

Kalkgehalt – der in dem genannten Horizont durch Kalküberkrustungen nachgewiesen ist, wird von WATSON & ABBEY (1986) auf Stickstoffmangel zurückgeführt. Der Eiweißgehalt der Knochen war also demnach das Ziel der Insekten. Die Holzsplitter müssten demnach noch unverkalkt benagt worden sein.

Weitere Hinweise auf die Anwesenheit von Termiten gibt es in Gestalt der Doppelschleiche *Blanus* sp. an zahlreichen Fundstellen, die sich bevorzugt von Termiten ernährt, sowie durch den Nachweis eines umfangreichen fossilen Insektenbaus in der Fundstelle Puttenhausen (SCHMID, 2002), in der ebenfalls reichlich Insektenfraß nachgewiesen wurde. Das Vorkommen mehrerer Termiten-Arten in der gleichzeitigen Insektenfundstelle „Randecker Maar“ belegt die Häufigkeit dieser Tiere im Mittelmiozän.

Die taphonomische Bedeutung der Fraßspuren liegt im Nachweis länger zugänglicher, unverwitterter Knochenreste auf trockenen Landoberflächen, auch dort wo Paläobodenbildung nicht ohne weiteres ersichtlich ist. Das seltenere Vorkommen in zahlreichen fluviatilen Aufarbeitungslagen ist ein Beleg dafür, dass sich nicht nur deren Gehalt an umgelagerten Konkretionen, sondern auch ein erheblicher Teil des Fossilinhalts aus aufgearbeiteten Paläoböden rekrutiert. Ob diese Landoberflächen, wie für Laetoli (RITCHIE, 1987) und das Duppauer Gebirge angenommen immer nur mit schütterer Vegetation bestanden waren, muss erst genauer untersucht werden.

Das Fehlen von Insektenfraß in zeitgleichen Ablagerungen kann für höhere Sedimentationsraten oder für häufigere Wasserbedeckung sprechen, wie diese z. B. in Sandelzhausen durch reichlichen Krokodilverbiss nachgewiesen ist. Krokodilverbiss und Insektenfraß haben sind bisher noch nie gemeinsam nachgewiesen worden.

Literatur:

- FEJFAR, O. & KAISER, T. M. (2005): Insect Bone-Modification and Paleocology of Oligocene Mammal Bearing Sites in the Doupov Mountains, Northwestern Bohemia. – *Palaeontologia Electronica* **8** (1); 8A, 11 S., 1 MB.
- RITCHIE, J. M. (1987): Trace fossils of burrowing Hymenoptera from Lateoli. – in: Leakey, M. D. & Harris, J. M (Hrsg.): *Laetoli: A Pliocene site in Northern Tanzania: 433-438*, Oxford (Clarendon press).
- SCHMID, W. (2002): Ablagerungsmilieu, Verwitterung und Paläoböden feinklastischer Sedimente der Oberen Süßwassermolasse Bayerns. – *Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math-Naturw. Klasse N. F.* **172**: 248 S., München.
- WATSON, J. A. L. & ABBEY, H. M. (1986): The effects of termites (Isoptera) on bone: Some archeological implications. – *Sociobiology* **11**: 245-254.

DIE GRÜNALGE *HALIMEDA* AUS DEM SÜDMAROKKANISCHEN ALTERTIÄR – BEITRÄGE ZUR PHYLOGENIE UND PALÄOÖKOLOGIE EINES LEBENDES FOSSILS

Hans-Georg HERBIG¹ & Ovidiu DRAGASTAN²

¹ Universität zu Köln, Institut für Geologie und Mineralogie, Zülpicher Strasse 49a, D-50674 Köln;
e-mail: herbig.paleont@uni-koeln.de.

² University of Bucharest, Department of Geology and Paleontology, Bd. N.Balcescu No.1, 010041, Bucharest,
Romania; e-mail: ovidiud@geo.edu.ro.

