

# Beiträge zur Palökologie und Stratigraphie der triassischen Megalodonten (Bivalven)

Von G. TICHY\*

Mit 1 Abb. und 1 Tab.

In den weitverbreiteten, oft über 1000 m mächtigen, lagunären Karbonatserien der Trias findet man fast keine oder nur selten Ammoniten, während die Megalodonten doch weltweit verbreitet sind und in den sonst megafossilarmen Lagunenablagerungen relativ häufig angetroffen werden.

Die triassischen Megalodonten sind Faziesfossilien, die die Kalkschlammgründe einer Flachsee, meist in der Lagune oder vereinzelt auch den Riffhaldenbereich (ZAPFE, 1964, 253) bevölkern. Zum Unterschied zu den devonischen Megalodonten fehlen die triassischen in den Riffen fast zur Gänze. In den Raibler- und Torer Schichten, wo sie nach FRECH (1904, 128) häufig vorkommen, treten sie nach eigener Erfahrung, ebenso wie in den Kössener Schichten, nur in den Kalkbänken oder in nur gering mergeligen Partien auf.

Eine Ausnahme bildet nur die Gattung *Cornucardia*, die vorzugsweise in Mergeln, aber auch im Kalk (ZAPFE, 1972) vorkommt. Ganz selten wurden in der Megalodontenfazies Ammoniten festgestellt (STÜRZENBAUM, 1879, 287; MOJSISOVIC, 1892, 778; KUTASSY, 1927, 126).

Die Megalodonten waren wahrscheinlich, wie viele Mollusken der Gegenwart, euryhalin. Ihr oft bankweises, individuenreiches, aber artenarmes Vorkommen zeigt auf extreme ökologische Bedingungen. Diese Erscheinung wird von vielen Forschern auf ein hypersalines Milieu zurückgeführt. Durch den Einfluß des warmen Klimas (SCHWARZBACH, 1961) sind in den ausgedehnten seichten Lagunengebieten höhere Salzkonzentrationen sehr wahrscheinlich (ZAPFE, 1957, 1959; WIESENEDER, 1958). Ein verminderter Salzgehalt kann ebenfalls Massenvorkommen einer artenarmen Fauna bedingen. Für Brackwassereinfluß fehlen hier aber die paläogeographischen Voraussetzungen.

Es wäre jedoch völlig verfehlt, wenn man die Lagunenablagerungen generell als hypersalinär deuten würde. Es ist geradezu unwahrscheinlich, daß derart große Ablagerungsräume ständig oder zum größten Teil vom offenen Meer abgeschlossen wurden. Dort, wo größere Wassermengen vom Ozean in die Lagune zufließen, besteht auch nur ein geringer Unterschied in der Salinität zwischen den beiden (vgl. WIENS, 1965). Wenn es aber der erhöhte Salzgehalt ist, der diese monotone Fauna bewirkt, müßte, zumindest in den Gebieten, die mit dem offenen Meer in Verbindung standen, eine viel reichhaltigere Fauna anzutreffen sein. Da aber derartige Faunen aus dem Lagunenbereich nicht bekannt sind, müssen wohl andere Faktoren für dieses Phänomen zur Erklärung herangezogen werden.

Eine sehr wesentliche Rolle scheint dem Substrat zuzukommen. Die ständig hochgewirbelte Trübe der weichen Kalkschlammgründe, ähnlich den Gebieten des „milky water“ der Großen Bahamabank, dürfte für die meisten benthonischen Bewohner sehr ungünstig gewesen sein. Das häufige Fehlen von Dasycladaceen im Bereich der Megalodontenbänke könnte hiermit gedeutet werden. Nur vereinzelt treten Megalodonten mit Kalkalgen auf (z. B. GÜMBEL, 1872; SPITZ & DYHRENFURTH, 1915, 62; TICHY, 1972, 12).

\* Dr. G. TICHY, Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität, A-5020 Salzburg, Akademiestr. 26.

Auch der Wassertemperatur könnte eine gewisse Bedeutung für dieses Problem zukommen. Oberhalb von 30°C nimmt die Fruchtbarkeit vieler Tiere ab und ab 35°C können nur mehr wenige Arten existieren, wobei die Temperaturgrenzen für das Überleben von Larven und Eiern viel enger sind als bei den Adulttieren. Abgesehen von den genannten Faktoren spielen viele andere, wie z. B. Durchlüftung, Durchlichtung, Nahrungsangebot, Wassertiefe, Wasserströmungen usw. sowie deren Zusammenwirken eine entscheidende Rolle für die Ausbildung derartig eintöniger Faunen.

