

Bemerkungen zur Morphologie und Ökologie
von *Otapiria marshalli alpina* ((ZAPFE) aus den
Zlambachmergeln (Obertrias) von Österreich

von
Bernhard GRUBER

mit
2 Abb. und 1 Taf.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Bernhard Gruber
O.Ö. Landesmuseum
Museumstraße 14
A-4020 Linz

Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud. Österr.	29	S. 207 – 216	Wien 1984
---------------------------------------	----	--------------	-----------

1. Zusammenfassung

Das erste autochthone Vorkommen von *Otapiria marshalli alpina* im Bereich der westlichen Tethys zeigte, daß diese Bivalven epibenthonisch lebende Schlammfaziesbewohner eines mehrminder weniger gut durchlüfteten Milieu's des sublitoralen bis epineritischen Bereiches waren. Durch die ausgezeichnete Schalenerhaltung, besonders des Schloßrandes und der Ligament-Area konnten weitere morphologische Gemeinsamkeiten mit der im Umriß und Berippung sehr ähnlichen Gattung *Monotis*, speziell mit deren inequivalven Vertretern nachgewiesen werden. Die systematische Stellung des Genus *Otapiria* innerhalb der Familie der Monotidae kann somit als gesichert angesehen werden.

Abstract

The first autochthonous occurrence of *Otapiria marshalli alpina* in the area of the western Tethys showed that these pelecypods were epibenthonic inhabitants of a mud facies of fairly well oxygenated environment in a sublitoral to epineritic realm. Thanks to the excellent conservation of the shell, especially of the hinge and of the ligament area, further morphological features in common with the genus *Monotis*, which is very similar in shape and ribbing, and especially with the inequivalve representatives of *Monotis* could be proven. Thus the systematic position of the genus *Otapiria* within the family Monotidae is firmly demonstrated.

2. Einleitung

Bei der Aufnahme eines Profiles im klassischen Zlambachmergel-Areal östlich von Bad Goisern/Oberösterreich, das zirka 800 m südlich der Roßmoosalm liegt, zeigte es sich, daß unter den zahlreichen Makrofossillagen, dem Vorkommen von *Otapiria* (*Otapiria marshalli alpina*) eine wichtige Bedeutung zukommt (s. Probe RM 95 im Detailprofil der Zlambachschiechten des Roßmoosgrabens in HOHENEGGER & PILLER 1977). Diese Otapirienlage ist das einzige aus dem Bereich der westlichen Tethys bekannte autochthone Vorkommen dieser Bivalvenart. Die Autochthonie dieses Vorkommens wird vor allem aus dem Verhältnis von linken zu rechten Klappen, das 1,0 : 1,2 beträgt und aus der doppelklappigen Erhaltung vieler Exemplare, bestätigt.

Das Auftreten des Genus *Otapiria* in diesem Teil der Tethys wurde erstmals von GRANT-MACKIE & ZAPFE 1973 (s. auch KOCHANOVA 1977 aus den Westkarpaten) beschrieben und betraf ausschließlich synchron allochthone Schalenablagerungen. Denn ähnlich wie bei den von COX 1962 erwähnten Lagern mit *Rhätavicula contorta*, waren in diesen Vorkommen flache rechte Klappen, bedingt durch Frachtsonderung äußerst selten zu finden. Erst der Fund der autochthonen Ablagerung von *Otapiria marshalli alpina* machte es möglich, einige Aussagen über ihre Lebensweise und ihren Lebensraum zu tätigen. Durch den hervorragenden Erhaltungszustand der Schalen, konnten weiters erstmals einige neue morphologische Details zur Artdiagnose von *Otapiria marshalli alpina*, die ZAPFE 1973 auf Grund ihrer höheren Rippenanzahl von *Otapiria marshalli* (s. Abb. 2) abtrennte, hinzugefügt werden. Ferner wurde es möglich, vor allem im Bezug auf die Ausbildung der Ligament-Area und des Byssohres Vergleiche zur Gattung *Monotis* durchzuführen.

