percent and 36 percent respectively at Eichkogel. (4) anterior closure of the metacone-hypocone pit is present in 43 percent of the cases with 57 percent showing poor or no closure. Eichkogel shows 30 percent and 70 percent respectively. (5) pronounced tendency for the inner root to be grooved (with divided tips in at least some specimens) to a completely four-rooted tooth (see Pl. 1, fig. 6—8). It is difficult to determine in many specimens whether or not a divided inner root is present; but if probably divided are included with certainly divided, 46 percent of the teeth are in this category with 54 percent either three-rooted or with grooved inner root. Twenty-seven percent are almost certainly four-rooted. Only 30 percent are simply three-rooted. The Eichkogel specimens are described by DAXNER-HÖCK as, „Der M₁ ist dreiwurzelig; er besitzt zwei Außen- und eine Innenwurzel. Allerdings bahnt sich die Teilung der Innenwurzel an, denn an einigen Exemplaren ist sie lingual leicht gefurcht, oder ihre Wurzelspitze ist bereits gespalten.“ VAN DE WEERD describes the Spanish specimens as three-rooted. The geologically later, but probably related, „*Cricetus*“ *kormosi*, is said to have divided roots 50 percent of the time (SCHAUB 1930). In comparing various specimens with *K. fahlbuschi* from Kohfidisch, authors have not commented on what seems to be an obvious distinction — character of the roots. The taxonomic significance of this distinction, however, is not at all clear, a point to which we shall return.

M₂: Important variables are the length of the mesoloph and the posterior closure of metacone-hypocone by the posterior metalophule. The mesoloph is long (reaching labial border) in 53 percent of the teeth, and short or almost absent in 47 percent. In Eichkogel specimens these figures are 72 percent and 28 percent respectively. In the Spanish material, the mesoloph is consistently short or absent. The posterior metalophule is rather consistently present (84 percent), absent 16 percent of the time. At Eichkogel this structure is always present. In the Spanish specimens the percentages are 78 and 22 percent respectively.

M₃: Two structures seem important. The lingual half of the anteroloph, and the degree of prominence of the metacone. The lingual half of the anteroloph may be moderately developed (64 percent), or absent with only a faint cingular trace below where the anteroloph should be (36 percent). In the Spanish

specimens this part of the anteroloph is present 69 percent of the time. It seems to be consistently present in Eichkogel specimens. Degree of development of the metacone of M_3 can be expressed as prominent (36 percent), about on a level with the connecting crests and hence simply part of the posteroloph (29 percent), or intermediate (36 percent). HÖCK says of the Eichkogel material that the metacone is almost completely reduced. VAN DE WEERD describes the metacone in the Spanish material as very small.

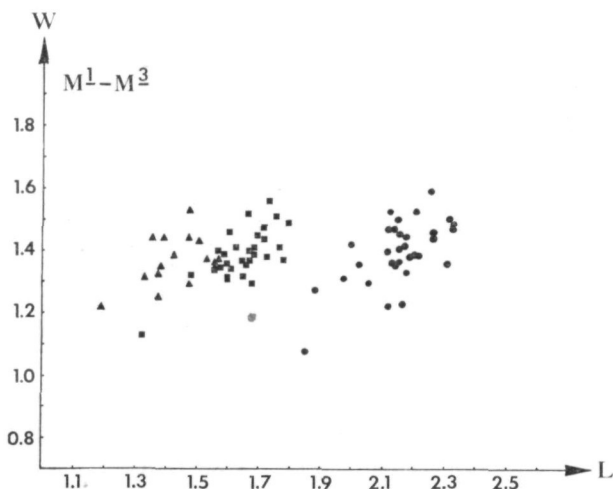


Fig. 2. *Kowalskia fahlbuschi*. M_1 = solid circles; M_2 = solid squares; M_3 = solid triangles

$M\bar{1}$: The anteroconid is double in most specimens, and no three-cusped anteroconids were observed as may be the case in the Eichkogel specimens. The anteroconid connection to the protoconid-metaconid cusps usually is double but may be essentially single. If double, the lingual crest is the stronger in 40 percent of the specimens, weaker in 20 percent, and lingual and labial crests of comparable strength in 40 percent. Eichkogel specimens by comparison have only eight percent of the specimens in which the lingual is stronger. In the Spanish specimens the connection between anteroconid and protoconid-metaconid is usually single, and this is presumably tied to the lesser tendency for subdivision of the anteroconid. The mesolophid of $M\bar{1}$ is a relatively weak crest, but otherwise ranges from extending to the lingual side of the crown (70 percent) to falling short of the lingual side (30 percent). In one tooth it is entirely absent. The Eichkogel specimens seem not to be greatly different. In *K. fahlbuschi* from Spain, 45 percent of the specimens have the mesolophid absent.

$M\bar{2}$: As in the mesolophid of $M\bar{1}$, that of $M\bar{2}$ is not especially robust. It is usually long, however, reaching the lingual margin of the tooth in 81 percent of the specimens. In Spanish *K. fahlbuschi*, the mesolophid of $M\bar{2}$ is absent in

55 percent of the specimens. The mesolophid is present in all(?) specimens from Eichkogel.

$M\bar{3}$: The mesolophid may be a long independent crest extending to the lingual wall of the tooth (38 percent), or it may be short, touching the metaconid or otherwise weak (62 percent). The Eichkogel *K. cf. fahlbuschi* seems to have only 25 percent of the specimens in which there is a mesolophid-metaconid union. The Spanish specimens are too few in number to generalize. The entoconid of $M\bar{3}$ in the Kohfidisch specimens may be present only as a swelling at the end of a long hypolophid (10 percent), or it may be a large independent cusp, not much smaller than the entoconid on $M\bar{2}$ with concomitant short hypolophid (60 percent), or be intermediate in morphology (30 percent). Conditions in the Eichkogel specimens seem significantly different. To quote DAXNER-HÖCK (1972, p. 139): „... das Entoconid ist zwar andeutungsweise an allen Zähnen als leichte Verdickung am lingualen Ende der Nachjochkante erkennbar, nur an wenigen Stücken ist es gut als selbständiger Höcker ausgeprägt.“ The Spanish specimens may also have more reduced entoconids on $M\bar{3}$.

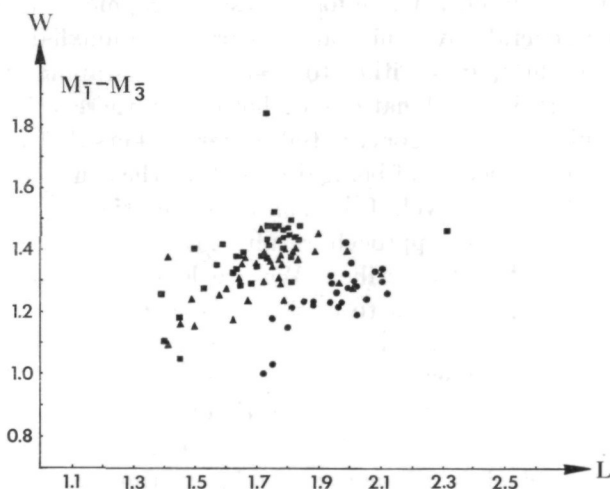


Fig. 3. *Kowalskia fahlbuschi*. $M\bar{1}$ = solid circles; $M\bar{2}$ = solid squares; $M\bar{3}$ = solid triangles

Measurements of *Kowalskia fahlbuschi* from Kohfidisch

Tooth	R	M	N	S	V
$M\bar{1}$, L:	1.88—2.33	2.16	32	0.12	5.56
W:	1.22—1.59	1.39	32	0.10	7.19
$M\bar{2}$, L:	1.32—1.80	1.65	30	0.10	6.06
W:	1.13—1.56	1.39	30	0.08	5.76
$M\bar{3}$, L:	1.19—1.57	1.44	16	0.10	6.94
W:	1.22—1.53	1.37	16	0.08	5.84

Tooth	R	M	N	S	V
M $\bar{1}$, L:	1.72—2.12	1.95	26	0.11	5.64
W:	1.00—1.41	1.24	26	0.09	7.26
M $\bar{2}$, L:	1.39—1.88	1.70	38	0.16	6.47
W:	1.05—1.84	1.39	38	0.13	9.35
M $\bar{3}$, L:	1.41—2.10	1.73	37	0.16	9.25
W:	1.09—1.46	1.32	37	0.09	6.82

Discussion: It is obvious that the population from Kohfidisch differs from those of *Kowalskia* cf. *jahlbuschi* from Eichkogel (see also FRANZEN & STORCH 1975, p. 269), and those of *K. jahlbuschi* from various localities and levels in Spain. It is equally obvious, however, that these differences are not absolute, and that considerable overlap in characters occurs. How to handle the situation nomenclaturally is not clear. Judging from the studies of HOOPER (1952, 1957) on *Peromyscus* and *Reithrodontomys*, as well as others on cricetids, considerable variation may occur within a single species, depending on geographic location. On the other hand, some species are relatively stable in the dentition. A further complication in fossils is stratigraphic variation. Moreover, there has been a general reluctance on the part of mammalian paleontologists to employ subspecific names, either to designate geographic or stratigraphic variation, or uncertain combinations of both. Yet there are advantages to employing the subspecies category. It tells other workers that two populations are different, or are suspected of being different, at the same time emphasizing affinities at the "species" level. The open determination (cf., aff., etc.) is an alternative, but soon this approach results in "synonyms" as more fossil populations are found and described. We are leaving to our colleagues the solution to the present problem to avoid introducing names which may not find acceptance when applied to their local collections. Comments on the more outstanding variations follow.

Such variations as length and strength of (1) mesoloph-mesolophid in M $\bar{1}/1$ —M $\bar{2}/2$, (2) labial part of anterolophule in M $\bar{1}$, and perhaps also (3) lingual half of anteroloph in M $\bar{3}$ seem not to be stratigraphically important, as time relations are currently recognized. Much more likely is it that these variations involving complexity of pattern are owing to environmental distinctions. Both HOOPER & HERSHKOVITZ (1955) have favored the hypothesis that simpler teeth in *Peromyscus* are found in animals inhabiting arid regions, and more complex teeth are developed in more humid regions, for example.

The magnitude of anterocone and anteroconid subdivision is known to be variable from one to another of contemporary species of cricetids. On the other hand, it does have phylogenetic importance in the Cricetinae. For example, stratigraphically older species of *Democricetodon* have single-cusped anterocones in M $\bar{1}$, grooved in more evolved species, and double in presumably derived species of living hamsters such as *Cricetus* and *Cricetulus*. In such a sequence, the Spanish species could be considered primitive.

Kohfidisch specimens have M3/3's in which the metacone and entoconid are prominent, and thus suggesting a more primitive pattern. Whether this can be taken as signifying an older age for Kohfidisch or simply that the Kohfidisch M3/3 is generally primitive among contemporaneous populations can not be established.

