

# Der Kimmeridge Clay von Yorkshire als Beispiel eines fossilen Sauerstoff-kontrollierten Milieus

WOLFGANG OSCHMANN

Oschmann, W. 1994. Der Kimmeridge Clay von Yorkshire als Beispiel eines fossilen Sauerstoff-kontrollierten Milieus.- *Beringeria* 9: 3-153, 72 Abb., 1 Tab., 16 Taf.; Würzburg.

**Zusammenfassung:** Die Fazies und die Benthosfauna des nicht an der Oberfläche erschlossenen Kimmeridge Clay von Yorkshire (Ost-England) wurden anhand von Kernbohrungen untersucht (*bayley* bis *pallasioides* Zone), und hinsichtlich der Veränderungen im Benthosmilieu interpretiert. Die Schwankungen betreffen im wesentlichen die Sauerstoffversorgung.

Faziell lassen sich Stillwasser- und Bewegtwassertypen unterscheiden. Die Stillwasserfaziestypen überwiegen bei weitem. Es werden Mudstones, bituminöse Mudstones und Ölschiefer, Coccolithen-Kalke und Algenite unterschieden. Sie sind in der Aufzählungsfolge durch steigende Gehalte an organischen Substanzen und durch sich verschlechternde Lebensbedingungen im Benthosmilieu gekennzeichnet. Die Bewegtwasserfaziestypen bestehen aus Larvalschalenkonzentrationen, aus Schill- und Bruchschillkonzentrationen und aus Tempestiten. Sie belegen den Einfluß von meist schwachen, zum Teil auch starken sturminduzierten Strömungen. Auslöser waren wahrscheinlich aus der Westtethys kommende tropische Wirbelstürme.

478 von Bivalven dominierte quantitative Makrobenthosproben wurden mit Hilfe von Cluster-Analysen in 28 Assoziationen und 4 Faunenvergesellschaftungen zusammengefaßt. Aus der Zusammensetzung der Assoziationen werden die Benthosmilieus rekonstruiert, die von aerob, über schwach, stark und extrem poikilo-aerob bis anaerob variieren. Eine starke saisonale Schwankung in der Sauerstoffversorgung ist aus der Stratinomie der Infauna und aus dem hohen Anteil an Larvalschalen ablesbar.

Im Kimmeridge Clay von Yorkshire sind drei verschiedene Zyklen entwickelt. Der hydrodynamische Zyklus gibt die Abfolge der Bewegtwasserfaziestypen wieder. Der Sauerstoffzyklus wurde aus der Verteilung der Assoziationen durch die Zeit rekonstruiert. Der geochemische Zyklus ergibt sich aus der Verteilung der TOC Messungen über das Profil. Alle drei Zyklen lassen ein Milankovitch-Muster erkennen, das, soweit die Zyklen gemeinsam auftreten, gut korreliert.

Das Zyklennmuster, zu dem auch der saisonale Zyklus gehört, belegt eine hohe Dynamik des Ablagerungsraumes. Drei in den letzten Jahren vorgestellte Ablagerungsmodelle werden diskutiert und ihre Anwendbarkeit für den Kimmeridge Clay geprüft.

- Oberjura, England, Fazies, Makrobenthos, Assoziationen Palökologie, Sauerstoff, TOC, Milankovitch-Zyklen, Paläoklimatologie.

**Abstract:** The facies and the benthic fauna of the subcrop Kimmeridgian of Yorkshire (eastern-England) has been studied using core material from boreholes ranging from the *bayley* to the *pallasioides* zone. The aim of the study is to interpret the environmental changes, which are mainly controlled by fluctuations of the oxygen availability.

Facies types representing quiet conditions - mudstones, bituminous mudstones, oil shales, coccolith limestones and algenites - dominate by far. They are characterized by increasing amounts of organic matter (TOC) and reflect increasingly deteriorating conditions for benthic organisms. High energy events are indicated by thin pavements of larval shells, pavements of shells and shell fragments, and by thin tempestites. The skeletal concentrations originated by gentle, partly also by strong bottom currents, probably due to tropical storms, which presumably entered Central and Western Europe via the Western Tethys.

478 bivalve-dominated quantitative macrobenthic samples have been grouped by means of a cluster analysis into 28 associations and four assemblages. The composition of the associations and assemblages is used to reconstruct the benthic environment, which changed from aerated to low, moderately and severely poikilo-aerobic to anaerobic. A strong seasonal change in the supply of oxygen is indicated by the taphonomy of infaunal organisms and by the profusion of larval shells.

Three different types of cycles are documented in the Kimmeridge Clay of Yorkshire. The hydrodynamic cycle shows the occurrence and distribution of facies in relation to water turbulence, the oxygen cycle has been reconstructed using the distribution of the associations and assemblages through time, and the geochemical cycle is given by variations of the TOC-values in the section. When occurring together, all cycles are in good accordance and exhibit a Milankovitch pattern, which has been proven by Fourier-analysis.

The seasonal cycle and the cycles of the Milankovitch-band favour a dynamic environment. Three depositional models which have been proposed within the last years are discussed with particular reference of their applicability to the Kimmeridge Clay.

- Late Jurassic, England, facies, macrobenthos, associations, palaeoecology, oxygen, TOC, Milankovitch-cycles, palaeoclimatology.

Anschrift des Verfassers: Wolfgang Oschmann, Institut für Paläontologie der Universität Würzburg, Pleicherwall 1, D-97070 Würzburg.

Derzeitige Anschrift: Wolfgang Oschmann, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, Sigwartstraße 10, D-72076 Tübingen.

## Inhalt

1	Einleitung.....	6
1.1	Geologischer Rahmen und Vorarbeiten.....	6
1.2	Zeitlicher Rahmen.....	7
1.3	Fragestellung und Zielsetzung.....	8
1.4	Datengewinnung.....	9
2	Abfolge der Faziestypen des Kimmeridge Clay von Yorkshire.....	10
2.1	Stillwasserfaziestypen.....	10
2.1.1	Mudstones.....	10
2.1.2	Bituminöse Mudstones und Ölschiefer.....	11
2.1.3	Coccolithenkalke.....	11
2.1.4	Algenite.....	12
2.2	Milieus der Stillwasserfaziestypen.....	13
2.3	Bewegtwaterfaziestypen.....	14
2.3.1	Larvialschalenkonzentrationen.....	14
2.3.2	Schill- und Bruchschillkonzentrationen.....	15
2.3.3	Tempestite.....	16
2.4	Interpretation der Bewegtwaterfaziestypen.....	16
2.4.1	Typisierung und Verbreitung rezenter Stürme.....	17
2.4.2	Aktualistischer Ansatz für erdgeschichtliche Stürme.....	17
2.4.3	Typisierung, Verbreitung und Häufigkeit jurassischer Stürme.....	18
2.5	Cementstones.....	19
3	Benthosfaunenanalyse.....	20
3.1	Begriffe und Konzepte.....	20
3.2	Ähnlichkeitskriterien.....	22
3.3	Die Cluster-Analyse.....	22
3.4	Erstellung von Assoziationen.....	23
3.5	Diversitätsbestimmungen.....	27
3.6	Taxonomie und Autökologie.....	28
3.6.1	Faunenliste des Kimmeridge Clay von Yorkshire.....	29
3.6.2	Autökologie.....	31
4	Faunenassoziationen im Kimmeridge Clay von Yorkshire.....	35
4.1	Assoziationen der Bohrung Ebberston.....	35
4.1.1	<i>Liostrea multiformis</i> - <i>Nucinella birkelundi</i> Assoziation (1).....	35
4.1.2	<i>Nicaniella extensa</i> Assoziation (2).....	37
4.1.3	<i>Liostrea multiformis</i> - <i>Oxytoma inequivalve</i> Assoziation (3).....	39
4.1.4	<i>Liostrea multiformis</i> - <i>Quadrinervus mosensis</i> Assoziation (4).....	40
4.1.5	<i>Palaeonucula menkii</i> Assoziation (5).....	41
4.1.6	<i>Lingula ovalis</i> - <i>Mesomiltha concinna</i> Assoziation (6).....	43
4.1.7	<i>Isocyprina minuscula</i> - <i>Quadrinervus mosensis</i> Assoziation (7).....	44
4.1.8	<i>Isocyprina minuscula</i> - <i>Grammatodon schourovskii</i> Assoziation (8).....	45
4.1.9	<i>Liostrea multiformis</i> - <i>Isocyprina minuscula</i> - <i>Quadrinervus mosensis</i> Assoziation (9).....	46
4.1.10	<i>Isocyprina minuscula</i> - <i>Quadrinervus mosensis</i> - <i>Liostrea multiformis</i> Assoziation (10).....	47
4.1.11	<i>Quadrinervus mosensis</i> - <i>Isocyprina minuscula</i> - <i>Liostrea multiformis</i> Assoziation (11).....	48
4.1.12	<i>Liostrea multiformis</i> - <i>Grammatodon schourovskii</i> Assoziation (12).....	48
4.1.13	<i>Nucinella birkelundi</i> - <i>Isocyprina minuscula</i> Assoziation (13).....	49
4.1.14	<i>Isocyprina minuscula</i> - <i>Liostrea multiformis</i> Assoziation (14).....	51

4.1.15	<i>Isocyprina minuscula</i> Assoziation (15).....	52
4.1.16	<i>Lioostrea multiformis</i> Assoziation (16).....	53
4.1.17	<i>Aulacomyella abadiensis</i> Assoziation (17).....	54
4.2	Faunenvergesellschaftungen der Bohrung Ebberston.....	55
4.2.1	<i>Lioostrea multiformis</i> - <i>Lingula ovalis</i> Vergesellschaftung (A).....	56
4.2.2	<i>Lingula ovalis</i> Vergesellschaftung (B).....	57
4.2.3	<i>Lingula ovalis</i> - <i>Buchia mosquensis</i> Vergesellschaftung (C).....	57
4.3	Assoziationen der Bohrung Reighton.....	58
4.3.1	<i>Tetraserpula tetragona</i> Assoziation (18).....	59
4.3.2	<i>Thracia depressa</i> - <i>Grammatodon longipunctatus</i> Assoziation (19).....	59
4.3.3	<i>Quadrinervus mosensis</i> - <i>Tetraserpula tetragona</i> Assoziation (20).....	61
4.3.4	<i>Isocyprina minuscula</i> - <i>Nicaniella extensa</i> Assoziation (21).....	62
4.3.5	<i>Oxytoma inequivalve</i> - <i>Tetraserpula tetragona</i> Assoziation (22).....	63
4.3.6	<i>Palaeonucula menkii</i> - <i>Tetraserpula tetragona</i> Assoziation (23).....	64
4.3.7	<i>Neocrassina</i> sp. - <i>Isocyprina minuscula</i> Assoziation (24).....	65
4.3.8	<i>Isocyprina minuscula</i> - <i>Neocrassina</i> sp. Assoziation (25).....	67
4.3.9	<i>Nicaniella extensa</i> - <i>Lingula ovalis</i> Assoziation (26).....	68
4.3.10	<i>Lingula ovalis</i> - <i>Discinisca</i> sp. Assoziation (27).....	69
4.3.11	<i>Isocyprina minuscula</i> Assoziation (28).....	70
4.3.12	<i>Lioostrea multiformis</i> Vergesellschaftung (D).....	70
5	Benthosmilieus der Assoziationen und Vergesellschaftungen.....	71
5.1	Vergleich der Assoziationen und Vergesellschaftungen.....	71
5.2	Signifikanz der Larvalschalen.....	74
5.3	Zuordnung der Assoziationen und Vergesellschaftungen zu Benthosmilieus.....	76
5.4	Verteilung der Assoziationen in den Bohrungen.....	78
5.5	Vergleich mit anderen Lokalitäten des Kimmeridge Clay.....	82
6	Zyklen im Kimmeridge Clay von Yorkshire.....	83
6.1	Zyklizität der Bewegtwasserfaziestypen.....	83
6.2	Sauerstoffzyklus im Kimmeridge Clay von Yorkshire.....	86
6.3	TOC-Zyklus des Kimmeridge Clay.....	88
6.4	Pro und Contra Milankovitch-Zyklen.....	89
6.5	Frequenzanalysen für den O <sub>2</sub> -Zyklus und den TOC-Zyklus.....	90
6.6	Vergleich der Zyklen.....	91
6.7	Sequenzstratigraphie im Kimmeridge von Yorkshire.....	91
6.8	Dynamik des Ablagerungsraumes.....	93
7	Überregionales Ablagerungsmodell.....	94
8	Schlußfolgerungen und Ausblick.....	97
8.1	Schlußfolgerungen.....	97
8.2	Ausblick.....	98
9	Literatur.....	99
10	Tafeln.....	106
11	Anhang I: Faunenlisten der Assoziationen.....	139
12	Anhang II: Verteilung der Assoziationen in den Profilen.....	146
13	Anhang III: Profilgesamtübersichten.....	149

## 1 Einleitung

### 1.1 Geologischer Rahmen und Vorarbeiten

Die Schwarzschiefer des Kimmeridge Clay sind weit verbreitet in West-Europa und im Nordseeraum. Sie erstrecken sich an beiden Rändern des Nordatlantiks und reichen auf der norwegischen Seite bis in die Barents See. Der Verbreitungsbereich zeichnet die Ausdehnung des Nord-West-Europäischen Archipels und des Nordatlantischen Schelfmeeres im Oberjura (Abb. 1). Rifting, Grabenbildungen und langsame Krustenverdünnung zwischen Laurentia und Grönland auf der Westseite und Baltica mit dem mittel- und westeuropäischen Archipel auf der Ostseite setzten verstärkt seit dem Callov und Oxford ein. Sie stehen im Zusammenhang mit dem Beginn der Ozeanbodenbildung im Zentralatlantik. Dadurch wurde die Ausbildung einer schmalen Meeresstraße zwischen Zentralatlantik, Tethys und Arktischem Schelfmeer ermöglicht (z. B. GAGE & DORÉ 1986; DORÉ & GAGE 1987; ZIEGLER 1982, 1988). Der Meeresspiegelhochstand im Oberjura (Abb. 3, 4 und 70) begünstigte diese Entwicklung noch zusätzlich (z. B. HALLAM 1988; HAQ et al. 1987, 1988). Trotz lokaler Variationen tritt entlang einer etwa 3 000 km langen Nord-Süd-Achse eine sehr einheitliche Fazies auf, die wahrscheinlich eine Fläche von mehr als 1 Million km<sup>2</sup> bedeckte.

Der Kimmeridge Clay ist bereits vielfach untersucht worden, was zweifellos mit seiner ökonomischen Bedeutung als "source rock" des Nordsee-Öls zusammenhängt. Die meisten Arbeiten wurden von der Ölindustrie durchgeführt, hatten eine kommerzielle Zielrichtung und sind häufig als "inhouse data" unter Verschluss. Bei der publizierten Literatur steht ebenfalls der ökonomische Aspekt mit geochemischen Fragestellungen, Anreicherung und Maturität des organischen Materials und struktureologischen Fragestellungen im Vordergrund. Das bearbeitete Probenmaterial stammt meistens aus Bohrungen im Nordsee-Bereich (Viking Graben, Zentral Graben und Moray Firth Basin; Literaturzusammenstellungen siehe z. B. THOMAS et al. 1985; BROOKS & FLIET 1987; BROOKS & GLENNY 1987, BROWN 1990; DAMTROFT et al. 1992, SCHMITZ 1994).

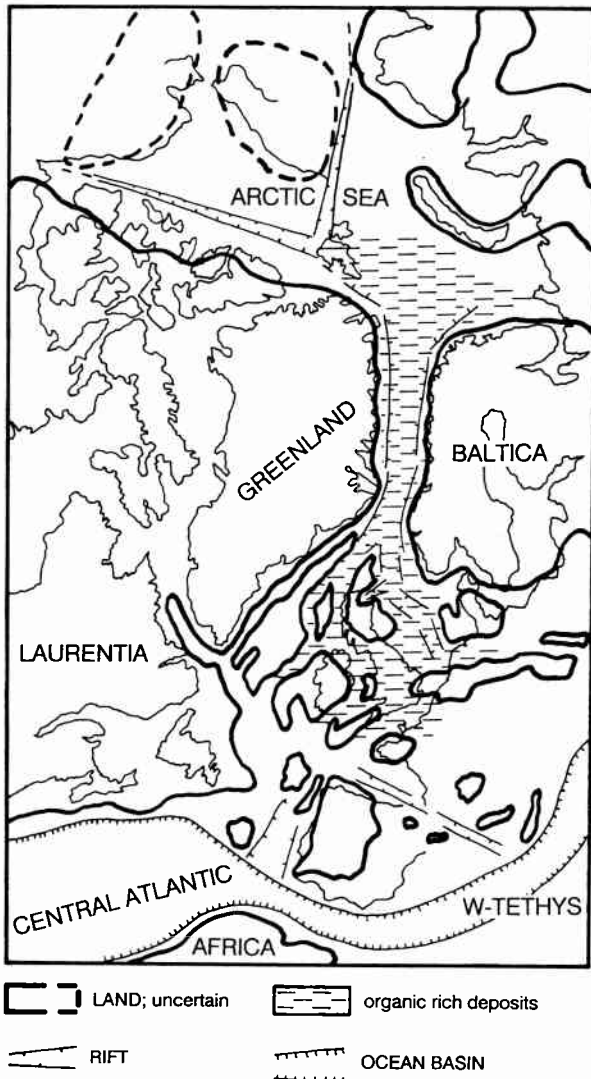


Abb. 1. Paläogeographische Rekonstruktion des Europäischen Archipels und des Nordatlantischen Schelfmeeres im Oberjura (Kimmeridge). Durch die Ausbildung dieser Meeresstraße an der Wende Oxford/Kimmeridge bestand eine durchgehende marine Verbindung zwischen dem Zentralatlantik, der Westtethys und dem Arktischen Schelfmeer (nach OSCHMANN 1990).

Fig. 1. Late Jurassic (Kimmeridgian) palaeogeographic reconstruction of the European Archipelago and the North Atlantic Shelf-Sea. Open marine connections had been established between the Central Atlantic Ocean, the Western Tethys Ocean and the Arctic Sea (after OSCHMANN 1990).



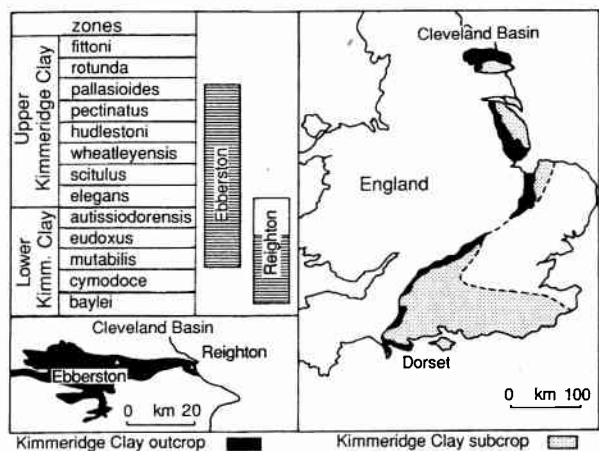


Abb. 2. Verbreitung des Kimmeridge Clay in Süd- und Ostengland. Die Bohrungen Eberston und Reighton im Cleveland Basin erfassen den größten Teil des Kimmeridge Clay (*baylei* bis *pallasioides* Zone).

Fig. 2. Outcrop and subcrop of the Kimmeridge Clay in southern and eastern England. The Eberston and Reighton boreholes in the Cleveland Basin cover most of the Kimmeridge Clay (*baylei* to *pallasioides* zone).

Palökologische, sedimentologische und paläoklimatologische Fragestellungen, die sich den Ablagerungsbedingungen und der Rekonstruktion des Benthosmilieus widmen, haben dagegen erst in den letzten zehn Jahren Bedeutung erlangt (TYSON et al. 1979; MORRIS 1980; WILLSON 1980; COX & GALLOIS 1981; OSCHMANN 1985, 1988a, b, 1991a, b; WIGNALL 1989, 1990; WIGNALL & MYERS 1988; SCOTCHMAN 1989; HEINZE 1991; MILLER 1991; MACQUAKER & CAWTHORPE 1993).

Fast alle der genannten Arbeiten sind an der Typlokalität in Kimmeridge Bay (Dorset, Süd-England) oder in der näheren Umgebung durchgeführt worden. Zum Teil fanden auch die zeitäquivalenten und teilweise faziell sehr ähnlichen Serien des Boulonnais an der nordfranzösischen Kanalküste Eingang in diese Arbeiten. Der Kimmeridge Clay von Yorkshire 500 km nördlich der Typlokalität (Abb. 2) ist nur an der Basis im Übergang Amphill Clay/Lower Kimmeridge Clay und in den obersten Metern aufgeschlossen und deshalb wenig bearbeitet (z. B. WIGNALL 1990a, b). Von der Gruppe "YORKIM" vom Institut Français du Pétrole in Rueil-Malmaison wurden dort 1987 unter Leitung von Dr. J.-P. Herbin

vier Kernbohrungen abgeteuft und geochemisch ausgewertet. Um das Probenmaterial möglichst optimal zu nutzen, wurde es zusätzlich von Dr. J. R. Geysant (Universität Paris) biostratigraphisch ausgewertet, und es stellt auch die Basis für die fazielle und faunistische Auswertung dieser Arbeit.

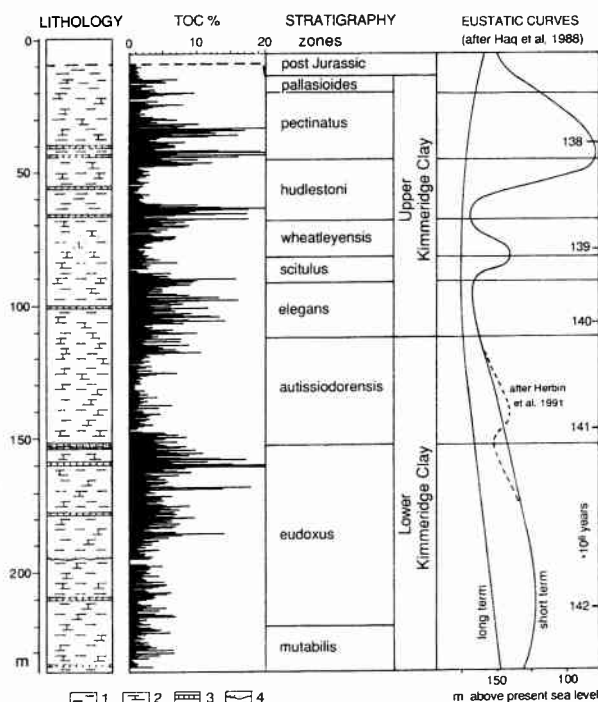


Abb. 3. Übersichtsprofil der Bohrung Eberston. Zonen-Gliederung und TOC-Gehalt nach HERBIN et al. (1991); eustatische Meeresspiegelkurve und Chronostratigraphie nach HAQ et al. (1988); Zeitachse nicht linear. Legende: 1 Ton; 2 Kalk; 3 Dolomit bis Siderit; 4 erosive Basis.

Fig. 3. Sketch of the Eberston borehole. Stratigraphy and amount of TOC after HERBIN et al. (1991); chronostratigraphy and sea level curves after HAQ et al. (1988); time scale not linear. Key: 1 clay; 2 carbonate; 3 dolomite to siderite; 4 erosive base.

### 1.2 Zeitlicher Rahmen

Das Kimmeridge als zweitjüngste Stufe des Jura ist in seiner Reichweite nicht einheitlich definiert. Das Tithon, respektive Volgium im französischen Sinne (z. B. HARLAND et al. 1989) beginnt mit dem Upper Kimmeridge im englischen Sinne (z. B. COPE et al. 1980; CALLOMON & BIRKELUND 1982). Da die zeitliche Verbreitung des Kimmeridge Clay sich mit der

englischen Verwendung des "Kimmeridgian" deckt, wird dieser Gliederung hier der Vorzug gegeben.

Die Bohrung Eberston erfaßt nicht den ganzen Kimmeridge Clay. Der basale Teil (*baylei* und *cymodoce* Zone) und der oberste Teil (*rotunda* und *fittoni* Zone) fehlen (Abb. 2, 3). Der fehlende basale Teil ist in der Bohrung Reighton zugänglich. Die stratigraphische Bearbeitung und Aufstellung der Zonengliederung wurde von Frau Dr. J. R. Geysant (Universität Paris) durchgeführt und hier übernommen (HERBIN et al. 1991; siehe auch Profilgesamtübersicht Anhang III). Die absolute Datierung des Kimmeridge umfaßt nach dem derzeitigen Stand etwa den Zeitraum von  $145 \times 10^6$  bis  $135 \times 10^6$  Jahren vor heute (z. B. HAQ et al. 1987, 1988). In den Bohrungen Eberston und Reighton ist davon etwa der Zeitraum von  $145 \times 10^6$  bis  $137 \times 10^6$  Jahren zugänglich (Abb. 3, 4 und 70).

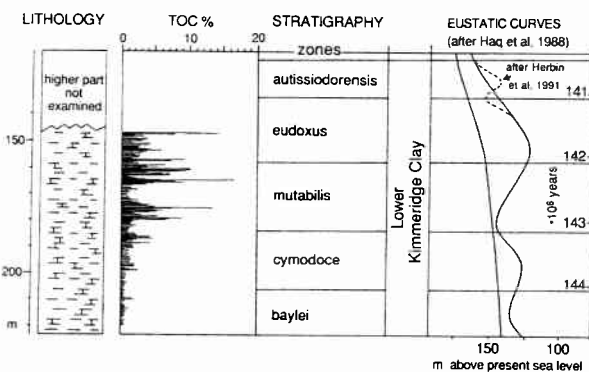


Abb. 4. Übersichtprofil der Bohrung Reighton. Zonen-Gliederung und TOC-Gehalt nach HERBIN et al. (1991); eustatische Meeresspiegelkurve und Chronostratigraphie nach HAQ et al. (1988); Zeitachse nicht linear. Legende: s. Abb. 3.

Fig. 4. Sketch of the Reighton borehole. Stratigraphy and amount of TOC after HERBIN et al. (1991); chronostratigraphy and sea level curves after HAQ et al. (1988); time scale not linear. Key: see Fig. 3.

### 1.3 Fragestellungen und Zielsetzung

In vorausgegangenen Arbeiten (z. B. OSCHMANN 1993, 1994) wurden die Phänomene, die mit Sauerstoffmangel einhergehen allgemein für rezente und fossile Systeme behandelt. Hier soll nun ein konkretes Beispiel, der Kimmeridge Clay (Oberjura) von Yorkshire (Ostengland) im Mittelpunkt der Betrachtung stehen. In den letzten Jahren war der Kimmeridge

Clay an seiner Typlokalität in Südengland Objekt intensiver, palökologischer Forschungstätigkeit. Zwei Fragenkomplexe standen dabei im Mittelpunkt des Interesses:

- Die Rekonstruktion der Benthosfaunen und ihrer Lebensbedingungen in einem Sauerstoffmangelsystem, und
- eine modellhafte Beschreibung der Entstehung der Sauerstoffmangelbedingungen.

Im wesentlichen liegen zwei stark kontrastierende Modelle vor. Das eine Modell (WIGNALL 1989, 1990, WIGNALL & HALLAM 1991) postuliert eine lokale Entstehung der Sauerstoffmangelbedingungen in relativ abgeschlossenen Teilbecken, die episodisch von Stürmen durchwühlt und damit belüftet wurden. Das andere Modell (OSCHMANN 1985, 1988a, b, 1990) postuliert ein vom Jahreszeitenwechsel gesteuertes, großräumiges, atmosphärisches und ozeanisches Zirkulationssystem im Nordatlantischen Schelfmeer, durch das saisonal anoxische Bedingungen am Meeresboden ausgelöst wurden. Das saisonale Muster wird noch von langfristigen Zyklen (Klima- und Meeresspiegelschwankungen) überlagert.

Neben den palökologischen Untersuchungen wurden in Dorset und an anderen Lokalitäten eine Reihe von überwiegend geochemisch ausgerichteten Studien durchgeführt (DUNN 1974; IRWIN et al. 1977; REQUEJO et al. 1989; SCOTCHMAN 1989; HERBIN et al. 1991). Auch hier wird zum einen eine ausgesprochene Regionalität in den Vordergrund gestellt (SCOTCHMAN 1989), zum anderen aber auf große überregionale Gemeinsamkeiten verwiesen (REQUEJO et al. 1989; HERBIN et al. 1991).

Palökologische und geochemische Daten sind bislang nur in Stichproben korreliert worden (z. B. OSCHMANN 1985, 1988b; WIGNALL & MYERS 1988). Die von der Gruppe "YORKIM" und in dieser Arbeit vorgenommene detaillierte geochemische und palökologische Beprobung am gleichen Kernmaterial ergibt die Möglichkeit, beide Arbeitsmethoden zu vergleichen, hinsichtlich ihrer Schwächen und Stärken abzuwägen und eventuell für zukünftige Bearbeitungen zu modifizieren.

Folgende Fragestellungen und Zielsetzungen wurden in dieser Arbeit verfolgt:

- Die sedimentologische und fazielle Analyse des Kernmaterials.
- Die komplette Erfassung und taxonomische Bearbeitung des Makrobenthos.
- Die Erstellung von Faunenassoziationen aus den Faunendaten.
- Die Interpretation der Faunenassoziationen und ihrer Paläomilieus.
- Die Veränderung der Faunenassoziationen durch die Zeit; welche Dynamik (kurz- und langfristig) läßt sich erkennen?
- Gibt es eine hierarchische Zyklenfolge, analog zu der von OSCHMANN (1988, 1990) an der Typokalität festgestellt?
- Läßt sich eines der beiden oben skizzierten Entstehungsmodelle verifizieren und in Einklang mit den geochemischen, palökologischen und sedimentologischen Daten bringen?