Die alte Streitfrage, ob die triassischen Megalodonten mit den devonischen in stammesgeschichtliche Beziehung gebracht werden können, oder ob hier eine Konvergenzerscheinung vorliegt, ist noch nicht befriedigend gelöst, da einerseits von vielen Megalodonten noch keine Schlösser beschrieben wurden und andererseits die große Plastizität heterodonter Schlösser bekannt ist (HAFFER, 1959). Auch bei ähnlich ausgebildeten Schlossern muß keine genetische Kontinuität bestehen. Der große Hiatus zwischen dem Ende des Mitteldevons und der Mitteltrias, aus dem keine Megalodonten bekannt sind, obwohl die Fazies, die von diesen Bivalven bevorzugt wurde, gegeben war, wird ebenfalls als Beweis einer Konvergenz gedeutet.

Ganz gleich, wie immer man zu dieser Frage der Abstammung stehen mag, zwischen den devonischen und den triassischen Megalodonten sind so große Unterschiede vorhanden, daß die Gattungsbezeichnung *Neomegalodon* für die triassischen gerechtfertigt erscheint. Schon STOPPANI (1860—1865) und DI STEFANO (1912) schlugen vor, die GUEMBELSche Untergattung *Neomegalodon* in den Gattungsrang zu erheben. Einige Vertreter dieser Gattung (*N. compressus* und *cassianus*) weisen in bezug auf das Schloß noch altertümliche Merkmale auf (vgl. FRECH, 1904, 89), die ALLASINAZ (1965) bewogen haben, diese zur Gattung *Megalodon* zu stellen.

So groß wie das Durcheinander in der systematischen Stellung ist, so groß ist auch die Konfusion in der geologischen Literatur, wo so ziemlich alles als „*Megalodus triquetus*“ und „*Conchodus infraliasicus*“ bezeichnet wird. Selbst im Treatise on Invertebrate Paleontology (1969, p. N 743) wird „*Megalodon (Neomegalodon) triquetus*“ ins Rhät eingestuft, der gesichert bisher nur aus dem oberen Wettersteinkalk (=Cordevol) bekannt ist. Eine dem *N. triquetus triquetus* sehr ähnliche, wenn nicht idente Art, wird von ALLASINAZ (1964) aus dem oberen Jura der Lombardei und von ZAPPE (1972) aus jüdischen Kalken des Müritztales beschrieben.

Die zahlreichen Fehlbestimmungen beruhen z. T. darauf, daß verschiedene Merkmale nicht berücksichtigt werden, die jedem Biologen geläufig sind.

So macht z. B. die große Variationsbreite (TICHY, 1972), die diese Bivalvengruppe auszeichnet, und das verschiedene Aussehen der einzelnen ontogenetischen Stadien der Megalodonten (ZAPPE, 1964; VEGH, 1968; TICHY, 1972) die Bestimmung nicht gerade einfach. Allzugerne wäre man geneigt, wenn nur einige Individuen einer Population aus verschiedenen Bereichen der Verteilungskurve vorliegen, mehrere „Arten“ zu schaffen. Aus diesen Gründen wird z. B. auch die „Art“ *N. subtriqueter* (FIEDLER) als Unterart von *N. triquetus* anzusehen sein, da die Unterschiede zur Nominalart geringer sind als die zu anderen Unterarten, wie z. B. *N. triquetus pannonicus* oder *N. triquetus acuminatus*.

Das Vorkommen sympatrischer Populationen, bei denen die intraspezifische Variation oft größere Unterschiede zwischen den Individuen einer Population oder Populationen der gleichen Art zeigt als zwischen verwandten Arten, läßt sich in der Paläontologie nicht nachweisen.