Whatever the significance of M3/3, it is in conflict with evidence from root formation in M₁. Such stratigraphically younger species of *Kowalskia* as *K. polonica* and *K. intermedia* have four-rooted M₁'s with only rare exceptions. The oldest *Kowalskia* from Vösendorf is three-rooted, Spanish *K. fahlbuschi* is reported as three-rooted, and the Eichkogel specimens are three-rooted, with only a few teeth with furrowed inner root and divided tip. *Democricetodon* is three-rooted (MEIN & FREUDENTHAL 1971a). "*Cricetus* "kormosi, younger than the species at Eichkogel and older than *K. intermedia*, has about 50 percent four-rooted M₁'s. Thus one would suppose that on the basis of root formation Kohfidisch *Kowalskia* was temporally intermediate between Eichkogel and Polgardi. That it is not this simple is seen in the presence of *K. magna* contemporaneous with *K. polonica*. *K. magna* is represented by four M₁'s. Of these, one specimen has separate inner roots, two are separated by a furrow, and in the fourth, both are united with the metacone root, and only separated through weak furrows. Thus, the Kohfidisch specimens seem more nearly like *K. magna* and "*C.* "kormosi in root formation than other species. JÁNOSSY (1972, p. 36) has indicated his scepticism that *K. magna* and *K. fahlbuschi* are taxonomically separable, and the root formation of M₁ lends some support to his argument, seemingly based on size. However, it should be emphasized that comparison of the Polish population of *K. magna* with a large sample of *K. fahlbuschi* was made with specimens at hand, and the latter seemed to be smaller. Moreover, there are other distinctions that can be made.

As indicated above, in the original description of *Kowalskia fahlbuschi* (1970), it was stated that the Austrian species was intermediate in size between *K. polonica* and *K. magna* (FAHLBUSCH, 1969), as based on visual comparison although the published measurements indicated little distinction. DE BRUIJN, MEIN, MONTENAT, and VAN DE WEERD (1975) suggested also that published measurements were too large. The measurements have all been repeated using a Zeiss micrometer ocular. Size comparisons with Eichkogel seem reasonably close, but averaging slightly larger for Kohfidisch. The Spanish specimens from the Teruel-Alfambra region appear to be slightly larger, although those from Tortajada A are essentially the same size. Those from Crevillente 1, 2, 3 are likewise about the same size, but perhaps with slightly more reduced M3/3's. Scattergrams of Kohfidisch size distribution are given in text-figures 2—3.

Epimeriones austriacus DAXNER-HÖCK, 1972

A third specimen of this species is now known from Kohfidisch. This is a right M₁ in a fragment of maxillary. It is much more worn than the M₁ reported

by us in 1978 (pl. 4, fig. 16), but still seems to have faint relict structures inside of the enamel loops. There is no doubt that the new specimen is a right M_1 . Comparison with the previously reported M_1 is difficult because of difference in stage of wear, but it seems likely that figure 16 is of a right M_1 as previously stated.

Family Muridae

Progonomys woelferi BACHMAYER & WILSON, 1970

Text figures 4—9

Some comments on variation in tooth morphology of *Progonomys woelferi* are as follows.

M_1 : A t_6 — t_9 connection is clearly absent in 60 percent of the specimens, and at most, only present in 40 percent. The t_4 — t_8 connection is present in all specimens save one, as it is also in M_2 . However, it is a lower connection than suggested for *P. cathalai* by VAN DE WEERD (1976, p. 55). The t_4 — t_5 and t_5 — t_6 connections are strong, but t_{12} can hardly be described as stout or large, as stated for *P. cathalai* by VAN DE WEERD.

M_1 : The anteromedian or central cusp is usually absent or present only as a cingular ridge (61 percent of specimens). When present it is almost always minute, and little more than an apex on the cingulum. Most of the characters of this tooth seem highly variable. The two anterior cuspules can be symmetrically developed or not, and the anterolabial one may be larger when the pair is asymmetrically developed. Labial cingular cusps are highly variable, but *P. woelferi* in size of c_1 and frequent presence of more anterior and sizable cusps resembles *P. cathalai* more than *P. hispanicus*.

M_2 : Although variable, most teeth are slightly to moderately narrower across the rear half than the anterior half of the tooth. Spurs (see V. D. WEERD, 1976, fig. 9) are rare but present on one M_2 of those examined.

M_3 : Breadth of heel of M_3 is not constant in *P. woelferi*.

Measurements of *Progonomys woelferi* from Kohfidisch

Tooth	R	M	N	S	V
M_1 , L:	1.99—2.34	2.16	29	0.11	5.09
W:	1.28—1.55	1.40	29	0.07	5.00
M_2 , L:	1.35—1.66	1.46	31	0.08	5.48
W:	1.26—1.50	1.37	31	0.06	4.38
M_3 , L:	0.93—1.17	1.08	14	0.08	7.41
W:	0.97—1.26	1.08	14	0.08	7.41
M_1 , L:	1.78—2.10	1.93	30	0.15	7.77
W:	1.11—1.29	1.24	30	0.12	9.68
M_2 , L:	1.36—1.54	1.44	35	0.05	3.47
W:	1.18—1.36	1.28	35	0.04	3.13
M_3 , L:	1.00—1.21	1.11	23	0.05	4.50
W:	1.01—1.19	1.06	23	0.08	7.55

Discussion: The problem of measurements has already been discussed. *Progonomys woelferi* is larger than *P. cathalai* (based on visual comparison of Montredon specimens with a sample from Kohfidisch, but size overlap probably exists). Other distinctions lie in (1) the anteroconid complex is not always symmetrically developed, (2) most M_2 's are wider across the anterior half of the tooth than posteriorly rather than equidimensional, (3) t_{12} of M_1 is small rather than large, and (4) stephanodonty may be slightly more advanced. These differences could be viewed as characters of geographic subspecies, but *P. woelferi* is higher stratigraphically than the genotype species, and is associated with fairly abundant remains of *Parapodemus lugdunensis*. For the present, *P. woelferi* may best be left as a full species. *P. cf. woelferi* from Crete (DE BRUIJN, SONDAAR & ZACHARIASSE 1971) may have a lesser development of labial accessory cuspules in M_1 , and less of a connection between t_6 and t_9 , but overall comparison indicates that *P. cf. woelferi* is probably identical with *P. woelferi* from Kohfidisch.

Parapodemus lugdunensis SCHAUB, 1938

Textfigures 4—9

Comments on the Kohfidisch specimens are as follows.

M_1 : This tooth agrees more or less with VAN DE WEERD's description (1976, p. 77) of the species, but the t_1 — t_2 connection is weak, and the transversely compressed nature of t_1 gives it the appearance of having a rather posterior position. The t_1 seems to be pressed in against the lingual wing of t_2 as in *P. lugdunensis* from the Teruel-Alfambra region of Spain. The t_3 has a posterior spur variably, but weakly, present. One of 12 specimens has a tiny t_7 . Stephanodonty is developed to a stage clearly over that of *P. woelferi*.

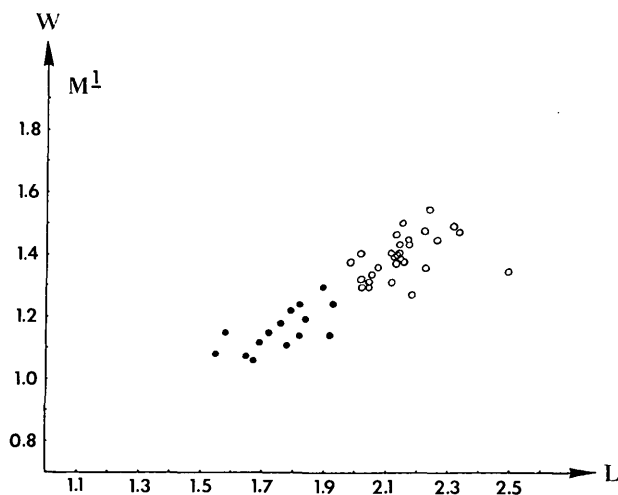


Fig. 4. *Parapodemus lugdunensis*. M_1 = solid circles. *Progonomys woelferi*. M_1 = open circles

M₂: The t_3 , although small relative to t_1 , is distinct. The t_6 — t_9 connection is weak (low) although the cusps are close together. **M₂** is usually longer than wide (one exception). The t_7 is present in one of ten specimens. The inner root of **M₂** has no appreciable division in 50 percent of the teeth examined. The other half have either a well-marked sulcus (3 of 10), or very nearly divided roots (2 of 10).

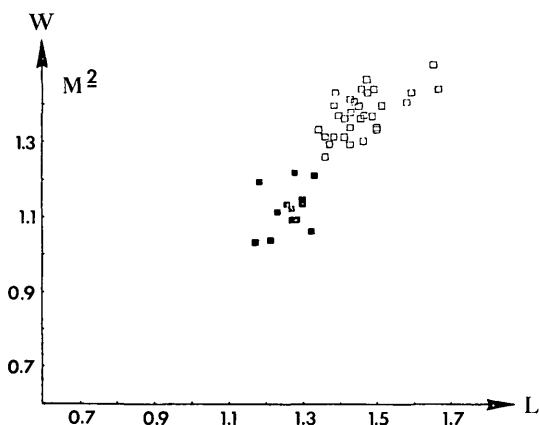


Fig. 5. *Parapodemus lugdunensis*. **M₂** = solid circles. *Progonomys woelferi*. **M₂** = open circles

M₃: Of the four **M₃**'s available, t_3 is present but small relative to t_1 in three, and the fourth is too worn to determine. The t_4 and t_8 are separated by a shallow valley in three of the four teeth. In the fourth, the tooth is sufficiently worn so that all cusps connect.

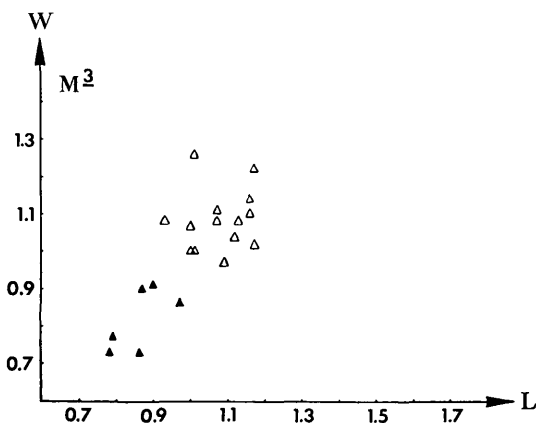


Fig. 6. *Parapodemus lugdunensis*. **M₃** = solid circles. *Progonomys woelferi*. **M₃** = open circles

$M\bar{1}$: The anterocentral cusp is absent in 12 percent of the specimens (2 of 17); present but small in 35 percent (6 of 17); and well-developed in 53 percent (9 of 17). The labial cingular cusps are well-developed, especially c_1 , but more anterior cusps may also become prominent. Paired anterior cusps may be symmetrical, but perhaps more frequently asymmetrical with the anterolingual cusp farther forward and somewhat more robust. Some of this variation may be owing to wear, or a misidentified small *P. woelferi*. $M\bar{1}$ may be distinguished from that of *P. woelferi* in practically all instances, however, by; (1) smaller size, (2) rather consistent presence of a small anterocentral cusp, and (3) better development of the labial conules.

$M\bar{2}$: These teeth agree well with VAN DE WEERD's description of the Spanish specimens. Some of the Kohfidisch specimens may show a posterior narrowing of the tooth. They may be separated from $M\bar{2}$'s of *P. woelferi* by size and slightly better cingular development.