#### 1.4 Datengewinnung

Bei der Gewinnung von Benthosfaunendaten werden alle benthischen Faunenelemente, die auf und in den Schichtflächen vorkommen, ausgezählt. Dabei werden für eine möglichst große Schichtfläche (im Idealfall mehrere m<sup>2</sup>) Daten über die Anzahl der Individuen pro Taxon, über die Art der Einbettung (z. B. Lebendstellung, Auf- und Umarbeitung, lateraler Transport), über Inkrustierung und Bioerosion und über ontogenetische Stadien und Größenwachstum gesammelt. Zusätzlich zu den faunistischen Daten werden noch die Informationen aus dem Sediment und Sedimentgefüge (Korngröße, Lithologie, Bioturbation, Mikrolaminierung) berücksichtigt.

Die Proben des Kimmeridge Clay von Yorkshire liegen als Bohrkern vor, was eine modifizierte Vorgehensweise bei der Datengewinnung erforderlich macht. Die Kerne haben einen Durchmesser von 9 cm, es steht also nur eine Fläche von 64 cm<sup>2</sup> zur Verfügung. Die meisten Faunenelemente sind zwar sehr klein (normalerweise < 1 cm), so daß auf Schichtflächen gelegentlich bis zu 30 Individuen ange-troffen werden (Taf. 5, Fig. 5). In der Regel ist die Fläche aber viel zu klein, um einen quantitativen Datensatz in einer Schichtfläche zu erstellen. Die Bohrkern wurden deshalb in dünne Scheiben zer-

klopft, und die zu statistischen Zwecken notwendige Datengröße wurde durch Addition mehrerer Schichtflächen erreicht. Damit entsprechen die Proben streng genommen nicht mehr einem engen Zeitintervall sondern sind über einige 1 000 bis 10 000 Jahre zeitlich gemittelt (time-averaging; FÜRSICH & ABERHAN 1990; FÜRSICH 1990). Das Probennahmeverfahren scheint damit die Beantwortung einer oben genannten wesentlichen Fragestellung, nämlich die der kurzfristigen Dynamik von Sauerstoffmangelbedingungen, unmöglich zu machen.

In der Praxis ist die verwendete Methode nicht sehr verschieden von der Vorgehensweise bei normaler Profilaufnahme (siehe FÜRSICH 1977; OSCHMANN 1988a; WIGNALL 1990a). Dort liegen in den seltensten Fällen große Schichtflächen frei. Stattdessen wird auch da eine Schicht von etwa 10 cm Mächtigkeit (z. T. auch deutlich mehr) nach dem Fauneninhalt durchsucht. Auch aus theoretischem Blickwinkel ist, selbst im Falle autochthoner Einbettung, bei einer Probenmächtigkeit von 5 bis 10 cm die Grenze der Auflösungs-genauigkeit erreicht. Bei einer epi- und infaunalen Besiedlung eines Substrates lebt die tiefgrabende Infauna oft 5 bis 10 cm getrennt von der zeitgleich lebenden Epifauna. Eine höhere Auflösungsschärfe ist somit aus dem quantitativen Datensatz im Normalfall nicht erreichbar.

Eine Abschätzung der kurzfristigen Dynamik der Sauerstoffschwankungen läßt sich aber aus der speziellen Einbettung der Infauna, aus den Muschellarvalschalen und nepionischen Stadien und aus den physiologischen Ansprüchen der Benthosfauna ableiten (OSCHMANN 1993, 1994; Diskussion der Assoziationen im folgenden).

In 349 Proben wurden 28 857 Individuen der Benthosfauna für die Bohrung Eberston und in 129 Proben 10 231 Individuen für die Bohrung Reighton ausgezählt, die sich lediglich über 58 Arten verteilen. Für die palökologische Analyse wurde das Datenmaterial mit Hilfe des Programmes SPSS/PC<sup>+</sup> einer Cluster-Analyse unterzogen.

Die Dünnschliffe für die mikrofazielle Analyse wurden in einem aufwendigen Verfahren hergestellt. Der hohe Anteil an quellfähigen Tonmineralien und an organischen Substanzen machte es erforderlich, alle

Säge- und Schleifarbeiten vollkommen trocken durchzuführen. Auch Versuche, die Arbeitsschritte mit Leichtöl statt mit Wasser durchzuführen, scheiterten. Nur in trockenem Zustand konnte gewährleistet werden, daß die Gesteine nicht zerfielen, bzw. sich nicht wieder vom Objektträger lösten. Da alle Säge- und Schleifmaschinen auf Wasser oder Leichtöl als Gleit- und Schmiermittel angewiesen sind, mußten

fast alle Arbeitsschritte in zeitintensiver Handbearbeitung durchgeführt werden, brachten aber, nach einigen Fehlversuchen, sehr brauchbare Ergebnisse. Eine ähnliche Methode wurde unabhängig auch von MACQUAKER & CAWTHORPE 1993 entwickelt, und für ähnliche sedimentologische und fazielle Untersuchungsmethoden herangezogen. Allerdings wurde die Benthosfauna nicht berücksichtigt.

## 2 Abfolge und Faziestypen des Kimmeridge Clay im Cleveland Basin, Yorkshire (Ost-England)

Die Datenbasis für die Untersuchung stellen vier Bohrungen, die im Vale of Pickering (Cleveland Basin, Yorkshire) von der Gruppe "YORKIM" des Institut Français du Pétrole (Rueil Malmaison) unter Leitung von Dr. J.-P. Herbin niedergebracht wurden (HERBIN et al. 1991). Die Bohrungen erbrachten im lateralen Abstand von etwa 5 bis 12 km zwischen 100 und 230 m Kernmaterial von unterschiedlicher Güte und Vollständigkeit. Die Bohrung Ebberston (Abb. 2 und 3) übertrifft bezüglich Qualität und Vollständigkeit der Kerne die übrigen Bohrungen bei weitem. Sie dient deshalb für den multidisziplinären Untersuchungsansatz als Referenzbohrung und überlappt vollständig mit den qualitativ schlechteren Bohrungen Marton und Flixton. Diese beiden Bohrungen wurden deshalb nicht quantitativ bearbeitet und nur gelegentlich zu Vergleichszwecken verwendet. Die Bohrung Reighton erreicht tiefere stratigraphische Niveaus (Abb. 2 und 4), und wurde mit einer gewissen Überlappung, in diesen Bereichen zur Bearbeitung herangezogen.

Im Gegensatz zur Typlokalität, bei der durch die Einwirkung der Verwitterung zyklische Abfolgen im dm- bis m-Bereich bereits am Kliff deutlich werden (AIGNER 1980; COX & GALLOIS 1981; OSCHMANN 1985, 1988b, 1990), zeigen sich die Kerne in ihrer faziellen Ausbildung vergleichsweise einheitlich. Über weite Bereiche sind, außer geringen Änderungen in der Farbgebung und Härte, makroskopisch kaum Unterschiede auszumachen. Dieses Defizit wird allerdings durch das dichte geochemische Probenraster ausgeglichen (Abb. 3 und 4; HERBIN et al. 1991). TOC-Messungen (total organic carbon, gemessen in

LECO und ROCK EVAL) und Bestimmungen des Karbonatgehaltes liegen in engen Abständen vor (in Profilabschnitten mit geringen organischen Anreicherungen im 50 cm Abstand, in Abschnitten mit hohen Anreicherungen sogar im 10 cm Abstand).

### 2.1 Stillwasserfaziestypen

Eine Reihe von Faziestypen zeigen durch ihre offenen, zum Teil mikrolaminierten Gefüge und durch ihren normalerweise geringen Komponentenanteil, Ablagerungsbedingungen unter sehr ruhigen Verhältnissen an. Nach steigenden TOC-Gehalten angeordnet, treten folgende Stillwasserfaziestypen im Kimmeridge Clay von Yorkshire auf:

#### 2.1.1 Mudstones

Weite Bereiche (etwa die Hälfte) der Bohrungen werden von mittel- bis dunkelgrauen Mudstones gebildet. Ihr TOC-Gehalt ist verglichen mit den bituminösen Tonen und Ölschiefen niedrig, erreicht aber in der Regel bereits 2%. Der Karbonatanteil der Mudstones kann zwischen 5 und 30% variieren, bei hohen Werten ist die Farbe der Gesteine heller und sie sind härter. Neben nektonischen Organismen ist bei den Mudstones reichlich schalentragendes Bodenleben dokumentiert. Flach- bis tiefgrabendes Endobenthos und Epibenthos tritt auf. Die dominierenden Formen (*Isocyprina*, *Quadrinervus*, *Grammatodon* und *Liostrea*) sind die gleichen wie in den Sedimenten mit hohen organischen Anreicherungen. Allerdings sind bei diesem Faziestyp die Individuen im Durchschnitt deutlich größer. Zum Teil sind diffuse Bioturbation und einfache waagrechte bis senkrechte, unverzweigte Röhren von

einem bis wenigen mm Durchmesser anzutreffen (Taf. 2, Fig. 1, 2). Dieser *Planolites*-Typ ist möglicherweise zu den *Pascichnia* zu rechnen und könnte daher von vagilen Substratfressern verursacht worden sein (BROMLEY 1990). Horizontale, gewundene bis meanderförmige Spuren gleichen Durchmessers gehen vermutlich auf ähnliche Erzeuger zurück. Bei höherem Bioturbationsgrad, der allerdings selten ist, geht der Anteil an hartteiltragendem Makrobenthos zum Teil stark zurück. Eine teilweise Zerstörung der im Sediment vorhandenen Schalenreste durch die grabenden Weichteilorganismen ist denkbar. Wahrscheinlicher ist allerdings, daß durch die Wühltätigkeit die natürliche Tendenz der Ton- und Feinsiltpartikel zur Kohäsion verhindert wird (z. B. MCCAIVE 1984). Dadurch bleibt die Oberfläche des Substrats in einem suspensionsartigen Zustand, was die Besiedlung für andere Benthosorganismen erschwert (Amensalismus; z. B. RHOADS & YOUNG 1970; BROMLEY 1990).

Auch im Dünnschliff zeigt sich ein unregelmäßiges Gefüge. In einer Matrix von Tonkorngröße sind Schalenfragmente, feine Macerale aus diffusem organischen Material, Calcisphären und Quarzpartikel von Fein-, gelegentlich bis Grobsilt-Korngröße eingestreut (Taf. 1, Fig. 1). Sporadisch treten etwa 0,2 bis 0,4 mm große Lenticulinen und Radiolarien auf (Taf. 1, Fig. 2, 3), deren Schalen z. T. pyritisiert und deren Kammerlumina teilweise Phosphat-impregniert sind.

### 2.1.2. Bituminöse Mudstones und Ölschiefer

Sind die TOC-Gehalte bis 10 % angereichert, werden die Gesteine als bituminöse Mudstones, darüber als Ölschiefer bezeichnet (z. B. COX & GALLOIS 1981). Im makroskopischen Erscheinungsbild sind beide sehr ähnlich. Die Gesteine sind dunkelgrau bis nahezu schwarz und weisen aufgrund geringer oder fehlender Bioturbation eine schwach angedeutete Mikrolaminierung auf. Wie bei den Mudstones variiert auch hier der Karbonatgehalt zwischen 5 und 30 % und bedingt bei höheren Gehalten eine etwas hellere Färbung und eine größere Härte des Gesteins. Generell korrelieren TOC-Gehalt und Karbonatgehalt nicht, sondern kommen in sehr unterschiedlichen Mischungsverhältnissen vor (HERBIN et al. 1991).

Die Benthosfauna nimmt bezüglich Diversität und Densität mit steigendem TOC-Gehalt rasch ab und fehlt bei den Ölschiefern in der Regel völlig. Es gibt allerdings keine feste Obergrenze, von der an kein Benthos mehr auftritt. Zusätzlich nimmt die Größe der Benthosfauna ab. Protobranche Muscheln (*Palaeonucula* und *Nucinella*), die sich durch einen lezithotrophen Larvaltypus ohne ausgedehnte planktische Phase auszeichnen, treten sehr stark zurück oder fehlen ganz, während Epi- und Endobenthos mit planktischer Larvalentwicklung durchaus noch vorhanden sind. Larvalschalen und nepionische Stadien (Taf. 1, Fig. 5 und 6) von Muscheln, bis zur Größe von etwa 1 mm, werden bei steigenden TOC-Gehalten zunächst angereichert. Sie erreichen ein Häufigkeitsmaximum, wenn die Adultstadien gänzlich verschwinden, um dann bei noch höheren TOC-Werten ebenfalls langsam auszusetzen. Auffällig ist auch die Einbettung der infaunalen Bivalven. Während bei den Mudstones die infaunalen Muscheln zum Teil in Lebendstellung, zum Teil als isolierte Klappen vorkommen, sind sie hier nahezu ausschließlich doppelklappig erhalten, aber in die Schichtfläche eingeregelt. Die Klappen sind entweder ineinander gepreßt oder vollkommen aufgeklappt (z. B. Taf. 12, Fig. 3-5 und 7; OSCHMANN 1994).

Nekton kommt durchwegs in den bituminösen Tonen und Ölschiefern vor und ist vor allem durch Ammoniten, aber auch durch Fischknochen und Placoidschuppen belegt.

Im Dünnschliff ist, wie bei der makroskopischen Betrachtung, eine angedeutete Mikrolaminierung zu erkennen (Taf. 1, Fig. 4). Sie wird aus fein verteilten, horizontal orientierten Algenit-Maceralen, Schalen, Schalenbruchstücken und Larvalschalen und aus waagerechten sehr feinen Pyrit-Aggregaten aufgebaut. Die Algenite und Pyrit-Aggregate werden bis etwa 0,15 mm lang und haben einen Durchmesser von etwa 20 µm. Gelegentlich treten auch rundliche kapselförmige Verdickungen von etwa 2 bis 4 µm auf, die als Aggregate zusammenhängen und mit den Algeniten vorkommen (Taf. 1, Fig. 4).

### 2.1.3 Coccolithen-Kalke

Nur wenige cm bis einige dm mächtig werden die Coccolithenkalk-Horizonte. Sie erreichen niedrigere

zum Teil aber auch vergleichbar hohe TOC-Werte wie die Algenite (siehe nächster Faziestyp) und weisen fließende Übergänge zu diesem auf. Bedingt durch den hohen Anteil an Coccolithen - die Karbonatanteile erreichen zum Teil über 70 % - ist die Färbung heller als bei allen anderen Faziestypen und zeigt hellgraue bis hellbeige Tönungen. Bioturbation oder autochthone Benthosfaunen fehlen vollkommen. Das Coccolithen-Material liegt überwiegend in Peloid-Form vor, die bis zu wenigen mm Größe erreichen können (Taf. 2, Fig. 3, 4). Die Peloiden sind in Lagen konzentriert, die eine diffuse bis zum Teil deutlich ausgeprägte Mikrolaminierung erzeugen können.

Auch im Dünnschliff zeigt sich der fließende Übergang zu den Algeniten. Filamentäre Algenite, vermutlich Bakterienmatten (siehe nächsten Faziestyp) sind anzutreffen, treten aber im Vergleich zu den Algeniten deutlich zurück. Dafür sind Peloiden häufiger und bilden zum Teil abstützende Gefüge (Taf. 16, Fig. 1, 2). Bei stärkerer Vergrößerung (etwa ab 50-fach) zeigen die Peloiden eine Internstruktur (Taf. 16, Fig. 1). Sie setzen sich aus einer großen Zahl rundlicher Gebilde von etwa 5 µm Durchmesser zusammen, bei denen es sich um Coccolithen handelt. Unter dem Rasterelektronenmikroskop erkennt man dicht gepackte Coccolithenansammlungen (Taf. 2, Fig. 5). Häufig sind auch komplette Coccolithophoriden erhalten (Taf. 2, Fig. 6). Die Coccolithenvergesellschaftung ist fast monotypisch aus *Ellipsagelosphaera* cf. *fossacincta* aufgebaut (Taf. 2, Fig. 5, 6; Taf. 3, Fig. 2). Selten tritt auch *Vekshinella quadriarcula* (Taf. 3, Fig. 1) und *Stradnerlithus* sp. (Taf. 2, Fig. 6) auf. Die Grenze zwischen Coccolithenkalk-Peloiden und Hintergrundsedimentation ist auch im REM deutlich sichtbar (Taf. 3, Fig. 2). Zusätzlich sind noch - allerdings relativ selten - sphärische Organismen mit einer Wand aus senkrecht zur Oberfläche stehenden, kalkigen Kristalliten zu erkennen. Zwei Formen sind unterscheidbar: eine kleinere etwa 15 µm große einwandige Form (Taf. 3, Fig. 3) und eine etwa 50 µm große doppelwandige Form. Die äußere Wand besteht aus etwas größeren Kristalliten, die innere ist zusätzlich mit einer dünnen Innenschicht ausgekleidet (Taf. 3, Fig. 4). Zumindest bei der zweiten Form handelt es sich um Calcisphären, die allerdings auch außerhalb

der Peloiden, lose in das Sediment eingestreut, vorkommen (vergleiche Taf. 16, Fig. 4). Auffällig ist, daß ähnlich reine und ideal mikrolaminierte Coccolithen-Kalke, wie sie gelegentlich an der Typlokalität in Dorset vorkommen, hier nicht zu finden sind (OSCHMANN 1988b). Die Coccolithen wurden hier folglich überwiegend als Peloiden (z. B. WEFER 1991) und nur untergeordnet als Nepheloidblooms bzw. als Sediment-Finger (z. B. GORSLINE 1984; GREEN 1987; NIEDERMEYER 1990, 1991) in das Benthosmilieu transportiert. Die große Menge planktischer Materials, die zum Meeresboden abregnete, führte vermutlich zur vollständigen Sauerstoffzehrung, was anoxische Verhältnisse im Substrat und im Bodenwasser möglicherweise bis hoch in die Wassersäule zur Folge hatte.

#### 2.1.4 Algenite

Der Begriff Algenit ist aus der Kohlepetrographie entlehnt und beschreibt Inkohlungsprodukte von Algen (z. B. FÜCHTBAUER 1988). Seine Verwendung hat sich in den letzten Jahren auch in Seeablagerungen (z. B. JANKOWSKI & LITCKE 1986; CLAUSING 1992) und in marinen Sedimenten (LITCKE & RULLKÖTTER 1987) durchgesetzt in denen hohe Anreicherungen organischer Substanzen vorliegen. Charakteristisch für Algenite ist ihre gelb- bis rotbraune Fluoreszenz bei Anregung mit langwelligem UV-Licht oder Blaulicht. Die Röntgenfluoreszenzmikroskopie war für die Untersuchungen im Rahmen dieser Arbeit nicht verfügbar. Glücklicherweise zeigten die Algenite auch ohne UV-Anregung bei normaler lichtmikroskopischer Betrachtung eine intensive gelb- bis rotbraune Färbung. Möglicherweise reicht der Blau-Anteil normaler Mikroskoplampen um eine gewisse Fluoreszenz anzuregen. Ähnliche Beobachtungen machte auch CLAUSING (mündliche Mitteilung 1992) an Süßwasser-Seesedimenten des Oberkarbon und Unterperm aus dem Saar-Nahe-Gebiet.

In einigen nur wenige cm bis etliche dm mächtigen Horizonten ist der Gehalt an TOC bis über 30 % (Maximalwert 37 %) angereichert. Die Gesteine fühlen sich z. T. ölig an, sind auffällig leicht und entweder sehr dunkel gefärbt oder erscheinen durch eingestreute, feinkörnige, hellgefärbte Karbonatpeloiden ge-

sprengt und weisen damit auf einen fließenden Übergang zu den Coccolithenkalken. Bioturbation oder autochthone hartteiltragende Benthosfauna fehlt völlig. Allochthone Zusammenschwemmungen von Larvalschalen und Juvenilstadien, oder auch dünne Schille und Bruchschille aus Benthos-Organismen und z. T. sehr kleinwüchsige Ammoniten kommen als Einschaltungen vor (siehe unten). Gelegentlich treten auch einzelne, durch Kompaktion völlig flachgedrückte Ammonitengehäuse und Knochenfragmente von Fischen auf. Fehlende Bioturbation und die lagige Konzentration der Peloiden erzeugt eine z. T. recht deutlich ausgeprägte Mikrolaminierung.

Die Mikrolaminierung ist auch im Dünnschliff auffällig. Sie wird durch laminierte Algenite (Taf. 16, Fig. 3, 4) erzeugt. Die Algenite sind im Auflicht dunkel bis nahezu schwarz und zeigen im Durchlicht bräunliche bis rote Farbtöne. Sie sind aus einem horizontal orientierten, aber relativ unregelmäßigen, filamentären Geflecht aufgebaut. Die Dicke der Filamente schwankt um 10 bis 20  $\mu\text{m}$ ; ihre Länge kann viele mm erreichen. Horizontgebundene und durch Kompaktion linsig ausgelängte Karbonatpeloiden, die sich teilweise zwischen die Algenit-Laminae einlagern, erzeugen ebenfalls eine angedeutete Mikrolaminierung. Zum Teil sind die Peloiden so häufig, daß ein fließender Übergang zu den Coccolithenkalken besteht (Taf. 16, Fig. 1, 2).

Filamentäre Algen, an die die laminierten Algenite auf den ersten Blick erinnern, kommen wahrscheinlich nicht in Frage. Fazies und Benthosfauna weisen, ähnlich wie auch an der Typlokalität des Kimmeridge Clay, auf einen Ablagerungsbereich im mittleren bis tieferen Schelf in etwa 50 bis 100 m Wassertiefe hin (cf. OSCHMANN 1988b, 1990). In einem stark eutrophierten Schelfmeer, wie es das Kimmeridge Meer in Westeuropa wahrscheinlich gewesen ist, kann in solchen Wassertiefen kein an Photosynthese gebundenes Leben mehr existiert haben. Die Entstehung der Algenite aus Algenmatten im Oberflächenwasser, die zum Meeresboden abgesunken sind, ist unwahrscheinlich. Nur Matten, die langsam über längere Zeiträume am Meeresboden wachsen, können von Peloiden, die aus dem Oberflächenwasser stammen, durchsetzt sein. Vermutlich handelt es sich bei den Algeniten um ehe-

malige Bakterienmatten, die ein fadenförmiges Geflecht auf der Substratoberfläche, möglicherweise auch in den obersten Abschnitten des Sediments, bilden. In Frage kommen eine Vielzahl von Bakterientypen, die auch rezent bekannt sind (GALLARDO 1977; TAPPAN 1980; MARGULIS & SCHWARTZ 1989; ARNTZ et al. 1991). Sie leben entweder chemoautotroph (chemolithotroph) als  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{CH}_4$  oder  $\text{NH}_3$  Oxydierer, benötigen dazu aber einen - wenn auch geringen - Restsauerstoffgehalt (TAPPAN 1980; MARGULIS & SCHWARTZ 1989). Bekannt geworden als "Neuling" im marinen Milieu sind in den letzten 20 Jahren die zu den Schleimbakterien (Beggiatoacea) gehörenden *Thioploca*-Matten. Wegen ihres Aussehens werden sie oft auch als Spaghetti-Bakterien bezeichnet (GALLARDO 1977; ARNTZ & FAHRBACH 1990; ARNTZ et al. 1991; GUNDERSON et al. 1992). Der andere in Frage kommende Bakterientypus ist der der heterotrophen Sulfatreduzierer (Typ *Desulfovibrio*), die hohe organische Anreicherungen als Nährstoffquelle benutzen und ihren Sauerstoff erhalten, indem sie  $\text{SO}_4^{2-}$  zu  $\text{S}^{2-}$  reduzieren. Der in den Bakterienfilamenten fein verteilte Pyrit könnte das Stoffwechselprodukt der Sulfatreduzierer sein. Gegen Sulfatreduzierer spricht, daß sie durch ihre heterotrophe Lebensweise den TOC-Gehalt stark reduzieren. Dieser ist aber gerade bei den Algeniten besonders hoch. Auch Beggiatoacea lagern häufig feine Schwefelpartikel als Stoffwechselprodukte ein (MARGULIS & SCHWARTZ 1989; ARNTZ et al. 1991). Möglicherweise ist daraus der fein disperse Pyrit während der Diagenese unter reduzierenden Bedingungen entstanden.

## 2.2 Milieus der Stillwasserfaziestypen

In der oben verwendeten Aufzählungsreihenfolge belegen die Stillwasserfaziestypen eine voranschreitende Verschlechterung der Sauerstoffversorgung im Benthosmilieu (Abb. 5). Reichlich vorhandene Fauna und Bioturbation bei den Mudstones kennzeichnen ein mit Sauerstoff ausreichend versorgtes Milieu. Die z. T. niedrigen Diversitätswerte (siehe Assoziationen und Anhang III: Profilgesamtübersicht), verglichen mit anderen zeitgleichen, feinkörnigen Substraten (z. B. OSCHMANN 1988a) machen allerdings deutlich, daß hier bereits etwas reduzierte Sauerstoffwerte als

limitierender Faktor des Milieus wirksam waren. Lediglich das Auftreten von tiefgrabenden Muscheln mit klaffenden Schalen, die in großer Zahl vorkommen (vor allem im tieferen Teil der Bohrung Reighton), kann als Hinweis auf normaloxische Verhältnisse gesehen werden.

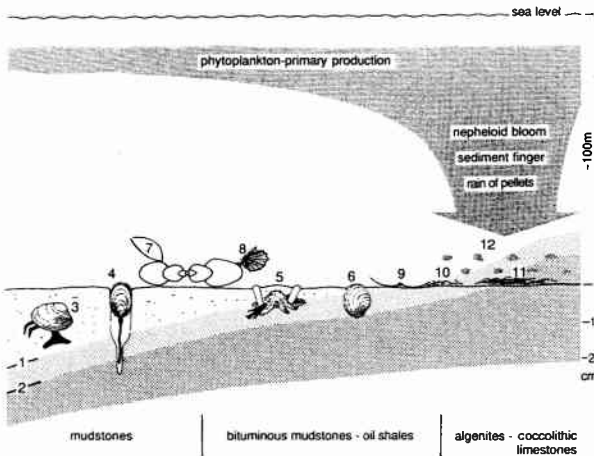


Abb. 5. Schematische Zonierung der Stillwasserfaziestypen entlang eines Sauerstoffgradienten. 1: Hochproduktionsredoxgrenze (Sommer); 2: Niedrigproduktionsredoxgrenze (Winter) 3-6: häufige Infauna, 3: *Palaeonucula menkii*, 4: *Lingula ovalis*, 5: *Quadrinervus mosensis*, 6: *Isocyprina minuscula*; 7-8: häufige Epifauna, 7: *Liostrea multififormis*, 8: *Oxytoma inequivalve*; 9: aus dem Substrat gewanderte Infauna; 10: Larvalschalen; 11: Bakterienmatten; 12: Peloid-Regen, Sedimentfinger und Nepheloid-Blüten.

Fig. 5. Zonation of facies according to oxygen availability in the benthic environment. 1: High productivity (summer) redox-boundary; 2: low productivity (winter) redox-boundary; 3-6: common endobenthic elements (see above); 7-8: common epibenthic elements (see above); 9: infauna which migrated to the sediment surface; 10: larval shells; 11: microbial mats; 12: rain of pellets, sediment fingers, nepheloid blooms.

Bei steigendem TOC-Gehalt wird nicht nur Diversität und Densität der Fauna geringer, es bleiben auch tiefgrabende, infaunale Formen und alle protobranchen Muscheln aus. Zusätzlich erhöht sich der Anteil an flach infaunalen Muscheln, die doppelklappig entweder mit geöffneten Klappen oder die beiden Klappen völlig zusammengedrückt in der Schichtebene eingeregelt sind, und auch der Anteil an Larvalschalen. Die gleichen Beobachtungen wurden auch an der Typlokalität in Südengland gemacht und

lassen sich, nach Rezentstudien, am besten mit dem Herauswandern der Redox-Grenze aus dem Substrat erklären (z. B. JØRGENSEN 1980; STACHOWITZ 1991). Das belegt nicht nur einen generellen Anstieg der Redox-Grenze im Substrat, sondern auch eine starke saisonale Schwankung dieser Grenze. Nach OSCHMANN (1991a, b) wurde für Sauerstoffmangelmilieu mit starker saisonaler Schwankung der Begriff poikilo-aerobes Milieu geprägt. Bei einer weiteren Verschlechterung der Sauerstoffversorgung bleibt die adulte Benthosfauna völlig aus, während Larvalschalen den gescheiterten Versuch einer Besiedlung des Benthosmilieus dokumentieren. Unter diesen Bedingungen können im Benthosmilieu nur noch Bakterienmatten leben, die entweder einen chemoautotrophen Stoffwechsel haben und noch geringe Mengen Sauerstoff benötigen (im Fall von *Thioploca* langfristig unter 0,02 mmol O<sub>2</sub>/l H<sub>2</sub>O; ARNTZ et al. 1991) oder als Sulfat- (Nitrat- oder Karbonat-) Reduzierer heterotroph von den angereicherten organischen Substanzen leben. Zusätzlich kann sich noch aus dem Oberflächenwasser phytoplanktisches Material der Primärproduktion anreichern, indem es als Peloid (durch den Darm eines Zooplankters; z. B. WEFER 1991) oder untergeordnet auch direkt als dichte Planktonblüte (Nepheloidblooms bzw. "Sediment Finger"; z. B. GORSLINE 1984; GREEN 1987; NIEDERMEYER 1990, 1991) zum Benthosmilieu abregnet.