Halimeda ist wohl eine der bekanntesten Grünalgen-Gattungen in tertiären und rezenten tropischen Flachwasser-Karbonat-Environments. Die mesozoisch-känozoische Geschichte der im Mesozoikum vielfach als „*Leckhamptonella*“, „*Boueina*“ oder „*Arabicodium*“ bezeichneten Grünalge ist allerdings wenig bekannt. Taxonomische Probleme – große Variabilität der Pflanzen, unterschiedliche Verkalkungsintensität und damit unterschiedliches Fossilisationspotential, Zerfall in Segmente unterschiedlicher Form und Größe und Beschränkung auf Zufallsschnitte in Karbonat-Dünnschliffen – erschwerten eindeutige

Ansprachen. Entsprechend wurde „*Halimeda*“ in der Regel in offener Nomenklatur als genereller Indikator für tropisches Klima und lagunäre bis riffnahe Flachwasser-Verhältnisse benutzt. Vor allem DRAGASTAN et al. (2002) zeigten, dass Segment-Morphologie und die Form der Cortex-Utrikel als Bestimmungsmerkmale im Fossilen geeignet sind und stellten für die Gattung drei phylogenetische Linien vor. Die *Halimeda cylindracea*-Linie mit zylindrischen bis subsphärischen Thallus-Segmenten erschien spätestens in der Späten Trias, die *Halimeda incrassata*-Linie mit variableren, zylindrischen bis reniformen und subcuneaten, glatten bis berippten Thallus-Segmenten und morphologisch differenzierten Cortex-Utrikeln in der späten Kreide (?), spätestens jedoch im Paläozän–Eozän und die *Halimeda opuntia*-Linie mit extrem variablen, lateral zusammengedrückten und randlich ornamentierten Thallus-Segmenten frühestens im Maastrichtium, spätestens im Paläozän.

Im Rezenten wird *Halimeda* nach nicht fossilisationsfähigen anatomischen Merkmalen in fünf Sektionen gegliedert: zur Sektion *Halimeda* gehören lithophytische, erekt wachsende Arten, welche hochenergetische Riff-Habitate besiedeln. Zur Sektion *Opuntia* sowie zur kleinen Sektion *Micronesicae* gehören ebenfalls lithophytische Arten, welche jedoch in Form weitflächig verzweigter Algenkissen auftreten. Die Sektion *Rhipsalis* besitzt psammophytische Taxa und die Sektion *Cryptica* eine einzige, im tieferen Wasser siedelnde Art. Auf morphologische und DNA-Sequenzen basierende kladistische Analysen rezenter *Halimeda*-Arten zeigen überraschend gute Übereinstimmung (HILLIS et al., 1998; KOOISTRA et al., 1999). Drei Basal-Kladen („first order clades“) passen zumindest teilweise zu den aus dem paläontologischen Befund abgeleiteten phylogenetischen Ästen. Demnach korreliert die *Halimeda opuntia*-Linie mit der Basal-Klade *Opuntia* (incl. *Micronesicae*) und die *Halimeda incrassata*-Linie mit der Basal-Klade *Rhipsalis*. Allerdings stellt sich der nach dem paläontologischen Befund älteste phylogenetische Ast, die *Halimeda cylindracea*-Linie, als Sub-Klade der Sektion *Rhipsalis* dar.

Die zeitliche Einhängung der Diversifikation von *Halimeda* in die 33 heute bekannten Arten war bisher kaum geklärt. HILLIS (2001) postulierte drei Vikarianz-Events. Der älteste Event an der Kreide-Tertiär-Grenze sollte die Basal-Kladen hervorbringen, ein zweiter Event im Zusammenhang mit der Schließung der circumäquatorialen Tethys und der messinischen Salinitätskrise im späten Miozän sollte insbesondere die weitere Aufspaltung der Sektion *Rhipsalis* verursachen; ein dritter Vikarianz-Event könnte mit der Schließung der mittelamerikanischen Landbrücke im Pliozän verknüpft sein. Inwieweit die holozäne Vielfalt der Gattung auf Prozesse im Gefolge des Pleistozäns oder auf Disparitäten in der Kenntnis zwischen rezenten und fossilen Formen zurückzuführen ist, bleibt zu hinterfragen, aber bereits KOOISTRA et al. (1999) bezeichneten *Halimeda* aufgrund des DNA-Stammbaums als lebendes Fossil. Erst DRAGASTAN & SOLIMAN (2002) und DRAGASTAN et al. (2002, 2003) wiesen mit ihrem neuen taxonomischen Konzept moderne Taxa im Ypresium, im späten Miozän, im Pliozän und Spät-Pleistozän nach.