$M\bar{3}$: The anterolabial cusp is present in the small available sample, but no c_1 cusp. The heel of $M\bar{3}$ is broad.

Although the combination of *Progonomys* and *Parapodemus* is unusual, there is no reason not to refer the present material to *P. lugdunensis*. In general, the associated fauna seems readily assignable to Zone 11 of MEIN (FAHLBUSCH 1976), and the same association with, however, quite different percentages, seems present at Eichkogel (DAXNER-HÖCK 1977). Whether this combination necessarily suggests a very early position in Zone 11 of MEIN, and in the Turolian, is still not certain (BACHMAYER & WILSON 1978, p. 134).

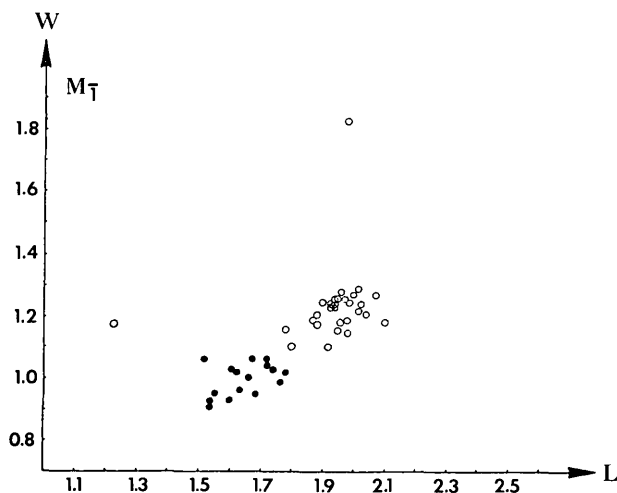


Fig. 7. *Parapodemus lugdunensis*. $M\bar{1}$ = solid circles. *Progonomys woelferi*. $M\bar{1}$ = open circles

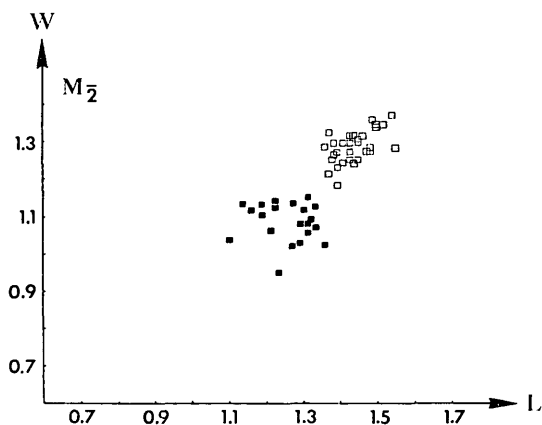


Fig. 8. *Parapodemus lugdunensis*. M_2 = solid circles. *Progonomys woelferi*. M_2 = open circles

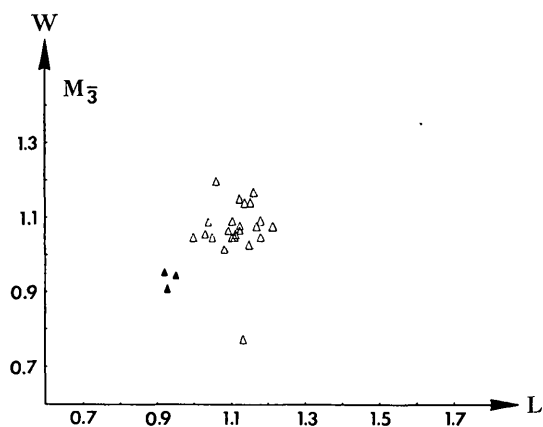


Fig. 9. *Parapodemus lugdunensis*. M_3 = solid circles. *Progonomys woelferi*. M_3 = open circles

Measurements of *Parapodemus lugdunensis* from Kohfidisch

Tooth	R	M	N	S	V
M_1 , L:	1.55—1.93	1.76	15	0.12	6.82
W:	1.06—1.29	1.16	15	0.07	6.03
M_2 , L:	1.17—1.33	1.26	13	0.05	3.97
W:	1.04—1.22	1.12	13	0.06	5.36
M_3 , L:	0.78—0.97	0.86	6	0.07	8.14
W:	0.73—0.91	0.82	6	0.08	9.76
M_1 , L:	1.52—1.78	1.65	17	0.09	5.45
W:	0.91—1.06	1.00	17	0.05	5.00

Tooth	R	M	N	S	V
M $\bar{2}$, L:	1.10—1.36	1.26	23	0.07	5.56
W:	1.02—1.15	1.08	23	0.05	4.63
M $\bar{3}$, L:	0.92—0.95	0.93	3	0.02	2.15
W:	0.90—0.95	0.93	3	0.03	3.23

Scattergrams of size distribution for *Progonomys woelferi* and *Parapodemus lugdunensis* (text-figures 4—9) demonstrate the consistently smaller size of teeth in *P. lugdunensis*.

Hystrix cf. *H. suevica* SCHLOSSER, 1884

Four additional teeth have been added to the specimens representing the Kohfidisch *Hystrix*. These are all worn teeth in which the pattern is reduced to isolated lakes surrounded by an enamel ring. They seem to be about the same size as previous specimens.

Die Ausgrabungen im Jahre 1980 in Kohfidisch wurden durch den „Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung“ in dankenswerter Weise finanziert.

Literature

- BACHMAYER, F. & R. W. WILSON (1970): Small mammals (Insectivora, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia) from the Kohfidisch fissures of Burgenland, Austria. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 74: 533—587. — Wien.
- (1978): A second contribution to the small mammal fauna of Kohfidisch, Austria. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 81: 129—161. — Wien.
- BAUDELLOT, S., & L. DE BONIS (1966): Nouveaux Glirides (Rodentia) de l'Aquitaine du bassin l'Aquitaine. — C. R. Soc. Geol. France, 1966: 341—343. — Paris.
- BRUIJN, H. DE, P. Y. SONDAAR & W. J. ZACHARIASSE (1971): Mammalia and Foraminifera from the Neogene of Kastellios Hill (Crete), a correlation of continental and marine biozones. I. and II. — Konig. Nederl. Akad. Wetenschappen, Proc., (Ser. B) 74/no. 5: 1—22. — Amsterdam.
- BRUIJN, H. DE, P. MEIN, C. MONTENAT & A. VAN DE WEERD (1975): Correlations entre les gisements de rongeurs et les formations marines du Miocene Terminal d'Espagne Meridionale I (Provinces d'Alicante et de Murcia). — Kon. Nederl. Akad. Wetenschappen, Proc., (Ser. B), 78/no. 4: 1—32. — Amsterdam.
- DAXNER-HÖCK, G. (1972): Cricetinae aus dem Alt-Pliozän vom Eichkogel bei Mödling (Niederösterreich) und von Vösendorf bei Wien. — Paläont. Z., 46 (3/4): 133—150. — Stuttgart.
- (1977): Muridae, Zapodidae und Eomyidae (Rodentia, Mammalia) des Eichkogels bei Mödling (Niederösterreich). — Paläont. Z., 51 (1/2): 19—31. — Stuttgart.
- ENGESSER, B. (1972): Die obermiozäne Säugetierfauna von Anvil (Baselland). — Tätigkeitsberichte Naturforsch. Ges. Baselland, 28: 35—363. — Basel.
- FAHLBUSCH, V. (1969): Pliozäne und Pleistozäne Cricetinae (Rodentia, Mammalia) aus Polen. — Acta Zool. Cracoviensia, 14/ no. 5: 99—137. — Cracow.
- (1976): Report on the International Symposium on mammalian stratigraphy of the European Tertiary. — Newsl. Stratig., 5 (2/3): 160—167. — Berlin, Stuttgart.
- FRANZEN, J. L. & G. STORCH (1975): Die unterpliozäne (turolische) Wirbeltierfauna von Dorn-Dürkheim, Rheinhessen (SW-Deutschland). 1. Entdeckung, Geologie,

- Mammalia: Carnivora, Proboscidea, Rodentia. Grabungsergebnisse 1972—1973. — Senckenbergiana lethaea, **56** (4/5): 233—303. — Frankfurt am Main.
- GIBERT, J. (1975): New insectivores from the Miocene of Spain. I and II. — Kon. Nederl. Akad. Wetenschappen, Proc. (Ser. B) **78** (2): 108—133. — Amsterdam.
- GREEN, M. (1977): Neogene Zapodidae (Mammalia: Rodentia) from South Dakota. — Journ. Paleont., **51**/no. 5: 996—1015. — Lawrence.
- HARTENBERGER, J.-L. (1966): Les Rongeurs du Vallésien (Miocène supérieur de Can Llaboteres (Sabadell, Espagne): Gliridae & Eomyidae. — Bull. Soc. geol. de France, **8** (7): 596—604. — Paris.
- HERSHKOVITZ, P. (1955): South American marsh rats, genus *Holochilus*, with a summary of sigmodont rodents. — Fieldiana, Zool., **37**: 639—688. — Chicago.
- HOOPER, E. T. (1952): A systematic review of the harvest mice (Genus *Reithrodontomys*) of Latin America. — Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan, **77**: 1—255. — Ann. Arbor.
- (1957): Dental patterns in mice of the Genus *Peromyscus*. — Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan, **99**: 1—59. — Ann. Arbor.
- HUGUENEY, M. (1974): Gisements de petits mammifères dans le région de Saint-Gérard-le-Puy (Stratigraphie relative). — Rev. Scientifique du Bourbonnais, Année 1974: 52—68.
- JÁNOSSY, D. (1972): Middle Pliocene microvertebrate fauna from the Osztramos Loc. 1. (Northern Hungary). — Ann. Historico-Naturales Mus. Nat. Hungarici, **64**: 27—52. — Budapest.
- KLINGENER, D. (1963): Dental evolution of *Zapus*. — Journ. Mammalogy, **44**/no. 2: 248—260. — Lawrence.
- (1964): The comparative myology of four dipodoid rodents (Genera *Zapus*, *Napaeozapus*, *Sicista*, and *Jaculus*). — Misc. Publ., Mus. Zool., Univ. Michigan, **124**: 1—100. — Ann. Arbor.
- (1966): Dipodoid rodents from the Valentine Formation of Nebraska. — Occ. Papers Mus. Zool., Univ. Michigan, **644**: 1—9. — Ann Arbor.
- KRUTZSCH, P. H. (1954): North American jumping mice (Genus *Zapus*). — Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist., **7**/no. 4: 349—472. — Topeka.
- MEIN, P. & M. FREUDENTHAL (1971a): Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire de l'Europe. — Scripta Geologica, **2**: 1—37. — Leiden.
- (1971b): Les Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Néogène Moyen de Vieux-Collonges. Pt. 1: Le genre *Cricetodon* Lartet, 1851. — Scripta Geologica, **5**: 1—51. — Leiden.
- MILLER, G. S. Jr. & J. W. GIDLEY (1918): Synopsis of the supergeneric groups of rodents. — Journ. Washington Acad. Sci., **8**/no. 13: 431—448.
- PREBLE, E. A. (1899): Revision of the jumping mice of the Genus *Zapus*. — North Amer. Fauna, **15**: 1—42. — Washington D.C. (U.S. Dept. Agric., Division Biol. Survey).
- RABEDER, G. (1972): Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Hundsheim (Niederösterreich). — Ann. Naturhist. Mus. Wien, **76**: 375—474. — Wien.
- (1973): *Galerix* and *Lanthanotherium* (Erinaceidae, Insectivora) aus dem Pannon des Wiener Beckens. — N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1973/7**: 429—446. — Stuttgart.
- RAMAEKERS, P. (1975): Using polar coordinates to measure variability in samples of *Phenacolemur*: A method of approach. — In: SZALAY: Approaches to primate paleobiology. — Contr. Primat., **5**: 106—135. — Basel (Karger).
- RÜMKE, C. G. (1976): Insectivora from Pikermi and Biodrak (Greece). — Kon. Nederl. Akad. Wetenschappen, Proc., (Ser. B) **79** (4): 256—270. — Amsterdam.