### 2.3 Bewegtwasserfaziestypen

Neben den Stillwasserfaziestypen gibt es noch einige Faziestypen, die die Signaturen von auf- und umarbeitenden hydrodynamischen Kräften zeigen. Angeordnet nach steigender Wasserenergie treten folgende Bewegtwasserfaziestypen auf:

#### 2.3.1 Larvalschalen-Konzentrationen

In Faziestypen mit erhöhten TOC-Gehalten, besonders häufig in der *eudoxus* Zone, untergeordnet in der *mutabilis* bis *wheatleyensis* Zone, treten Larvalschalen-Konzentrationen von Bivalven in einer Mächtigkeit von etwa 1 mm bis maximal 2 cm auf. Bei den Larvalschalen handelt es sich um Prodissoconche II von planktischen Larven (siehe auch 5.2 Signifikanz der Larvalschalen). Die Packung der



limitierender Faktor des Milieus wirksam waren. Lediglich das Auftreten von tiefgrabenden Muscheln mit klaffenden Schalen, die in großer Zahl vorkommen (vor allem im tieferen Teil der Bohrung Reighton), kann als Hinweis auf normaloxische Verhältnisse gesehen werden.

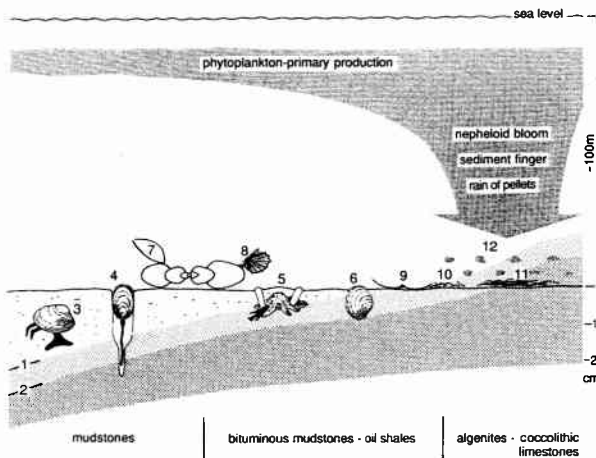


Abb. 5. Schematische Zonierung der Stillwasserfaziestypen entlang eines Sauerstoffgradienten. 1: Hochproduktionsredoxgrenze (Sommer); 2: Niedrigproduktionsredoxgrenze (Winter) 3-6: häufige Infauna, 3: *Palaeonucula menkii*, 4: *Lingula ovalis*, 5: *Quadrinervus mosensis*, 6: *Isocyprina minuscula*; 7-8: häufige Epifauna, 7: *Liostrea multififormis*, 8: *Oxytoma inequivalve*; 9: aus dem Substrat gewanderte Infauna; 10: Larvalschalen; 11: Bakterienmatten; 12: Peloid-Regen, Sedimentfinger und Nepheloid-Blüten.

Fig. 5. Zonation of facies according to oxygen availability in the benthic environment. 1: High productivity (summer) redox-boundary; 2: low productivity (winter) redox-boundary; 3-6: common endobenthic elements (see above); 7-8: common epibenthic elements (see above); 9: infauna which migrated to the sediment surface; 10: larval shells; 11: microbial mats; 12: rain of pellets, sediment fingers, nepheloid blooms.

Bei steigendem TOC-Gehalt wird nicht nur Diversität und Densität der Fauna geringer, es bleiben auch tiefgrabende, infaunale Formen und alle protobranchen Muscheln aus. Zusätzlich erhöht sich der Anteil an flach infaunalen Muscheln, die doppelklappig entweder mit geöffneten Klappen oder die beiden Klappen völlig zusammengedrückt in der Schichtebene eingeregelt sind, und auch der Anteil an Larvalschalen. Die gleichen Beobachtungen wurden auch an der Typlokalität in Südengland gemacht und

lassen sich, nach Rezentstudien, am besten mit dem Herauswandern der Redox-Grenze aus dem Substrat erklären (z. B. JØRGENSEN 1980; STACHOWITSCH 1991). Das belegt nicht nur einen generellen Anstieg der Redox-Grenze im Substrat, sondern auch eine starke saisonale Schwankung dieser Grenze. Nach OSCHMANN (1991a, b) wurde für Sauerstoffmangelmilieu mit starker saisonaler Schwankung der Begriff poikilo-aerobes Milieu geprägt. Bei einer weiteren Verschlechterung der Sauerstoffversorgung bleibt die adulte Benthosfauna völlig aus, während Larvalschalen den gescheiterten Versuch einer Besiedlung des Benthosmilieus dokumentieren. Unter diesen Bedingungen können im Benthosmilieu nur noch Bakterienmatten leben, die entweder einen chemoautotrophen Stoffwechsel haben und noch geringe Mengen Sauerstoff benötigen (im Fall von *Thioploca* langfristig unter 0,02 mmol O<sub>2</sub>/l H<sub>2</sub>O; ARNTZ et al. 1991) oder als Sulfat- (Nitrat- oder Karbonat-) Reduzierer heterotroph von den angereicherten organischen Substanzen leben. Zusätzlich kann sich noch aus dem Oberflächenwasser phytoplanktisches Material der Primärproduktion anreichern, indem es als Peloid (durch den Darm eines Zooplankters; z. B. WEFER 1991) oder untergeordnet auch direkt als dichte Planktonblüte (Nepheloidblooms bzw. "Sediment Finger"; z. B. GORSLINE 1984; GREEN 1987; NIEDERMEYER 1990, 1991) zum Benthosmilieu abregnet.

### 2.3 Bewegtwasserfaziestypen

Neben den Stillwasserfaziestypen gibt es noch einige Faziestypen, die die Signaturen von auf- und umarbeitenden hydrodynamischen Kräften zeigen. Angeordnet nach steigender Wasserenergie treten folgende Bewegtwasserfaziestypen auf:

#### 2.3.1 Larvalschalen-Konzentrationen

In Faziestypen mit erhöhten TOC-Gehalten, besonders häufig in der *eudoxus* Zone, untergeordnet in der *mutabilis* bis *wheatleyensis* Zone, treten Larvalschalen-Konzentrationen von Bivalven in einer Mächtigkeit von etwa 1 mm bis maximal 2 cm auf. Bei den Larvalschalen handelt es sich um Prodissoconche II von planktischen Larven (siehe auch 5.2 Signifikanz der Larvalschalen). Die Packung der

nächsten Faziestyp beschrieben, plausibel erscheint.

Das in den Schill- und Bruchschill-Konzentrationen gelegentlich vorhandene Benthos ist in der Regel deutlich besser erhalten als die Ammonitenreste und stammt wahrscheinlich direkt aus dem Ablagerungsbereich. Es handelt sich überwiegend um rechte Klappen der zementierenden Auster *Liostrea multi-formis* oder um die Schalen flachgrabender, infaunaler Muscheln (vor allem *Isocyprina minuscula*). Die Schalen der infaunalen Filtrierer mußten vermutlich nicht aufgearbeitet werden, sondern lagen auf der Sedimentoberfläche. Dort kamen sie zu liegen, als die infaunalen Muscheln während Anoxia-Perioden der Redox-Grenzfläche zu folgen versuchten, die aus dem Substrat herauswanderte.

### 2.3.3. Tempestite

Nur an einigen Stellen innerhalb der Bohrungen sind gradierte Sedimente von wenigen bis maximal 10 cm Mächtigkeit entwickelt. Über einer erosiven Basis liegen kantige bis kantengerundete Quarzkörner und aufgearbeitete, kantige Karbonat- und Pyritkomponenten im Grobsand- bis Feinkonglomeratbereich, in die auch Schalenmaterial eingelagert sein kann. Innerhalb weniger cm nimmt die Korngröße des Sediments wieder bis zum Feinsilt- und Tonbereich ab (Taf. 5, Fig. 1, 4). Darüber liegt eine wenige cm dicke Deckschicht der Feinfraktion (Langschweb- oder Poststurmfazies), die gelegentlich von *Planolites* bioturbiert ist (Taf. 5, Fig. 2).

Die seltenen Tempestite sind das Ergebnis von Ereignissen mit beträchtlicher Wasserenergie. Grobsand und feinkonglomeratische Quarzpartikel müssen aus einem küstennahen Ablagerungsraum stammen und benötigen für ihren Transport Strömungsgeschwindigkeiten von einigen dm/sek. Die Pyrit- und Karbonatkomponenten wurden sehr wahrscheinlich im Ablagerungsraum aufgearbeitet. Ihre kantige Kornform legt nahe, daß sie bereits lithifiziert und folglich von etlichen cm bis dm Sediment bedeckt waren. Für die Aufarbeitung war ebenfalls eine sehr hohe Wasserenergie notwendig. In einem ansonsten sehr ruhigen Ablagerungsbereich des mittleren bis tieferen Schelfs sind solche Strömungsgeschwindigkeiten außergewöhnlich. Als Ursache kommen wahrschein-

lich schwere Stürme (Hurrikane) in Frage (z. B. AIGNER 1985; SNEDDEN et al. 1988; GAGAN et al. 1988, 1990).

### 2.4 Interpretation der Bewegtwasserfaziestypen

Die Schill- und Bruchschill-Konzentrationen und die Larvalschalen-Konzentrationen kommen in der Regel nur als mm-feine Einschaltungen in den Mudstones, wie in den bituminösen Mudstones und Ölschiefen vor, z. T. aber in sehr hoher Dichte mit nur einigen mm bis cm vertikalem Abstand (Abb. 67). Die Schill- und Bruchschill-Konzentrationen zeigen nie eine erosive Basis. Zu ihrer Entstehung waren vergleichsweise geringe Strömungsgeschwindigkeiten ausreichend, wie sie gelegentliche schwache grundberührende Strömungen, vermutlich distale Sogströme von Stürmen mittlerer Stärke, erzeugen. Die erosive Basis und Gradierung der Tempestite belegen dagegen ein deutlich höheres Energieniveau, das sehr wahrscheinlich im Zusammenhang mit sehr starken Sturmereignissen stand, möglicherweise mit grundberührender See oder starken Sogströmen. SNEDDEN et al. (1988) berichten von Bodenberührung der Sturmwellen für einen schwachen, nicht tropischen Sturm bis über 20 m. Bei starken und extrem starken tropischen Wirbelstürmen kann Feinsand weit den Schelf hinaus bis in Wassertiefen von 70 m bzw. über 110 m transportiert werden. Die in 70 m Tiefe nahe am Meeresboden gemessenen Strömungsgeschwindigkeiten bei dem mittelschweren Hurrikan Allen von 1980 betrug 80 bis 90 cm/sek. (SNEDDEN et al. 1988).

Die Tempestite, Schill- und Bruchschillkonzentrationen bewirken keine Änderung der faziellen Ausbildung. Oberhalb einer Zusammenschwemmung herrschten in der Regel die gleichen Verhältnisse wie darunter. Bioturbation in der feinkörnigen Toplage (Taf. 5, Fig. 2) tritt nur auf, wenn auch vor dem Sturmereignis ausreichend Sauerstoff vorhanden war. Eine Verbesserung der Sauerstoffversorgung im Benthosmilieu durch Sturmeinfluß, wie sie von WIGNALL (1989) postuliert wird, ist nicht festzustellen. Die stabile Wasserschichtung mit sauerstoffarmem Bodenwasser wird durch Einzelstürme nicht zer-

stört. Rezentbeobachtungen von STEIMLE & SINDERMANN (1978) in der mittelatlantischen Bucht vor New York belegen, daß die stabile Wasserschichtung nur wenige Tage nach dem Durchgang eines schweren Sturmes wieder hergestellt war. Wird durch einen Sturm der Untergrund aufgewühlt, verschärft sich sogar die Situation. Freigesetztes H<sub>2</sub>S aus dem Untergrund verschlechtert die Lebensbedingungen zusätzlich (z. B. RACHOR 1982).

#### 2.4.1 Typisierung und Verbreitung rezenter Stürme

Nach dem globalen Verteilungsmuster, dem jahreszeitlichen Auftreten und der Entstehung unterscheidet man zwei Arten von Stürmen: die Winterstürme der mittleren und hohen Breiten und die tropischen Wirbelstürme. Winterstürme treten, wie der Name schon sagt, bevorzugt im Winter und überwiegend polwärts des vierzigsten Breitengrades, vor allem zwischen 50° und 70° auf. Ihre Entstehung beruht auf dem Zusammenprall von warmen und kalten Luftmassen und ihrer Verwirbelung zu Zyklonen. Der größte Temperaturgegensatz tritt an der Polarfront auf. Dort trifft polare Kaltluft mit warmer subtropischer Luft zusammen. Entstehungsort sind vorwiegend die Kontinent-Ostränder, bzw. die Ozean-Westränder, da dort die Temperaturgegensätze am größten sind. Vom Entstehungsort wandern die Zyklone in östlicher Richtung und zeigen ihre größte Wirkung an den Kontinentwestküsten und den vorgelagerten Schelfgebieten. Der Durchmesser von Winterstürmen kann von wenigen hundert bis über tausend km variieren (BARRY & CHORLEY 1987; HAASE 1989).

Tropische Wirbelstürme (Hurrikane und Taifune) treten dagegen überwiegend im Spätsommer auf und benötigen zu ihrer Entstehung warme, tropische Gewässer mit Oberflächentemperaturen größer als 27°C. Um sich als Wirbelsystem bilden zu können, brauchen sie einen Impuls aus der Korioliskraft und können deshalb nicht direkt am Äquator entstehen sondern erst ab 5° bis 10° nördlicher oder südlicher Breite. Vom Entstehungsgebiet wandern die tropischen Stürme meist bogen- oder halbkreisförmig um die subtropischen, ozeanischen Hochdruckzellen in Richtung zu den höheren Breiten. Dabei streifen sie häufig die Kontinentostküsten oder vorgelagerte Inseln (z. B. im

Karibikraum und in Südostasien) und richten innerhalb ihrer vergleichsweise schmalen Zugbahnen, oft nur 100 bis 200 km, gewaltige Schäden an. Während Winterstürme durchaus auf das Festland übergreifen und noch viele hunderte oder sogar tausend km im Inland zerstörend wirksam sind (z. B. die Stürme Daria, Vivian und Wiebke Anfang des Jahres 1990 in Mitteleuropa; BENZ 1994), fallen Hurrikane beim Übergreifen auf das Festland, oder auch beim Vordringen in Regionen mit kühlem Oberflächenwasser, rasch in sich zusammen.

#### 2.4.2 Aktualistischer Ansatz für erdgeschichtliche Stürme

Abgeleitet von der rezenten Verteilung der sturmgefährdeten Regionen wurden auch für Abschnitte des Phanerozoikums Gebiete mit besonderer Sturmgefährdung deduktiv abgeleitet und zum Teil anhand fossiler Sturmsedimente bestätigt (MARSAGLIA & KLEIN 1983; DUKE 1985). Im Falle der Kreide und des Pleistozäns wurden sie auch, durch numerische Modelle gestützt, rekonstruiert (z. B. HOBGOOD & CERVENEY 1988; BARRON 1989).

Generell ist anzunehmen, daß Stürme in der ganzen Erdgeschichte eine wichtige Rolle gespielt haben. Wahrscheinlich waren in Kaltzeiten (z. B. Pleistozän) die tropischen Wirbelstürme schwächer (HOBGOOD & CERVENEY 1988; BARRON 1989), weil die Temperatur äquatorialen Oberflächenwässer vermutlich um 2° bis 3° C niedriger lag als heute (CLIMAP 1976). Dafür war der Temperaturgegensatz an der Polarfront besonders hoch, die im Pleistozän vermutlich um 10 bis 20 Breitengrade näher am Äquator lag als heute. Möglicherweise resultierten daraus heftigere Winterstürme.

Umgekehrt sind für wärmere Epochen (z. B. weite Teile des Mesozoikums und des Paläogens; z. B. FRAKES 1979, 1986) höhere Temperaturen der äquatorialen Oberflächenwässer und folglich stärkere tropische Wirbelstürme zu erwarten. Die Polarfront lag vermutlich näher an den Polen und dürfte wegen des Fehlens von Vereisungen deutlich schwächer als heute oder im Pleistozän gewesen sein (z. B. OSCHMANN 1990). Deshalb sind auch schwächere Winterstürme anzunehmen.

### 2.4.3 Typisierung, Verbreitung und Häufigkeit jurassischer Stürme

MARSAGLIA & KLEIN (1983) gaben, basierend auf Literaturdaten, eine zusammenfassende Darstellung von fossilen Sturmsedimenten, getrennt nach Hurrikan- und Wintersturmgebieten oder Einflußbereichen beider Sturmarten. Sie postulierten dabei für die Trias und den Jura in Mitteleuropa Winterstürme wie Hurrikane als Ursache. DUKE (1985) favorisiert ausschließlich Hurrikane, weil er annimmt, daß sie andere Signaturen im Sediment hinterlassen als Winterstürme. Hurrikane wirken seiner Meinung nach wegen ihrer engen Verwirbelung weniger intensiv auf die Wassersäule ein, rufen bevorzugt multidirektionale oder oszillierende Strömungen hervor, die überwiegend Beulenrippel (*hummocky cross-stratification*) erzeugen. Winterstürme sollen statt dessen sehr intensiv mit der Wassersäule wechselwirken. Die resultierenden unidirektionalen Strömungen können keine Beulenrippel erzeugen. DUKE's (1985) Annahmen widersprechen den Beobachtungen von AIGNER & REINECK (1982), REINECK (1984) und AIGNER (1985), die in der Nordsee als typischem Wintersturmgebiet Beulenrippel beschrieben haben. Stattdessen fehlen in tropischen Wirbelsturmsedimenten (z. B. Florida Keys, AIGNER 1985; NW-Australien, GAGAN et al. 1988, 1990) die Beulenrippel. Tatsächlich sind Beulenrippel aus verschiedenen Milieus, z. B. auch aus Süßwasserseen bekannt und scheinen keine ausschließliche Signifikanz für tropische Wirbelstürme zu besitzen (KLEIN & MARSAGLIA 1987; NØTTVEDT & KREISA 1987; SWIFT & NUMEDAL 1987; SHERMAN & GREENWOOD 1989). Die Entstehungsbedingungen für Beulenrippel (*hummocky cross-stratification*) sind nicht völlig geklärt. Ihr Vorkommen scheint auf Feinsande (und feine Mittelsande) beschränkt zu sein. Zu ihrer Entstehung sind oszillierende und/oder multidirektionale Strömungen mit Geschwindigkeiten um 0,5 bis 1m/sek nötig. Entspricht das Ausgangsmaterial nicht den Erfordernissen, oder ist die Strömungsgeschwindigkeit unidirektional, zu hoch oder zu niedrig, entstehen andere Sedimentstrukturen (z. B. SOUTHARD et al. 1990; BOGUCHWAL & SOUTHARD 1990; ASHLEY et al. 1990). Somit sind Beulenrippel kein Indiz für tropische Wirbelstürme.

Trotzdem können Winterstürme in Trias und Jura von Mitteleuropa mit großer Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden. Winterstürme, die aus westlicher Richtung gekommen sein müssen, konnten nur wenige 100 bis maximal 1000 km Wasserfläche überstreichen. Das reicht lediglich zur Anregung eines ausgereiften Seegangs entsprechend der Windstärke 7 bis 8. Um einen Orkan-Seegang der Windstärke 11 oder 12 anzuregen, muß der Wind vier Tage auf einer Länge von 4700 km auf die Meeresoberfläche einwirken, bevor der entsprechende Sturmwellenseegang ausgereift ist (z. B. DIETRICH et al. 1975). Ausgereifte Stürme, die auch noch im mittleren Schelf ihre Spuren hinterlassen, können deswegen nur aus Südosten in Form von tropischen Wirbelstürmen gekommen sein (Abb. 6 und 7).

Zwei kürzlich durchgeführte Computermodellierungen für das Klima zur Zeit des Kimmeridge (MOORE et al. 1992; VALDES & SELLWOOD 1992) geben auch Prognosen über die Lage sturmbeeinflusster Gebiete. In einem Fall werden ebenfalls Winterstürme für Mittel- und Westeuropa gefordert (VALDES & SELLWOOD 1992), was nach dem oben Ausgeführten keinen Sinn macht. Im zweiten Fall werden tropische Wirbelstürme für die Ost- und Westethys postuliert (MOORE et al. 1992). Allerdings ergeben die Modellierungen von MOORE et al. (1992) Zugstraßen der Wirbelstürme, die Südostasien und Nordost-Gondwana streiften, während die Sturmprodukte, die in Mittel- und Westeuropa zu beobachten sind (siehe unten), im Modell nicht erfaßt werden.

Für den Oberjura in Mittel- und Westeuropa und benachbarte Gebiete läßt sich anhand von Literaturdaten (z. B. AGER 1974; HÜSSNER 1985; RICKEN 1985; FÜRSICH & OSCHMANN 1986a; MAYER 1988; VALENZUELA et al. 1985, 1986) und eigenen Beobachtungen eine Zugstraße der tropischen Wirbelstürme aus der Westethys kommend postulieren (Abb. 6, 7). Die Gesteine zeigen sehr ähnliche Signaturen wie die rezenten Sturmsedimente in Florida und die Muschelkalk-Tempestite. Proximaler Sturm einfluß ist in der Nähe der Küsten, besonders bei aufländig orientierten Sturmzugbahnen zu erkennen (z. B. Boulonnais, Nordfrankreich; FÜRSICH & OSCHMANN 1986a). Distaler Einfluß ist typisch für den offenen, küsten-

fernen Schelf mittlerer Tiefe (z. B. Aquitanisches Becken, FÜRSICH & OSCHMANN 1986a; Dorset, Südengland, OSCHMANN 1985, 1988b; WIGNALL 1989; und in Yorkshire). Aus der Literatur wurden nur eindeutig als Tempestit beschriebene Vorkommen gewertet, weshalb die Datendichte nicht sehr groß ist. Es ist aber zu vermuten, daß sich hinter einer Vielzahl als "Schillbänke" beschriebener Schalenanreicherungen, vor allem aus der älteren Literatur, ebenfalls Tempestite verbergen.

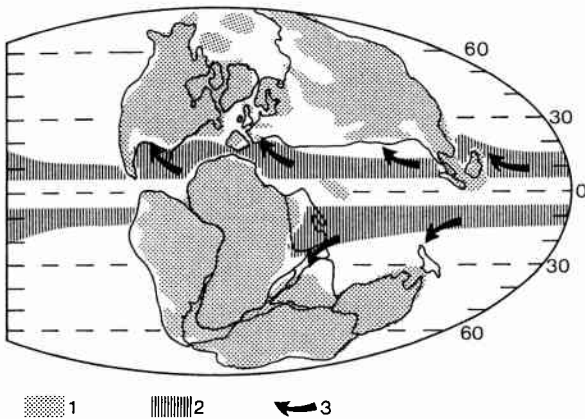


Abb. 6. Globale Paläogeographie des Oberjura (vor etwa  $140 \times 10^6$  Jahren), kombiniert nach BARRON et al. (1982) und ZIEGLER et al. (1982), mit dem wahrscheinlichen Verbreitungsgebiet tropischer Wirbelstürme. 1: Festländer; 2: Verbreitungsgebiet tropischer Wirbelstürme; 3: auflandige Wirbelsturmzugstraßen.

Fig. 6. Global palaeogeography of the Late Jurassic (around 140 my.) combined after BARRON et al. (1982) and ZIEGLER et al. (1982), with the presumed range of tropical storms. 1: Continental area; 2: range of tropical storms; 3: onshore tracks of tropical storms.

GRETENER (1967) nimmt an, daß ein Sturm nur etwa alle 1 000 Jahre das gleiche Gebiet trifft. Als überregionaler Mittelwert mag das richtig sein. In einzelnen Regionen kann die Hurrikanhäufigkeit allerdings viel größer sein. Die Caicos-Plattform in der Karibik wurde in den letzten 90 Jahren von 16 Hurrikanstürmen betroffen, im Schnitt alle 5,6 Jahre einmal. Das längste Intervall zwischen zwei aufeinander folgenden Stürmen war 25 Jahre (WANLESS et al. 1988). Auch fossile sturmbeeinflusste Gebiete lassen erkennen, daß die Sturmereignisse in rascher Folge wiedergekehrt sind (z. B. AIGNER 1985). Die Vertikalabstände der Schalenpflaster von z. T. nur mm

bis cm favorisieren auch für die *eudoxus* und *autisiodorensis* Zone im Kimmeridge Clay von Yorkshire eine hohe Frequenz der Ereignisse (Abb. 67).

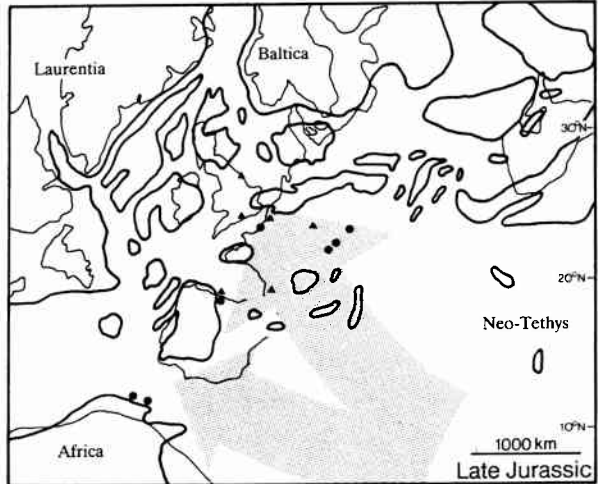


Abb. 7. Verbreitung oberjurassischer Sturmablagerungen (▲ eigene Beobachtungen; ● Literaturdaten; siehe Text) und die wahrscheinlichen Wirbelsturmzugbahnen.

Fig. 7. Distribution of Late Jurassic storm deposits (▲ own observations; ● adopted from literature, see text) and the presumed tracks of tropical storms.

Prinzipiell ist bei einer Abschätzung der fossilen Verteilungsmuster von Sturmsedimenten zu berücksichtigen, daß auch Tsunamis sehr ähnliche Signaturen erzeugen können, was angesichts der Häufigkeit dieser Ereignisse in erdgeschichtlichen Zeitdimensionen und ihres großen Überlieferungspotentials bislang nicht genügend beachtet wurde (z. B. COLEMAN 1978; SEILACHER 1984; DURINGER 1984; LOTTMANN 1990; PICKERING et al. 1991). Die oberjurassischen Grabensysteme im Nordseebereich (Viking- und Zentralgraben, Moray Firth Basin) waren nur wenige hundert km von Yorkshire entfernt, so daß eine mögliche Beeinflussung nicht auszuschließen ist. Bislang sind aber über die unmittelbare Nachbarschaft der Gräben hinausgehende, seismische Aktivitäten nicht bekannt geworden (PICKERING 1983, 1984). Darüber hinaus spricht die große Häufigkeit der Ereignisse eher für Stürme als für Tsunamis.

## 2.5 Cementstones

Karbonatgehalte von etwa 50 bis 85 % sind typisch für die hell bis dunkelgrauen Cementstones. Sie

bilden zum Teil sehr markante Leithorizonte von 20 bis 70 cm Mächtigkeit, die sich lateral weit verfolgen lassen (z. B. IRWIN et al. 1977; IRWIN 1980; FEISTNER 1989; SCOTCHMAN 1989; HERBIN et al. 1991). Der Anteil an Kalzit, Dolomit und Siderit kann variieren, in der Regel dominiert Dolomit mit 60 bis 80 % (HERBIN et al. 1991). Die Gehalte an organischen Substanzen schwanken ebenfalls deutlich zwischen 2 und 16 % (HERBIN et al. 1991).

Im Dünnschliff ist ein diagenetisch-geprägter Mikrosparit erkennbar (Taf. 16, Fig. 5, 6). Das Ausmaß der Sammelkristallisation ist allerdings stark unterschiedlich. Teilweise sind noch primäre Gefügemerkmale wie Bioturbation, Pelloide (Taf. 4, Fig. 3), Schillanreicherungen und in seltenen Fällen Tempestite mit erosiver Basis und Gradierung erhalten (Taf. 4, Fig. 1, 4). Gebunden an Korngrenzen und in Kornzwischenräumen treten häufig Algenit-Macerale auf, die noch häufig eine etwa horizontale Einregelung erkennen lassen. Auch Knochen- und größere Schalenreste kommen gelegentlich vor. Das Schalenmaterial ist entweder umkristallisiert oder durch Pyrit ersetzt (Taf. 16, Fig. 5, 6).

**Interpretation:**

Das Auftreten von Hartteilresten, Bioturbation oder auch von Algenit-Maceralen belegt, daß die Ablagerungsmilieus der Cementstones etwa das Spektrum der oben beschriebenen Stillwasserfaziestypen abdecken. Schillanreicherungen und markante Tempestithorizonte (Taf. 5, Fig. 1, 4), die als Cementstones erhalten sind, zeigen, daß auch Bewegtwasserfaziestypen zu Cementstones alterieren können. Die Besonderheit der Cementstones liegt daher in ihrer Diagenese-geschichte, die durch mehrere Phasen der Zementation mit verschiedenen Karbonatmineralen gekennzeichnet ist (SCOTCHMAN 1989; FEISTNER 1989). Warum die Auswirkungen der Diagenese bei den Cementstones so gravierend, im restlichen Profil dagegen so gering sind, wie die z. T. ausgezeichnete Erhaltung auch von aragonitischem Schalenmaterial belegt, ist bislang unklar. Einige Cementstone-Horizonte gehen lateral in coccolithenreiche Mudstones und Coccolithenkalke über. Ein primär bereits erhöhter Karbonatgehalt scheint deshalb eine Voraussetzung für die Cementstone-Bildung zu sein (HERBIN et al. 1991).

### 3 Die Benthosfaunenanalyse

#### 3.1 Begriffe und Konzepte:

Die Benthosfaunenanalyse stellt den konzeptionellen Rahmen für die Rekonstruktion von fossilen Benthosfaunengemeinschaften. Trotz der immer größer werdenden Zahl von Bearbeitern, die diese Arbeitsrichtung betreiben, fehlt bis heute eine einheitliche Methode. Darüber hinaus herrscht Uneinigkeit bezüglich der Definition und Verwendung der Termini, um die ökologischen Grundeinheiten im Rezenten und in der Erdgeschichte festzulegen.