Vom Südrand des zentralen Hohen Atlas (Marokko) waren vor allem seit HERBIG (1991) und KUSS & HERBIG (1993) *Halimeda*-reiche Mikrofaziestypen von einer flachen Rampe des Paläozän und Eozän bekannt. Das umfangreiche, exzellent erhaltene Material ermöglichte es, die Diversität der Gattung zu beschreiben, phylogenetische Rückschlüsse zu ziehen und rezente Verteilungsmuster zu vergleichen. Drei Intervalle wurden unterschieden: (1) Höheres Unter-Thanetium–Mittel-Thanetium (Jbel Guersif-Formation), (2) Ypresium (Ait Ouarhitane-Formation), (3) Lutetium–(?)Bartonium (Jbel Tagount-Formation). Insgesamt wurden zwei bereits aus dem Paläozän/Eozän bekannte fossile Arten (*H. nana*, *H. praeopuntia*), neun neue kurzlebige Arten und zwölf noch rezent auftretende Taxa identifiziert (*H. cylindracea*, *H. incrassata*, *H. monile*, *H. opuntia*, *H. opuntia f. triloba*, *H. simulans*, *H. tuna*, *H. tuna f. platydisca*, *H. gracilis*, *H. copiosa*, *H. scabra*, *H. fragilis*).

Im Thanetium wurden elf *Halimeda*-Arten identifiziert. Neben der nur aus dem Paläozän bekannten *Halimeda nana* sind dies vier moderne Taxa (*H. incrassata*, *H.*

cylindracea, *H. opuntia*, *H. monile*) sowie sechs neue, bisher auf die Jbel Guersif-Formation beschränkte Arten. Unter den modernen Arten sind die drei von DRAGASTAN et al. (2002) identifizierten Stammformen der Gattung. Die explosionsartige Entfaltung zahlreicher neuer Arten ist auf eine adaptive Radiation nach der Transgression des zentralmarokkanischen Maastrichtium-Paläogen-Meeres an den Südrand des zentralen Hohen Atlas zurückzuführen. Sie kann mit der von BARATTOLO (2002) für Dasycladaceen beschriebenen „recovery phase“ während des späten Daniums und Thanetium, d. h. nach dem Aussterbe-Ereignis an der Kreide-Tertiär-Wende verglichen werden. Im Ypresium wurden zwölf Taxa identifiziert: eine einzige, nur aus dem Alttertiär bekannte Art (*Halimeda praeopuntia*), eine neue Art sowie zehn noch im Rezenten vorkommenden Taxa. Die im Thanetium dominierenden *H. incrassata* und *H. cylindracea* wurden von *H. tuna* und *H. opuntia* abgelöst, wohl infolge einer einschneidenden Regression im Oberen Thanetium und der nachfolgenden Neubesiedlung der Lebensräume am Südrand des zentralen Hohen Atlas. Dies könnte auch der konkrete Grund für das Aussterben aller im Thanetium neu gefundenen Taxa sowie von *H. nana* sein. Die lutetisch-(?)bartonische *Halimeda*-Flora ähnelt stark der ypresischen Flora. Von insgesamt elf identifizierten Taxa gehören neun zu rezent bekannten Taxa, zwei sind neu. Das offensichtliche Aussterben der zahlreichen im Thanetium entstandenen Arten, die Etablierung langlebiger, noch heute vorkommender, d.h. gut angepasster, erfolgreicher Arten und die geringe Neuenstehungsrate entspricht der von BARATOLLO (2002) für Dasycladaceen skizzierte Stabilisierungsphase im Ypresium und Bartonium. Auffällig ist jedoch die prozentuale Dominanz einer einzigen Art (*H. tuna*: 41 %), die Seltenheit sowie das Fehlen einiger im Ypresium auftretenden modernen Taxa sowie das Verschwinden mehrerer Taxa in der obersten Jbel Tagout-Formation. Dies deutet auf relativ ungünstige ökologische Verhältnisse hin, was durch siliciklastische Einschaltungen und z.T. restriktive Karbonat-Lithofazies unterstrichen wird. Auch BARATTOLO (2002) beobachtete bei Dasycladaceen eine graduelle Diversitätsabnahme im Bartonium und eine folgende Krise im Obereozän – angesichts des drastischen globalen Meeresspiegelabfalls und der Klimaverschlechterung im Obereozän eine vorhersehbare Entwicklung.