- RZEBIK-KOWALSKA, B. (1975): The Pliocene and Pleistocene insectivores (Mammalia) of Poland. II. Soricidae: *Paranourosorex* and *Amblycoptus*. — Acta Zool. Cracoviensia, 20/no. 6: 167—182. — Cracow.
- SCHAUB, S. (1930): Quartäre und jungtertiäre Hamster. — Abh. Schweiz. Paläont. Ges., 49: 1—49. — Basel.
- SIMPSON, G. G., A. ROE & R. C. LEWONTIN (1960): Quantitative Zoology (Revis. Edit.). — Harcourt, Brace, New York.
- STEHLIN, H. G. & S. SCHAUB (1951): Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. — Schweiz. Pal. Abh., 67: 1—385. — Basel.
- STORCH, G. (1978): Die turolische Wirbeltierfauna von Dorn-Dürkheim, Rheinhessen (SW-Deutschland). 2. Mammalia: Insectivora. — Senckenbergiana lethaea, 58: 421—449. — Frankfurt am Main.
- SULIMSKI, A. (1959): Pliocene insectivores from Weze. — Acta Palaeont. Polonica, 4/no. 2: 119—179. — Warsaw.
- (1964): Pliocene Lagomorpha and Rodentia from Weze 1 (Poland). — Acta Palaeont. Polonica, 9/ no. 2: 149—261. — Warsaw.
- WEERD, A. VAN DE (1976): Rodent faunas of the Mio-Pliocene continental sediments of the Teruel-Alfambra Region, Spain. — Utrecht Micropaleont. Bull. Spec. Publ., 2: 1—216. — Meppel.
- WILSON, R. W. (1936): A Pliocene rodent fauna from Smiths Valley, Nevada. — Carnegie Inst. Wash. Publ., 473: 15—34. — Washington D.C.

Explanation of the plates

Plate 1

- Fig. 1: *Leptodontomys* sp.
Right upper M₁ or M₂.
Occlusal view. 48×
- Fig. 2: *Paraglrirulus* cf. *P. lissiensis* (HUGUENEY & MEIN)
Left M₁ ?
Occlusal view. 48×
- Fig. 3: *Paraglrirulus* cf. *P. lissiensis* (HUGUENEY & MEIN)
Left M₂ ?
Occlusal view. 40×
- Fig. 4: *Paraglrirulus* cf. *P. lissiensis* (HUGUENEY & MEIN)
Right M₂.
Occlusal view. 40×
- Fig. 5: *Paraglrirulus* cf. *P. lissiensis* (HUGUENEY & MEIN)
Right M₃.
Occlusal view. 43×
- Fig. 6: *Kowalskia fahlbuschi* BACHMAYER & WILSON
Right M₁.
Lingual view showing undivided inner root. 18×
- Fig. 7: *Kowalskia fahlbuschi* BACHMAYER & WILSON
Left M₁.
Lingual view showing channeled inner root, divided at tip. 24×
- Fig. 8: *Kowalskia fahlbuschi* BACHMAYER & WILSON
Left M₁.
Lingual view showing completely divided inner root. 22×

Plate 2

Fig. 9: *Kowalskia fahlbuschi* BACHMAYER & WILSON

Left upper jaw with M_1 — M_3 . Holotype.

Occlusal view. 20×

Fig. 10: *Kowalskia fahlbuschi* BACHMAYER & WILSON

Left lower jaw with M_1 — M_3 . Fig. 59, BACHMAYER & WILSON, 1970.

Occlusal view. 32×

Plate 3

Fig. 11 (line 1): *Graphiurops austriacus*, nov. genus et spec.

Left lower jaw with M_2 .

Occlusal view, stereographic pair. 7×

Fig. 12 (line 2): *Graphiurops austriacus*, nov. genus et sp.

Right lower M_1 (?).

Occlusal view, stereographic pair. 25×

Fig. 13 (line 3): *Protozapus intermedius* BACHMAYER & WILSON

Right upper jaw with P_4 — M_3 .

Occlusal view, stereographic pair. 20×

Fig. 14 (line 4): *Erinaceus*? sp.

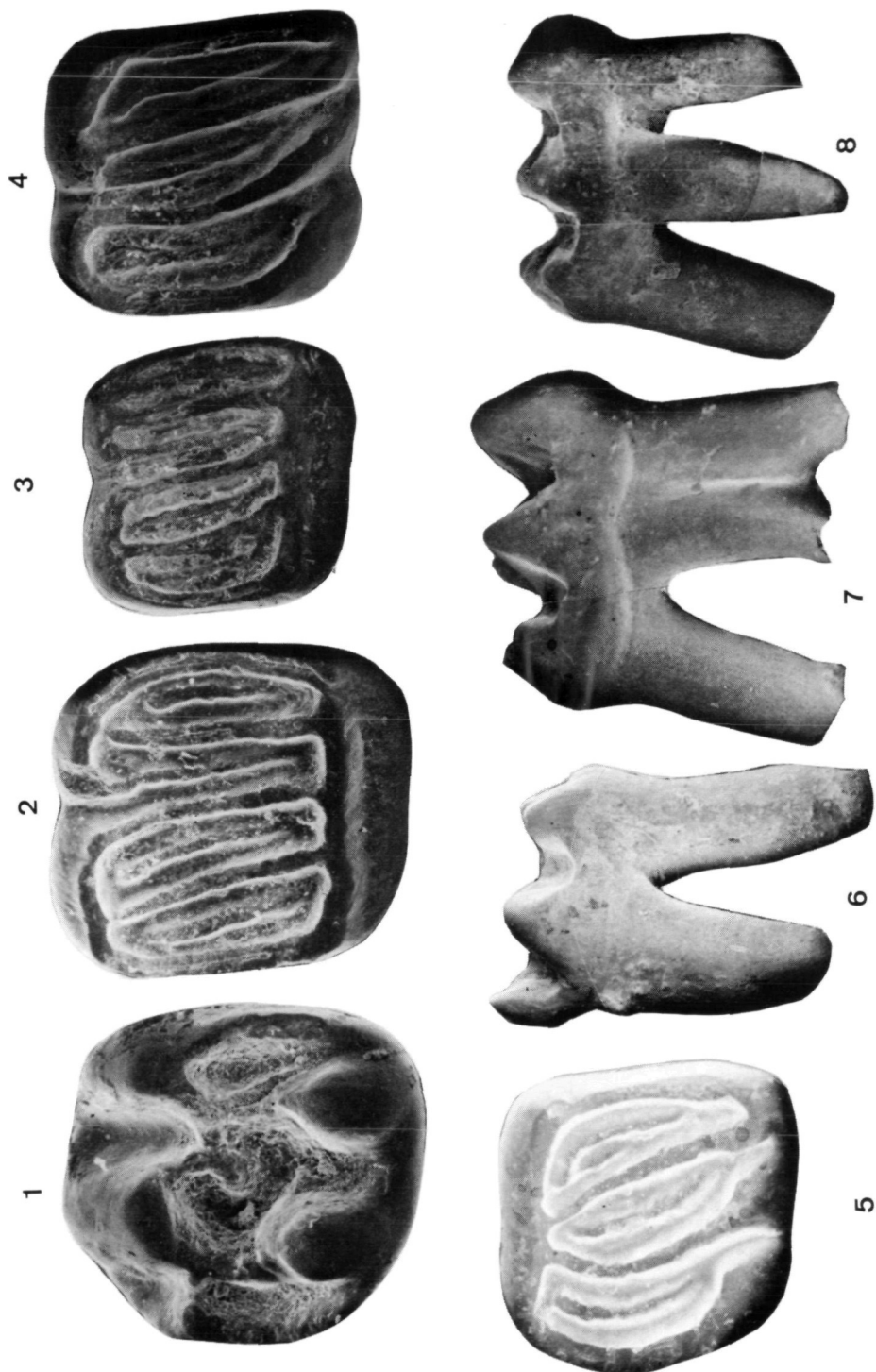
Left lower jaw with P_4 — M_2 .