Innerhalb eines Ökosystems, das ein räumlich begrenztes Areal umfaßt und das durch mehr oder weniger streng festgelegte physikochemische Parameter bestimmt wird, herrscht ein mehr oder weniger enges Beziehungsgefüge der dort lebenden Organismen. Ökosysteme sind offene Systeme, die durch Zu- und Abwanderung von Organismen und durch Variationen der physikochemischen Parameter mehr oder weniger

starken Veränderungen unterworfen sein können. Die Biozönose im Sinne von MÖBIUS (1877, in: DODD & STANTON 1981) umfaßt alle Lebewesen in einem lebenden Ökosystem, von den Bakterien und primitiven Einzellern bis zu den hochentwickelten Vielzellern, die vorübergehend (mobile Organismen) oder dauerhaft, weil strenger ortsgelassen, in einem Ökosystem leben. Biozönosen (angelsächsisch: community) oder Lebensgemeinschaften gehen nach dem Absterben und der Einbettung in eine Fossilgemeinschaft über. Das ist aber mit einem großen, durch taphonomische Prozesse und durch die Fossildiagenese bedingten Informationsverlust verbunden (z. B. LAWRENCE 1968; WALKER & BAMBACH 1971; SCHÄFER 1972; STANTON 1976; STAFF & POWELL 1988; BEHRENS-MEYER & KIDWELL 1988; SEILACHER 1992). Aus Fossilgemeinschaften kann deshalb nicht einfach auf Lebensgemeinschaften geschlossen werden.

KAUFFMAN & SCOTT (1974) und später auch andere Autoren benutzten den Begriff "community" leider auch für Fossilgesellschaften, was im angelsächsischen Sprachraum dazu geführt hat, daß begrifflich meistens nicht zwischen Lebensgemeinschaften (community) und Fossilgemeinschaften (palaeocommunity) getrennt wird. KAUFFMAN & SCOTT (1974) definierten mit ihrem Begriff "community" die komplette ehemalige Biozönose einschließlich der nicht erhaltenen Weichteilfauna. Auf diese glaubten sie, mit Hilfe ihres holistischen Konzeptes schließen zu können. Die Idee dabei ist, aus den mutmaßlichen Interaktionen der ehemaligen Lebewesen, z. B. Nahrungsketten, Symbiose u.s.w., die nicht erhaltenen Weichteilorganismen deduktiv erschließen zu können.

Leider birgt aber so ein komplexes System etliche Probleme. Zum einen ist es schwer überschaubar, weil es sich auf die maximal verfügbare Information (z. B. alle taxonomischen Gruppen) stützt. Das ist zwar prinzipiell begrüßenswert, die Datenmenge ist aber nur noch von großen Teams mit beträchtlichem Zeitaufwand zu bewältigen.

Schwerer noch wiegt der zweite Einwand. Ökologische Einheiten wie die Biozönose sind offene Systeme und somit dynamischen Veränderungen in Raum und Zeit unterworfen. Während man früher von einer determinierten Sukzessionsfolge ausging, die in einem Klimax- oder Gleichgewichtsstadium enden sollte, mehren sich die Belege, daß es keine Determiniertheit in der Sukzession gibt. Stattdessen gibt es mehrere Gleichgewichtszustände nebeneinander. Die Sukzession geht also in Richtung eines nicht voraussagbaren, dynamischen Polyklimax- oder "nonequilibrium"-Stadiums (z. B. SUTHERLAND 1974; CASE & CASTEN 1979; GRAY 1984; DEANGELIS & WATERHOUSE 1987). Deshalb ist es nur bedingt möglich, Interaktionen und Nahrungsketten zu rekonstruieren und daraus Weichteilorganismen deduktiv zu erschließen.

So bestechend die Idee des holistischen Konzeptes zunächst auch wirkt, eine praktische Bedeutung, die über das normale Maß an Rekonstruierbarkeit von Stoffkreisläufen und Nahrungsketten hinausgeht, kommt ihr leider nicht zu. Das zeigt sich vor allem darin, daß es keine Anwendung dieses Modells gibt,

auch nicht von KAUFFMAN und SCOTT selbst.

Das "organism-community-concept" von NEWELL et al. (1959) wirkt auf den ersten Blick unattraktiver gegenüber dem holistischen Konzept, hat aber den großen Vorteil anwendbar zu sein. Das "organism-community-concept" schließt nur einen fossil überlieferbaren Teil einer Biozönose ein, z. B. die harteiltragenden Makroinvertebraten. Der für das "organism-community-concept" ausgewählte Teil der Biozönose muß groß genug sein, um als repräsentativ für die gesamte Biozönose angesehen werden zu können. Daraus werden dann soweit möglich (siehe folgende Kapitel) die abiotischen und biotischen Ansprüche der vorhandenen Organismen an das Ökosystem abgelesen. Durch die Beschränkung auf eine größere, fossil überlieferbare Gruppe wird zum einen die taxonomische Fülle auf einen vertretbaren Umfang beschränkt, außerdem ist es dann möglich, lebende und fossile Vergesellschaftungen zu vergleichen. Die Verfälschungen durch taphonomische und diagenetische Prozesse müssen natürlich berücksichtigt werden.

Das fossile Äquivalent zur "organism-community" ist die Assoziation (association), die ebenfalls nur einen Teil der Fossilgemeinschaft, z. B. die harteiltragenden Makroinvertebraten beinhaltet (z. B. FÜRSTICH 1984, WERNER 1986, OSCHMANN 1988a; HEINZE 1991; ABERHAN 1992). Ein wichtiges Kriterium für "organism-community" und Assoziation ist ihre räumliche und zeitliche Wiederkehr, die schon PETERSEN (1924) forderte. Damit ist, in Analogie zur WALTHER'schen Faziesregel gemeint, daß in enger räumlicher und zeitlicher Nachbarschaft bei gleichen oder ähnlichen Umweltbedingungen gleiche oder ähnliche Organismengemeinschaften leben oder gelebt haben müssen.

Für "organism-communities" und Assoziationen muß Autochthonie oder zumindest Parautochthonie gewährleistet sein. Die Auswirkungen von biostratigraphischer und diagenetischer Verzerrung müssen vernachlässigbar gering oder in ihren Auswirkungen leicht erkennbar sein, damit sie in der Auswertung berücksichtigt werden können. Den Nachweis darüber zu führen, ist oft nicht leicht. Selektive Lösung, z. B. das komplette Fehlen von Aragonitschalern, gibt einen Hinweis auf Diageneseinflüsse. Die Bioerosion (vor

allem Anbohrung) dient als Beleg für postmortale Zerstörung durch andere Organismen, die selbst möglicherweise nicht überliefert sind. Abrasion, Einkippung, Einregelung und Sortierung in Größenklassen gelten als Anzeichen für Aufarbeitung und Transport. Neben diesen liefert der von PETERSEN (1924) geforderte Nachweis der räumlichen und zeitlichen Wiederkehr, also das Auffinden sehr ähnlicher Proben, ein zusätzliches Hilfsmittel um Autochthonie zu gewährleisten.

KAUFFMAN & SCOTT (1974) kritisieren das "organism-community"- und Assoziationskonzept. Sie argumentieren, daß es sich dabei um Konstrukte handelt, die in der Natur nicht wirklich existieren. Dieser Einwand ist zu entkräften, da die Organismen, die in einer "organism community" oder in einer Assoziation anzutreffen sind, tatsächlich existieren oder existiert haben. Informationen, die daraus bezogen werden, sind zwar unter Umständen nicht vollständig, aber, die nötige Sachkenntnis vorausgesetzt, auf jeden Fall richtig. Bei dem holistischen Konzept nach KAUFFMAN & SCOTT (1974) muß dagegen mit Fehl- und Überinterpretationen gerechnet werden.

Neben der Assoziation gibt es noch die Fossilvergesellschaftung. Sie beinhaltet sowohl einmalig auftretende als auch transportierte, gemischte oder diagenetisch verarmte Faunenassoziationen (FÜRSICH 1984). Im angelsächsischen wird dafür der Begriff "assemblage" geprägt. Für Fossilvergesellschaftungen ist die Wiederkehr in Raum und Zeit normalerweise nicht nachweisbar. Ihr Informationsgehalt ist geringer einzuschätzen als der autochthoner Proben und muß im Einzelfall gewertet werden.

### 3.2 Ähnlichkeitskriterien

Die bereits von PETERSEN (1924) geforderte räumliche und zeitliche Wiederkehr als Kriterium für "communities" und Assoziationen wurde schon im letzten Abschnitt erwähnt. Wie bei der uneinheitlich verwendeten Terminologie gibt es auch hier kein standardisiertes Verfahren, wie man die Gleichheit oder große Ähnlichkeit von Faunenproben erkennen kann. Tatsächlich ist es auch sehr schwierig, aus einer größeren Anzahl von Faunenproben mit unterschiedlicher Individuenzahl und einem nur mehr oder weniger deut-

lich von einander abweichenden Artenspektrum, Proben ähnlicher Zusammensetzung herauszufinden. Dies gilt umso mehr, wenn man Lebensräume oder deren fossile Äquivalente untersucht, bei denen sich die Milieugradienten nur sehr langsam ändern. Dort sind vermutlich keine deutlichen Grenzen zwischen den "organism-communities" bzw. den Assoziationen zu erwarten. Möglicherweise gibt es in solchen Fällen kaum nachweisbare Grenzen, sondern lediglich kontinuierliche Übergänge. Scharfe Milieugradienten, wie z. B. ein abrupter Wechsel im Substrat, bedingen auch deutliche Änderungen in der Besiedlung, die zu deutlicher differenzierten "organism-communities" und Assoziationen führen.

Ein weiterer Fehler, der dazu beiträgt, die Grenzen von Assoziationen zu verwaschen, liegt in der Probenahme und ist nicht zu vermeiden. Da eine fossile Makrofaunenprobe, auch wenn man sie streng horizontgebunden entnimmt, immer einige cm bis 1 dm Vertikalerstreckung hat, also einen Zeitraum von einigen hundert bis tausend Jahren repräsentiert, erhält man nur zeitlich gemittelte Faunen. Durch die zeitliche Mittelung (time-averaging) wird die Diversität der Proben höher und die Ähnlichkeit benachbarter Proben größer (FÜRSICH 1990, FÜRSICH & ABERHAN 1990; siehe auch Abschnitt Datengewinnung).

### 3.3 Die Cluster-Analyse

Bis heute wird von vielen Bearbeitern der Vergleich von Proben nach subjektiven Ähnlichkeitskriterien durchgeführt (z. B. WIGNALL 1990a). Diese Methode ist hinreichend präzise, wenn die Probenmenge klein und dadurch überschaubar ist. Statistische, computerunterstützte Methoden des Probenvergleichs, vor allem die Cluster-Analyse, setzten sich zuerst in den Biowissenschaften und nur zögernd auch in der Paläontologie durch. Dabei wurde zunächst die sogenannte "quick-cluster"-Methode verwendet, bei der, um das rechnerische Verfahren zu vereinfachen, die Anzahl der gewünschten Cluster, sprich die Anzahl der Assoziationen, zu denen die Proben gruppiert werden sollen, vorgegeben wird. Trotz dieser groben Vereinfachung und künstlichen Vorgabe der Cluster-Anzahl wurden akzeptable Ergebnisse erzielt (z. B. RACHOR 1981). Größere



Probenmengen, z. B. ein Cluster mit einer 104 x 97 Datenmatrix konnten noch vor wenigen Jahren nur an größeren Rechnern bewältigt werden (z. B. OSCHMANN 1988a; Prime-Rechner des Leibniz-Rechenzentrums-München). Für die PC's der XT-Generation war das Verfahren zu aufwendig, und es war noch keine geeignete Software vorhanden. Mit leistungsfähigeren PC-Rechnern und geeigneter Software (z. B. SPSS/PC<sup>+</sup> advanced statistics) lassen sich heute auch große Datenmatrizen relativ einfach bewältigen, in denen nicht nur die artlichen Zusammensetzungen der Proben berücksichtigt werden, sondern auch die relative Häufigkeit der einzelnen Arten (z. B. ETTER 1990; HEINZE 1991; ABERHAN 1992). Man verwendet dafür hierarchisch agglomerative Q-Cluster-Analysen. Die Ähnlichkeit der Proben kann dabei nach verschiedenen Distanzkriterien ermittelt werden (z. B. lineare Distanz, quadratische Distanz u.s.w.). Unter den verschiedenen Verfahren hat sich die sogenannte WARD-Methode bewährt, weil sie die Cluster möglichst homogen gruppiert. Leider sind die methodischen Probleme auch damit noch nicht gelöst. Große Datenmatrizen aus unterschiedlichen Milieus zeichnen sich dadurch aus, daß die Gesamtzahl der Arten groß, die Zahl der Arten pro Probe aber deutlich kleiner ist (z. B. 97 Arten insgesamt, aber in einer Probe maximal 30; OSCHMANN 1988a). Daraus ergibt sich das Problem, daß die Datenmatrix zu viele Nullstellen enthält (z. B. GRAY 1984). Entweder läßt sich damit überhaupt nicht rechnen, oder das Programm schreibt auch den Nullstellen, also dem Fehlen einer Art, eine Signifikanz zu, die ihnen nicht zukommt. Das ist schwerwiegend und kann zu Fehlinterpretationen führen, besonders weil es zunächst nicht auffällt. Diese Nullstellensignifikanz läßt sich umgehen, indem man die Datenmatrix reduziert und Arten mit sehr niedriger Individuenzahl, die selten vorkommen, ausklammert (z. B. OSCHMANN 1988a). Eine andere Möglichkeit ist, die Nullfelder durch sehr kleine Zahlen zu füllen (z. B. 0,01) und damit so zu tun, als sei die Art zwar vorhanden, aber in einem unbedeutenden (prozentualen) Anteil (z. B. OSCHMANN 1991c). Beide Wege sind Kunstgriffe, also Manipulationen am Datensatz, führen aber zu brauchbaren Ergebnissen. Bei der Analyse der Yorkshire-Proben gab es keine Probleme mit der

Nullstellensignifikanz, was vermutlich an der relativ geringen Zahl von Arten (58) liegt.

Nach all diesen konzeptionellen und methodischen Problemen ist klar, daß auch durch Cluster-Analysen ermittelte Assoziationen mit Fehlern behaftet sein können. Vermutlich ist es aber zur Zeit die einzige Methode, die objektiv, also auch von anderen Bearbeitern nachvollziehbar, die räumliche und zeitliche Wiederkehr von Proben belegt, die dann zu Assoziationen zusammengefaßt werden.

Die Datenbasis für die hier durchgeführten Cluster-Analysen stellen 349 Proben und 28 857 Individuen für die Bohrung Ebberston (Abb. 8) und 129 Proben mit 10 231 Individuen für die Bohrung Reighton (Abb. 9).

### 3.4 Erstellung von Assoziationen

Nachdem mit Hilfe einer Cluster-Analyse, unter Berücksichtigung aller inhärenten Probleme, ein aussagekräftiges Dendrogramm erstellt wurde, werden nun die in einem Cluster gruppierten Faunenproben zu einer Assoziation kombiniert. Dabei addiert man alle Individuen einer bestimmten Art von allen Proben eines Clusters, verfährt so für alle Arten und ordnet diese entsprechend ihrer Häufigkeit. Auf diese Weise erhält man aus den ähnlichen Einzelproben, die real existierten, eine Assoziation, die dem Durchschnitt der Einzelproben entspricht und damit in gewisser Weise künstlich ist. Erst hier wäre also der Einwand von KAUFFMAN & SCOTT (1974) angebracht, daß es sich bei den Assoziationen um Konstrukte handelt (siehe Abschnitt Begriffe und Konzepte). Allerdings bildet die Zusammenfassung von Einzelproben mit dem Ziel, übergeordnete Einheiten zu erstellen, das Wesen jeder Faunenanalyse unabhängig vom Konzept.

In einem Dendrogramm (Abb. 8 und 9) bilden sich Cluster auf ganz verschiedenen Ähnlichkeits- bzw. Distanzniveaus. Ein methodisches Problem stellt sich wieder bei der Frage, bei welcher Ähnlichkeit bzw. bei welcher Distanz ein Cluster sinnvollerweise zu einer Assoziation gruppiert werden, bzw. getrennt werden soll. Die Konfiguration der Cluster in einem Dendrogramm wird durch die Milieufaktoren und ihre Gradienten bestimmt. Deutlich abgesetzte Cluster spiegeln scharfe Gradienten wider, z. B. abrupte Änderungen in

Dendrogram of a Q-mode cluster analysis of the Eberston borehole



Abb. 8. Dendrogramm einer Q-Clusteranalyse. Aus einer Datenbasis von 349 Proben mit 28 857 Individuen der Bohrung Eberston wurden 17 Assoziationen und drei Vergesellschaftungen (nicht im Cluster enthalten) ausgeschieden.

Fig. 8. Dendrogram of a Q-mode cluster analysis. 17 associations and three assemblages (not in the dendrogram) have been recognized in the Eberston borehole on the basis of 349 samples and 28 857 specimens.



15

25  
20  
15  
10  
5  
0  
Ass.

Proben

## Dendrogram of Q-mode cluster analysis of the Reighton borehole

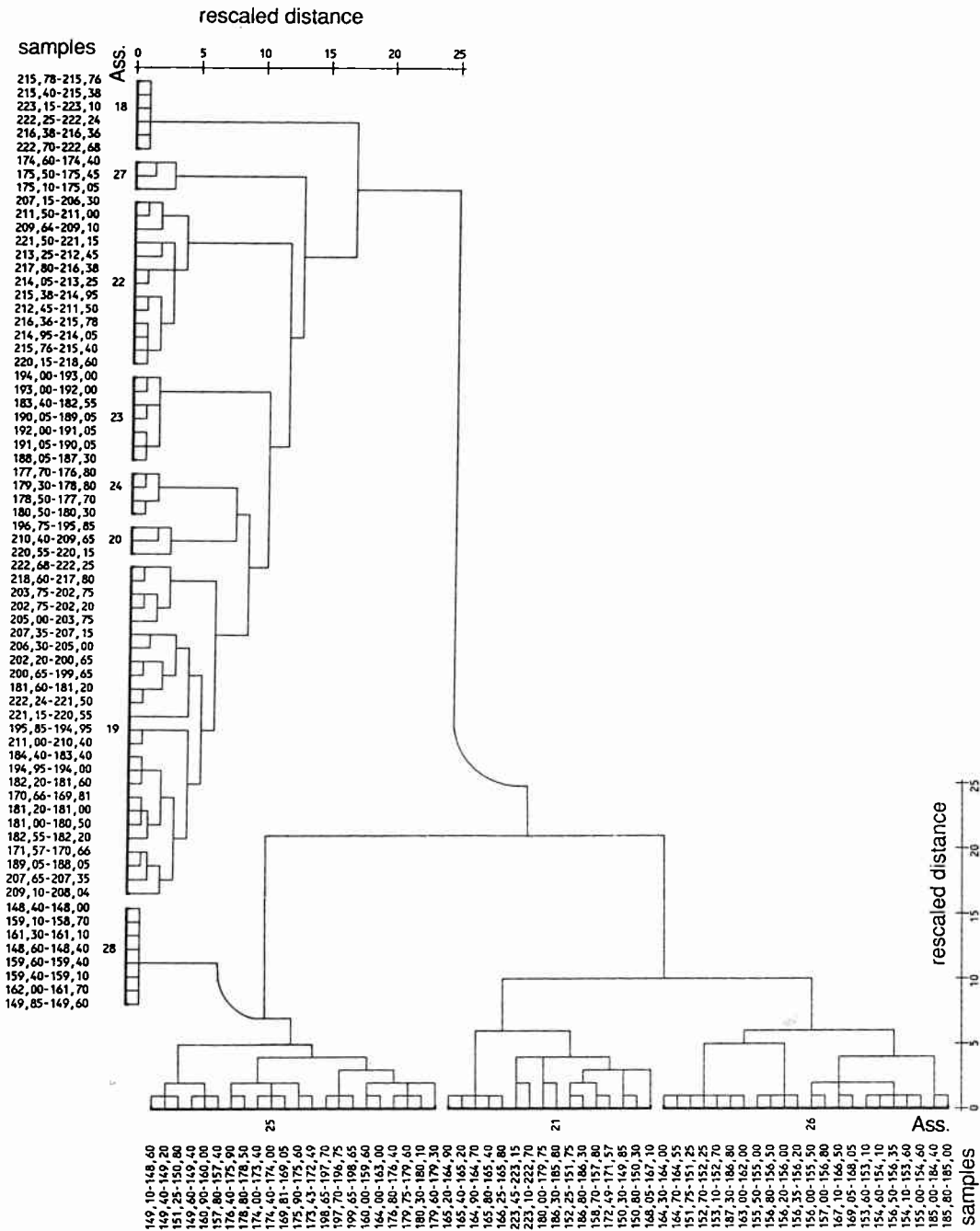


Abb. 9. Dendrogramm einer Q-Clusteranalyse. Aus einer Datenbasis von 129 Proben mit 10 231 Individuen der Bohrung Reighton wurden 11 Assoziationen und eine Vergesellschaftung (nicht im Cluster enthalten) ausgeschieden.

Fig. 9. Dendrogram of a Q-mode cluster analysis. 11 associations and one assemblage (not in the dendrogram) have been recognized in the Reighton borehole on the basis of 129 samples and 10 231 specimens.

der Substratstabilität, in der Sauerstoffverfügbarkeit oder dem Nahrungsangebot (vergleiche OSCHMANN 1988a). Cluster mit fließenden Übergängen, wie in den

meisten Fällen hier, sind entsprechend mit kontinuierlichen Änderungen der Milieufaktoren, z. B. im Sauerstoffangebot, zu erklären. Entsprechend können

auch Assoziationen von anderen scharf getrennt oder durch ein Kontinuum verbunden sein. Auch hier gibt es kein standardisiertes Verfahren. Die Entscheidung, ob ein Cluster eine sinnvolle Assoziation ergibt, ist nur durch Ausprobieren und Vergleichen möglich. Diese nicht sehr befriedigende Lösung ist unumgänglich, da die bestimmenden Milieufaktoren und die Schärfe ihrer Gradienten erst durch die Benthosfaunenanalyse ermittelt werden sollen und nicht, wie es zur Vereinfachung des Verfahrens nötig wäre, schon vorher bekannt sind.

In einer großen Cluster-Analyse wird man immer wieder mit dem Fall konfrontiert, daß Proben nicht zu einem Cluster gruppiert werden, sondern mit abnehmender Ähnlichkeit ineinander geschachtelt sind (chaining) oder als Einzelproben stehenbleiben (vergleiche auch OSCHMANN 1988a). Für Proben dieser Art läßt sich die Ähnlichkeit zu anderen nicht belegen. Sie werden deshalb bei der Auswertung nicht berücksichtigt. Im Dendrogramm der Bohrung Eberston (Abb. 8) sind nur drei Proben davon betroffen und mit \* gekennzeichnet. Möglicherweise handelt es sich dabei um Proben, die durch taphonomische oder diagenetische Prozesse überprägt wurden und dadurch ihre Signifikanz verloren haben. Natürlich ist auch denkbar, daß bei der Probennahme zufällig keine Probe genommen wurde, die das Ähnlichkeitskriterium erfüllt. Mit zunehmender Zahl der gesamten Probenmenge, bzw. Cluster-Analysengröße, wird dieser Fall allerdings immer unwahrscheinlicher. Im Dendrogramm der Bohrung Reighton sind keine Proben betroffen.

Assoziationen werden durch die relative Häufigkeit der in ihnen enthaltenen Arten charakterisiert. Jede Art weist eine spezifische Lebens- und Ernährungsweise auf (siehe Faunenliste und Autökologie). Anhand der Vielfalt der Lebens- und Ernährungstypen und ihrer relativen Häufigkeit können die fossilen Lebensräume rekonstruiert und die sie limitierenden Parameter abgeschätzt werden (z. B. WALKER 1972; STANTON & DODD 1976).

### 3.5 Diversitätsbestimmungen an fossilen Faunengemeinschaften

Die Diversität, also die Artenvielfalt einer Lebens- oder Fossilgemeinschaft, wird seit längerem als Maß

für die Milieustabilität eines Lebensraumes herangezogen. In den klassischen Arbeiten von SANDERS (1968) und SLOBODKIN & SANDERS (1969) wurde von einer einfachen Korrelierung von Milieustabilität und Diversität ausgegangen (time-stability hypothesis). Eine hohe Diversität sollte demnach eine hohe Milieustabilität und einen geringen Milieustress anzeigen. Spätere Untersuchungen zeigten aber, daß diese einfache Beziehung so nicht besteht. In einem ungestörten Langzeit-stabilen-Milieu kommt es oft zu Dominanzerscheinungen einer oder weniger Arten, die die restliche Fauna verdrängen. Auch ein sehr instabiles Milieu mit regelmäßigen, kurzfristigen Faunenzusammenbrüchen ist durch niedrige Diversitätswerte gekennzeichnet. In solchen Milieus treten nur oder überwiegend opportunistische Erstbesiedler (r-Strategen) auf (z. B. OSMAN 1977, 1978). Höhere Diversitätswerte sind demnach zu erwarten, wenn die Zeit stabiler Bedingungen ausreicht, um eine Sukzessionsfolge zu K-Strategen zuzulassen, aber nicht lange genug ist, um in das Dominanzstadium zu gelangen (z. B. HUSTON 1979).

Bewährte Methoden der Diversitätsmessung sind:

Die **Reichhaltigkeit R** (species richness) einer Lebens- oder Fossilgemeinschaft gibt die Anzahl der Arten an (Abb. 63). Bei Assoziationen wird der Durchschnitt aus den Artenzahlen der Einzelproben gebildet und zusätzlich der niedrigste und höchste Wert der Einzelproben genannt (z. B. MAY 1976).

Die **Gleichmäßigkeit E** (evenness) berechnet sich nach dem Term:  $E = 1 / \sum p_i^2$ . Hierbei ist  $p_i$  die relative Häufigkeit der i-ten Art. Die Gleichmäßigkeit gibt die Dominanzverhältnisse innerhalb der Assoziation wieder. Je niedriger der numerische Wert für E, umso stärker dominiert eine oder wenige Arten in der Assoziation (Abb. 63).

Bei der **Rarefaction-Methode** wird die Diversität als graphische Kurve dargestellt. Dadurch ist der direkte Vergleich zwischen Assoziationen mit deutlich unterschiedlichen Individuenzahlen möglich, wie es hier z. B. der Fall ist (Abb. 64). Die Rarefaction-Methode wurde als Näherungsmethode von SANDERS (1968) entwickelt, später aber stark kritisiert, weil sie mathematisch unexakt ist (z. B. TIPPER 1979). Diese Einwände mögen zwar aus mathematischer Sicht

verehrt sein, kommen aber beim Zeichnen der Graphen (Abb. 64) nicht zum Tragen. Die Rarefaction-Methode wird von palökologischer Seite seit einiger Zeit mit Erfolg zur Anwendung gebracht (z. B. DUFF 1975; FÜRSICH 1977, 1984; FÜRSICH & WERNER 1986; OSCHMANN 1988a, 1991; ABERHAN 1992). WIGNALL (1990) greift die Kritik von TIPPER (1979) auf und lehnt die Rarefaction-Methode ab. Er behauptet, daß Rezentökologen nicht mehr auf diese Methode zurückgreifen, was sich bei Sichtung neuer biologischer Literatur leicht widerlegen läßt (z. B. GRASSLE & MORSE-PORTEOUS 1987; GRASSLE 1989).

Wenn man die Kritik als eine Warnung auffaßt, Diversitätswerte nicht überzuinterpretieren, hat sie durchaus Berechtigung. Die ermittelten Werte lassen sich nicht über lange Zeiträume (z. B. über mehrere Serien oder Systeme hinweg) oder gar mit Rezentbeobachtungen vergleichen. Einerseits fehlt die ganze Weichteilfauna, andererseits ist die Fossilisations- und Diagenese-geschichte über lange Zeiträume nicht konstant und nicht kalkulierbar. Innerhalb eines beschränkten Zeitraumes (z. B. des Kimmeridge) mit ähnlichen Lithologien und Erhaltungsbedingungen kann aber durch einen Vergleich der Diversitäten eine Abschätzung über die Stabilität und die Stressfaktoren in einem Milieu vorgenommen werden.

### 3.6 Taxonomie und Autökologie

Die Auswertung der Kernproben ergab eine Gesamtzahl von 58 Arten des Benthos im Kimmeridge Clay von Yorkshire, was etwa der im Upper Kimmeridge Clay an der Typlokalität in Dorset (Südengland) gefundenen Artenzahl entspricht (OSCHMANN 1985, 1988a). Das Artenspektrum überlappt zum großen Teil, ist aber nicht identisch. Auf eine taxonomische Beschreibung der Arten wurde verzichtet. Aus den letzten Jahren liegen einige Bearbeitungen von zeitgleichen oder nur wenig jüngeren oder älteren stratigraphischen Serien vor (DUFF 1978; FÜRSICH 1982; KELLY 1984; CLAUSEN & WIGNALL 1990). Eine erneute Beschreibung würde nur als gründliche Revision Sinn machen, was aber den Rahmen dieser Arbeit völlig sprengen würde. Die Artenvielfalt, gut erhaltene Einzelstücke und für die

autökologische Interpretation wichtige Funde wurden im Tafelteil (Taf. 6 bis 15) dokumentiert.

CLAUSEN & WIGNALL (1990) und WIGNALL (1990) geben eine deutlich umfangreichere Artenliste an. Dafür gibt es verschiedene Gründe. CLAUSEN & WIGNALL (1990) und WIGNALL (1990) beprobten verschiedene Lokalitäten im ost- und südenglischen Raum, vor allem auch die tiefsten Teile des Kimmeridge Clay (*baylei* und *cymodoce* Zone), die unter besser belüfteten Verhältnissen abgelagert wurden und deshalb höher diverse Faunen lieferten. In der Bohrung Ebberston wurde dieser tiefste Teil des Kimmeridge Clay nicht erreicht. Tatsächlich sind auch in der Bohrung Reighton in der *baylei* und *cymodoce* Zone die Assoziationen mit den höchsten Diversitätswerten anzutreffen.