Die taxonomischen Daten vom Südrand des zentralen Hohen Atlas belegen, dass zahlreiche moderne Arten von *Halimeda* wesentlich früher entstanden als bisher gedacht. Sie unterstreichen den Aspekt der Gattung bzw. zugehöriger Arten als lebende Fossilien und bestätigen den frühen Beginn der von DRAGASTAN et al. (2002) postulierten phylogenetischen Linien. Bezüglich des kladistischen Stammbaums lässt sich eindeutig belegen, dass eine Diversifikation in die Basal-Kladen *Opuntia* + *Micronesicae* sowie *Rhipsalis* im basalen Thanetium oder vorher erfolgte. Ein Ursprung im frühesten Paläozän erscheint wahrscheinlich. Die ältere Entstehung der *H. cylindracea*-Linie bleibt davon unberührt und muß diskutiert werden. Die ältesten Vertreter der Sektion *Halimeda* treten im frühen Ypresium mit den Subkladen *H. gracilis* und *H. tuna* auf. Damit muß der Ursprung der Basalklade Sektion *Halimeda* im prä-Eozän, d. h. vermutlich ebenfalls im Paläozän liegen. Bereits im Lutetium war die Basalklade der Sektion *Opuntia* in die Subkladen *Micronesicae* (*H. fragilis*) sowie in die Subkladen *H. copiosa* und *H. opuntia* unterteilt; die vierte Subklade *H. goreau* deutet sich durch ein noch unbeschriebenes Vorgänger-Taxon an. Auch in der Sektion *Rhipsalis* waren bereits Aufspaltungen erfolgt. Damit ist die Diversifikation der Basalkladen in den Zeitraum Untereozän bis Mitteleozän zu legen, wesentlich eher als in dem von HILLIS (2001) postulierten Vikarianz-Event im späten Miozän, welcher nur einen geringen Speziationseffekt hatte.

Diversität und Verteilungsmuster der *Halimeda*-Arten am Südrand des zentralen Hohen Atlas sind überraschend gut mit den ausgedehnten *Halimeda*-Wiesen der Great Barrier Reef-Provinz zu vergleichen (DREW & ABEL, 1985, 1988). Dort fanden sich insgesamt 14 Arten, wobei in einer Beprobungsregion jeweils eine oder zwei dominante Arten (18-65 %), meistens nur eine mäßig häufige Art (10-20 %) und mehrerer seltene Arten auftreten; das

Artenspektrum wechselt zwischen den Regionen– gleiches wird am Südrand des zentralen Hohen Atlas zwischen den drei Zeitscheiben beobachtet. Wie in der Great Barrier Reef-Provinz ist die hohe Artenzahl am Südrand des zentralen Hohen Atlas darauf zurückzuführen, dass lithophytische Taxa der Sektionen *Opuntia* + *Micronesicae* und *Halimeda* z.T. erheblich an der Algenflora beteiligt sind und damit entsprechend unterschiedliche ökologische Nischen besetzt werden. Darüber hinaus belegt dies auch entsprechend grobe, immobile Karbonat-Kiese – im wesentlichen zerfallene Algenhalli. Weitere Gemeinsamkeiten sind die mehr oder minder monogenerische Zusammensetzung der *Halimeda*-Wiesen unter Ausschluß fast aller anderen Algen sowie die Verknüpfung mit nährstoffreichen Auftriebswässern. Im Gegensatz zu ausgeprägten lateralen Spezies-Differenzierungen in Lagunen – Riff – Vorriff-Traversen zeigen weder die *Halimeda*-Wiesen der Great Barrier Reef-Provinz noch die *Halimeda*-Akkumulationen am Südrand des zentralen Hohen Atlas eine auffällige laterale Differenzierung. Dies ist auf den geringen ökologischen Gradienten der offenmarinen Schelflagune bzw. der flachen Karbonatrampe zurückzuführen.