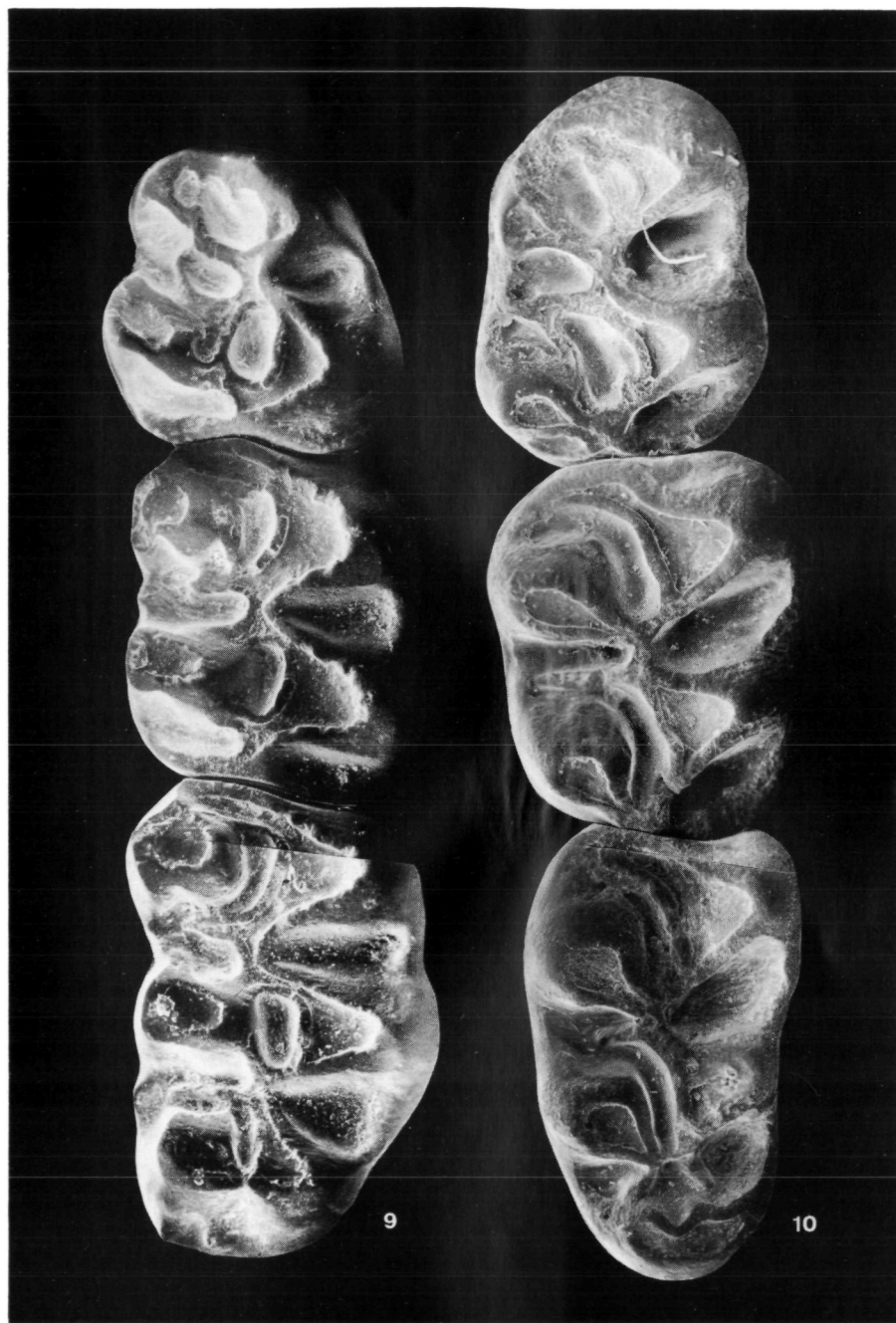
External view. 2,85×

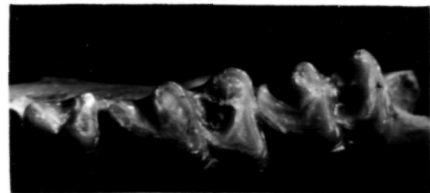
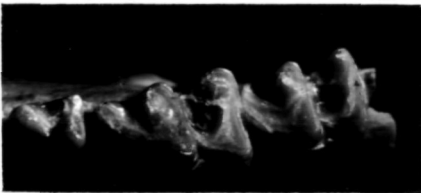
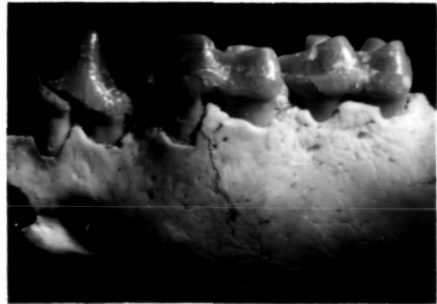
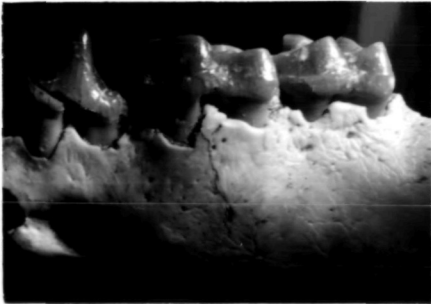
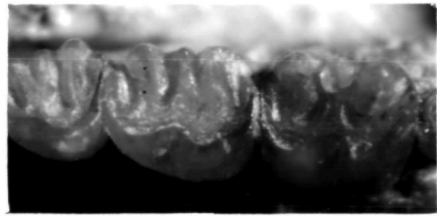
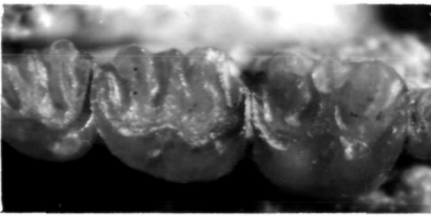
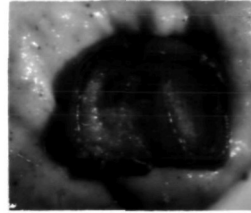
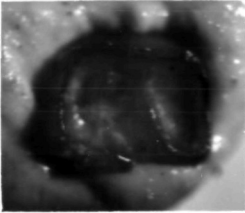
Fig. 14a (line 5): *Erinaceus*? sp.

Left lower jaw with P_4 — M_2 .

Occlusal view. 2,85×







Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	387—398	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	---------	---------------------

Das Karhorn bei Lech/Vorarlberg — eine Deckscholle

Von RENATE ZYLKA und VOLKER JACOBSHAGEN ¹⁾

(Mit 3 Textabbildungen)

Manuskript eingelangt am 26. Juli 1979

Zusammenfassung

Das Karhorn bei Lech ist eine invers gebaute Deckscholle. Von den Obertrias- und Jura-Falten der Allgäuer Hauptmulde ist diese durch eine zwischengeschaltete tektonische Lamelle aus Kreideschiefern getrennt. Über kleine Deckschollen kann sie mit der Juppenspitz-Schuppe, einem Gleitbrett in der Allgäuer Hauptmulde, parallelisiert werden. Die starke Zerscherung des Karhorn-Gebietes ist durch seine Lage zwischen den sich spitzwinklig überlagernden Schuppen des Allgäuer Hauptkamms und der Braunarlspitz erklärbar.

Einleitung

Nordöstlich von Lech am Arlberg erhebt sich zwischen der Furche des Tannberg-Passes und der Lech-Schlucht der Gebirgsstock des Karhorns (2416 m) mit seinen beiden Nebengipfel, dem Auenfelder Horn (2297 m) und dem Warther Horn (2257 m), ein Wahrzeichen des bekannten Wintersport- und Kurortes (Abb. 1a, b). Seine felsige Gipfelregion aus Karbonatgesteinen der oberen Trias wird allseits von grünen Bergwiesen und Almen flankiert, die auf pelitreichen Serien des jüngeren Mesozoikums gedeihen. Kein Wunder, daß das Karhorn schon in der Frühzeit der Deckentektonik in den Nördlichen Kalkalpen als Deckscholle gedeutet wurde. AMPFERER (1914) sah darin einen Rest der Lechtal-Decke über — wie er glaubte — Allgäu-Schichten in der südwestlichen Fortsetzung der Allgäuer Hauptmulde. Da ihm der Hauptdolomit des Karhorngipfels nach N hin in inverser Folge von rhätischen und tiefliassischen Gesteinen mit den unterlagernden Allgäu-Schichten verbunden zu sein schien, legte er die Deckengrenze mitten in die von ihm für Allgäu-Schichten gehaltenen Bereich hinein. In späteren Arbeiten (AMPFERER 1930, 1931) hat er bei Korrekturen im Detail diese Ansicht erhärtet. Die inverse Abfolge sah er durch Tauchfalten-Bildung an der Deckenstirn bedingt (AMPFERER 1932b). Den Ursprung dieser Deckscholle suchte AMPFERER in der Höllenspitz-Schuppe, die er irrtümlich mit der Elbogner Schuppe im Allgäuer Hauptkamm

¹⁾ Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. Volker JACOBSHAGEN und Dipl.-Geol. Renate ZYLKA, Institut für Geologie der Freien Universität, Altenstein-Str. 34A, D-1000 Berlin 33. — BRD.

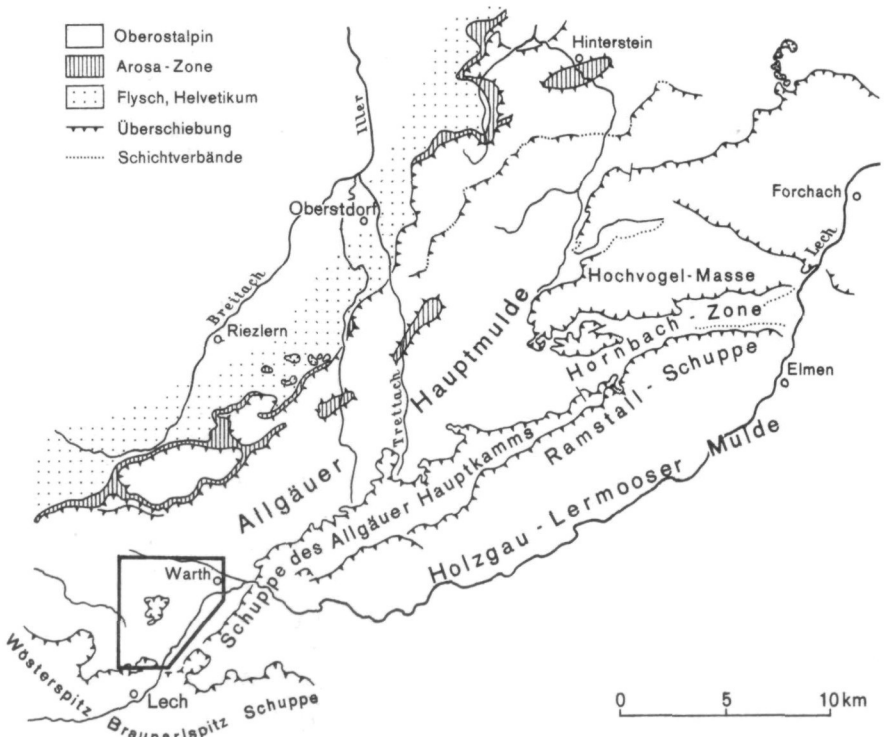
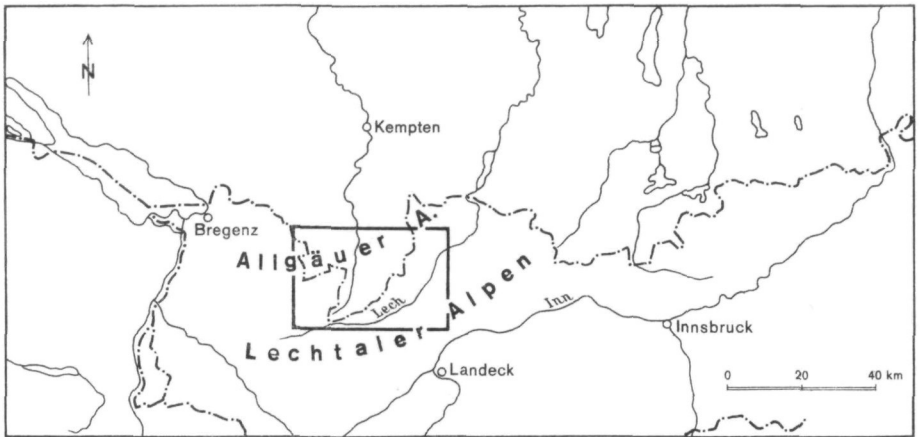


Abb. 1a, b. Lage des Arbeitsgebietes.

parallelisierte. BENZINGER (1929) bestätigte durch eine Kartierung im wesentlichen AMPFERER's Ansicht über die Karhorn-Deckscholle, und später haben sich dem u. a. M. RICHTER (1937), SPENGLER (1953) und HEISSEL (1958) angeschlossen. Nur BLUMENTHAL (1936: 477) stellte neben AMPFERER's Interpretation die Möglichkeit zur Diskussion, daß das Karhorn ... „den verschiedenen

kräftigen Aufwölbungen in der Allgäuer Hauptmulde zu vergleichen ist, also der Allgäu-Decke zugehören würde und seine Klippennatur der intensiven Aufstauung und Zerreißung zu danken hätte“.