Eine Rolle mag auch spielen, daß durch die kleine Oberfläche der Kerne ein Teil der Taxa nicht erfaßt wurde. Die etwa vergleichbar große Artenzahl im Upper Kimmeridge Clay von Dorset zeigt aber, daß der dadurch bedingte Verlust nicht groß sein kann.

Ein wesentlicher Unterschied betrifft das verwendete Artkonzept. CLAUSEN & WIGNALL (1990) und WIGNALL (1990) fassen ihren Artbegriff sehr eng. Bei OSCHMANN (1988a) und in dieser Arbeit ist der Artbegriff dagegen relativ weit gefaßt. Die Erhaltung der Fauna im Lower Kimmeridge von Westbury, einer klassischen Lokalität in Südengland nahe Oxford, ist sehr gut, was möglicherweise CLAUSEN & WIGNALL (1990) und WIGNALL (1990) befähigt hat, die Fauna differenzierter zu bearbeiten als andernorts. Trotzdem scheint es nicht sinnvoll, zu den fünf schon bestehenden, zum Teil wahrscheinlich synonymen Arten der Gattung *Isocyprina*, noch eine sechste neu aufzustellen. Hier wurden nur zwei Arten von *Isocyprina* unterschieden (cf. Taf. 11, Fig. 7-9, und Taf. 12, Fig. 1-5 und 7). Auch andere Bivalven-Taxa mit hoher Variabilität (z. B. *Corbulomima*) wurden auf diese Weise zersplittert. WIGNALL (1990) unterscheidet z. B. auch bei den decapoden Crustacea drei Arten der Gattung *Méchochirus*. Zwei davon beruhen auf einer cf.-Bestimmung (*M. cf. minimus*, *M. cf. peytoni*) die dritte wurde als *M. spp.* aufgeführt. FÖRSTER (1971) stuft *M. minimus* und *M. peytoni* als sehr wahrscheinlich identisch ein. Verfahrensweisen wie

diese führen zwangsläufig zu einer Erhöhung der nominellen Artenzahl und auch der Diversität in den ausgeschiedenen Assoziationen.

### 3.6.1 Faunenliste des Kimmeridge Clay von Yorkshire

Die folgende Faunenliste enthält die im

Kimmeridge Clay von Yorkshire gefundenen Taxa, beschränkt sich aber im wesentlichen auf die Formen des Makrobenthos. Zusätzlich werden die Lebens- und die Ernährungsweise angegeben. Mehrfachangaben bedeuten, daß entweder mehrere Möglichkeiten tatsächlich gegeben oder kontrovers in Diskussion sind.

Tab. 1: Faunenliste des Kimmeridge Clay von Yorkshire mit Angaben über die Lebens- und Ernährungsweise der Taxa.

Tab. 1: Faunal list of the Kimmeridge Clay of Yorkshire with information on the life habits and modes of feeding.

**Lebensweise, life habit:** epifaunal frei (EF); epifaunal mobil (EM); epifaunal byssat (EB); epifaunal mit Stiel, pedically attached (EP); epifaunal zementiert (EC); semi-infaunal (SI); infaunal flachgrabend, shallow burrowing (IS); infaunal tiefgrabend, deep burrowing (ID); infaunal mobil (IM); pseudoplanktisch (PsP); fakultativ planktisch (P).

**Ernährungsweise, mode of feeding:** Suspensionsfiltrierer (SF); Detritus-/Substratfresser (DF); Herbivora (H); Carnivora/Aasfresser (C); Chemosymbionten (CH).

MOLLUSCA	Lebensweise	Ernährungsweise
<b>Bivalvia</b>		
Fam. Nuculidae		
<i>Palaeonucula menkii</i> (ROEMER 1836)	IM	DF
Fam. Nucularidae		
<i>Mesosaccella</i> sp.	IM	DF
Fam. Nucinellidae		
<i>Nucinella birkelundi</i> CLAUSEN & WIGNALL 1990	IM	DF
Fam. Solemyidae		
<i>Solemya</i> sp.	IM	CH
Fam. Arcidae		
<i>Barbatia (Barbatia) cavata</i> (LORIOLO 1875)	SI	SF
Fam. Parallelodontidae		
<i>Grammatodon (G.) longipunctata</i> (BLAKE 1875)	SI	SF
<i>Grammatodon (G.) schourovskii</i> (D'ORBIGNY 1850)	SI	SF
Fam. Pinnidae		
<i>Pinna</i> sp.	SI	SF
Fam. Pteriidae		
<i>Pteria</i> sp.	EB	SF
Fam. Bakevelliidae		
<i>Aguilerella</i> sp.	EB	SF
<i>Gervillella</i> sp.	SI	SF
<i>Inoperna</i> sp.	SI	SF
Fam. Inoceramidae		
<i>Parainoceramus</i> sp.	EB/PsP	SF
Fam. Posidonidae		
<i>Aulacomyella abadiensis</i> FRENEIX & QUESNE 1985	EB/PsP/P	SF
Fam. Oxytomidae		
<i>Meleagrinella douvillei</i> (LORIOLO 1874)	EB	SF
<i>Oxytoma (O.) inequivalve</i> (SOWERBY 1819)	EB/PsP	SF
<i>Oxytoma</i> sp.	EB/PsP	SF
Fam. Entoliiidae		
<i>Entolium (E.) corneolum</i> (YOUNG & BIRD 1828)	EF	SF
<i>Entolium (E.) orbiculare</i> (SOWERBY 1817)	EF	SF
Fam. Pectinidae		
<i>Camptonectes (C.) auritus</i> (SCHLOTHEIM 1813)	EB	SF
<i>Radulopecten fibrosus</i>	EB	SF

Fam. Buchiidae			
	<i>Buchia mosquensis</i> (BUCH 1840)	EB	SF
Fam. Terquemiidae			
	<i>Placunopsis radiata</i> (PHILLIPS 1829)	EC	SF
Fam. Anomiidae			
	<i>Anomia suprajurensis</i> BUVIGNIER 1852	EB	SF
Fam. Ostreidae			
	<i>Lopha</i> sp.	EC	SF
Fam. Gryphaeidae			
	<i>Deltoideum delta</i> (SMITH 1817)	EC	SF
	<i>Liostrea multiformis</i> (KOCH 1937)	EC	SF
	<i>Nanogyra nana</i> (SOWERBY 1822)	EC	SF
Fam. Lucinidae			
	<i>Mesomiltha concinna</i> (DAMON 1860)	ID	CH
Fam. Astartidae			
	<i>Neocrassina</i> sp.	IS	SF
	<i>Nicaniella</i> (N.) <i>extensa</i> (PHILLIPS 1829)	IS	SF
Fam. Cardiidae			
	<i>Protocardia</i> (P.) <i>morinica</i> (SOWERBY 1829)	IS	SF
Fam. Tancrediidae			
	<i>Corbicellopsis</i> cf. <i>unioides</i> (LORIOLO 1875)	IS	SF
Fam. Arctiidae			
	<i>Isocyprina</i> ( <i>Venerocyprina</i> ) <i>minuscule</i> (BLAKE 1875)	IS	SF
	<i>Isocyprina</i> <i>implicata</i> (de LORIOLO 1875)	IS	SF
Fam. Corbulidae			
	<i>Corbulomima suprajurensis</i> (D'ORBIGNY 1850)	IS	SF
Fam. Hiatellidae			
	<i>Hiatella</i> ( <i>Pseudosaxicava</i> ) <i>foetida</i> (COX 1929)	EB	SF
Fam. Pholadomyidae			
	<i>Pholadomya aequalis</i> SOWERBY 1827	ID	SF
Fam. Myopholadidae			
	<i>Myopholas</i> sp.	ID/IB	SF
Fam. Pleuromyidae			
	<i>Pleuromya uniformis</i> (SOWERBY 1813)	ID	SF
Fam. Thraciidae			
	<i>Thracia</i> (T.) <i>depressa</i> (SOWERBY 1823)	ID	SF
<b>Gastropoda</b>			
Sup. Fam. Siphonariacea			
	<i>Pseudorhytidopilus latissimus</i> (SOWERBY 1817)	EM	H/DF
Sup. Fam. Strombacea			
	<i>Quadrinervus mosensis</i> (BUVIGNIER 1852)	IM	DF
	<i>Dicroloma</i> sp.	IM	DF
	<i>Ampullospira</i> sp.	IM	?DF
Sup. Fam. Cerithiacea			
	' <i>Procerithium</i> ' sp.	EM	H/DF
<b>Scaphopoda</b>			
	<i>Dentalium</i> sp.	SI	SF/C
<b>BRACHIOPODA</b>			
<b>Inarticulata</b>			
Sup. Fam. Lingulacea			
	<i>Lingula ovalis</i> SOWERBY 1813	IS	SF
Sup. Fam. Discinacea			
	<i>Discinisca</i> sp.	EP	SF



## CRUSTACEA

## Cirripedia

## Fam. Scapellidae

*Zeugmatolepas* sp.

EC/PsP

SF

*Archaeolepas* sp.

EC/PsP

SF

## Eumalacostraca

## Fam. Mecochiridae

*Mecochirus* cf. *peytoni* (WOODWARD 1876)

EM/SI

C

## POLYCHAETA

## Sedentaria

## Fam. Serpulidae

*Serpula (Tetraserpula) tetragona* (SOWERBY 1829)

EC/EF

SF

*Serpula (Cycloserpula) intestinalis* (PHILLIPS 1829)

EC/EF

SF

*Serpula (Cycloserpula) gordialis* (SCHLOTHEIM 1820)

EC

SF

*Serpula (Pentaserpula) sp.*

EC/EF

SF

## ECHINODERMATA

## Echinoidea

## Fam. Diadematidae

diadematider Seeigel

EM

H/DF

## Fam. Cidaridae

*Rhabdocidaris* sp.

EM

H/DF

NEKTON: die Häufigkeit ist semiquantitativ angegeben;

(a) abundant, sehr häufig; (c) common, häufig; (o) occur, vorkommend; (r) rare, selten;

Ammoniten (a);

Belemniten (r);

Teuthoideen (r);

Placoidschuppen (a);

Ganoidschuppen (r);

Fischknochen und -wirbel (o).

zusätzlich treten auf:

Spuren (*Planolites*) (o);

Speiballen (o);

Kotpillen (c-a) und phosphatische Koprolithen (o);

Lignit (r);

## 3.6.2 Autökologie

Jede Art stellt spezifische Anforderungen an ihre Umwelt, und nur wenn diese erfüllt sind, kann ein bestimmter Ort (Biotop) besiedelt werden. Diese Anforderungen in bezug auf physiko-chemische Parameter lassen sich an rezenten Ökosystemen in der Regel direkt beobachten bzw. messen und werden durch die Lebens- und Ernährungsweise der Art charakterisiert. Bei fossilen Ökosystemen ist die Möglichkeit der direkten Beobachtung nicht gegeben.

Die Zuordnung zu bestimmten Lebens- und Ernährungstypen ist nur mit Hilfe der Funktionsmorphologie und des Rezentvergleiches möglich.

Glücklicherweise sind Bivalven und Gastropoden, als wichtigste Informationsträger im Kimmeridge Clay, rezent noch mit ähnlichen Formen vertreten und zum großen Teil gut untersucht. Auch funktions-morphologische Analysen lassen sich an Muscheln (eingeschränkt auch an Schnecken) mit ihrer Merkmalsvielfalt gut durchführen (z. B. YONGE 1937a, b; YONGE & TOMPSEN 1976; STANLEY 1968, 1970, 1972; PURGHON 1968; SCHÄFER 1972; MORTON 1983; SEILACHER 1984; SEILACHER et al. 1985; FÜRSICH 1977, 1980, 1982, 1984; OSCHMANN 1988a). Für die meisten der hier vorkommenden Taxa kann die Autökologie als gesichert angesehen werden

(siehe Faunenliste). Für eine Reihe von Arten ist die Lebens- und Ernährungsweise aber unklar und wird zum Teil kontrovers diskutiert.

Die Lebensweise von *Grammatodon schourovskii* (Taf. 6, Fig. 3, 6) wird von WIGNALL (1990b) als infaunal mit dem Hinterende zur Sedimentoberfläche orientiert angegeben. Diese Lebensweise wäre ungewöhnlich für eine parallelodontide Muschel, ist aber nicht völlig auszuschließen. Normalerweise leben sie byssat-epifaunal bis semi-infaunal mit dem Wirbel nach oben orientiert oder schräg mit dem Vorderende in das Substrat getaucht (STANLEY 1972; FÜRSICH 1982, 1984). Hier wird die Lebensweise als semi-infaunal angenommen.

In Übereinstimmung mit WIGNALL (1990) wird für die Muscheln *Solemya* sp. (Taf. 6, Fig. 2) und *Mesomiltha concinna* (Taf. 11, Fig. 1-3; OSCHMANN 1994) eine chemosymbiotische Lebensweise mit Bakterien postuliert. Chemosymbiose hinterläßt keine morphologischen Merkmale an der Schale (z. B. SEILACHER 1990; SAVRDA et al. 1991) und wurde deshalb bislang nur vorsichtig gemutmaßt. *Solemya* und *Mesomiltha*, sind zusammen mit *Thracia*, die bei weitem größten infaunalen Taxa der ausgewerteten Kerne. Sie erreichen 3 bis 5 cm und übertreffen damit die übrige Infauna, die häufig nur 5 bis 10 mm groß wird, um den Faktor 5 bis 10. Neben *Thracia*, die vor allem im tieferen, normal belüfteten Teil der Bohrung Reighton (*baylei* und *cymodoce* Zone) vorkommt, sind beide Formen die einzigen Vertreter der tiefgrabenden Infauna und lebten vermutlich teilweise unterhalb der Redox-Grenze im reduzierenden Milieu. Im Gegensatz zur flachgrabenden Infauna mit der sie vergesellschaftet sind, zeigen sie trotzdem keinen Kümmerwuchs. Die Sauerstoffversorgung wurde durch den zur Substratoberfläche reichenden Pseudosiphon gewährleistet. Wahrscheinlich verhindern die  $H_2S$  oxydierenden Bakterien eine Vergiftung von *Mesomiltha* und *Solemya* durch das toxische  $H_2S$  und versorgten die Muscheln zusätzlich mit Glukose und Stärke (siehe auch Assoziation (6)). Im Unterschied zu anderen Muscheln ist *Mesomiltha* auffällig oft mit einem pyritischen oder schwefeligen Überzug versehen, der möglicherweise das Stoffwechselprodukt der Bakterien darstellt.

*Thracia depressa* wurde nahezu ausschließlich doppelklappig in der Schichtfläche liegend gefunden. Dies entspricht wahrscheinlich der Lebendstellung. Neben den sehr ruhigen Ablagerungsbedingungen und der schwachen Asymmetrie der Klappen, bei denen der Hinterrand leicht in eine Richtung (nach oben?) umgebogen ist, spricht dafür auch die Einbettung von flachgrabender Infauna (*Isocyprina minuscula*, *Neocrassina* sp., *Protocardia morinica* und *Corbulomima suprajurensis*) und tiefgrabender Infauna (*Mesomiltha concinna*) in vertikaler Lebendstellung, die teilweise mit *Thracia depressa* vergesellschaftet sind. FÜRSICH (1980) beschreibt vertikal eingebettete Individuen von *Thracia incerta* (die wahrscheinlich synonym sind mit *Thracia depressa*, FÜRSICH 1982) aus dem Volgium von Ostgrönland in sandiger Fazies. Möglicherweise ist die Lebendstellung bei *Thracia* von der Fazies abhängig. Rezent-Untersuchungen von nahen Verwandten der Thracien zeigen zum Teil ebenfalls eine tiefgrabende liegende Lebensweise (z. B. YONGE & THOMPSON 1976). Es ist auch denkbar, daß *Thracia depressa* im Kimmeridge Clay nicht ihre optimale Grabtiefe erreichte. Auch bei gut belüfteten Feinsubstraten liegt die Redoxgrenze relativ flach nur einige cm unter der Substrat/Wasser-Grenzfläche. Die auch in geschlossenem Zustand, am Hinterende klaffenden Schalen erlaubten *Thracia* wahrscheinlich nicht, im Reduktionshorizont zu leben. Vermutlich würde über die Siphonen und über Teile des Mantels toxisches  $H_2S$  resorbiert. Durch eine liegende Lebendstellung wird der beschränkte Raum eines nur einige cm dicken Oxydationshorizontes besser genutzt. Dies könnte eine plausible Erklärung für die andere Lebensweise hier, verglichen mit der bei FÜRSICH (1980) beschriebenen, sein.

Nahezu alle Austern, von wenigen Arten in der Kreide abgesehen (z. B. *Ilymatogyra arietina*; STENZEL 1971; FÜRSICH & OSCHMANN 1986b), benötigen ein hartes Substrat, auf dem sie zementieren. Vielen Gryphaeen und *Nanogyra virgula* genügten in der frühjuvenilen Phase ein häufig nur mm-großer Hartteilrest als Substrat. Im Verlauf des Wachstums gehen sie rasch zu einer freiliegenden Lebensweise über (recliner), bei der sie teilweise etwas in das Sediment eingesunkenen sind (HALLAM 1968; SEILACHER

1984, 1985; FÜRSICH & OSCHMANN 1986b). CLAUSEN & WIGNALL (1990) nehmen eine ähnliche Anpassung auch für *Liostrea* an. Bei den über 4 000 Individuen von *Liostrea multiformis*, die hier gesichtet wurden, ist die xenomorphe Anheftungsfläche ziemlich groß (oft etliche cm<sup>2</sup>) und nimmt auch bei größeren Exemplaren oft 50 bis 75% der linken Klappe ein (Taf. 9, Fig. 1-3). Ammoniten bilden fast immer das Hartsubstrat (Taf. 9, Fig. 1-7), nur in wenigen Fällen wurden kleine nuculide oder heterodonte Muscheln inkrustiert. Ebenfalls sehr selten sind Cluster-Bildungen, bei denen *Liostrea* auf Artgenossen aufgewachsen ist. (Taf. 9, Fig. 8). Generell gilt: fehlen die Ammoniten, fehlt auch *Liostrea* (siehe auch Assoziationen). Diese eindeutige Vorliebe für Ammoniten als Unterlage spricht gegen eine Anpassung an eine freie Lebensweise im Adultstadium. Auffällig ist auch, daß Aptychen, die in manchen Profilabschnitten relativ häufig sind und bis 5 cm Größe erreichen können, nie inkrustiert wurden. Die vermeintlich freilebenden, schüsselförmigen Individuen von *Liostrea* (siehe CLAUSEN & WIGNALL 1990) sind rechte Klappen, die auch sehr häufig xenomorphe Ammonitenskulptur zeigen (Taf. 8, Fig. 7-11).

Schalen gänzlich ohne Xenomorphie beschränken sich auf nepionische Stadien bis maximal 2 mm Größe (Taf. 10, Fig. 2, 3). Sie stammen entweder von Formen, die kein Hartsubstrat als Unterlage gefunden haben und deshalb in einem sehr frühontogenetischen Stadium starben. Diese nepionischen Stadien von *Liostrea multiformis* sind häufig mit normal entwickelter Benthosfauna vergesellschaftet. Andere nepionische Stadien von *Liostrea* setzten sich als Larven zwischen die Rippen von Ammoniten fest (Taf. 10, Fig. 4-8). Die rechten Klappen dieser Formen sind als frühjuvenile Stadien auch glatt und weisen erst dann Xenomorphie auf, wenn ihre Größe den Abstand der Rippen erreicht oder überschritten hat. Bei den nepionischen Stadien auf Ammoniten handelt es sich wahrscheinlich um Individuen, die an Sauerstoffmangel zugrunde gegangen sind.

Die Dichte, mit der *Liostrea*-Larven Ammonitengehäuse besiedelten, belegt zweifelsfrei, daß *Liostrea* auf ein Hartsubstrat angewiesen war. In manchen Fällen sind 15 bis 20 Individuen pro cm<sup>2</sup> anzutreffen

(Taf. 10, Fig. 4-8). In dieser Besiedlungsdichte beeinträchtigen sich die Larven beim Wachstum gegenseitig, und nur wenige dürften eine Chance gehabt haben, das Adultstadium zu erreichen.

CRANFIELD (1973) beschreibt Wanderungen von *Ostrea edulis*-Larven über das Hartsubstrat, mit denen die Qualität des Untergrundes getestet wird. Durch das zickzack- oder sternförmige Muster, das die Larven dabei durchwandern, wird vermutlich auch die Größe des Untergrundes in Hinblick darauf untersucht, ob er für das adulte Tier noch ausreichend Platz bietet. Andere Austernlarven verhalten sich ähnlich (z. B. *Crassostrea virginica*; CRANFIELD 1973). Es ist anzunehmen, daß dieses Verhalten auch schon in erdgeschichtlichen Zeiten von Austern praktiziert wurde, da dadurch eine zu dichte Besiedlung der Larven vermieden werden kann. Die extrem dichte Besiedlung hier läßt sich nur durch einen Hartsubstratmangel erklären, bei dem die Larven, entgegen ihren normalen Gepflogenheiten, gezwungen waren, dicht beieinander zu siedeln und jedes verfügbare Fleckchen Hartsubstrat auszunützen.

Der decapode Krebs *Mecochirus* (Taf. 14, Fig. 3-6) wird von WIGNALL (1990) als infaunaler Karnivor eingestuft. Die enorme Länge (bis doppelte Cephalothorax-Länge) des ersten Schreitbeines (Pereiopoden, siehe FÖRSTER 1971; BARTHEL et al. 1990) spricht gegen eine solche Lebensweise. Rezente, infaunal lebende Decapoda haben kurze, breit gebaute, erste Pereiopoden, die zum Graben geeignet sind und den Krebsen auch ein Umkehren in ihren Gangsystemen erlauben (z. B. SCHÄFER 1972). FÖRSTER (1971) diskutiert für *Mecochirus* ein oberflächliches Einwühlen, um die Branchialregion und das Abdomen zu schützen oder auch eine epifaunal mobile Lebensweise. Die Funktion der langen Pereiopoden bestand vermutlich im Aufwühlen leicht verfestigter Sedimente oder auch im überraschenden Ergreifen von Beute.

Problematisch ist auch die Zuordnung zur pseudoplanktischen Lebensweise. Eine Reihe normalerweise benthisch lebender Formen war sehr wahrscheinlich auch in der Lage fakultativ pseudoplanktisch zu leben. Voraussetzung dafür ist die Fähigkeit zur byssaten oder zementierenden Festheftung an schwimmenden oder in der Wassersäule treibenden Objekten, eine dünne

Schale um das "Floß" nicht zu sehr durch Gewicht zu belasten und eine planktotrophe Larvalentwicklung, da nur dadurch eine Chance besteht, das "Floß" überhaupt zu erreichen. Als Pseudoplankton kommen folgende Arten in Frage, die größtenteils in der Literatur beschrieben sind:

*Parainoceramus* sp. (Taf. 6, Fig. 8)  
SEILACHER 1982;

*Oxytoma inequivalve* (Taf. 7, Fig. 5-8)  
WIGNALL & SIMMS 1990;

*Oxytoma* sp.  
WIGNALL & SIMMS 1990;

*Camptonectes auritus* (Taf. 8, Fig. 1)  
eigene Beobachtung;

*Buchia mosquensis* (Taf. 8, Fig. 2, 3)  
WIGNALL & SIMMS 1990;

*Placunopsis radiata* (Taf. 8, Fig. 4-6)  
WIGNALL & SIMMS 1990;

*Liostrea multiformis* (Taf. 8, Fig. 6)  
WIGNALL & SIMMS 1990;

*Tetraserpula tetragona* (Taf. 15, Fig. 1-3)  
SEILACHER 1982; WIGNALL & SIMMS 1990;

*Cycloserpula gordialis*  
SEILACHER 1982; WIGNALL & SIMMS 1990;

*Archaeolepas* sp.  
SEILACHER 1982; BARTHEL et al. 1990;

*Zeugmatolepas* sp.  
SEILACHER 1982; BARTHEL et al. 1990;

Auch für den inarticulaten Brachiopoden *Discinisca* sp. (Taf. 14, Fig. 1, 2) wird eine fakultativ pseudoplanktische Lebensweise diskutiert (SEILACHER 1982; WIGNALL & SIMMS 1990), für die es hier aber keine Hinweise gibt.

Keine der aufgezählten Formen ist obligat an die pseudoplanktische Lebensweise gebunden. Zementation oder byssate Anheftung an Ammonitengehäuse kann zu Lebzeiten des Ammoniten, während der postmortalen Driftphase in der Wassersäule und auf den am Meeresboden liegenden Gehäusen stattgefunden haben (z. B. SEILACHER 1982). Es besteht deshalb das Problem, Kriterien zu finden, um entscheiden zu können, ob das jeweilige Individuum benthisch oder pseudoplanktisch gelebt hat.

Für eine **pseudoplanktische Lebensweise** sprechen:

- isoliert vorkommende Einzelklappen von Muscheln (z. B. *Camptonectes auritus*) oder Einzelplatten von Cirripediern in ansonsten fossil-leeren TOC-reichen Gesteinen;
- normalgroße pseudoplanktische Organismen, die gemeinsam mit benthischen Kümmerformen auftreten (Taf. 6, Fig. 8);
- die Inkrustierung auf Ammoniten in etwa gleicher Häufigkeit auf beiden Seiten (Taf. 9, Fig. 4, 5; z. B. SEILACHER 1984);
- ein seltenes Auftreten verglichen zu benthischen Organismen (ist nicht zwingend aber häufig);

Für eine **benthische Lebensweise** des fakultativen Pseudoplanktons sprechen:

- eine bevorzugte oder ausschließliche Inkrustierung auf der Oberseite eines Ammoniten, unter Umständen in mehreren Generationen übereinander (Taf. 10, Fig. 1).
- Inkrustierung auf Benthosorganismen;
- relativ große Häufigkeit, vergleichbar der von anderem Benthos;
- Inkrustierer gleich groß oder größer als der Ammonit, auf dem er aufgewachsen ist (Taf. 9, Fig. 7);
- Skulptur der Organismen mit deutlichen Wachstumspausen deuten auf ein Bodenleben möglicherweise mit Sauerstoffmangelperioden (Taf. 7, Fig. 7, 8).

COPE (1968) berichtet von einer bevorzugten Inkrustierung der Ammoniten auf der Unterseite, möglicherweise als rheotaktische oder phototaktische Reaktion. Auch in Yorkshire gibt es, allerdings vergleichsweise selten, auf der Unterseite inkrustierte Ammoniten. In dem generell von Sauerstoffmangel betroffenen Kimmeridge Clay fand der Bewuchs sehr wahrscheinlich nicht primär an der Unterseite statt. Plausibler scheint die Erklärung, daß Sturmereignisse oder auch räuberische Krebse und Fische bei der Suche nach Beute die Ammoniten umgedreht haben.

Häufig ist es nicht eindeutig zu entscheiden, ob die Besiedlung am Boden oder in der Wassersäule stattgefunden hat, und es ist vorstellbar, daß die Besiedlung bereits in der Wassersäule begonnen hat, aber am

Boden weiterging. Für die Bewertung der Lebensweise in den Assoziationen wurden nur eindeutige Fälle als pseudoplanktische Lebensweise, mehrdeutige und unklare Fälle aber als benthische Besiedlung gewertet.

Auch die Lebensweise von *Aulacomyella* wird sehr kontrovers diskutiert. WIGNALL (1990), DOYLE & WHITHAM (1991) und KELLY & DOYLE (1991) favorisieren eine epibenthische, byssat-festgeheftete Lebensweise, während FRENEIX & QUESNE (1985) und SCHUMANN (1988) eine pseudoplanktische Lebensweise postulieren. Als Argument für ein Leben am Boden wird das Vorkommen von *Aulacomyella* in mm-feinen Lagen, aber in sehr großen Individuenzahlen angeführt. Gelegentlich sind diese *Aulacomyella*-Pflaster sekundär noch von eindeutigem Benthos besiedelt (z. B. DOYLE & WHITHAM 1991; KELLY & DOYLE 1991). Pseudoplanktische Organismen sollten entweder als Einzelindividuen oder als kleine Cluster, eventuell noch an Treibholz oder ein anderes "Floß" geheftet, zu finden sein.

Für eine pseudoplanktische Lebensweise spricht, daß die monotypischen *Aulacomyella*-Lagen oft in feinlaminierten Gesteinen mit hohem TOC-Gehalt vorkommen. Der hohe TOC-Gehalt und das Fehlen

von zweifelsfreiem Benthos spricht für anoxische Verhältnisse. Beide Argumentationslinien sind berechtigt, geben aber keine zufriedenstellende Antwort. Im Kimmeridge Clay von Yorkshire kommt *Aulacomyella abadiensis* in zwei klar getrennten Größenklassen vor. In Sedimenten mit relativ geringem TOC-Gehalt und reicher in- und epifaunaler Besiedlung wird *Aulacomyella abadiensis* zwei bis drei cm groß (Taf. 7, Fig. 1-3; siehe OSCHMANN 1994), in feinlaminierten Gesteinen mit hohem TOC-Gehalt und keinerlei Begleitfauna erreicht sie dagegen nur maximal 3 mm (Taf. 7, Fig. 4). Dies wird analog zu *Bositra* (OSCHMANN 1994) mit einer teleplanischen Larvalphase oder fakultativ holopelagischen Lebensweise erklärt: Die nur 3 mm großen Schalen stammen entweder von teleplanischen Larven, die vergeblich versuchten das anoxische Benthosmilieu zu besiedeln oder von pädomorphen, pelagischen Adultformen, deren Schalen sich wie alle Hartteile pelagischer Organismen nach dem Tod am Meeresboden sammelten. Prinzipiell ist auch eine Interpretation der kleinwüchsigen Formen als benthische Kümmerformen möglich. Allerdings wäre in diesem Fall eher ein kontinuierliches Größenspektrum von *Aulacomyella* zu erwarten.