Literatur:

- BARATTOLO, F. (2002): Late Cretaceous – Paleogene Dasycladaceans and the K/T boundary problem. – In: BUCUR, I. I. & FILIPESCU, S. (Hrsg.): Research advances in calcareous algae and microbial carbonates., 17-40 (Cluj University Press).
- DRAGASTAN, O. & SOLIMAN, A.H. (2002): Paleogene calcareous algae from Egypt. – *Micropaleont.*, **48**: 1-30..
- DRAGASTAN, O., LITTLER, D.S. & LITTLER, M.M. (2002): Recent vs. fossil *Halimeda* species of Angaur Island, Palau and adjacent western Pacific areas. – *Acta Palaeont. Romaniae, Spec. Publ.*, **1**: 1-20.
- (2003): Fossil siphonaceous green algal diversity of Key Largo and Miami limestone formations – South Florida (part I). *Anal. Univ. Bucuresti, Geol., Spec. Publ.*, **1**: 5-35.
- DREW, E.A. & ABEL, K.M. (1985): Biology, sedimentology and geography of the vast inter-reefal *Halimeda* meadows within the Great Barrier Reef province. – *Proc. 5th Intern. Coral Reef Congr., Tahiti 1985*, **5**: 15-24.
- (1988): Studies on *Halimeda*. I. The distribution and species composition of *Halimeda* meadows throughout the Great Barrier Reef Province. – *Coral Reefs*, **6**: 195-205.
- HERBIG, H.-G. (1991): Das Paläogen am Südrand des zentralen Hohen Atlas und im Mittleren Atlas Marokkos. Stratigraphie, Fazies, Paläogeographie und Paläotektonik. – *Berliner geowiss. Abh., (A)*, **135**: 1-289.
- HILLIS, W.L. (2001): The calcareous reef alga *Halimeda* (Chlorophyta, Bryopsidales): a Cretaceous genus that diversified in the Cenozoic. – *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **166**: 89-100.
- HILLIS, W.L., ENGMAN, J.A. & KOOISTRA, W.H.C.F., (1998): Morphological and molecular phylogenies of *Halimeda* (Chlorophyta, Bryopsidales) identify three evolutionary lineages. – *J. Phycol.*, **34**: 669-681.
- KOOISTRA, W.H.C.F., CALDERON, M. & HILLIS, L.W. (1999): Development of the extant diversity in *Halimeda* is linked to vicariant events. – *Hydrobiologia*, **398/399**: 39-45.
- KUSS, J. & HERBIG, H.G. (1993): Biogeography, facies and taxonomy of Early Tertiary green algae from Egypt and Morocco. – In: BARATTOLO, F., DE CASTRO, P. AND PARENTE, M. (Hrsg.). Studies on fossil benthic algae. – *Boll. Soc. Paleont. Italiana, Spec. Vol. 1*: 249-280.

EINE PALYNOLOGISCHE ANALYSE DER BOHRUNG ENSPEL, REKONSTRUKTION DER VEGETATIONS- UND KLIMAGESCHICHTE IM OBEROLIGOZÄN:

Mark HERRMANN

Institut für Geowissenschaften der Universität Tübingen, Sigwartstrasse 10, D-72076 Tübingen;
e-mail: mark.herrmann@uni-tuebingen.de

Die Fossilagerstätte Enspel im Westerwald ist ein seit ca. 100 Jahren bekanntes Vorkommen eines fossilen Sees. In seinen Sedimenten wurde eine Vielzahl an pflanzlichen wie tierischen Fossilien überliefert. Unter anderem finden sich Fischreste, Säugetierreste, Kaulquappen, Frösche etc. sowie - weltweit einzigartig - Fossilien der oberoligozänen Nagerfamilie der