Im Zuge der Revision des kalkalpinen Deckenbaus hat sich M. RICHTER (in RICHTER & SCHÖNENBERG 1955) erneut auf die ungestörte Anbindung der Karhorn-Trias an die unterlagernden Allgäu-Schichten berufen, die auf drei Seiten des Berges hervorragend erschlossen sei; nur auf der Südseite stellte er fest, daß der Hauptdolomit dort mit steilen Kontakten tektonisch begrenzt sei. Dementsprechend interpretierte er das Karhorn als einen Pilzsattel, eine Vorstellung, die durch Detailstudien von STENGEL-RUTKOWSKI (1960, 1962) bestätigt schien. Seitdem ist diese Deutung nicht mehr bestritten worden; spätere tektonische Übersichtskarten (z. B. M. RICHTER 1966, 1969; JACOBSHAGEN & OTTE 1968; TOLLMANN 1970) folgten der Skizze von STENGEL-RUTKOWSKI.

Zweifel an der Pilz-Struktur kamen auf, als V. JACOBSHAGEN bei Begehungen im Jahre 1974 bemerkte, daß es sich bei einem Großteil der vermeintlichen Allgäu-Schichten im Auenfeld und auf der Südseite des Karhorns um Gesteine der Kreideschiefer-Serie handelt. Dies bot Anlaß zu einer Neukartierung des Karhorns und seiner Umgebung durch die Verfasser, deren Ergebnisse hier in einer ersten Übersicht vorgelegt werden.

Ergebnisse der Neukartierung

Unsere geologische Kartenskizze (Abb. 2) zeigt einen Ausschnitt aus der Allgäuer Hauptmulde zwischen dem Tannberg-Gewölbe im N und dem Rand der Wösterspitz-Braunarlspitz-Schuppe im Sinne von M. RICHTER (1956) und STENGEL-RUTKOWSKI (1962) im S.

Schichtfolge

a) Trias

Das älteste Schichtglied des Kartengebietes ist der Muschelkalk: dickbankige, dunkle Kalke und dünnplattige Dolomite mit Hornsteinknauern, die nach Datierungen von STENGEL-RUTKOWSKI (1962) an anderer Stelle dem oberen Anis angehören. Sie bilden am NE-Hang der Guggis-Köpfe die Basis der Braunarlspitz-Schuppe. Ladinische Gesteine wurden nirgends angetroffen. Raibler Schichten, Schiefer, Dolomite und Rauhwacken in der bekannten Ausbildung, treten ebenfalls nur in der Braunarlspitz-Trias im Süden auf. Der verbreitete Hauptdolomit weist gegenüber der bekannten Ausbildung keine Besonderheiten auf. Er bildet die Gipfelregion des Karhorns und den Kern des Tannberg-Gewölbes nordwestlich Warth. Plattenkalk ist nur am Karhorn stellenweise durch wenige Kalkbänke im Grenzbereich gegen die Kössener Schichten angedeutet. Die Kössener Schichten bestehen aus der üblichen Wechsellagerung von schwarzen Tonschiefern, dunklen Mergeln, Mergelkalken und dünnen Kalkbänken. Ihre Abfolge wird am Auenfelder Horn

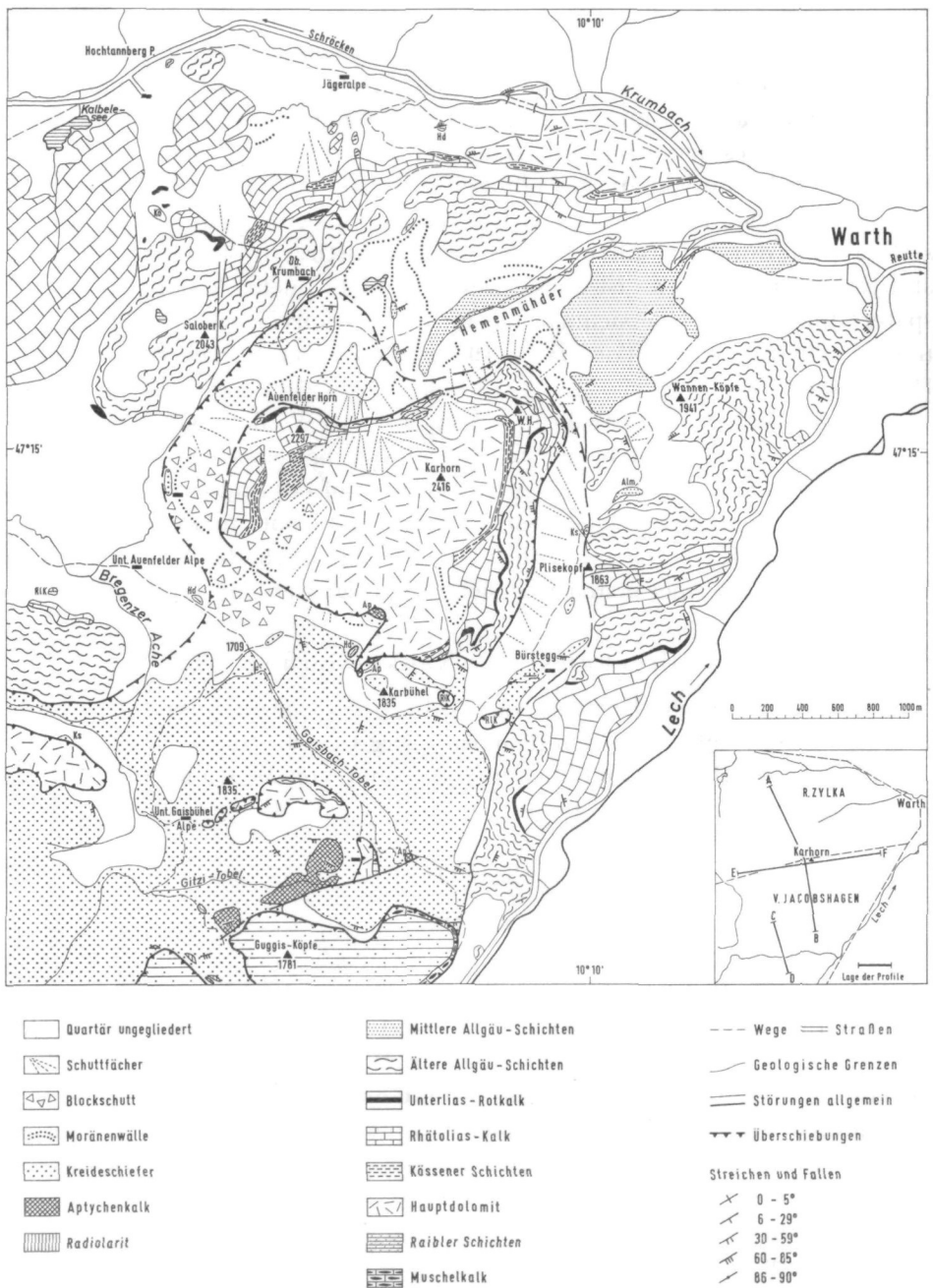


Abb. 2. Geologische Kartenskizze des Karhorn-Gebietes

durch eine kalkige Mittelrippe unterteilt, wie sie auch aus den Klostertaler und den Lechtaler Alpen bekannt ist (HELMCKE 1974; DOERT & HELMCKE 1976). Der Rhätoliaskalk liegt meist in der gebankten back-reef-Fazies vor und weist nahe der Obergrenze zuweilen rote Hohlraumfüllungen und konglomeratische Partien auf. Seine Mächtigkeit unterliegt extremen Schwankungen, die besonders am Nordhang des Karhorns deutlich werden. Als Höchstwert kann 150 m genannt werden.

b) Jura

Über den rhätoliassischen Riffschuttkalken findet sich meist ein schmales Band von Unterlias-Rotkalk. Die mächtigen Allgäu-Schichten in seinem Hangenden schließen in ihrer Ausbildung eng an die Entwicklung in den Allgäuer Alpen (JACOBSHAGEN 1958, 1965) an: Ihre kalkige ältere Abteilung ist bei Warth mindestens 300 m mächtig und wird durch das kieselige Band des Stufenkalks unterteilt. Die mergelreichen Mittleren Allgäu-Schichten mit den oft beschriebenen Manganschiefern treten entgegen den Kartierungen von AMPFERER (1932a) und STENGEL-RUTKOWSKI (1960) nur auf der Nordost-Seite des Karhorn-Massivs auf; im Auenfeld und bei Bürstegg hat man bisher Kreideschiefer für solche gehalten. Jüngere Allgäu-Schichten wurden nirgends angetroffen; Radiolarite des tiefen Oberjura sind nur in wenigen kleinen Scherlingen vor der Front der Braunarlspitz-Schuppe bekannt; ebenso Aptychenkalke (Tithon-Neokom). Aus den letzteren bestehen außerdem Schubsetzen im Liegenden der Karhorn-Trias und auf dem Auenfeld.

c) Kreideschiefer-Serie

Von unerwartet großer Verbreitung sind im Kartengebiet Gesteine der Kreideschiefer-Serie. Sie ziehen von W her aus dem Bereich der Mohnenmähder südöstlich der Mohnenfluh ununterbrochen in das Gebiet der Gaisbühel und des Auenfelder Sattels. Auch die Bergwiesen auf der Südseite des Karhorns bestehen fast gänzlich aus Kreideschiefern, die von dort über Bürstegg und den Plise-Kopf hinaus auf der Ostseite des Karhorns verfolgt werden können. Von der Westseite des Berges zieht sich ihr Aufschlußbereich über die Obere Auenfeld-Alpe auf die Nordseite des Auenfelder Horns, wo sie nach E hin unter Hangschutt verschwinden.

In der Hauptsache besteht die Kreideschiefer-Serie aus dunklen, festen Tonschiefern mit olivgrauer Anwitterung und tafeligem Zerfall. Glimmerbestreuung ist in diesen, häufiger aber in eingeschalteten Feinsandsteinen, dunkelgrau mit bräunlichen Verwitterungsfarben, zu beobachten. Die letzteren weisen laminare oder auch Schrägschichtung auf und sind kalkig. Weiterhin kommen vereinzelt Bänke von Mikrobreccien, Spatkalken und auch mergeligen Fukoidenkalken darin vor. Ein kompaktes Paket von Kieselkalken ragt hier und da aus den Schiefern hervor und bildet z. B. den Karbühel (1835 m) westlich Bürstegg.

Obwohl Leitfossilien bisher nicht gefunden werden konnten, ist die lithologische Ausbildung der Serie so charakteristisch, daß eine andere Zuordnung als in die Kreide gar nicht in Betracht kommt. Die früheren Kartierungen (BENZINGER in AMPFERER 1932a, STENGEL-RUTKOWSKI 1960) hatten stattdessen mit z. Z. erheblich von einander abweichenden Grenzen Allgäu-Schichten eingetragen, deren lithologische Abfolge aber grundsätzlich verschieden und in der Umgebung gut bekannt ist (JACOBSHAGEN 1965). AMPFERER (1914, 1930: 126) war auf der richtigen Fährte, als er deutliche Unterschiede zwischen den Allgäu-Schichten des Karhorn-Sockels und den vermeintlichen Allgäu-Schichten darunter hervorhob; er führte sie allerdings lediglich auf unterschiedliche Durchbewegung zurück.