## 4 Faunenassoziationen im Kimmeridge Clay von Yorkshire

Bei der folgenden Beschreibung und Diskussion zeigt sich, daß die Unterschiede zwischen den einzelnen Assoziationen oft gering sind und fließende Übergänge existieren. Um dem Rechnung zu tragen wurden verschiedene in der Cluster-Analyse getrennte "Assoziationen" zusammengefaßt und als Entglieder einer Assoziation aufgefaßt. Die teilweise geringen Unterschiede der Assoziationen und die fließenden Übergänge sind bedingt durch die sehr großen Proben- und Individuenzahlen (478 bzw. 38088). Datenmengen dieser Größenordnung führen, wenn sie aus Milieus mit ähnlichen physikochemischen Kontrollparametern stammen (wie z. B. hier im Kimmeridge Clay) zwangsläufig zu fließenden Übergängen bei der Cluster-Analyse. Das ist aber nicht Ausdruck eines Artefakts, sondern charakterisiert in Raum und Zeit offene Ökosysteme (siehe auch Kap. 3).

### 4.1 Assoziationen der Bohrung Ebberston

Aus den 349 Proben und der Cluster Analyse der Bohrung Ebberston lassen sich 17 Assoziationen und drei zusätzliche Vergesellschaftungen ermitteln. In der Profilgesamtübersicht (Anhang III) ist die Verteilung der Assoziationen und Vergesellschaftungen über die Bohrung Ebberston verzeichnet.

#### 4.1.1 *Liostrea multiformis* - *Nucinella birkelundi* Assoziation (1)

Die Assoziation ist durch 10 Proben mit 20 Arten und 1 722 Individuen repräsentiert. Der trophische Kern (Abb. 10) besteht aus sechs Arten, von denen die flachgrabende, filtrierende Muschel *Isocyprina minuscula* mit 41,0 % deutlich dominiert. Weitere Faunenelemente sind die epifaunal, zementiertlebende Muschel *Liostrea multiformis* (16,8 %), die mobile,

infaunale, detritusfressende Muschel *Nucinella birkelundi* (8,2%), die epifaunal, byssat-lebende Muschel *Oxytoma inequivalve* (7,2%), der infaunale Brachiopode *Lingula ovalis* (7,2%) und die endobys-sat-lebende Muschel *Grammatodon schourovskii* (6,2%).

*Liostrea multiformis*/*Nucinella birkelundi*  
Assoziation (1)

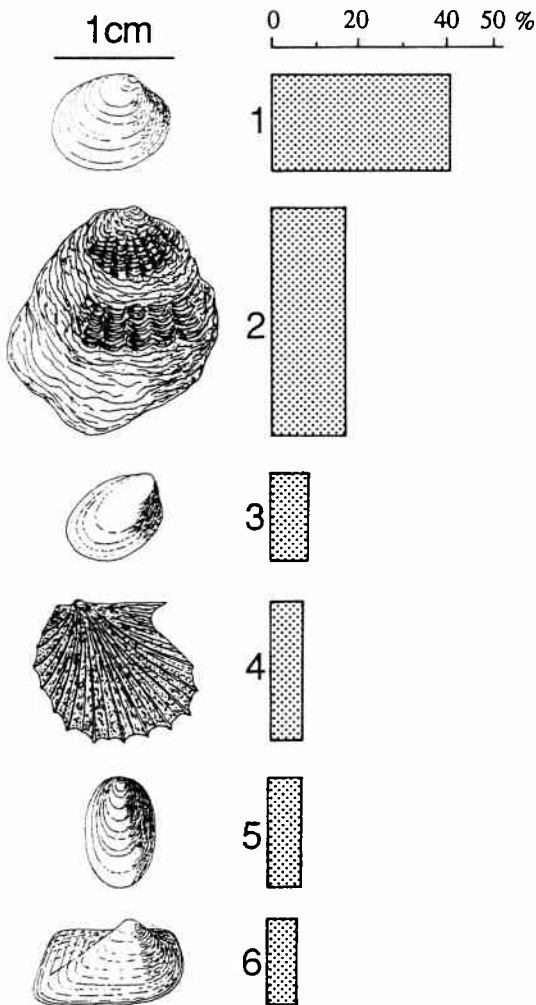


Abb. 10. Trophischer Kern der *Liostrea multiformis* - *Nucinella birkelundi* Assoziation (1). 1: *Isocyprina minuscula*; 2: *Liostrea multiformis*; 3: *Nucinella birkelundi*; 4: *Oxytoma inequivalve*; 5: *Lingula ovalis*; 6: *Grammatodon schourovskii*.

Fig. 10. Trophic nucleus of the *Liostrea multiformis* - *Nucinella birkelundi* association (1).

Die Assoziation besteht zu 88,7% aus Bivalven, zu 7,2% aus inartikulaten Brachiopoden, zu 3,6% aus Gastropoden. Polychaeten (0,3%), Echiniden

(0,1%) und Cirripedier (0,1%) sind von untergeordneter Bedeutung. Der Anteil an Epifauna beträgt 25,5%, Semi-Infauna und Infauna stellen 74,5%. Suspensionsfiltrierer überwiegen bei den Ernährungstypen mit 84,1%. Detritusfresser treten mit 12,1%, Chemosymbionten mit 3,8% auf.

Ammoniten als Vertreter des Nekton sind häufig. Einige der Gehäuse sind an der Oberseite von *Liostrea multiformis* inkrustiert, daneben zeigen viele rechte Klappen von *Liostrea*, die isoliert auftreten, durch ihren Xenomorphismus, daß sie ebenfalls auf Ammoniten aufgewachsen lebten.

Die Diversitätswerte für die Reichhaltigkeit ergaben den Mittelwert 9 (die Einzelproben schwanken zwischen 7 und 11), die Gleichmäßigkeit beträgt 4,9.

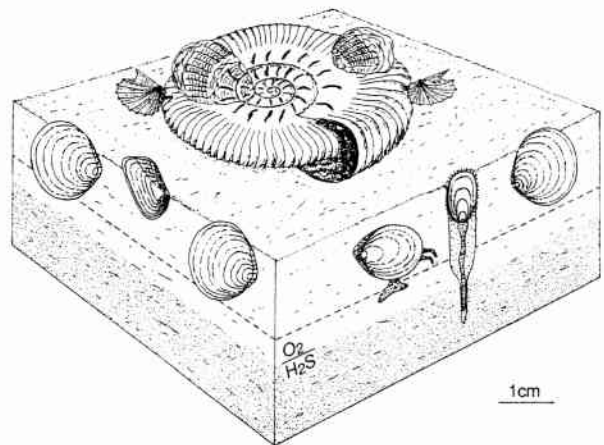


Abb. 11. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Liostrea multiformis* - *Nucinella birkelundi* Assoziation (1). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 10. Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 11. Sketch of the trophic nucleus of the *Liostrea multiformis* - *Nucinella birkelundi* association (1). For species composition see Fig. 10; the  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

#### Diskussion:

Die *Liostrea multiformis* - *Nucinella birkelundi*-Assoziation ist eine für sehr feinkörnige Substrattypen mit einer schlammigen Substrat/Wasser-Grenzfläche typische Weichbodenassoziation. "Schneesuh"- und "Eisberg"-Anpassungen (z. B. RHOADS 1970; CARTER 1972; THAYER 1975) der Epifauna liegen hier

nicht vor. Das erklärt die Dominanz von Semi-Infana und Infauna mit fast 75 %. Alle epifaunale Elemente waren wahrscheinlich an Ammoniten als sekundäre Hartgründe gebunden (Abb. 11), *Liostrea multiformis* als Zementierer und *Oxytoma inequivalve* als byssatfreischwimmende Form. Gleiches gilt für die mengenmäßig unbedeutenden Zementierer *Placunopsis radiata*, *Cycloserpula gordialis* und *Zeugmatolepas* sp.. *Liostrea multiformis* und *Oxytoma inequivalve* sind häufig, und im Durchschnitt nur wenig größer als endobenthische Formen. *Liostrea multiformis* inkrustiert überwiegend die Oberseite von Ammonitengehäusen, zum Teil in mehreren Generationen übereinander. Es liegt deshalb nahe, eine Besiedlung der Ammonitengehäuse überwiegend am Meeresboden zu postulieren.

Bei den Ernährungstypen dominieren die Suspensionsfiltrierer mit über 80 %, aber auch Detritusfresser sind vorhanden und werden überwiegend von der proto-branchen Muschel *Nucinella birkelundi*, untergeordnet auch von *Quadrinervus mosensis*, *Procerithium* sp. und *Pseudorhytidopilus latissimus* gestellt. Dadurch ist ausreichend organischer Detritus an der Substratoberfläche und im Substrat belegt.

Als mutmaßlicher Protobranchier (vergleiche: KEEN 1971; ALLEN & SANDERS 1969 versus MOORE 1969; VOKES 1980) hatte *Nucinella birkelundi* vermutlich einen lezithotrophen Larvaltypus mit einer freischwimmenden Phase von nur wenigen Tagen. Mollusken mit lezithotrophen Larven werden aus einem Lebensraum bei starken Sauerstoffschwankungen leicht völlig verdrängt, wenn anoxische Perioden häufig in Abständen von einem oder wenigen Jahren wiederkehren (z. B. RACHOR 1980, 1982). Das nahezu durchgehende Auftreten dieser Assoziation in der mittleren *autissiodorensis* Zone belegt demnach vergleichsweise stabile Sauerstoffwerte über einen langen Zeitraum. Dieser Befund wird durch die generell recht niedrigen TOC-Werte und durch das weitgehende Fehlen von Muschel-Larvalschälchen gestützt. Auch die Größe des infaunalen und semi-infaunalen Benthos ist mit durchschnittlich 1 bis 2 cm relativ groß, verglichen mit den meisten anderen Assoziationen. Innerhalb der im Kimmeridge Clay untersuchten Milieus gehörte der Lebensraum der *Liostrea multiformis* - *Nucinella birkelundi* Assoziation sicher zu den

vergleichsweise lebensfreundlichen. Allerdings belegen die Diversitätswerte, die zwar hier zu den höheren gehören, verglichen mit "normalen" feinklastischen Sedimenten des Oberjura (FÜRSICH 1977; OSCHMANN 1988a; HEINZE 1991) aber recht niedrig sind, bereits eingeschränkte Verhältnisse im schwach poikilo-aeroben Bereich (vergleiche OSCHMANN 1991a, b; siehe auch Sauerstoffzyklus im Benthosmilieu). Eine Verschlechterung der Sauerstoffversorgung im Sommer wird auch durch die deutlichen Wachstumsunterbrechungen an *Oxytoma inequivalve* angezeigt (Taf. 7, Fig. 7, 8). Die Redox-Grenze ( $O_2/H_2S$ -Grenzfläche) lag vermutlich nur ein bis wenige cm unter der Substrat/Wasser-Grenzfläche, war aber nur geringen saisonalen Fluktuationen ausgesetzt, wie das Fehlen von Faunenzusammenbrüchen zeigt. Tiefgrabendes Endobenthos ist nur durch wenige Exemplare von *Thracia depressa* belegt.

#### 4.1.2 *Nicaniella extensa* Assoziation (2)

Die *Nicaniella extensa* Assoziation setzt sich aus 9 Proben mit 15 Arten und 875 Individuen zusammen. Der trophische Kern besteht aus 5 Arten (Abb. 12) von denen die flachgrabende, filtrierende Muschel *Nicaniella extensa* mit 25,9 % am häufigsten ist. Es folgen die epifaunal, filtrierende Muschel *Aulacomyella abadiensis* (18,3 %), der infaunale, filtrierende Brachiopode *Lingula ovalis* (17,0 %), der infaunale, detritusfressende Gastropode *Quadrinervus mosensis* (12,9 %) und die zementierende Auster *Liostrea multiformis* (9,5 %).

Die Fauna setzt sich zu 78,8 % aus Bivalven, zu 17,9 % aus inarticulaten Brachiopoden und zu 13,3 % aus Gastropoden zusammen. Der Anteil an Epifauna beträgt 32,3 % gegenüber 67,5 % Semi-Infana und Infauna. Bei den Ernährungstypen dominieren die Suspensionsfiltrierer mit 84,9 % vor den Detritusfressern mit 14,9 %.

Ammoniten als Vertreter des Nekton sind deutlich seltener als in der vorangegangenen Assoziation. *Liostrea multiformis* tritt allerdings nach wie vor als Inkrustierer auf den Ammoniten auf, ist aber bedingt durch die geringere Häufigkeit der Ammoniten ebenfalls deutlich seltener.

Die Diversitätswerte dieser Assoziation betragen

für die Reichhaltigkeit 8,1 mit Schwankungen der Werte für die Einzelproben zwischen 4 und 10. Die Gleichmäßigkeit beträgt 6,2.

### *Nicaniella extensa* Assoziation (2)

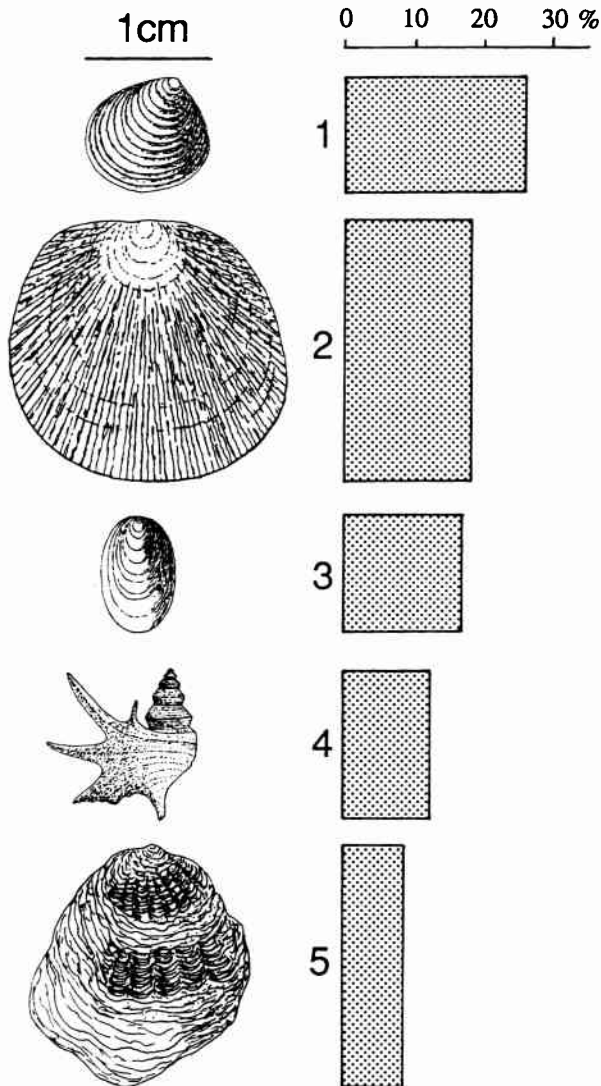


Abb. 12. Trophischer Kern der *Nicaniella extensa* Assoziation (2). 1: *Nicaniella extensa*; 2: *Aulacomyella abadiensis*; 3: *Lingula ovalis*; 4: *Quadrinervus mosensis*; 5: *Liostrea multiformis*.

Fig. 12. Trophic nucleus of the *Nicaniella extensa* association (2).

#### Diskussion:

Die *Nicaniella extensa* Assoziation ist ebenfalls eine typische Weichbodenassoziation (Abb. 11) mit fast 70 % Semi-Infafauna und Infafauna. In der Assoziation überwiegen Suspensionsfiltrierer sehr

deutlich, Detritusfresser (15 %) belegen aber ausreichend organischen Detritus als Nahrungsangebot. Der Anteil an Epifauna, mit *Aulacomyella abadiensis* und *Liostrea multiformis* beträgt hier etwas über 30 %. *Liostrea multiformis* als Zementierer tritt wie in Assoziation (1) nur auf Ammoniten auf, während Schalenpflaster von *A. abadiensis* als mm-feine Lagen vorkommen. *A. abadiensis* ist generell groß (2-3 cm) und mit vielen epi- und endobenthischen Organismen vergesellschaftet. Deshalb scheint es plausibel, hier von einer benthischen Lebensweise für *Aulacomyella* auszugehen. Larven, die vermutlich eine Größe von 3 mm pro Individuum erreichten (siehe Abschnitt: Taxonomie und Autökologie und Assoziation (17)), besiedelten als Schwarm episodisch das Benthosmilieu und wuchsen ungestört zu Adultformen heran. Auch

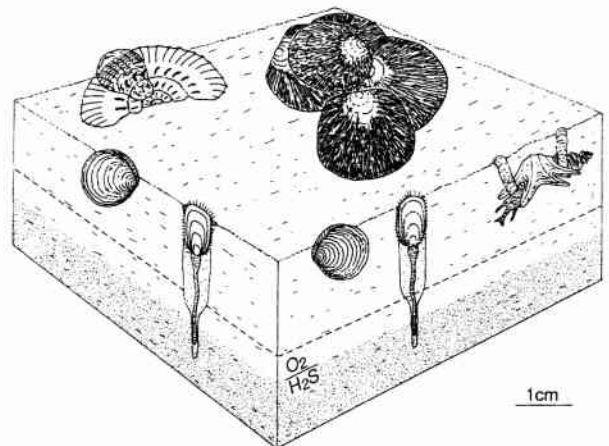


Abb. 13. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Nicaniella extensa* Assoziation (2). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 12. Die O<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>S-Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 13. Sketch of the trophic nucleus of the *Nicaniella extensa* association (2). For species composition see Fig. 12; the O<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>S-boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

die Durchschnittsgröße des Semi-Endobenthos und Endobenthos mit etwa 1 bis 2 cm, die z. T. fehlenden oder nur in geringerer Menge vorhandenen Larvalschalen und die vergleichsweise niedrigen TOC-Werte belegen, daß Sauerstoff-Fluktuationen wahrscheinlich nicht sehr ausgeprägt waren. Das Faunenspektrum und die Diversitätswerte sprechen für ein Milieu ähnlich



wie bei Assoziation (1), mit bereits eingeschränkten Lebensverhältnissen im schwach-poikilo-aeroben Bereich, ohne ausgeprägte Faunenzusammenbrüche. Tiefgrabendes Endobenthos ist nur noch durch zwei Individuen (von 875) der Muschel *Thracia depressa* belegt. Vermutlich lag die Redox-Grenze nur ein bis wenige cm tief im Substrat.

#### 4.1.3 *Liostrea multififormis* - *Oxytoma inequivalve* Assoziation (3)

Die Assoziation wird aus 12 Proben mit 20 Arten und 1 266 Individuen gebildet. Der trophischen Kern wird von fünf Arten gebildet (Abb. 14), von denen

#### *Liostrea multififormis*/*Oxytoma inequivalve* Assoziation (3)

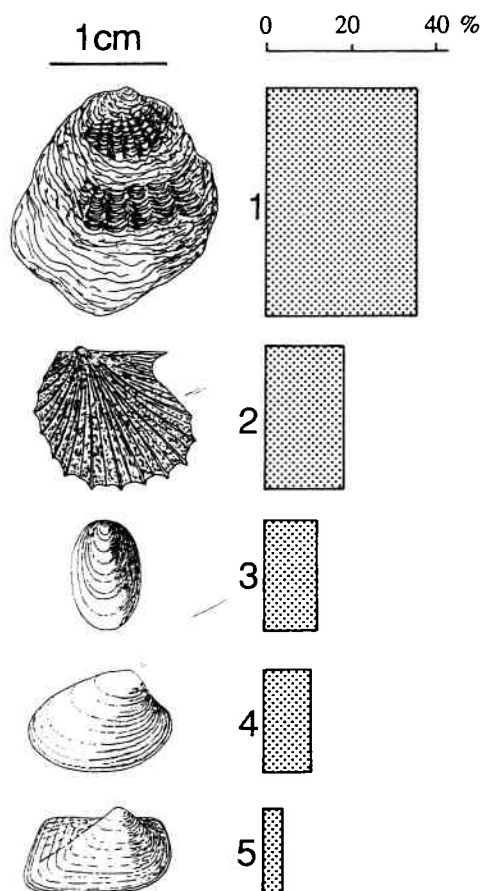


Abb. 14. Trophischer Kern der *Liostrea multififormis* - *Oxytoma inequivalve* Assoziation (3). 1: *Liostrea multififormis*; 2: *Oxytoma inequivalve*; 3: *Lingula ovalis*; 4: *Palaeonucula menkii*; 5: *Grammatodon schourovskii*.

Fig. 14. Trophic nucleus of the *Liostrea multififormis* - *Oxytoma inequivalve* Assoziation (3).

*Liostrea multififormis* mit 35,8 % deutlich dominiert. Die filtrierenden Muscheln *Oxytoma inequivalve* (18,0 %) und *Grammatodon schourovskii* (3,9 %), die infaunale, detritusfressende Muschel *Palaeonucula menkii* (11,2 %) und der Brachiopode *Lingula ovalis* (12,6 %) sind die weiteren Formen.

Die Fauna setzt sich zu 83,1 % aus Bivalven und zu 12,6 % aus Brachiopoden zusammen. Untergeordnet sind noch Gastropoden mit 3,8 % und Cirripedier mit 0,5 % vertreten. Der Anteil an Epifauna mit 59,3 % ist auffällig hoch gegenüber der Semi-Infauna und Infauna mit zusammen 40,8 %. Bei den Ernährungstypen dominieren die Suspensionsfiltrierer mit 85,1 %, Detritusfresser sind mit 15 % vertreten.

In allen Proben, die diese Assoziation aufbauen, sind Ammoniten als Vertreter des Nekton häufig. Sie sind in der Regel von *Liostrea multififormis* inkrustiert. Isolierte rechte Klappen von *Liostrea multififormis* zeigen fast immer eine Ammonitenxenomorphie, was belegt, daß die korrespondierenden linken Klappen ebenfalls auf Ammoniten festgewachsen waren.

Diversitätsbestimmungen für die Reichhaltigkeit ergaben den Mittelwert 8,3, die Werte der Einzelproben streuten zwischen 5 und 13. Für die Gleichmäßigkeit beträgt der Wert 5,3.

#### Diskussion:

Trotz des tonig feinsiltigen Substrates dominiert bei der *Liostrea multififormis* - *Oxytoma inequivalve* Assoziation die Epifauna mit fast 60 %, vor allem durch die beiden namengebenden Arten. *Liostrea multififormis* und wahrscheinlich auch *Oxytoma inequivalve* lebten als Zementierer bzw. als byssatfreischwingende Formen auf den in dieser Assoziation sehr häufigen Ammoniten (Abb. 15). Das gleiche gilt für die mengenmäßig unbedeutenden Zementierer *Placunopsis radiata* und *Zeugmatolepas* sp.. Möglicherweise haben die Ammoniten bereits zu Lebzeiten fakultativen Pseudoplanktonen als "Floß" gedient (siehe Autökologie). Viele an der Oberseite stark inkrustierte Ammoniten (Taf. 10, Fig. 1) belegen allerdings, daß die Besiedlung von *Liostrea* in mehreren Generationen überwiegend am Boden erfolgte.

Wie bei den Assoziationen (1) und (2) dominieren

auch hier epi- und infaunale Suspensionsfiltrierer bei weitem. Allerdings sind auch Detritusfresser mit 15 % durch die protobranchie Muschel *Palaeonucula menkii* und untergeordnet durch die Gastropoden *Quadrinervus mosensis*, *Procerithium* sp. und *Pseudorhytidopilus latissimus* vertreten und belegen reichlich organischen Detritus als Nahrungsquelle. Die protobranchie *Palaeonucula menkii* hatte, wie *Nucinella birkelundi* in Assoziation (1), einen lezithotrophen Larvaltypus. Starke Schwankungen im Sauerstoffangebot mit periodischen anoxischen Phasen sind deshalb auszuschließen. Im Verbreitungsbereich der *Liostrea multififormis* - *Oxytoma inequivalve* Assoziation in der *mutabilis* und tieferen *eudoxus* Zone (Abb. 65) herrschten deshalb vergleichsweise stabile Sauerstoffwerte. Dieser Befund wird auch durch die niedrigen TOC-Werte und die nur sporadisch auftretenden Muschellarvalschalen gestützt.

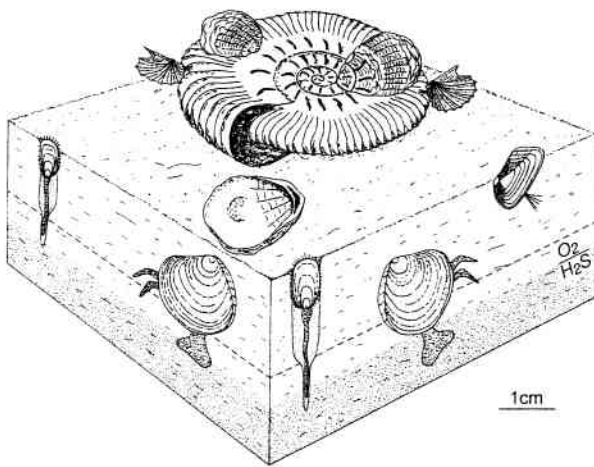


Abb. 15. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Liostrea multififormis* - *Oxytoma inequivalve* Assoziation (3). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 14. Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 15. Sketch of the trophic nucleus of the *Liostrea multififormis* - *Oxytoma inequivalve* association (3). For species composition see Fig. 14; the  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

Die Diversitätswerte und die Durchschnittsgröße der Fauna (1 bis 2 cm) belegen hier, wie in den vorangegangenen Assoziationen, zwar bereits eingeschränkte Lebensverhältnisse, vermutlich im schwach poikilo-aeroben Bereich, die aber noch relativ stabil waren. In

sehr seltenen Fällen kommt die tiefgrabende Muschel *Thracia depressa* vor. Die Redox-Grenzfläche ist also nur ein bis wenige cm unter der Substrat/Wasser-Grenzfläche zu vermuten.

#### 4.1.4 *Liostrea multififormis* - *Quadrinervus mosensis* Assoziation (4)

Die *Liostrea multififormis* - *Quadrinervus mosensis* Assoziation ist durch 24 Proben mit 21 Arten und 1 915 Individuen repräsentiert. Der trophische Kern besteht aus fünf Arten (Abb. 16). *Liostrea multififormis* (29,2 %) und *Quadrinervus mosensis* (22,3 %) dominieren die Assoziation. Drei weitere infaunale

#### *Liostrea multififormis/Quadrinervus mosensis* Assoziation (4)

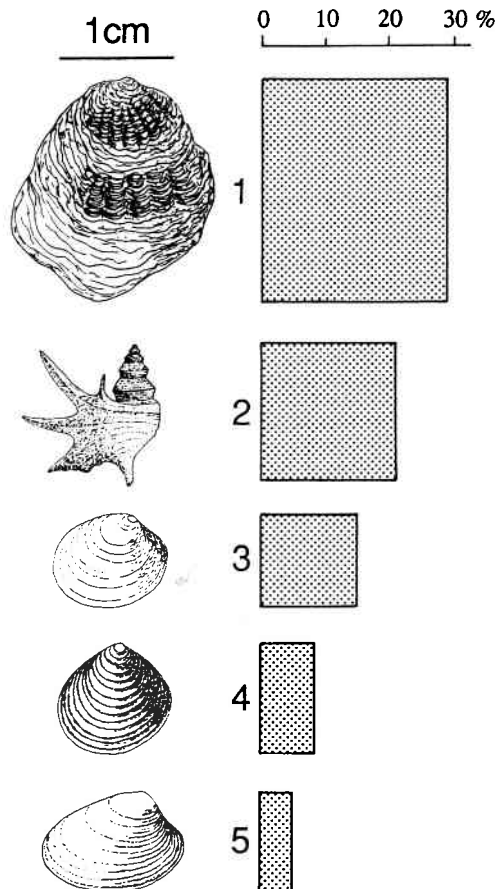


Abb. 16. Trophischer Kern der *Liostrea multififormis* - *Quadrinervus mosensis* Assoziation (4). 1: *Liostrea multififormis*; 2: *Quadrinervus mosensis*; 3: *Isocyprina minuscula*; 4: *Nicaniella extensa*; 5: *Palaeonucula menkii*.

Fig. 16. Trophic nucleus of the *Liostrea multififormis* - *Quadrinervus mosensis* association (4).

Muscheln treten auf: *Isocyprina minuscula* (16,4 %), *Nicaniella extensa* (8,7 %) und *Palaeonucula menkii* (5,1 %).

Die Assoziation besteht zu etwa 75 % aus Muscheln, zu etwa 24% aus Gastropoden, zu 1 % aus inarticulaten Brachiopoden und zu je 0,1 % aus Echiniden und Cirripediern. Der Anteil an Epifauna beträgt 36,1 %, Semi-Infafauna und Infafauna sind mit 63,8 % vertreten. Bei den Ernährungstypen überwiegen die Suspensionsfiltrierer mit 70,5% vor den Detritusfressern mit 29,5 %.

Nekton ist durch Ammoniten in allen Proben der Assoziation reichlich belegt. *Liostrea* tritt entweder inkrustierend auf Ammoniten auf oder belegt durch Ammonitenskulptur im xenomorphen Teil der Schale (sehr häufig auch bei rechten Klappen erkennbar), daß sie an Ammoniten aufgewachsen war.

Diversitätsbestimmungen ergaben für die Reichhaltigkeit den Mittelwert 8, mit Schwankungen bei den Einzelproben zwischen 5 und 12. Die Gleichmäßigkeit beträgt 5,6.