3. Morphologie von *Otapiria marshalli alpina*

Otapiria marshalli alpina ist eine inequivalente, dysodonte Bivalve mit einem geraden Schloßrand (Taf. 1/Fig. A, E). Weiters besitzt diese Bivalve inequilateral prosokline Klappen, deren Umriß sehr variabel ist (vgl. Abb. 2). Diese Spezies ist durch folgende morphologische Merkmalskomplexe charakterisierbar: Die linke, bei vielen Arten auch etwas größere Klappe, ist bei weitem stärker gewölbt als die rechte Schale (Taf. 1/Fig. B, F). Der prosogyre, stark gewölbte Umbo überragt den Schloßrand. Auf der flachen rechten Klappe ist anterior ein schmales, kurzes, parallel zur Sagittalebene und zum Schloßrand verlaufendes Byssurohr ausgebildet, das durch eine tiefe Furche – auricular sulcus – von der übrigen Schale getrennt wird (Taf. 1/Fig. E–G). Beiderseits des Byssusschlitzes befindet sich je eine Reihe knotenförmiger Gebilde, dorsal die auricular cruceae und ventral die Ctenolien (vgl. *Aucellina* sp. juv. in JONES et al. 1977), die das Ctenolium (Taf. 1/Fig. G) bilden. Das triangulare Ligament liegt semi-amphidetisch (Taf. 1/Fig. C, D). Ungefähr ein Viertel bis ein Fünftel der etwas vertieften Ligament-Area – ligament pit –, befindet sich vor der Umbospitze. Der hintere, in Breite und Länge äußerst variable flügelartige Schalenteil geht sowohl auf der rechten als auch linken Schale ohne scharfe Abgrenzung aus dem posterioren Schalenabschnitt hervor (Taf. 1/Fig. E, F). Die Skulptur der Schale besteht einerseits aus, in der Breite und Höhe variierenden, sich bündelförmig aufspaltenden Radialrippen, die durch unterschiedlich breite und tiefe Intercostalfurchen voneinander getrennt werden. Bei allen Arten bestehen zwischen linker und rechter Klappe mehrminder starke Differenzen in der Radialskulptur (Abb. 1). Andererseits wird die Schale mit konzentrischen, parallel zu den Anwachslinien verlaufenden Falten bedeckt.

Spezies der Gattung <i>Otapiria</i>	Rechte Klappe	Radiale Berippung		
		Rippenanzahl	Linke Klappe	Rippenanzahl
<i>Otapiria ussuriensis</i> (VORONETZ)	schwach		fein, dicht	
<i>Otapiria marshalli</i> (TRECHMANN)	schwach	52 – 95	sehr dicht	54 – 105
<i>Otapiria limaeformis</i> (ZAKHAROV)	schwach bis fehlend	schwach bis fehlend	fein, dicht	90 – 100
<i>Otapiria marshalli alpina</i> (ZAPFE)	schwach	60 – 98	sehr dicht	90 – 140
<i>Otapiria tailleuri</i> (IMLAY)	feiner als auf der linken Klappe	80 – 100	fein, dicht	105 – 170

Abb. 1: Skulpturelle Unterschiede zwischen der linken und rechten Klappe bei verschiedenen Arten der Gattung *Otapiria* (mod. nach IMLAY 1967:B4).

Fig. 1 : Differences in sculpture between left and right valve with various species of genus *Otapiria* (mod. according to IMLAY 1967:B4).