Tab. 1  
Auswahl der wichtigsten Vertreter der Gattung Neomegalodon

Andere Fundorte	Ungarn	Südalpen	Nordalpen		Karn		Nor		Rhät	
				<i>N. buchi</i>						
				<i>N. klipsteini</i>						
				<i>N. rimoensis</i>						
				<i>N. triqueter</i>						
				<i>N. carinthiacus</i>						
				<i>N. hoernesii rotundatus</i>						
				<i>N. stoppanii</i>						
				<i>N. triqueter pannonicus</i>						
				<i>N. columbella</i>						
				<i>N. laszkoii</i>						
				<i>N. hoernesii bullatus</i>						
				<i>N. hoernesii</i>						
				<i>N. boeckhi</i>						
				<i>N. triqueter dolomiticus</i>						
				<i>N. guembeli</i>						
				<i>N. guembeli inaequiumbonatus</i>						
				<i>N. amplus</i>						
				<i>N. hoernesii elongatus</i>						
				<i>N. damesi</i>						
				<i>N. complanatus</i>						
				<i>N. complanatus desioi</i>						
				<i>N. complanatus italicus</i>						
				<i>N. complanatus segestanus</i>						
				<i>N. seccoii</i>						
				<i>N. arcuatus</i>						
				<i>N. triqueter acuminatus</i>						
				<i>N. tofanae</i>						
				<i>N. ampezzanus</i>						
				<i>N. tofanae gryphoides</i>						
				<i>N. boeckhi gerecensis</i>						
				<i>N. boeckhi aequivalvis</i>						
				<i>N. mojevari incisivus</i>						
				<i>N. scutatus</i>						

Erschwerend für die Bestimmung der Megalodonten ist auch die Tatsache, daß die Megalodontiden, deren Schalen, die wie bei den meisten kriechend-grabenden Homomyariern aus dem leichter zerstörbaren Aragonit bestand, fast ausschließlich als Steinkerne erhalten sind und so der Bearbeitung enge Grenzen setzen.

Trotz der Steinkernerhaltung, der großen Variationsbreite und verschieden-gestaltigen ontogenetischen Stadien sind die Megalodonten von hervorragender Bedeutung für die Stratigraphie. Durch ihre rasche Evolution, die im Nor, zur Zeit der größten Ausdehnung der Flachwasserfazies, ihren Höhepunkt erreichte, durch die Kurzlebigkeit ihrer Arten sowie durch das individuenreiche Auftreten der weltweit verbreiteten Megalodonten ist es möglich, die riesigen Kalk- und Dolomitmassen zu gleidern.

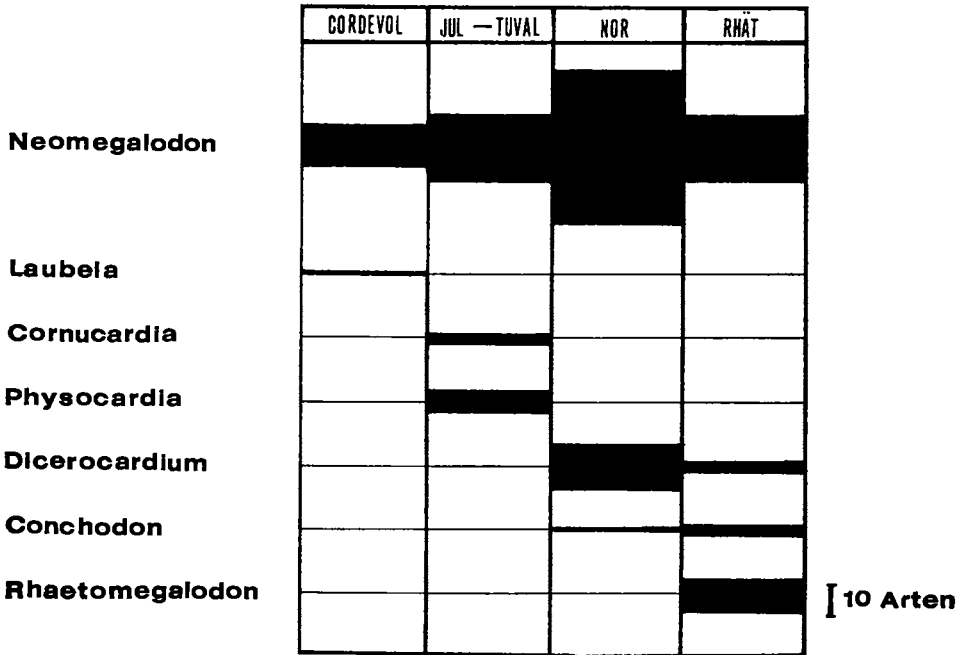


Abb. 1

Von den 130 bekannten Megalodontidenarten und -unterarten, von denen 94 der Gattung Neomegalodon angehören (s. Abb. 1), sind 61 Arten und Unterarten in Ungarn, 60 in den S-Alpen bekannt, wovon bisher 32 ausschließlich in Ungarn und 29 auf die S-Alpen beschränkt sind. In Österreich sind bisher nur 36 Arten und Unterarten nachgewiesen, wovon 10 nur in Österreich vorkommen. N-Alpen, S-Alpen und Ungarn sind 15 Arten und Unterarten, N-Alpen und S-Alpen 22, N-Alpen und Ungarn 21 und S-Alpen und Ungarn 23 Arten gemeinsam.