#### Diskussion:

Auch bei der *Liostrea multiformis* - *Quadrinervus mosensis* Assoziation ist der Anteil an Epifauna, trotz des sehr feinkörnigen Substrates, mit 36 % auffällig hoch. Freilebende und mobile Taxa sind aber sehr selten, z. B. die Muscheln *Entolium corneolum*, *Aulacomyella abadiensis* oder der Gastropode *Procerithium* sp. und diadematide Seeigel. Den größten Teil der Epifauna (30 %) stellt die ausschließlich auf Ammoniten inkrustierende Muschel *Liostrea multiformis*. Der *Liostrea*-Bewuchs ist häufig dicht auf der Oberseite der Ammoniten und umfaßt mehrere Generationen. Die Besiedlung dürfte deshalb ganz überwiegend auf am Meeresboden liegenden Gehäusen erfolgt sein (Abb. 17).

Bei den Ernährungstypen dominieren zwar noch immer die Suspensionsfiltrierer, der Anteil an Detritusfressern - vor allem *Quadrinervus mosensis* und *Palaeonucula menkii* - erreicht aber fast 30 %. Offensichtlich war reichlich organischer Detritus vorhanden und wurde auch als Nahrungsquelle genutzt. Wie in den Assoziationen (1) und (3) belegt auch hier das Auftreten der protobranchen Muschel *Palaeonucula*

*menkii* mit einem lezithotropen Larvaltypus vergleichsweise stabile Sauerstoffwerte über einen längeren Zeitraum. Die mit der Verbreitung der Assoziation im tieferen Teil der *eudoxus* Zone einhergehenden niedrigen TOC-Werte, die oft 1 cm überschreitende Durchschnittsgröße und die Diversitätswerte stützen diese Interpretation. Vermutlich ist auch der Lebensraum dieser Assoziation dem schwach poikilo-aeroben Bereich zuzuordnen. Nur in wenigen Exemplaren treten tiefgrabende Muscheln (*Thracia depressa*) auf. Die Redox-Grenzfläche lag daher wahrscheinlich nur ein bis wenige cm unter der Substrat/Wasser-Grenzfläche.

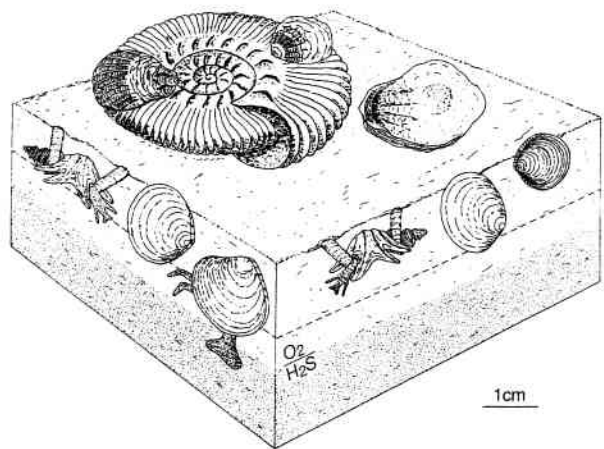


Abb. 17. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Liostrea multiformis* - *Quadrinervus mosensis* Assoziation (4). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 16. Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittellage an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 17. Sketch of the trophic nucleus of the *Liostrea multiformis* - *Quadrinervus mosensis* association (4). For species composition see Fig. 16; the  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

#### 4.1.5 *Palaeonucula menkii* Assoziation (5)

19 Proben mit 16 Arten und 1 225 Individuen wurden zu dieser Assoziation zusammengefaßt. Im trophischen Kern mit 5 Arten (Abb. 18) dominiert *Palaeonucula menkii* mit 34,7 %. Weitere Formen sind *Liostrea multiformis* (16,8 %), *Isocyprina minuscula* (13,6 %), *Quadrinervus mosensis* (10,8 %) und *Grammatodon schourovskii* (5,9 %).

Die Assoziation wird zu 85,0 % aus Bivalven, zu

11,2 % aus Gastropoden und zu 3,8 % aus inartikulierten Brachiopoden aufgebaut. Der Anteil an Epifauna beträgt 22,0 %, Semi-Infafauna und Infafauna überwiegen deutlich mit 78,0 %. Bei den Ernährungstypen ist der hohe Anteil an Detritusfressern mit 52,1 % auffällig. Suspensionsfiltrierer stellen 45,8 %, Chemosymbionten 2,1 % der Fauna.

### *Palaeonucula menkii* Assoziation (5)

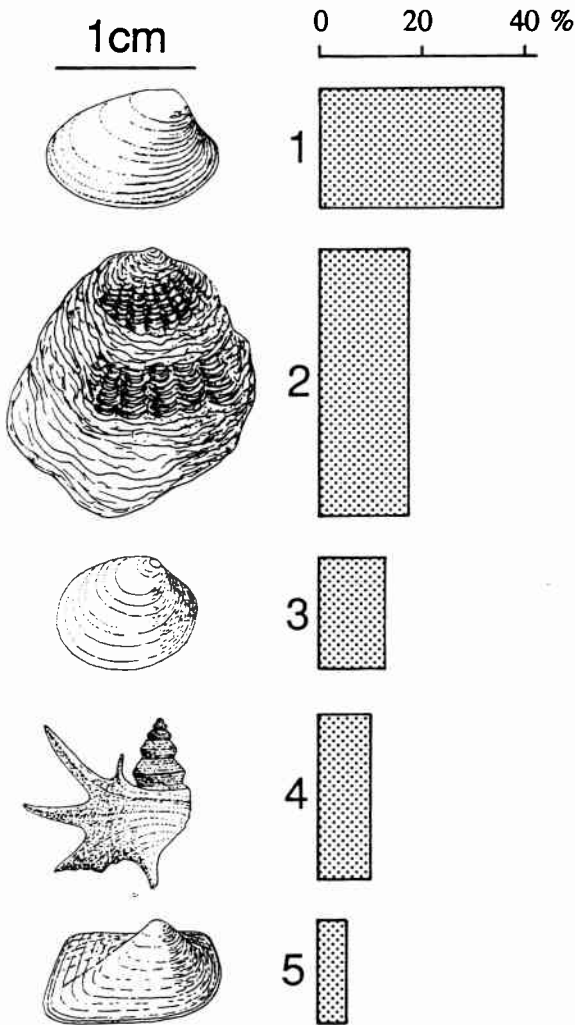


Abb. 18. Trophischer Kern der *Palaeonucula menkii* Assoziation (5). 1: *Palaeonucula menkii*; 2: *Liostrea multiformis*; 3: *Isocyprina minuscula*; 4: *Quadrinervus mosensis*; 5: *Grammatodon schourovskii*.

Fig. 18. Trophic nucleus of the *Palaeonucula menkii* association (5).

Nekton ist in allen Proben der Assoziation durch Ammoniten reichlich repräsentiert. Die Oberseiten der

Ammoniten sind häufig von *Liostrea multiformis* inkrustiert. Auch isoliert vorkommende Individuen von *Liostrea* (fast ausschließlich rechte Klappen) belegen durch Xenomorphismus, daß sie auf Ammoniten aufgewachsen waren.

Diversitätsbestimmungen ergaben für die Reichhaltigkeit den Mittelwert von 6,8, der bei den Einzelproben von 4 bis 11 streute. Der Wert für die Gleichmäßigkeit beträgt 5,6.

#### Diskussion:

Die *Palaeonucula menkii* Assoziation ist mit einem Anteil an Semi-Infafauna und Infafauna von fast 80 % ebenfalls eine typische Weichbodenassoziation (Abb. 19). Die Epifauna setzt sich, von wenigen unbedeutenden, freilebenden Formen (*Aulacomyella abadiensis*, *Entolium corneolum* und *Procerithium* sp.) abgesehen, überwiegend aus Zementierern (*Liostrea multiformis*) und byssat freischwimmenden Formen (*Oxytoma inequivalve*) zusammen, die wahrscheinlich ausschließlich auf Ammoniten festgewachsen waren.

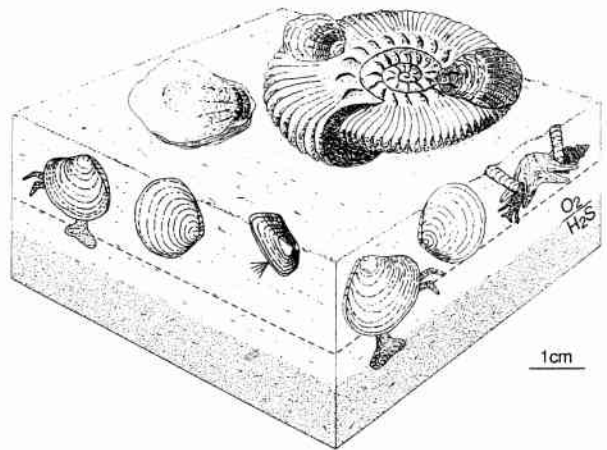


Abb. 19. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Palaeonucula menkii* Assoziation (5). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 18. Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 19. Sketch of the trophic nucleus of the *Palaeonucula menkii* association (5). For species composition see Fig. 18; the  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

Besonders *Liostrea multiformis* inkrustiert Ammoniten, häufig in mehreren Generationen von der Ober-

seite, was auf eine Besiedlung der Gehäuse am Meeresboden schließen läßt.

Im Gegensatz zu den bisherigen Assoziationen dominieren hier die Detritusfresser mit etwas über 50 %. Es war offensichtlich reichlich organischer Detritus vorhanden und wurde als Nahrungsquelle genutzt. 35 % der Detritusfresser werden von der proto-branchen Muschel *Palaeonucula menkii* gestellt, die damit die wichtigste Art in dieser Assoziation darstellt. Ihre ontogenetische Entwicklung über einen lezithotropen Larvtypus schließt stark schwankende Sauerstoffwerte mit regelmäßig wiederkehrenden Anoxia-Perioden aus. Die *Palaeonucula menkii* Assoziation ist, von vereinzelt Vorkommen in der mittleren *eudoxus* Zone abgesehen, auf die *mutabilis* Zone beschränkt. Die niedrigen TOC-Werte, die häufig fehlenden Larvalschalen von Muscheln und die Diversitätswerte erlauben hier, wie bei den Assoziationen (1) bis (4), eine Zuordnung zu einem relativ langzeitstabilen Milieu im schwach poikilo-aeroben Bereich. Tiefgrabende Infauna fehlt. Die Lage der Redox-Grenzfläche war demnach nur wenige cm unter der Substratoberfläche.

#### 4.1.6 *Lingula ovalis* - *Mesomiltha concinna* Assoziation (6)

Acht Proben mit 13 Arten und 541 Individuen wurden zu dieser Assoziation zusammengefaßt. Der trophische Kern besteht aus vier Arten (Abb. 20), von denen der infaunal filtrierende Brachiopode *Lingula ovalis* mit 36,2 % dominiert. Weiterhin treten auf: *Isocyprina minuscula* mit 22,1 %, die tiefgrabende, chemosymbiontische Muschel *Mesomiltha concinna* mit 17,0 % und der epifaunale Brachiopode *Discinisca* sp. ebenfalls mit 7,8 %.

Die Fauna der Assoziation setzt sich zu 53,9 % aus Bivalven, zu 44,0 % aus inartikulaten Brachiopoden, zu 2,6 % aus dekapoden Krebsen und untergeordnet aus Gastropoden (0,3 %) und Cirripedien (0,2 %) zusammen. Epifauna ist lediglich mit 20,9 %, Semi-Infauna und Infauna dagegen mit 79,1 % vertreten. Bei den Ernährungstypen dominieren die Suspensionsfiltrierer mit 77,9 % vor den Chemosymbionten mit 17,0 %, den Karnivora mit 2,6 % und den Detritusfressern mit 2,5 %.

Nekton ist in dieser Assoziation durch seltene Fischknochen und ebenfalls nicht sehr häufige Ammoniten belegt. Entsprechend sind auch Inkrustierer (*Liostrea multiformis*, *Zeugmatolepas* sp.) und byssate Formen (*Oxytoma inequivale*, *Buchia mosquensis* und *Parainoceramus* sp.), die an Ammoniten als Hartsubstrat gebunden waren, selten.

Diversitätsbestimmungen ergaben für die Reichhaltigkeit 5,0, mit Werten für die Einzelproben zwischen 4 und 6. Die Gleichmäßigkeit beträgt 4,5.

#### *Lingula ovalis*/*Mesomiltha concinna* Assoziation (6)

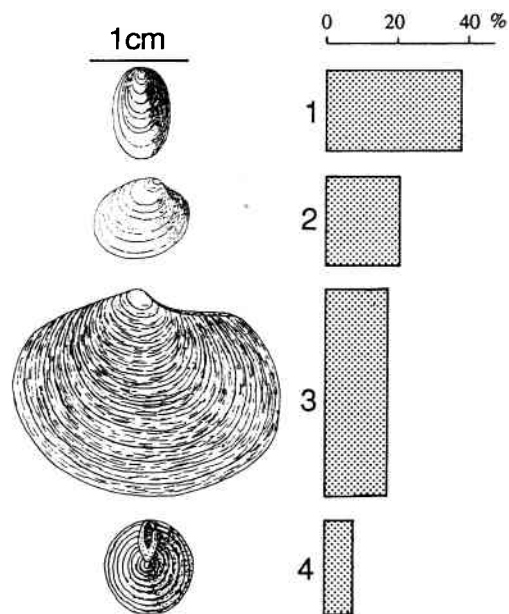


Abb. 20. Trophischer Kern der *Lingula ovalis* - *Mesomiltha concinna* Assoziation (6). 1: *Lingula ovalis*; 2: *Isocyprina minuscula*; 3: *Mesomiltha concinna*; 4: *Discinisca* sp..

Fig. 20. Trophic nucleus of the *Lingula ovalis* - *Mesomiltha concinna* association (6).

#### Diskussion:

Die *Lingula ovalis* - *Mesomiltha concinna* Assoziation ist ebenfalls eine typische Weichbodenassoziation (Abb. 21) mit einem Semi-Infauna- und Infaunaanteil von 80 %. Der epifaunale Anteil besteht aus *Discinisca* sp., aus Zementierern und aus byssaten Formen. *Orbiculoidea*, ein Verwandter und *Discinisca* morphologisch ähnlicher inartikulater Brachiopode, wird von SEILACHER (1982) als fakultativer Pseudoplankton auf Ammoniten beschrieben. *Disci-*

*nisca* war hier nicht auf oder in der Nähe von Ammoniten zu finden, weshalb eine epifaunale, mit dem Stiel im Substrat verankerte Lebensweise angenommen wird.

Neben dem hohen Anteil an Brachiopoden (44 %) ist bei dieser Assoziation das Spektrum der Ernährungstypen auffällig. Es dominieren zwar, wie in fast allen Assoziationen, die Suspensionsfiltrierer (78 %), gefolgt aber von Chemosymbionten (*Mesomiltha concinna*) mit 17 % vor den Karnivoren und Detritusfressern mit je etwa 2,5 %. Geringe Anteile an Chemosymbionten sind auch in den Assoziationen (1), (5) und (7), Spuren in fast allen Assoziationen zu finden. *Mesomiltha concinna* lebte als schwach-konvex gewölbte lucinide Muschel tiefgrabend (z. B. KAUFFMAN 1969), vermutlich teilweise unter der

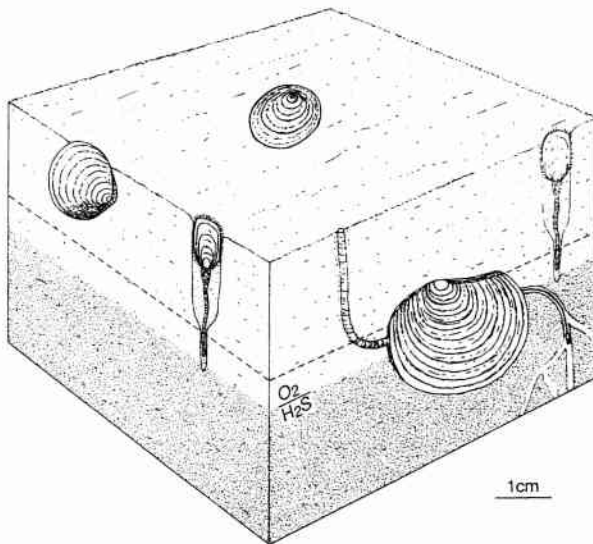


Abb. 21. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Lingula ovalis* - *Mesomiltha concinna* Assoziation (6). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 20. Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 21. Sketch of the trophic nucleus of the *Lingula ovalis* - *Mesomiltha concinna* association (6). For species composition see Fig. 20; the  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

Redox-Grenze. Trotzdem erreichen die häufig in Lebendstellung anzutreffenden Muscheln (Taf. 11, Fig. 1) mit 3 bis 5 cm ein vielfaches der Durchschnittsgröße anderer infaunaler Elemente. Vermutlich hielt

*Mesomiltha* mit ihrem Pseudosiphon, einer durch Schleim stabilisierten Röhre, die Verbindung zur Wassersäule aufrecht und gewährleistete so die Sauerstoffversorgung (PURCHON 1968; STANLEY 1970). Durch eine Röhre oder ein Röhrensystem, das von dem wurmartigen Fuß in tiefere Substratschichten hinein angelegt wurde, pumpt *Mesomiltha* Schwefelwasserstoff aus dem Reduktionshorizont hoch (Abb. 21; SEILACHER 1990; SAVRDA et al. 1991), um ihn den endosymbiontisch, vermutlich intrazellulär in den Kiemen lebenden (VETTER et al. 1991), chemoautotrophen Bakterien zuzuführen. Neben der Oxidierung und damit Entgiftung des toxischen  $H_2S$  stellten die Bakterien vermutlich noch Nahrung in Form von Zucker oder Stärke zur Verfügung, was den Luciniden zu ihrer überdurchschnittlichen Größe verhalf.

Die Redox-Grenzfläche lag vermutlich nur wenige cm unter der Substratoberfläche, war aber wahrscheinlich nur geringen Fluktuationen unterworfen. Chemosymbiose ist auf das austarierte Gleichgewicht der gemeinsamen Verfügbarkeit von Sauerstoff und Schwefelwasserstoff angewiesen. Starke Fluktuationen machen das Gleichgewicht instabil, episodische Perioden von Anoxia sogar unmöglich. Die Muschel benötigt Sauerstoff für ihre Stoffwechselabläufe (OSCHMANN 1994), und auch die Bakterien benötigen zumindest Restmengen von Sauerstoff für die Sulfidoxidation in ihrem modifizierten CALVIN-BENSON-Zyklus (FELBECK et al. 1981). Gelegentliche Faunenzusammenbrüche sind durch in der Schichtfläche liegende zweiklappige Individuen von *Mesomiltha concinna* belegt, die Klappen sind entweder völlig geöffnet oder ineinander gepreßt (Taf. 11, Fig. 2-3). Es ist keinerlei physikalische Aufarbeitung erkennbar. Folglich läßt sich die Einbettung nur durch ein Herauswandern der tiefgrabenden Formen erklären, die der hochwandernden Redoxgrenze während Perioden mit gravierendem Sauerstoffmangel oder sogar Anoxia zu folgen versuchten und auf dem Substrat liegend starben.

#### 4.1.7 *Isocyprina minuscula* - *Quadrinervus mosensis* Assoziation (7)

14 Proben, 21 Arten und 1 821 Individuen bauen diese Assoziation auf. Der trophische Kern setzt sich

aus vier Arten zusammen (Abb. 22), von denen *Isocyprina minuscula* mit 59,7 % deutlich dominiert. Die weiteren Arten sind *Liostrea multififormis* (12,5%), *Quadrinervus mosensis* (7,7 %) und *Grammatodon schourovskii* (5,3 %).

Die Assoziation wird zu 90,2 % aus Bivalven, zu 7,7 % aus Gastropoden, zu 1,1 % aus inartikulaten Brachiopoden und zu je 0,2 % aus Polychaeten und Cirripediern aufgebaut. Epifauna ist nur mit 16,7 % vertreten, Semi-Infafauna und Infauna dagegen mit 83,0 %. Suspensionsfiltrierer überwiegen bei den Ernährungstypen deutlich mit 87,3 %, vor den Detritusfressern mit 10,2 % und den Chemosymbionten mit 2,2 %.

Diversitätsmessungen ergaben für die Reichhaltigkeit einen Mittelwert von 6,6, mit Schwankungen zwischen 4 und 9 bei den Einzelproben. Die Gleichmäßigkeit beträgt 3,4.

**4.1.8 *Isocyprina minuscula* - *Grammatodon schourovskii* Assoziation (8)**

Die Assoziation setzt sich aus 7 Proben, 13 Arten und 613 Individuen zusammen. Im trophischen Kern (Abb. 22) treten dieselben vier Arten auf wie bei Assoziation (7), aber in anderer Reihenfolge und anderer Häufigkeitsverteilung. Es dominiert auch hier *Isocyprina minuscula* mit 38,5 %, gefolgt von *Grammatodon schourovskii* (25,1 %), *Liostrea multififormis* (13,4 %) und *Quadrinervus mosensis* (8,5 %).

Die Assoziation besteht zu 86,3 % aus Bivalven und zu 13,7 % aus Gastropoden. 24,8 % der Fauna lebte epifaunal; Semi-Infafauna und Infauna stellen 75,4 %. Suspensionsfiltrierer dominieren die Ernährungstypen mit 85,1% vor den Detritusfressern mit 14,4 % und den Chemosymbionten mit 0,7 %.

Nekton ist durch spärliche Reste von Fischknochen und durch Ammoniten belegt. Etliche Ammoniten sind von *Liostrea multififormis* inkrustiert.

Die Diversitätsbestimmung für die Reichhaltigkeit erbrachte den Mittelwert 5,1. Die Werte für die Einzelproben schwankten zwischen 4 und 7. Die Gleichmäßigkeit beträgt 4,1.

**Diskussion der Assoziationen (7) und (8):**

Die *Isocyprina minuscula* - *Quadrinervus mosensis* Assoziation und die *Isocyprina minuscula* - *Grammatodon schourovskii* Assoziation sind in ihrer Zusammensetzung sehr ähnlich und werden deshalb gemeinsam diskutiert. Die Ähnlichkeit betrifft nicht nur die im trophischen Kern auftretenden Arten, sondern auch die prozentuale Häufigkeit der Lebens- und Ernährungstypen. Beide Assoziationen sind typische Weichbodenassoziationen (Abb. 23) mit einem Anteil an Semi-Infafauna und Infauna von etwa 85 %. Der Anteil an Epifauna wird zum größten Teil von Inkrustierern (*Liostrea multififormis*, *Cycloserpula gordialis*, *Zeugmatolepas* sp.) auf Ammoniten gestellt. Untergeordnet tritt noch byssates Epibenthos auf (*Oxytoma inequivalve*, *Parainoceramus* sp., *Campto-*

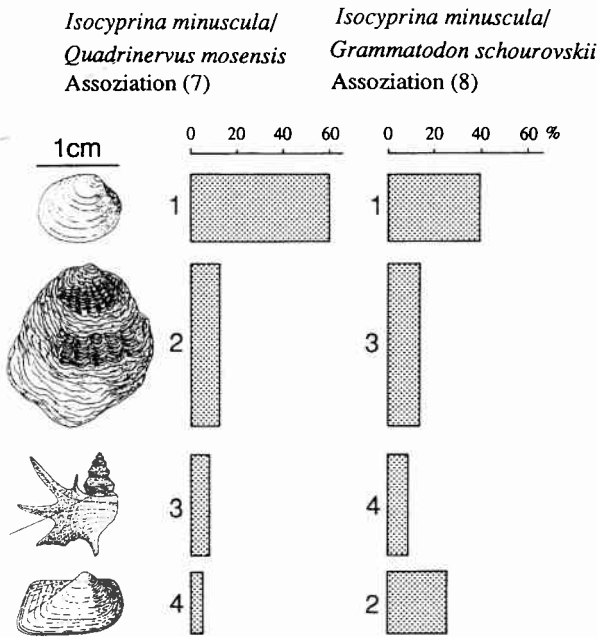


Abb. 22. Trophische Kerne der *Isocyprina minuscula* - *Quadrinervus mosensis* Assoziation (7) und der *Isocyprina minuscula* - *Grammatodon schourovskii* Assoziation (8). (7): 1: *Isocyprina minuscula*; 2: *Liostrea multififormis*; 3: *Quadrinervus mosensis*; 4: *Grammatodon schourovskii*. (8): 1: *Isocyprina minuscula*; 2: *Grammatodon schourovskii*; 3: *Liostrea multififormis*; 4: *Quadrinervus mosensis*. Fig. 22. Trophic nuclei of the *Isocyprina minuscula* - *Quadrinervus mosensis* association (7) and the *Isocyprina minuscula* - *Grammatodon schourovskii* association (8).

Seltene Fischknochen und Ammoniten belegen die Existenz von Nekton. Die Ammoniten sind, soweit vorhanden, häufig an der Oberseite von *Liostrea multififormis* inkrustiert.

*nectes auritus*, *Buchia mosquensis*), das vermutlich ebenfalls an Ammoniten festgeheftet war. Freilebende Formen sind nur durch wenige Exemplare von *Entolium corneolum* belegt. Die Besiedlung der Ammoniten erfolgte vermutlich am Meeresboden. Die Größe der Besiedler überschreitet die der Infauna nicht wesentlich, und *Liostrea multififormis* ist überwiegend auf der Oberseite von Ammoniten anzutreffen.

In beiden Assoziationen dominieren Suspensionsfiltrierer mit 87 bzw. 85 %, wie bei den meisten anderen Assoziationen. Detritusfresser (10 bis 14 %) sind überwiegend vertreten durch den Gastropoden *Quadrinervus mosensis*, selten auch durch die protobranchen Muscheln *Nucinella birkelundi* und *Palaeonucula menkii*. Sie belegen, daß reichlich organischer Detritus vorhanden war und als Nahrungsquelle erschlossen wurde. Tiefgrabende Infauna fehlt mit Ausnahme weniger Chemosymbionten (*Mesomiltha concinna* und *Solemya* sp.) und belegt, daß der Reduktionshorizont nur einen bis maximal wenige cm tief im Substrat gelegen hat. Protobranchen Muscheln sind sehr selten, verglichen mit den Assoziationen (1) bis (5). Die Redox-Grenze war wahrscheinlich saisonal fluktuierend mit Sauerstoffmangelperioden im Sommer, und gelegentlich gab es Perioden von Anoxia. Protobranchen detritusfressende Muscheln mit ihrem lezithotrophen Larvaltyp, der sich fast ausschließlich am Meeresboden entwickelt, wurden dadurch weitgehend aus dem Lebensraum verdrängt.

Der gleichfalls detritusfressende protobranchen Gastropode *Quadrinervus mosensis* hatte sehr wahrscheinlich einen planktotrophen Larvaltypus wie die rezenten Aporrhaiden (FRETTER 1984) und konnte sich gut behaupten. Saisonale Fluktuationen in der Sauerstoffversorgung mit gelegentlichen Faunenzusammenbrüchen werden auch durch zweiklappige, infaunale (z. T. auch semi-infaunale) Muscheln angezeigt, die in der Schichtfläche entweder aufgeklappt oder die beiden Klappen zusammengepreßt vorkommen. Sowohl die flachgrabende *Isocyprina minuscula*, als auch die seltenen tiefgrabenden Individuen von *Mesomiltha concinna* und *Solemya* sp. sind davon betroffen. Diese Art der Einbettung in Sedimenten ohne Anzeichen von hydrodynamischer Aufarbeitung entsteht, wenn die Infauna, bedingt durch anhaltenden

Sauerstoffmangel, an die Oberfläche wandert und dort verendet (OSCHMANN 1990, 1991a, b). Auch das teilweise gehäufte Auftreten von Muschelarvalschalen, die Besiedlungsversuche planktischer Larven in einem lebensfeindlichen Milieu anzeigen, unterstützen diesen Befund. Die *Isocyprina minuscula* - *Quadrinervus mosensis* Assoziation und die *Isocyprina minuscula* - *Grammatodon schourovskii* Assoziation belegen damit ein poikilo-aerobes Milieu (OSCHMANN 1990, 1991a, b). Wie die Diversitätswerte, die nur wenig unter denen der Assoziationen (1) mit (5) liegen, vermuten lassen, erfolgten die Faunenzusammenbrüche durch Anoxia-Perioden nicht regelmäßig in aufeinanderfolgenden, sondern wahrscheinlich in Abständen von mehreren Jahren.

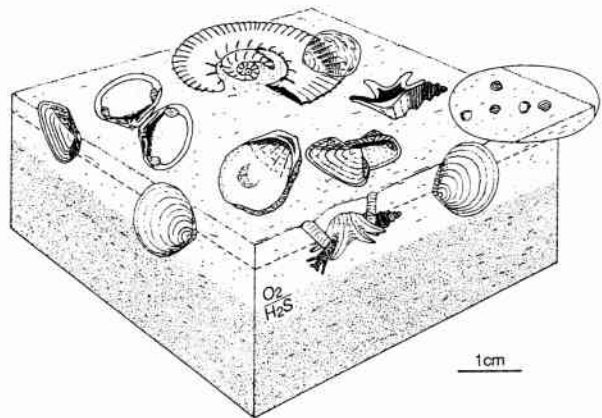


Abb. 23. Schematische Rekonstruktion der trophischen Kerne der Assoziationen (7) und (8). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 22. Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittellage an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremlage.

Fig. 23. Sketch of the trophic nuclei of association (7) and association (8). For species composition see Fig. 22; the  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

#### 4.1.9 *Liostrea multififormis* - *Isocyprina minuscula* - *Quadrinervus mosensis* Assoziation (9)

Diese Assoziation wird von 22 Proben, 22 Arten und 1 779 Individuen aufgebaut. Der trophische Kern besteht nur aus drei Arten (Abb. 24): *Liostrea multififormis* (43,9 %), *Isocyprina minuscula* (32,4 %), und *Quadrinervus mosensis* (6,1 %).

Bivalven stellen 93,3 % der Assoziation, Gastro-



poden 5,0 %, Brachiopoden 1,1 %, Polychaeten 0,3 %, Cirripedier 0,2 % und Echiniden 0,1 %. Bei den Besiedlungstypen kommt fast ebensoviel Epifauna (48,5 %) wie Semi-Infafauna und Infauna vor (51,5 %). Suspensionsfiltrierer dominieren die Ernährungstypen mit 88,2 %. Detritusfresser sind mit 11,4 %, Chemosymbionten mit 0,6 % vorhanden.