4. Systematische Stellung

Die Gattung *Otapiria*, von MARWICK (1935) zur Familie der Pteriidae gestellt, wird von ZAKHAROV (1962) und nach ihm von fast allen Autoren zur Familie der Monotidae gerechnet. Ausschließlich der „monotidae Habitus“ der Otapirien (d. h. die große Übereinstimmung ihrer Schalenform und Berippung mit *Monotis*) war für diese systematische Zuordnung allein ausschlaggebend. Jedoch bestehen darüber hinaus weitere wichtige morphologische Gemeinsamkeiten mit Vertretern des Genus *Monotis*, die diese Zugehörigkeit zusätzlich noch unterstreichen: Die triangulare Ligament-Area, die bei *Otapiria* semiamphidet, bei den Angehörigen der Gattung *Monotis* sowohl semiamphidet als auch opistodet liegen kann. Das als deutliches Unterscheidungsmerkmal zwischen diesen beiden Genera angesehene tiefe „ligament pit“ der Arten des Genus *Otapiria*, läßt sich ebenfalls bei einigen Vertretern von *Monotis*, wie z. B. bei *Monotis subcircularis* (s. WESTERMANN 1962, Taf. 117, Fig. 5 a) beobachten. Bei allen Angehörigen der Gattung *Otapiria* liegt das Byssusohr, wie bei den inequivalven Vertretern des Genus *Monotis* in einer Ebene mit der Sagitalebene, bzw. verläuft parallel zum Schloßrand. Hingegen besitzen die equivalven Vertreter von *Monotis*, s. WESTERMAN (1962:756) auf der rechten Klappe ein nicht nur Cardinal-Axe parallel verlaufendes Byssusohr. Dieses Ohr ist in einem stumpfen Winkel zum Schloßrand – transvers – d. h. zur linken Klappe hin gerichtet.

Das Genus *Pleuromysidia* (ICHIKAWA 1954:52) mit der Typusart *Pleuromysidia dubia* wurde von ZAKHAROV (1962) zur Gattung *Otapiria* und damit zur Familie der Monotidae gestellt. Jedoch unterscheiden sich Pleuromysidien von der Familien-diagnose der Monotidae vor allem durch die bei weitem stärker als die linke, gewölbte rechte Klappe, und können aus diesem Grund weder zur Familie der Monotidae noch zur Gattung *Otapiria* gestellt werden (s. IMLAY 1967).

5. Ökologie

In der Literatur werden insbesondere für die Vertreter der Familie der Monotidae – *Monotis* und *Otapiria* – eine pseudoplanktonische Lebensweise (pseudoplanktonisch i. S. von WEST 1977:79) postuliert. Jedoch wurden dabei schalenmorphologische und aktuopaläontologische Aspekte, wie Art der Schalenvorkommen kaum berücksichtigt. ICHIKAWA (1958), partim WESTERMANN (1973), HALLAM (1967) und HAYAMI (1969) schließen auf eine pseudoplanktonische Lebensweise dieser beiden Gattungen vor allem aus ihrer kosmopolitischen Verbreitung, der teilweisen pelagischen Begleitfauna und aus dem Vorkommen dieser beiden monotiden Bivalvengattungen in einem schwach reduzierenden Milieu (s. auch SCHMIDT 1935 und SCHWARZACHER 1948). WESTERMANN (1962:756, 1973:253) und GRANT-MACKIE (1980:243) ziehen für die großwüchsigen, inequivalven Vertreter der *Monotis ochotica*-Gruppe eine benthonische Lebensweise in Betracht. Die kosmopolitische Verbreitung dieser Monotidae führt WESTERMANN darauf zurück, daß hier möglicherweise nur ein geringer Teil der Population angeheftet an flotierenden Objekten (nach GRANT-MACKIE 1980 könnten es große Algen, ähnlich den kelp-beds gewesen sein) lebte und so weltweit verbreitet werden konnte.

Wie unter anderem die Untersuchungen von SCHELTEMA (1971 a, b) und THIEDE (1974) an rezenten benthonisch lebenden Molluskenpopulationen gezeigt haben, ist diesen mittels ihrer planktonisch pelagischen Larvalphase eine rasche Verbreitung, ohne pseudoplanktonische Lebensweise im Adultstadium, möglich. Wäh-

rend dieser planktonischen Phase können die Molluskenlarven mittels Strömungen über große Distanzen transportiert werden. Außerdem ist es einem Teil dieser Larven möglich, bei ungünstigem "environment" die Dauer ihrer pelagischen Larvalphase zu verlängern. Aus diesen Untersuchungen kann (s. SCHELTEMA 1971 a, b) geschlossen werden, daß sich die kosmopolitische Verbreitung vieler Monotidae nicht aus einer pseudoplanktonischen Lebensweise im Adultstadium, sondern aus ihrem planktonischen Larvenstadium erklärt.