## Literatur

- 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, 185—262, Taf. 12—18. — Milano.
- (1965): Il Trias in Lombardia (Studi geologici e paleontologici) IX.: Note tassonomiche sulla fam. Megalodontidae. — Riv. Ital. Paleont., 71, 11—152, 6 Taf. — Milano.
- DI STEFANO, G. (1912): La dolomia principale dei dintorni di Palermo e di Castellammare dei Golfi (Trapani). — Palaeontographica Italica, 18, 57—104, Taf. 8—17. — Pisa.
- FRECH, F. (1904): Neue Zweischaler und Brachiopoden aus der Bakonyer Trias. — Res. Wiss. Erforsch. Balatonsee, 1 (1), Paläont. Anh., Bd. 2/II, 140 S. — Wien.
- GÜMBEL, C. W. (1862): Die Dachsteinbivalve (*Megalodon triquetter*) und ihre alpinen Verwandten. — Sitz.-Ber. Akad. Wiss., mathem.-naturwiss. Kl., 45, 326—377, Taf. 1—7. — Wien.
- (1872): Die sogenannten Nulliporen (*Lithothamnium* und *Dactylopora*) und ihre Beteiligung an der Zusammensetzung der Kalkgesteine. Zweiter Teil. Die Nulliporen des Thierreichs (*Dactyloporidae*) nebst Nachtrag zum ersten Theile. — Abh. k. bayer. Akad. Wiss., 2. Kl., 11, 231—290, Tab. D I—IV. — München.
- HAFFER, J. (1959): Der Schloßbau früherer heterodonter Lamellibranchiaten aus dem Rheinischen Devon. — Paläontographica, 112, Abt. A, 133—192, Taf. 11—14, 25 Abb., 1 Taf. — Stuttgart.
- HOERNES, R. (1880): Materialien zu einer Monographie der Gattung *Megalodus* mit besonderer Berücksichtigung mesozoischer Formen. — Denkschr. Akad. Wiss., 42, 1—37 (91—126), Taf. 1—7. — Wien.
- KUTASSY, A. (1927): Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie der alpinen Triasschichten in der Umgebung von Budapest. — Földt. Intezet Evkönyve, 27, 107—175, Taf. 1—6. — Budapest.
- MOJSISOVICS, E. v. (1892): Die Hallstätter Entwicklung der Trias. — Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, 101, 769—780. — Wien.
- SCHWARZBACH, M. (1961): Das Klima der Vorzeit. Eine Einführung in die Paläoklimatologie. — 275 S., 134 Abb. — Ferdinand Enke, Stuttgart (2. A.).
- SPITZ, A. & G. DYHRENFURTH (1915): Monographie der Engadiner Dolomiten zwischen Schulz, Scansf und dem Stillferjoch. — Beitr. Geol. Karte Schweiz, N. F., 44, 1—235, 3 Tab., 1 Karte. — Bern.
- STOPPANI, A. (1860—1865): Géologie et Paléontologie des Couches à *Avicula contorta* en Lombardie. — Paléont. Lombard. III, 264 S., 60 Taf. — Milano.
- STÜRZENBAUM, J. (1879): Kösserner Schichten bei Dernö im Tornaer Komitate. — Földtani Közlöny, 9, 287—289. — Budapest.
- 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.
- VEGH-NEUBRANDT, E. (1960): Petrologische Untersuchungen der Obertriasbildungen des Gerecse Gebirges in Ungarn. — Geol. Hungar., ser. Geol., 12, 1—132, 50 Textabb. — Budapest.
- (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.

- WIENS, H. J. (1965): Atoll environment and ecology. — 532 S. — New Haven and London, Yale University Press.
- WIESENEDER, H. (1968): Genesis und Speichereigenschaften des alpinen Hauptdolomites. — Erdöl-Erdgas-Zeitschrift, 84, 434—438. — Wien — Hamburg.
- ZAPFE, H. (1957): Dachsteinkalk und „Dachsteinmuscheln“. — Natur und Volk, 87, 87—94. — Frankfurt a. M.
- (1959): Faziesfragen des nordalpinen Mesozoikums. — Verh. Geol. B. A., 122—128. — Wien.
- (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* (BRÜNER) in einer „Dachsteinkalk-Fazies“ der Nordalpen. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 76, 587—604, 2 Abb., 1 Taf. — Wien.