Gebirgsbau

Die geologische Kartenskizze (Abb. 2) und die Profile (Abb. 3) lassen mehrere tektonische Stockwerke erkennen. Das tiefste besteht aus Trias- und Lias-Gesteinen der Allgäuer Hauptmulde, die einen einfachen Faltenbau aufweisen.

Darüber folgt die Einheit der Auenfelder Kreideschiefer. Von ihrer almesozoischen Unterlage sind diese durch eine flache Scherfläche getrennt; nur im Osten stoßen die Kreideschiefer an der steilen Bürstegg-Störung gegen Strukturen der Unterlage ab.

Auf den Auenfelder Kreideschiefern liegen die Karhorn-Scholle sowie eine

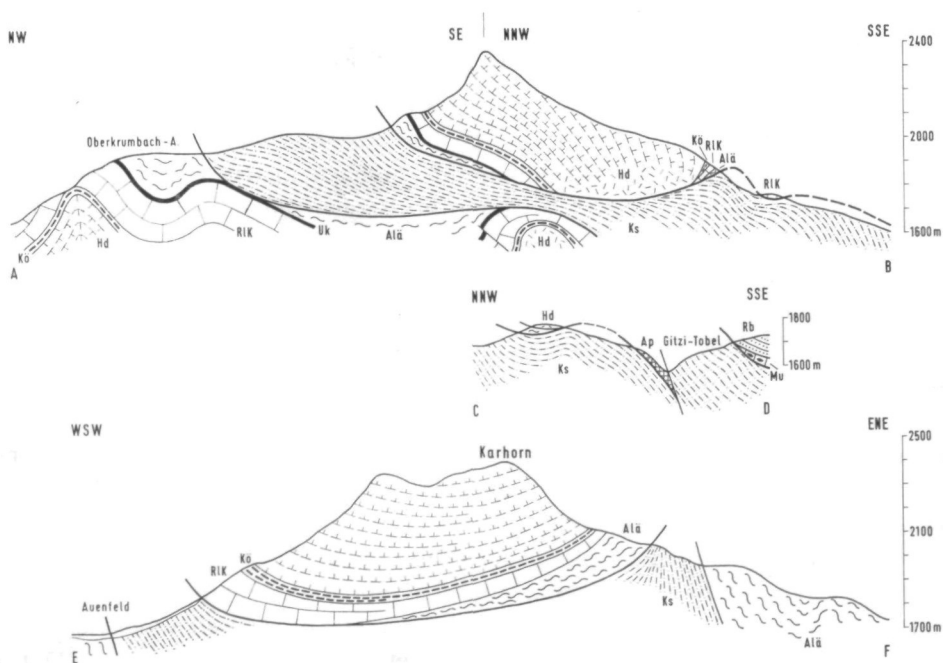


Abb. 3. Geologische Profile durch das Karhorn und seine Umgebung

Reihe kleinerer Deckschollen aus Obertrias- und Jura-Gesteinen. Als tektonisch höchstes Element tritt ganz im Süden noch die Front der Braunarlspitz-Wösterspitz-Schuppe ins Kartengebiet ein.

Allgäuer Hauptmulde

Der Internbau der Allgäuer Hauptmulde unterhalb der Kreideschiefer wird von Falten- und Schuppenstrukturen mit E/W- bzw. ENE/WSW-Streichen beherrscht, die in früheren Arbeiten (STENGEL-RUTKOWSKI 1960, 1962; ZYLKA 1978) beschrieben wurden und hier nur kurz skizziert seien.

Die Nordabfälle der Karhorn-Gruppe werden von den Obertrias-Gesteinen eines Antiklinoriums, des Tannberg-Gewölbes (SCHIDLOWSKI 1961a) aufgebaut, das bei Schröcken aus den Allgäu-Schichten auftaucht und sich nach Osten über den Krumbach und den Rauhgrn-Rücken bis ins obere Stillach-Tal erstreckt. Daran schließt im S die Schwarzmilz-Mulde (JACOBSHAGEN 1961) an, deren Kern aus Mittleren Allgäu-Schichten in den Hemenmähdern unterhalb des Warther Horns aufgeschlossen ist. Sie kann nach E vor der Stirn der Allgäuer Hauptkamm-Schuppe bis ins Hornbach-Tal verfolgt werden.

Die südlich davon gelegenen Faltenstrukturen sind nur von lokaler Bedeutung: Vom Teschenberg-Sattel (STENGEL-RUTKOWSKI 1961) — östlich Warth ein breites Rhät-Gewölbe — erscheinen in den Wannen-Köpfen nur noch die umhüllenden Älteren Allgäu-Schichten, verursacht durch Achsen-Abtauchen nach WSW. Ein weiterer, intern verfalteter Rhät-Sattel tritt in den Steilhängen unterhalb des Plisekopfes zutage, im Süden gefolgt von dem breiten Gewölbe südöstlich Bürstegg (Bürstegg-Sattel, STENGEL-RUTKOWSKI 1961). In den beiden letztgenannten Strukturen fallen die Achsen deutlich nach E, sie wurden offenbar durch die W-gerichtete Bürstegg-Aufschiebung nachträglich aufgebogen.

Eine letzte Trias-Struktur liegt auf der Westseite des Karhorns und ist im wesentlichen am Nordfuß der Juppenspitze mit Rhätoliaskalk unter Älteren Allgäu-Schichten aufgeschlossen. Ihr gehört offenbar auch ein kleines Hauptdolomit-Vorkommen südöstlich der Unteren Auenfelder Alpe an, das dort bei der Verbreitung des Almweges aufgeschürft wurde. Aus der Kartierung von AMPFERER (1932) entnimmt man, daß es sich um eine Schuppe mit Hauptdolomit an der Basis (Bödenegg) handelt, die gegen W hin im Gebiet der Hinteren Fellalpe durch tektonische Reduktion des Rhäts zu einem Hauptdolomit-Gleitbrett entartet (SCHIDLOWSKI 1961a, b).

M. RICHTER (1956) hatte diesen Trias-Zug irrtümlich mit dem Rhätoliaskalk auf dem SW-Hang des Auenfelder Horns verbunden und als westliche Fortsetzung des vermeintlichen Karhorn-Pilzsattels aufgefaßt, eine Vorstellung, die von SCHIDLOWSKI (1961a, b) und auch von TOLLMANN (1970) übernommen wurde. Hierbei wurde übersehen, daß die Trias des Auenfelder Horns invers, diejenige der Juppenspitze-Basis aber normal gelagert ist. Nach den Ergebnissen der Neukartierung muß das Pilzsattel-Modell auch aus anderen

Gründen (s. u.) aufgegeben werden. Wir betrachten die Trias-Struktur am Fuß der Juppenspitze als selbständiges Element und nennen sie Bödenegg-Schuppe. Sie liegt im Streichen der erwähnten Plisekopf-Falten.

Auenfelder Kreideschiefer-Einheit

Bei der Neukartierung wurde festgestellt, daß die Kreideschiefer-Serie im Gebiet nördlich von Lech eine wesentlich größere Verbreitung hat als bisher angenommen. In der Kartierung AMPFERER's (1932) nehmen sie das Gebiet der Mohnenmähder (Halbfenster der Götzner Alpe) ein und grenzen bei der Unteren Gaisbühl-Alpe ohne Störung an Allgäu-Schichten. STENGEL-RUTKOWSKI (1960) hat sie beiderseits des Gitzi-Tobels noch bis zur Einmündung des Gaisbaches verfolgt und dort ebenfalls gegen Allgäu-Schichten enden lassen.

Tatsächlich dehnt sich die Region der Auenfelder Kreideschiefer von den Mohnenmähdern nach E über Gitzi- und Gaisbach-Tobel bis auf die Nord- und die Ostseite des Karhorns aus, wie oben dargelegt. Sie schieben sich als eine geschlossene Lamelle zwischen Obertrias und Jura am Boden der Allgäuer Hauptmulde und die aus den gleichen Serien aufgebauten Gipfelbereich des Karhorns.

Der Internbau der Auenfelder Kreideschiefer-Einheit ist relativ ruhig und weitspannig, verglichen mit der lebhaften Kleinfaltung in Älteren Allgäu-Schichten. So beobachtet man z. B. in der tief eingeschnittenen Schlucht des Gaisbachs ein geradezu monotones SE-Fallen.

Gegen die unterlagernden Gesteine der Allgäuer Hauptmulde grenzt die Auenfelder Kreideschiefer-Einheit im NW an einer großen Bewegungsbahn, die östlich vom Salober-Kopf steil nach SE einfällt. Auch auf der Ostseite der Juppen-Spitze ist sie aufgeschlossen, sonst überall vom Schutt verhüllt.

Auf der Ostseite des Karhorns dagegen sind den Auenfelder Kreideschiefern an der Bürstegg-Störung die Obertrias- und Lias-Falten der tieferen Allgäuer Hauptmulde steil aufgeschoben. Im Gitzi-Tobel ist diese Störung mit 80° E-Fallen und Aufschleppung der Kreideschiefer direkt zu beobachten. Da die Bürstegg-Aufschiebung die ENE-streichenden Falten der Lech-schlucht schräg durchschneidet und deren Achsen aufgebogen hat, muß sie einer jüngeren Quer-Einengung zugeordnet werden.

Karhorn-Scholle

Die Karhorn-Scholle besteht aus einer vollständigen inversen Schichtfolge von Älteren Allgäu-Schichten an der Basis bis in den Hauptdolomit der Gipfelregion, dessen verkehrte Lagerung STENGEL-RUTKOWSKI (1961) auch durch geopetale Sedimentgefüge nachweisen konnte. Die Ränder der Karhorn-Scholle sind schüsselartig aufgebogen, im SE — nahe dem Aufstiegszug zum Karhorn-Gipfel — lokal sogar bis über die Senkrechte hinaus; allein dort hatte STENGEL-RUTKOWSKI normal gelagerten Hauptdolomit gefunden. Während dieser

Autor darin einen Beleg für die von ihm angenommene Pilzstruktur des Karhorns sah, erklärt sich dieser Befund einfacher durch lokale Deckenfaltung. Diese ergibt sich schon, wenn man die beiden Rhätoliaskalk-Schollen südwestlich Bürstegg in Verbindung mit dem Karhorn sieht (Profil A—B, Abb. 3). Am SW-Rand der Karhorn-Scholle, wo der Hauptdolomit bis an die basale Schubfläche herabreicht, kann sogar ein kleiner Deckensattel unmittelbar beobachtet werden. Der S-fallende Hauptdolomit-Lappen oberhalb des Karbühel ist Süd-schenkel dieser Antikline. In diesem Bereich kommen zwischen der Deckscholle und den Auenfelder Kreideschiefern noch einige kleine Schubfetzen aus Aptychenkalken und Allgäu-Schichten vor.

Normale Schichtverbände zwischen der Karhorn-Scholle und ihrer Unterlage bestehen nirgends. In N, E und S liegt sie unvermittelt den Kreideschiefern auf; auf der W-Seite ist der Kontaktbereich durch gewaltige Schuttmassen und Moränen verhüllt.