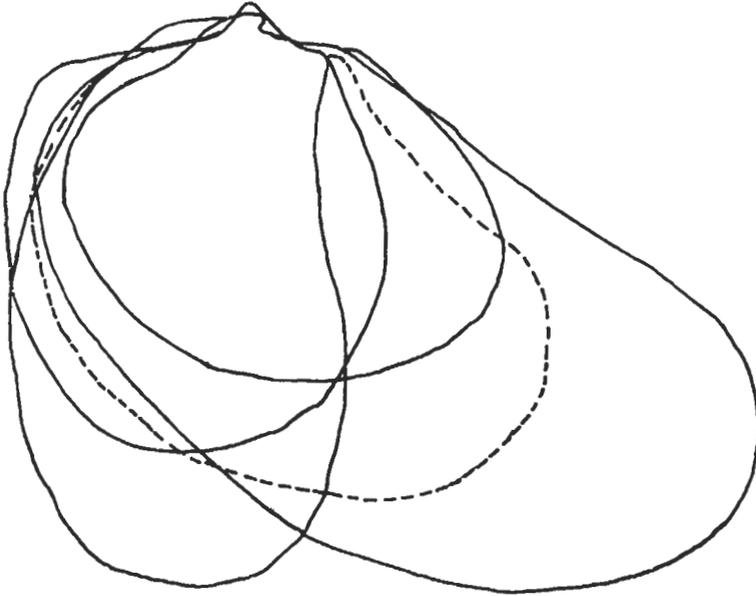


Abb. 2: Umrißvariabilität bei *Otapiria limaeformis* nach ZAKHAROV (1962).

Fig. 2: Variability in shell shape with *Otapiria limaeformis* according to ZAKHAROV (1962).

Die Arbeiten von KAUFFMAN (1969), STANLEY (1970, 1972) und VOGEL (1975) zeigen deutlich auf, daß die Schalenmorphologie der Bivalven, abgesehen von der Ultrastruktur ihrer Schalen, vor allem ihre Lebensweise widerspiegelt. So würde eine benthonische Lebensweise der Monotidae, insbesondere der Gattung *Otapiria* besonders durch folgende morphologische Merkmalskomplexe untermauert werden.

- a) Alle Arten der Gattung *Otapiria* besitzen mehrminder inequilaterale und inequivalente Klappen. Dies bedeutet, daß bei allen Vertretern des Genus *Otapiria*, wie bei den meisten byssat lebenden Pectinacea, Pteriacea und Anomiacea s. STANLEY (1970:30) und VOGEL (1975:486) die flache rechte Klappe mit dem Substrat in Kontakt steht, und damit eine Lebensweise mit nicht senkrecht gehaltener Sagittalebene besitzen.
- b) Die starken skulpturellen Unterschiede zwischen gewölbter linken und flacher rechten Klappe (s. Abb. 1), die nach STANLEY (1970:30) dadurch bewirkt werden, daß unterschiedliche Umwelteinflüsse (environmental conditions) auf die beiden Schalen wirken.
- c) Die große Variabilität des Schalenumrisses bei vielen Arten der Gattung *Otapiria*.

Diese Variabilität ist auf unterschiedliche Umwelteinflüsse (environmental conditions), die innerhalb des Lebensraumes einer Otapirienpopulation geherrscht haben, wie dies WRIGHT (1972) am Beispiel von *Mytilus galloprovincialis* zeigt, zurückzuführen (s. Abb. 2).

Nicht nur diese morphologischen Kriterien der Otapirien schließen mit hoher Wahrscheinlichkeit eine planktonische bzw. pseudoplanktonische Lebensweise aus, sondern auch ihre große fazielle Abhängigkeit. Aus den autochthonen bis parautochthonen Otapirienvorkommen kann geschlossen werden, daß diese monotiden Bivalven, wie z. B. im jüngeren Mesozoikum einige Inoceramen (s. THIEDE et al. 1977), epibenthonisch lebende Schlammfaziesbewohner darstellen, die teilweise an ein mehrminder weniger gut durchlüftetes Milieu des tieferen sublitoralen/neritischen bis oberen bathyalen/hemipelagischen Bereiches angepaßt waren.