Eine weitere Gruppe von fünf Hauptdolomit-Deckschollen findet sich im Gebiet der Unteren Gaisbühel-Alpe zwischen Gaisbach- und Gitzi-Tobel. Die größte dieser Gaisbach-Schollen östlich HP 1835 wird von einer Lamelle aus älteren Allgäu-Schichten unterlagert (Profil C—D, Abb. 3), die östlichste bei der Gaisbach-Alpe von Rhätoliaskalk. Der inverse Bau dieser Einheiten, auf den auch noch Aptychenkalk-Reste in unmittelbarer Nähe hinweisen, und ihre Lagerung auf den Auenfelder Kreideschiefern führt uns wie schon AMPFERER (1931) dazu, sie mit der Karhorn-Scholle zu verbinden und als Relikte derselben tektonischen Einheit zu deuten.

Wenn diese Annahme zutrifft, dann ergeben sich zugleich Hinweise auf die Herkunft dieser Schollen. Denn mit BENZINGER (1929), AMPFERER (1930, 1931), M. RICHTER (1956) und TOLLMANN (1970) darf man davon ausgehen, daß die Gaisbach-Schollen mit dem abgepreßten Hauptdolomit-„Stiel“ der Juppenspitz-Schuppe (auf Abb. 2 westlich der Unt. Gaisbühel-Alpe gerade noch erkennbar) zu verbinden sind. Das impliziert zugleich, daß die Karhorn-Scholle und die mit ihr parallelisierten kleineren Deckschollen als ein Gleitbrett aus der Allgäuer Hauptmulde selbst aufgedrungen und die Auenfelder Kreideschiefer durchbrochen haben mußten. Tatsächlich kann man auch im Gitzi-Tobel nordöstlich der Guggi-Köpfe die östlichste der Gaisbach-Deckschollen mit mittlerem Südfallen zwischen die Kreideschiefer einschießen sehen. An derselben Narbe, einer WSW-streichenden Störung, verschwinden außerdem noch drei Schollen aus Aptychenkalk im Untergrund.

Ob diese Störung über die Mohnenmähder mit der Hangendstörung der Juppenspitz-Schuppe im Sinne TOLLMANN's (1970, 1971) verbunden werden darf, konnte auch bei Durchsicht von Luftbildern nicht entschieden werden; allerdings darf man nicht voraussetzen, daß sich eine Störung mittleren oder flachen Einfallens im Relief ausprägen muß.

In jedem Fall ist gesichert, daß das Karhorn und die Gaisbach-Schollen zu einem flachen Schub Brett zu vereinen sind, die aus der Allgäuer Haupt-

mulde nahe ihrem Südrand ausgepreßt wurde. Heute ist eine Förderweite von annähernd 3 km zu belegen.

Zusammenfassung der Ergebnisse und Ausblick

Das Karhorn hat sich als Deckscholle mit inverser Schichtfolge erwiesen. Eine Deutung als Pilzsattel kann nicht aufrechterhalten werden, da weder ein entsprechender Internbau noch stratigraphische Verbände zu den unterlagernden Kreideschiefer der Allgäuer Hauptmulde existieren; und auch die vermutete Verbindung zwischen dem Karhorn und der Bödenegg-Trias, einem westlich anschließenden Gleitbrett in der Allgäuer Hauptmulde, konnte nicht bestätigt werden.

Mit dem Karhorn sind kleinere Deckschollen bei Bürstegg und westlich des Gaisbaches, sehr wahrscheinlich auch die Juppenspitz-Schuppe, zu einer flachen Schuppe vereint, deren Hauptdolomit-Kern vom Boden der Allgäuer Hauptmulde abgerissen ist und die Auenfelder Kreideschiefer als Gleitbrett durchbrochen hat. In inverser Folge anhaftende Rhät- und Lias-Gesteine sind an der Schuppenstirn relativ vollständig, nach hinten zunehmend reduziert; höherer Jura (Aptychenkalk) tritt nur in Schubfetzen an der Schuppenbasis auf. Das Eintauchen dieser Schuppe kann im Gitzi-Tobel am Südrand der Allgäuer Hauptmulde direkt beobachtet werden. Damit ordnet sich auch das Karhorn in den flachen Gleitbrett-Bau ein, der von TOLLMANN (1970) für die Nord- und Osthänge der Mohnenfluh dargestellt wurde.

Bei der starken Zerscherung des Gebietes wurde auch die Kreidefüllung der sich gegen SW vertiefenden Allgäuer Hauptmulde von ihrer Unterlage abgelöst und als selbständige tektonische Einheit transportiert.

Der ENE-streichende Falten- und Überschiebungsbau der Region konnte von HÜCKEL & al. (1960) wenig weiter östlich auf der Südseite des Allgäuer Hauptkamms als nachgosauisch datiert werden. Noch jünger war eine Quereinengung, aus der z. B. die ungefähr N/S-verlaufende Bürstegg-Aufschiebung, der subquadratische Zuschnitt der Karhorn-Scholle mit aufgebogenen Rändern auch auf der W- und E-Seite sowie die sigmoidale Verkrümmung der Juppenspitz-Schuppe (außerhalb unserer Karte) hervorgegangen sind.

Die extrem starke Zerscherung und tektonische Durchmischung im Karhorn-Mohnenfluh-Bereich könnte dadurch begründet sein, daß dieser zwischen den einander spitzwinklig überlagernden Überschiebungen der Allgäuer-Hauptkamm- und der Braunarlspitz-Wösterspitz-Schuppe gleichsam in einer geöffneten Schere gelegen ist.

Danksagung

Die Verfasser sind Herrn Priv.-Doz. Dr. D. HELMCKE für Diskussionen und photogeologische Beratung, den Damen R. COUSINO und W. JUNG sowie dem Institut für Angewandte Geodäsie, Außenstelle Berlin, für tatkräftige technische Unterstützung sehr zu Dank verbunden. Die Gelände-Arbeiten wurden aus dem Geotitel der Freien Universität Berlin gefördert.

Literatur

- AMPFERER, O. (1914): Über den Bau der westlichen Lechtaler Alpen. — Jb. k. k. Reichsanst., **64**: 307–326. — Wien.
- (1930): Beiträge zur Geologie des obersten Lechtales. — Jb. geol. B.-A., **80**: 103–146. — Wien.
- (1931): Beiträge zur Geologie des obersten Lechtales und des Großen Walsertales. — Jb. geol. B.-A., **81**: 177–216. — Wien.
- (1932a): Geologische Karte der Lechtaler Alpen 1:25.000, Bl. Klostertaler Alpen. — Geol. B.-A., Wien.
- (1932b): Zur Großtektonik von Vorarlberg. — Jb. geol. B.-A., **82**: 31–64. — Wien.
- BENZINGER, T. (1929): Zur Geologie des Quellengebietes der Bregenzer Ache. — Jb. geol. B.-A., **79**: 425–478. — Wien.
- BLUMENTHAL, M. M. (1936): Die Allgäu-Decke in den Bergen des Grossen Walsertales (Vorarlberg). — Ecl. geol. Helv., **29**: 449–479. — Basel.
- DOERT, U. & D. HELMCKE (1976): Geologie des Flexen-Passes (Vorarlberg/Österreich). Erläuterungen zur geologischen Karte des Flexen-Passes. — Geologica et Palaeontologica, **10**: 181–200. — Marburg.
- HEISSEL, W. (1958). Zur Tektonik der Nordtiroler Kalkalpen. — Mitt. geol. Ges. Wien, **50** (1957): 95–132. — Wien.
- HELMCKE, D. (1974): Geologie der südlichen Klostertaler Alpen (Vorarlberg/Österreich). Erläuterungen zur geologischen Karte der südlichen Klostertaler Alpen 1:25.000. — Geologica et Palaeontologica, **8**: 131–147. — Marburg.
- HÜCKEL, B., V. JACOBSHAGEN & W. STENGEL-RUTKOWSKI (1960): Über den Bau des Allgäuer Hauptkammes und der Hornbachkette (Nördliche Kalkalpen). — Z. dt. geol. Ges., **112**: 91–104. — Hannover.
- JACOBSHAGEN, V. (1961): Der Bau der südöstlichen Allgäuer Alpen. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **113**: 153–206. — Stuttgart.
- (1958): Zur Stratigraphie und Paläogeographie der Jura-Fleckenmergel im südöstlichen Allgäu. — Notizbl. hess. L.-Amt Bodenf., **87** (1959): 208–226. — Wiesbaden.
- (1965): Die Allgäu-Schichten (Jura-Fleckenmergel) zwischen Wetterstein-Gebirge und Rhein. — Jb. geol. B.-A., **108**: 1–114. — Wien.
- & O. OTTE (1968): Zur Stellung der Arosa-Zone im Allgäu und im Bregenzer Wald (Ostalpen). — Geologica et Palaeontologica, **2**: 97–107. — Marburg.
- KOCKEL, C. W. (1960): Vom Sattel zur Klippe. — Abh. dt. Akad. Wiss. Berlin, (III.), **1** (Festschr. E. Kraus): 40–47. — Berlin.
- RICHTER, M. (1937): Die deutschen Alpen und ihre Entstehung. — 179 S. — Berlin (Borntraeger).
- (1956): Über den Bau der Vorarlberger Alpen zwischen oberem Lech, Flexenpass und Ill. — Geotekton. Sympos. H. STILLE: 190–204. — Stuttgart.
- (1966): Allgäuer Alpen. — Samml. geol. Führer, Bd. **45**: 1–89. — Berlin (Borntraeger).
- (1969): Vorarlberger Alpen. — Samml. geol. Führer, Bd. **49**: 1–169. — Berlin (Borntraeger).
- & R. SCHÖNBERG (1955): Über den Bau der Lechtaler Alpen. — Z. dt. geol. Ges., **105** (1953): 59–79. — Hannover.
- SCHIDLOWSKI, M. (1961a): Beitrag zur Geologie des Ostalpins zwischen Kleinem Walsertal und oberem Lech (Vorarlberg, Österreich). — Diss. Freie Univ. Berlin, 80 S. — Berlin.
- (1961b): Zur Revision des ostalpinen Deckenbaus im Allgäu–Vorarlberger Grenzraum. — Z. dt. geol. Ges., **113**: 161–175. — Hannover.
- SPENGLER, E. (1953): Versuch einer Rekonstruktion des Ablagerungsraumes der Decken

- der Nördlichen Kalkalpen. I. Teil: Der Westabschnitt der Kalkalpen. — Jb. geol. B.-A., **96**: 1—64. — Wien.
- STENGEL-RUTKOWSKI, W. (1960): Die Geologie der Umgebung von Lech (Vorarlberg). — Unpubl. Diss. Univ. Marburg, 152 S. — Marburg.
- (1962): Der Bau des Gebirges um Lech (Vorarlberg). — Z. dt. geol. Ges., **113** (1961): 535—576. — Hannover.
- TOLLMANN, A. (1970): Tektonische Karte der Nördlichen Kalkalpen 3. Teil: Der Westabschnitt. — Mitt. geol. Ges. Wien, **62** (1969): 78—170. — Wien.
- (1971): Zur Rehabilitierung des Deckenbaues in den westlichen Nordkalkalpen. — Jb. geol. B.-A., **114**: 273—360. — Wien.
- ZYLKA, R. (1978): Geologie der Allgäuer Hauptmulde und des Nordteils der Karhorn-Struktur zwischen Warth und Hochtannberg (Vorarlberg/Österreich). — Unpubl. Dipl.-Arbeit, 77 S. — Freie Univ. Berlin.