Bei ihrer epibenthonischen (epibyssalen) Lebensweise kämen für diese Formen zwei Anheftungsunterlagen in Frage. Einerseits eine Anheftung an primär festsitzenden Pflanzen (=epiphytische Lebensweise), andererseits an andere sekundäre Hartgründe wie Schalenbruchstücke etc. (=epizoische Lebensweise). In dem Otapirien führenden Horizont (Probe RM 95) dominieren vor allem inkrustierende Foraminiferen. Diese haben wahrscheinlich auf Algen festsitzend gelebt, da sie nie inkrustiert auf Hartteile gefunden werden. Deshalb ist bei *Otapiria marschalli alpina* dieses Horizontes anzunehmen, daß diese Bivalven ebenfalls eine epiphytische Lebensweise besaßen. Jedoch ist teilweise ein Transport durch vom Grund losgerissener Algenmatten, an denen diese Schlammfaziesbewohner befestigt waren und damit eine scheinbare pseudoplanktonische, i. S. von FRIEDRICH (1965) fakultativ pelagische Lebensweise nicht auszuschließen. Diese Annahme wird vor allem dadurch bekräftigt, da rezente eine solche Art des Transportes immer wieder beobachtet werden kann, wie dies z. B. STANLEY (1972:189) beschreibt.

Für das Überlassen des Otapirienmaterials und für eine rege Diskussion sei an dieser Stelle den Herren Dr. J. HOHENEGGER und Dr. W. PILLER (beide Wien) gedankt. Herrn Prof. Dr. F. STEININGER (Wien) danke ich für zahlreiche Ratschläge und für die Durchsicht des Manuskriptes. Die Untersuchungen wurden vom Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Projekt „Zlambachmergel der alpinen Obertrias“ (Nr. 2864) ermöglicht.

6. Literatur

- COX, L., 1962: New Genera and Subgenera of Mesozoic Bivalvia. — *Palaeontology* 4, 592–598, London.
- et al., 1969: Systematics descriptions. (In:) MOORE, R. C. (ed.): *Treatise on Invertebrate Palaeontology Part N, Mollusca* 6, N 225–N 489, Kansas.
- DUFF, K. L., 1975: Palaeoecology of a bituminous shale. — *The Lower Oxford Clay of Central England*. — *Palaeontology* 18, 443–482, London.
- FRIEDRICH, H., 1965: *Meeresbiologie*. — 436 pp. (Borntraeger), Berlin–Nikolasee.
- GRANT-MACKIE, J. A. & ZAPFE, H., 1973: *Otapiria* (Monotidae, Bivalvia) aus den Zlambach-Schichten des Salzkammergutes, OÖ. — *Anz. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl.*, Jg. 1973, 4 pp., Wien.
- GRANT-MACKIE, J. A., 1980: Mode of life and adaptive evolution in the cosmopolitan Triassic bivalve *Monotis*. — *J. Malacological Soc.*, 4/4, 242–243, Australia.

- HALLAM, A., 1967: The bearing of certain palaeozoogeographic data on continental drift. — *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, 3, 201–241, Amsterdam.
- , 1977: Jurassic bivalve biogeography. — *Palaeobiology* 3, 58–73, Chicago.
- HAYAMI, I., 1969: Notes on Mesozoic "planktonic" bivalves. — *Jour. Geol. Soc. Japan* 75, 375–385, Tokyo.
- HOHENEGGER, J. & PILLER, W., 1977: Über ein Vorkommen von *Triasina hantkeni* MAJZON in Zlambachmergeln (Obertrias). — *Anz. österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl.*, Jg. 1977, 6 pp., Wien.
- ICHIKAWA, K., 1954: Early Neo-Triassic pelecypods from Iwai, near Itsukaichi, Tokyo Prefecture. — *Japan. Jour. Geol. Geogr.*, 25, 177–195, Tokyo.
- , 1958: Zur Taxonomie und Phylogenie der triadischen „Pteriidae“ (Lamellibranch.), mit besonderer Berücksichtigung der Gattungen *Claraia*, *Eumorphotis*, *Oxytoma* und *Monotis*. — *Palaeontographica A*: 111, 131–212, Stuttgart.
- IMLAY, W. R., 1967: The Mesozoic Pelecypods *Otapiria* MARWICK and *Lupherella* IMLAY, New Genus, in the United States. — *U. S. Geol. Survey, Prof. Paper* 573–B, B1–B11, Washington.
- JONES, D. L. & PLAFKER, G., 1977: Mesozoic megafossils from DSDP Hole 327A and Site 330 on the eastern Falkland Plateau. — (In:) WISE, Sh, W. (ed.): Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project 36, 845–855. — U.S. Government Printing Office, Washington.
- KAUFFMAN, E. G., 1969: Form, Function and Evolution. — (In:) MOORE, R. C. (ed.): *Treatise on Invertebrate Palaeontology Part N, Mollusca* 6, N129–N205, Kansas.
- KOCHANOVA, M., 1977: First record of the genus *Otapiria* in the West Carpathians. — *Zapadne Karpaty, ser. paleontologia*, 2–3, 221–226, Bratislava.
- MARWICK, J., 1935: Some New Genera of the Myalinidae and Pteriidae of New Zealand. — *Trans. Roy. Soc. New Zealand* 65, 295–303, Washington.
- SCHELTEMA, R. S., 1971 a: The dispersal of the larvae of shoal-water benthic invertebrate species over long distance by ocean currents. — (In:) CRISP, D. J. (ed.): *Proc. Fourth European Sympos. Mar. Biol.* 7–28 (University Press), Cambridge.
- , 1971 b: Larval dispersal as a means of genetic exchanges between geographically separated populations of shallow-water benthic marine gastropods. — *Biol. Bull.* 140, 284–322, Woods Hole, Massachusetts.
- SCHMIDT, H., 1935: Die binomische Einteilung der fossilen Meeresböden. — *Fortschr. Geol. Paläont.* 12, 1–154, Berlin.
- SCHWARZACHER, W., 1948: Sedimentpetrographische Untersuchungen kalkalpiner Gesteine. Hallstätterkalke von Hallstatt und Ischl. — *Jb. geol. B.-A.*, 91, 1–48, Wien.
- STANLEY, S. M., 1970: Relation of shell form to life habits of the *Bivalvia* (Mollusca). — *Geol. Soc. Amer. Mem.* 125, 496 pp., Boulder.
- , 1972: Functional morphology and evolution of byssal attached bivalve mollusk. — *Jour. Paleont.* 46, 165–212, Tulsa.
- THIEDE, J., 1974: Marine bivalves: distribution of mero-planktonic shell-bearing larvae in eastern North Atlantic surface waters. — *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 15, 267–290, Amsterdam.
- & DINKELMAN, M. G., 1977: Occurrence of *Inoceramus* remains in Late Mesozoic pelagic and hemipelagic sediments. (In:) SUPKO, P. P. (ed.): Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project 39, 899–910, U. S. Government Printing Office, Washington.

- VOGEL, K., 1975: Forschungsbericht über Muscheln. — Paläont. Z., 49, 477–492, Stuttgart.
- WEST, R. R., 1977: Organism – substrate relations: terminology for ecology and palaeoecology. — Lethaia 10, 71–82, Oslo.
- 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). — Jour. Paleon. 36, 745–792, Tulsa.
- 1973: The Late Triassic bivalve *Monotis*. (In:) HALLAM, A. (ed.): Atlas of Palaeobiogeographie 251–258 (Elsevier Sci. Publ. Comp.), Amsterdam.
- WRIGHT, A. D., 1972: The relevance of zoological variations studie to the generic identification of fossil brachiopods. — Lethaia 5, 1–13, Oslo.
- ZAKHAROV, V. A., 1962: Neue Methoden aus dem Unteren Lias der Ochotskischen Küste und ihre stratigraphische Bedeutung. — Geol. Geofiz. 3, 23–31, Novosibirsk.
- ZAPFE, H., 1973: *Otapiria* (Monotidae, Bivalvia) aus der alpinen Trias. — Ann. Naturhist. Mus. Wien 77, 149–158, Wien.

TAFEL 1

Otapiria marshalli alpina (ZAPFE)

A, E : gerader Schloßrand von *Otapiria marshalli alpina* (ZAPFE),

B, F : stärker gewölbte linke Klappe,

C, D : semiamphidetisch liegendes triangulares Ligament,

G : Ctenolium von *Otapiria marshalli alpina* (ZAPFE)