Ammoniten als Vertreter des Nekton sind häufig. Viele Gehäuse sind an der Oberseite von *Liostrea*

*multiformis* inkrustiert, daneben zeigen viele isoliert auftretende rechte Klappen von *Liostrea* durch ihren Xenomorphismus, daß sie ebenfalls auf Ammoniten aufgewachsen lebten. Placoidschuppen und seltene Fischknochen treten ebenfalls auf.

Diversitätswerte ergaben für die Reichhaltigkeit 5,8, wobei die Werte für die Einzelproben zwischen 3 und 11 schwankten. Der Wert für die Gleichmäßigkeit beträgt 3,3.

*Liostrea multiformis*/*Isocyprina minuscula*/*Quadrinervus mosensis* Assoziation (9)

*Isocyprina minuscula*/*Quadrinervus mosensis*/*Liostrea multiformis* Assoziation (10)

*Quadrinervus mosensis*/*Isocyprina minuscula*/*Liostrea multiformis* Assoziation (11)

*Liostrea multiformis*/*Grammatodon schourovskii* Assoziation (12)

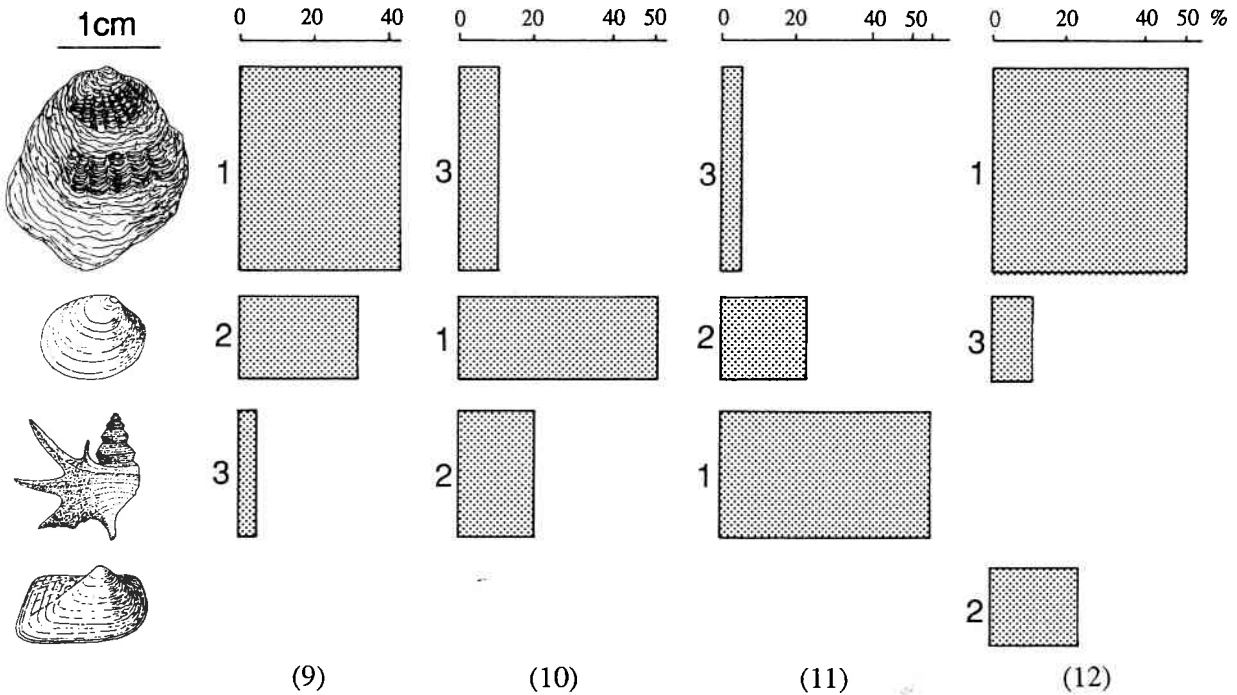


Abb. 24. Trophische Kerne der *Liostrea multiformis* - *Isocyprina minuscula* - *Quadrinervus mosensis* Assoziation (9), der *I. minuscula* - *Q. mosensis* - *L. multiformis* Assoziation (10), der *Q. mosensis* - *I. minuscula* - *L. multiformis* Assoziation (11) und der *L. multiformis* - *Grammatodon schourovskii* Assoziation (12). (9): 1: *L. multiformis*; 2: *I. minuscula*; 3: *Q. mosensis*. (10): 1: *I. minuscula*; 2: *Q. mosensis*; 3: *L. multiformis*. (11): 1: *Q. mosensis*; 2: *I. minuscula*; 3: *L. multiformis*. (12): 1: *L. multiformis*; 2: *G. schourovskii*; 3: *I. minuscula*.

Fig. 24. Trophic nuclei of the *L. multiformis* - *I. minuscula* - *Q. mosensis* association (9), the *I. minuscula* - *Q. mosensis* - *L. multiformis* association (10), the *Q. mosensis* - *I. minuscula* - *L. multiformis* association (11) and the *L. multiformis* - *G. schourovskii* association (12).

#### 4.1.10 *Isocyprina minuscula* - *Quadrinervus mosensis* - *Liostrea multiformis* Assoziation (10)

20 Proben mit 16 Arten und 2 077 Individuen wurden zu dieser Assoziation zusammengefaßt. Der

trophische Kern enthält die selben drei Arten wie die letzte Assoziation, allerdings in anderer Reihenfolge (Abb. 24): *Isocyprina minuscula* (51,8 %), *Quadrinervus mosensis* (21,3 %) und *Liostrea multiformis* (11,4 %).

Die Assoziation besteht zu 76,2 % aus Bivalven, zu 21,3 % aus Gastropoden, zu 1,2 % aus inartikulaten Brachiopoden, zu 0,8 % aus dekapoden Krebsen, zu 0,2 % aus Polychaeten und zu 0,2 % aus Cirripediern. Epifauna ist mit 15,0 %, Semi-Infafauna und Infauna mit 85,0 % vertreten. Bei den Ernährungstypen dominieren die Suspensionsfiltrierer (75,9 %) vor den Detritusfressern (23,3 %) und den unbedeutenden Karnivoren (0,8 %).

Fischschuppen und Ammoniten repräsentieren das Nekton. Die Ammoniten sind häufig von *Liostrea* inkrustiert, daneben gibt es auch isolierte rechte Klappen, die allerdings sehr häufig eine Ammonitenxenomorphie aufweisen.

Diversitätsmessungen ergeben für die Reichhaltigkeit 5,3 mit Schwankungen für die Werte der Einzelproben zwischen 3 und 7. Die Gleichmäßigkeit erreicht den Wert 3,0.

#### 4.1.11 *Quadrinervus mosensis* - *Isocyprina minuscula* - *Liostrea multififormis* Assoziation (11)

Die Assoziation setzt sich aus 18 Proben mit 14 Arten und 1 407 Individuen zusammen. Wie bei Assoziation (9) und (10) wird auch hier der trophische Kern, allerdings in anderer Häufigkeit, von *Quadrinervus mosensis* (55,6 %), *Isocyprina minuscula* (23,7 %) und *Liostrea multififormis* (6,0 %) gebildet (Abb. 24).

Die Fauna wird zu 55,7 % von Gastropoden, zu 42,0 % von Bivalven und zu 2,3 % von inartikulaten Brachiopoden gebildet. Bei der Lebensweise dominieren Semi-Infafauna und Infauna mit 89,8 % gegenüber der Epifauna mit 10,2 %. Detritusfresser überwiegen bei der Ernährungsweise mit 58,3 % gering vor den Suspensionsfiltrierern mit 41,4 % und den Chemosymbionten (0,3 %).

Fischknochen und Fischschuppen sind in geringer Zahl vorhanden. Ammoniten als weitere Vertreter des Nekton sind in dieser Assoziation zwar in fast allen Proben repräsentiert, aber nicht häufig. Entsprechend spielt auch *Liostrea* als Zementierer keine große Rolle.

Die Diversitätswerte für die Reichhaltigkeit liegen bei 4,7 mit Schwankungen der Werte für die Einzelproben zwischen 3 und 8. Der Wert für die Gleichmäßigkeit beträgt 2,7.

#### 4.1.12 *Liostrea multififormis* - *Grammatodon schourovskii* Assoziation (12)

11 Proben mit 14 Arten und 527 Individuen bauen diese Assoziation auf. Der trophische Kern enthält drei Arten (Abb. 24): *Liostrea multififormis* (49,7 %), *Grammatodon schourovskii* (23,0 %) und *Isocyprina minuscula* (11,1 %).

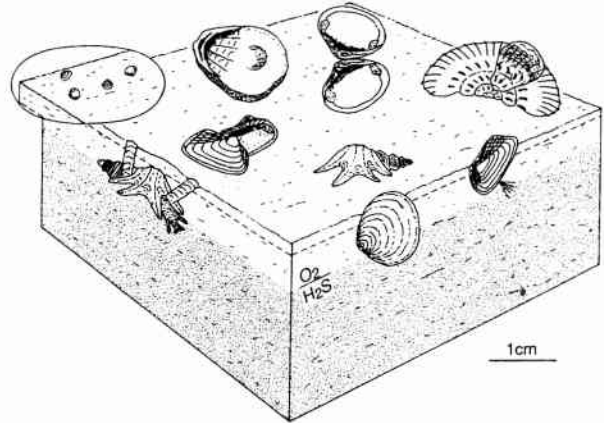


Abb. 25. Schematische Rekonstruktion der trophischen Kerne der Assoziationen (9), (10), (11) und (12). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 24. Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 25. Sketch of the trophic nuclei of associations (9), (10), (11) and (12). For species composition see Fig. 24; the  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

Der Anteil an Bivalven in der Assoziation dominiert mit 97,2 % bei weitem. Gastropoden (2,4 %), inartikulaten Brachiopoden (0,2 %) und Cirripedier (0,2 %) sind weitgehend unbedeutend. Epifauna ist mit 55,6 %, Semi-Infafauna und Infauna mit 44,3 % vertreten. Bei den Ernährungstypen dominieren die Suspensionsfiltrierer sehr deutlich mit 97,5 % vor den Detritusfressern mit 2,4 %.

Fischschuppen und gelegentlich auch Knochenfragmente belegen neben den sehr häufigen Ammoniten das Nekton. Die Ammoniten sind häufig an ihrer Oberseite von *Liostrea multififormis* inkrustiert. Daneben belegen auch viele isoliert vorkommende rechte Klappen durch ihren Xenomorphismus, daß sie auf Ammoniten aufgewachsen waren.

Diversitätsbestimmungen ergaben für die Reichhaltigkeit einen Mittelwert von 4,2 mit Schwankungen von 3 bis 8 für die Einzelproben. Die Gleichmäßigkeit beträgt 3,2.

Diskussion der Assoziationen (9) bis (12):

Wegen ihrer Ähnlichkeit werden die Assoziationen (9) bis (12) gemeinsam diskutiert. Die Assoziationen (9) bis (11) enthalten im trophischen Kern dieselben Arten (*Isocyprina minuscula*, *Quadrinervus mosensis*, *Liostrea multiformis*), allerdings in deutlich unterschiedlichen Häufigkeiten. In der *Liostrea multiformis* - *Grammatodon schourovskii* Assoziation (12) wird *Quadrinervus mosensis* durch *Grammatodon schourovskii* ersetzt. *Quadrinervus mosensis* ist aber in Assoziation (12), ebenso wie *Grammatodon schourovskii* in den Assoziationen (9) bis (11) mit ein bis wenigen % vertreten. Bezüglich Lebens- und Ernährungsweise unterscheiden sich die vier Assoziationen sehr deutlich. Der Anteil an Epifauna variiert zwischen 10 und 55 %, hängt aber in erster Linie mit der Häufigkeit der Ammoniten zusammen. Ähnlich wie bei allen bisher besprochenen Assoziationen ist erkennbar, daß der Anteil an Inkrustierern (vor allem *Liostrea multiformis*, untergeordnet *Placunopsis radiata*, *Zeugmantolepas* sp., *Deltoideum delta* und *Cycloserpula gordialis*) und der Anteil an byssatem Epibenthos (*Oxytoma inequivalve*, *Oxytoma* sp., *Parainoceramus* sp., *Buchia mosquensis* und *Camptonectes auritus*) mit der Häufigkeit der Ammoniten korreliert. Die Besiedlung der Gehäuse fand sehr wahrscheinlich am Meeresboden statt. Zumindest in den Assoziationen (9) und (12) ist die Inkrustierung überwiegend auf der Oberseite der Ammoniten, häufig sogar in mehreren Generationen übereinander, erfolgt.

Auch die Ernährungstypen weisen eine weite Spanne auf, von der Dominanz der Suspensionsfiltrierer in Assoziation (12) mit fast 100 % bis zum Überwiegen der Detritusfresser in Assoziation (11) mit knapp 60 %. Neben den Gastropoden *Quadrinervus mosensis* und, kaum bedeutend, *Procerithium* sp. und *Pseudorhytidopilus latissimus*, tritt auch noch ein geringer Anteil protobrancher Muscheln (*Palaeonucula menkii* und *Nucinella birkelundi*) bei den Detritusfressern auf.

Das Fehlen von tiefgrabender Infauna, die Seltenheit protobrancher Muscheln und die im Vergleich zu den bisherigen Assoziationen kleiner werdende Durchschnittsgröße (bei *Isocyprina minuscula* deutlich unter 1 cm) deuten auf eine sehr flach liegende Redox-Grenze hin, die zudem noch jahreszeitlich fluktuierte. Faunenzusammenbrüche durch Anoxia-Perioden sind durch Ansammlungen von Muschellarvalschen und durch infaunale Muscheln, die zweiklappig in der Schichtfläche ohne Anzeichen von Aufarbeitung liegen, dokumentiert. Diese sind entweder völlig aufgeklappt oder die beiden Klappen ineinander gepreßt. Die Diversitätswerte der Assoziationen (9) bis (12) sind niedriger als bei den bisher diskutierten Assoziationen und sprechen für ein poikilo-aerobes Milieu, in dem regelmäßig, vermutlich jährlich oder im Abstand weniger Jahre wiederkehrende Faunenzusammenbrüche stattfanden. Trotz der deutlichen Unterschiede bezüglich der Lebens- und Ernährungsweise und der Häufigkeit der Arten im trophischen Kern lassen sich die Assoziationen (9) bis (12) als verschiedene Endglieder oder als dem Zufall unterworfenen Variationen des identischen Faunenstocks auffassen (Abb. 25). Der stochastische Charakter wird durch die Faunenzusammenbrüche und die Dauer des Sauerstoffmangels gesteuert. Abhängig davon, welche Art zum Einsetzen der Anoxia-Perioden in der Lage war, Larven freizusetzen, und wann die Larven am Ende ihrer Larvalzeit zum Meeresboden zurückkehrten, variiert die Zusammensetzung der Benthosfauna in weiten Grenzen und geht doch auf den identischen Artenstock zurück.

#### 4.1.13 *Nucinella birkelundi* - *Isocyprina minuscula* Assoziation (13)

Die Assoziation setzt sich aus drei Proben mit zehn Arten und 327 Individuen zusammen. Im trophischen Kern treten nur zwei Arten auf (Abb. 26): Die infaunale, detritusfressende Muschel *Nucinella birkelundi* (59,9 %) und *Isocyprina minuscula* (24,8 %).

Bivalven dominieren in der Assoziation deutlich mit 90,7 % vor Gastropoden mit 9,3 %. Epifauna ist dagegen nur mit 2,1 % vorhanden gegenüber 98,1% Semi-Infauna und Infauna. Bei den Ernährungstypen

erreicht der Anteil an Detritusfressern mit 70,0 % den bei weitem höchsten Wert aller Assoziationen. Suspensionsfiltrierer, die normalerweise überwiegen sind dagegen nur mit 29,4 %, Chemosymbionten nur mit 0,8 % vorhanden.

Nekton ist rar und wird nur durch wenige Schuppen und Knochenreste von Fischen und durch spärlich auftretende Ammoniten vertreten.

### *Nucinella birkelundi*/*Isocyprina minuscula* Assoziation (13)

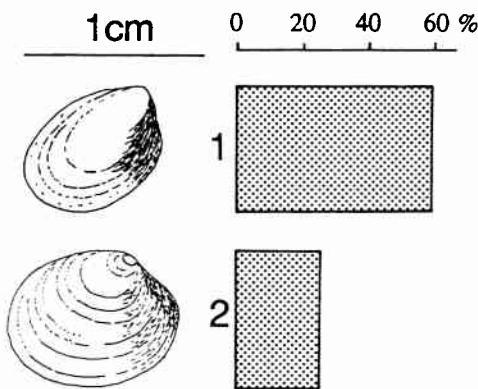


Abb. 26. Trophischer Kern der *Nucinella birkelundi* Assoziation (13). 1: *Nucinella birkelundi*; 2: *Isocyprina minuscula*.

Fig. 26. Trophic nucleus of the *Nucinella birkelundi* association (13). 1: *Nucinella birkelundi*; 2: *Isocyprina minuscula*.

Die Diversitätswerte für die Reichhaltigkeit ergaben den Mittelwert von 5,3, die Werte der Einzelproben schwankten dabei zwischen 5 und 6. Die Gleichmäßigkeit erreichte einen Wert von 2,3.

#### Diskussion:

Die *Nucinella birkelundi* - *Isocyprina minuscula* Assoziation ist nur durch drei Proben aus der oberen *eudoxus* Zone belegt und unterscheidet sich deutlich von allen übrigen Assoziationen durch das praktisch vollständige Fehlen von Epifauna und durch einen Anteil an Detritusfressern von 70 % (Abb. 27). Alleine 60 % davon stellt die protobranchie Muschel *Nucinella birkelundi*. Das ist ungewöhnlich, da im Bereich der oberen *eudoxus* Zone z. T. sehr hohe TOC-Werte vorliegen und protobranchie Muscheln wegen ihrer lezithotrophen Larvalentwicklung in diesem

Abschnitt generell sehr selten sind. Die hohen TOC-Werte und die zu dieser Assoziation benachbarten Assoziationen (9) bis (12) belegen häufige Faunenzusammenbrüche, die eine langfristige Rekrutierung protobrancher Muscheln aus dem Lebensraum unmöglich oder zumindest sehr unwahrscheinlich machen. Andererseits verursachen mobile Endobionten, wenn sie wie hier in großer Zahl vorhanden sind, ein extrem

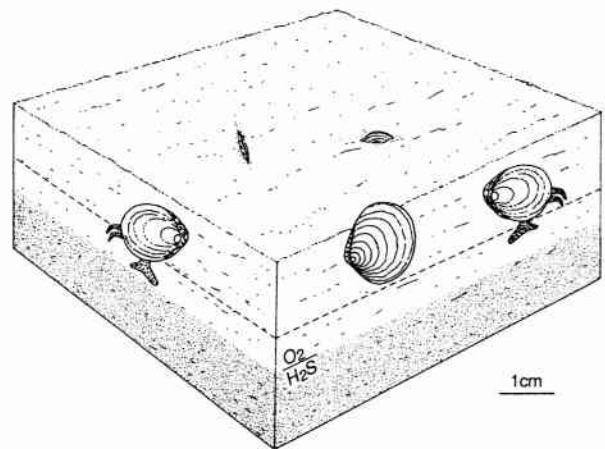


Abb. 27. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Nucinella birkelundi* Assoziation (13). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 26. Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 27. Sketch of the trophic nucleus of the *Nucinella birkelundi* association (13). For species composition see Fig. 26; the  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

suppiges Substrat. Dadurch wird die Ansiedlung von Filtrierern erschwert (Amensalismus), was die Dominanz der infaunalen protobranchen Muscheln noch verstärkt und zur niedrigen Diversität beiträgt. Die *Nucinella birkelundi* - *Isocyprina minuscula* Assoziation tritt in einem Profilabschnitt mit Schill- und Bruchschillkonzentrationen auf (siehe 2.2 Bewegt-wasserfaziestypen). Es ist denkbar, daß durch die Sturmereignisse, die die Schillkonzentrationen bildeten, auch Schwärme von lezithotrophen Larven aus küstennäheren Regionen herantransportiert wurden und sich kurzfristig, während Perioden ausreichender Sauerstoffversorgung, etablieren konnten. Die Seltenheit der Assoziation und ihr kurzfristiges Auftreten dokumentiert aber, daß die Milieube-

dingungen für eine dauerhafte Besiedlung zu schlecht gewesen sind.

#### 4.1.14 *Isocyprina minuscula* - *Liostrea multififormis* Assoziation (14)

Diese Assoziation besteht aus 42 Proben mit 21 Arten und 3 186 Individuen. Im trophischen Kern sind lediglich zwei Arten enthalten (Abb. 28): *Isocyprina minuscula* (62,3 %) und *Liostrea multififormis* (28,2 %).

#### *Isocyprina minuscula*/*Liostrea multififormis* Assoziation (14)

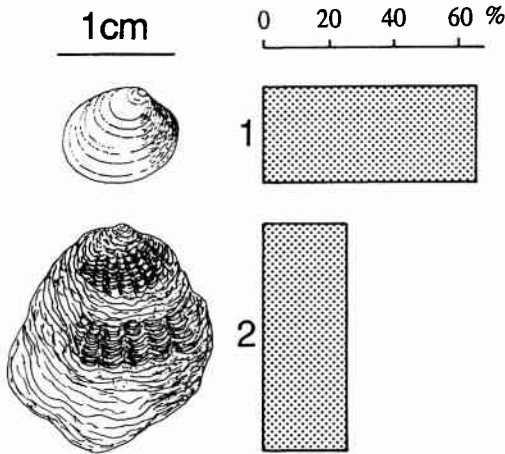


Abb. 28. Trophischer Kern der *Isocyprina minuscula* - *Liostrea multififormis* Assoziation (14). 1: *Isocyprina minuscula*; 2: *Liostrea multififormis*.

Fig. 28. Trophic nucleus of the *Isocyprina minuscula* - *Liostrea multififormis* association (14).

Die Fauna setzt sich zu 95,8 % aus Muscheln, zu 2,9 % aus Brachiopoden, zu 1,0 % aus Gastropoden, zu 0,3 % aus Cirripediern und zu 0,1 % aus Polychaeten zusammen. Der Anteil an Epifauna beträgt 31,9 %, Semi-Infauna und Infauna sind mit 68,1 % vorhanden. Bei den Ernährungstypen dominieren Suspensionsfiltrierer mit 98,5 % deutlich vor den unbedeutenden Detritusfressern (1,4 %) und Chemosymbionten (0,1 %).

Fischschuppen und Ammoniten repräsentieren das Nekton. Die Ammoniten sind häufig von *Liostrea* inkrustiert, daneben gibt es auch isolierte rechte Klappen, die allerdings sehr häufig eine Ammonitenxenomorphie aufweisen.

Die Bestimmung der Diversität ergibt für die Reichhaltigkeit den Wert 3,7 mit Schwankungen der Einzelwerte zwischen 3 und 9. Der Wert für die Gleichmäßigkeit beträgt 2,0.

#### Diskussion:

In der *Isocyprina minuscula* - *Liostrea multififormis* Assoziation ist das Faunenspektrum bereits sehr verarmt. Die Epifauna (etwa 28%) wird nahezu vollständig von *Liostrea multififormis* gebildet, die vermutlich bevorzugt am Meeresboden Ammonitengehäuse besiedelte. Bei der Infauna dominiert *Isocyprina minuscula* (62%), alle weiteren Formen spielen praktisch keine Rolle mehr. Bei den Ernährungstypen dominieren Suspensionsfiltrierer mit 98%. Detritusfresser, auch der infaunale Gastropode *Quadrinervus mosensis*, der sich bislang in fast allen Assoziationen behaupten konnte, fehlen nun. Vermutlich war die Redox-Grenzfläche nur noch wenige mm unterhalb der Substratoberfläche und zudem noch saisonal fluktuierend (Abb. 29). Nahezu alle Individuen von *Isocyprina minuscula* sind doppelklappig in der Schichtfläche eingeregelt und belegen regelmäßige (alljährliche) Faunenzusammenbrüche. Die Durchschnittsgröße von *Isocyprina minuscula* erreicht nur noch 5 bis maximal 7 mm, und ist damit um die Hälfte geringer als in den Assoziationen (1) bis (5).

Vermutlich waren die jährlichen Anoxia-Perioden ausgedehnt, möglicherweise in der Größenordnung von ein bis drei Monaten. Der Zwergwuchs resultiert wahrscheinlich aus der kurzen Lebensspanne, bei der das Erreichen der Reproduktionsreife wichtiger war als das Größenwachstum. Auch bei Muscheln in normalen Milieus sind die Phasen der Gametogenese mit Wachstumspausen verbunden (z. B. MACKIE 1984). Die Reproduktionsreife wurde in der *Isocyprina minuscula* - *Liostrea multififormis* Assoziation in der Regel noch erreicht, wie ihre weite Verbreitung in der *autissiodorensis* bis *huddlestoni* Zone zeigt. Muschellarvalschalen, die zum Teil in großer Dichte auftreten, belegen aber auch, daß häufig Larvenschwärme vergebliche Besiedlungsversuche am Meeresboden unternommen haben. Auch die nepionischen Stadien von *Liostrea multififormis*, die häufig sehr dicht auf der Oberseite von Ammoniten inkrustierten (Taf. 10, Fig.

4-8), scheinen an fehlendem Sauerstoff eingegangen zu sein. Die *Isocyprina minuscula* - *Liostrea multiformis* Assoziation repräsentiert damit einen Lebensraum im poikilo-aeroben Milieu, in dem sich nur noch eine gering diverse Benthosfauna behaupten konnte, die zudem von regelmäßigen Faunenzusammenbrüchen betroffen wurde.

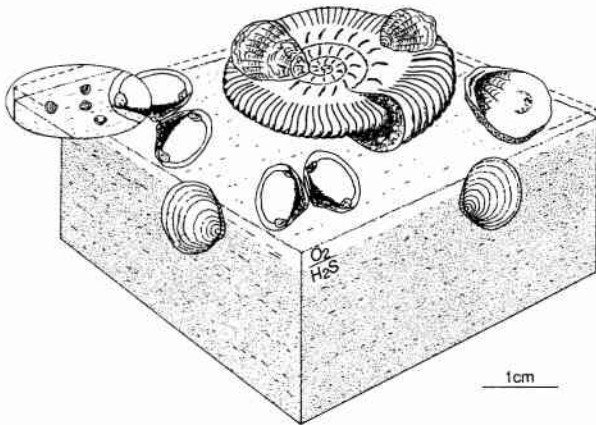


Abb. 29. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Isocyprina minuscula* - *Liostrea multiformis* Assoziation (14). Die O<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>S-Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 29. Sketch of the trophic nucleus of the *Isocyprina minuscula* - *Liostrea multiformis* Assoziation (14). The O<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>S-boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

#### 4.1.15 *Isocyprina minuscula* Assoziation (15)

Diese Assoziation wird von 75 Proben mit 23 Arten und 7 685 Individuen aufgebaut. Der trophische Kern enthält nur eine Art (Abb. 30), nämlich *Isocyprina minuscula* mit 81,9 %.

Die Assoziation wird mit 95,4 % von Bivalven dominiert. Gastropoden (2,5 %), inartikuläre Brachiopoden (1,8 %), Cirripedier (0,1 %), Polychaeten (0,1 %) und dekapode Krebse (0,03 %) sind nur von untergeordneter Bedeutung. Infauna und Semi-Infauna überwiegen sehr deutlich mit 92,5 %, gegenüber der Epifauna mit 7,4 %.

Bei den Ernährungstypen sind Suspensionsfiltrierer bei weitem am häufigsten (95,6 %) vor den unbedeutenden Detritusfressern (3,3 %), Chemosymbionten (1,0 %) und Karnivoren (0,03 %).

Das Nekton wird durch immer wieder vorkommende Reste von Fischknochen und Placoidschuppen belegt. Ammoniten sind im allgemeinen selten.

Die Diversitätswerte ergaben für die Reichhaltigkeit 3,4 mit Schwankungen für die Einzelproben zwischen 1 und 9. Der Wert für die Gleichmäßigkeit liegt bei 1,5.

#### *Isocyprina minuscula* Assoziation (15)

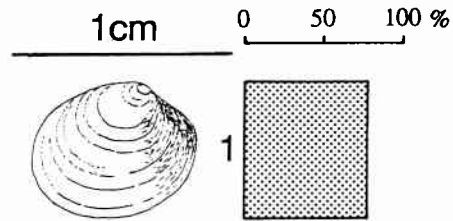


Abb. 30. Trophischer Kern der *Isocyprina minuscula* Assoziation (15). 1: *Isocyprina minuscula*.

Fig. 30. Trophic nucleus of the *Isocyprina minuscula* association (15).

#### Diskussion:

Trotz der 23 Arten, die in der *Isocyprina minuscula* Assoziation auftreten, ist ihr Faunenspektrum mit einem Anteil von 82 % der infaunalen, filtrierenden Muschel *Isocyprina minuscula* nahe monotypisch. Ammoniten sind selten und entsprechend gering ist der Anteil an Epifauna, vor allem der inkrustierenden Auster *Liostrea multiformis* mit 6 %. Detritusfresser spielen mit 3 % ebenfalls praktisch keine Rolle. Wie in Assoziation (15) ist *Isocyprina minuscula* nahezu immer doppelklappig in der Schichtfläche liegend anzutreffen. Die Durchschnittsgröße liegt meist nur bei 5 mm. Neben sehr vielen Larvialschalen sind noch nepionische Stadien in großer Zahl anzutreffen, die oft nur 1 bis 2 mm Größe erreichen. Die Redox-Grenzfläche fiel vermutlich nahezu mit der Substrat/Wasser-Grenzfläche zusammen, verursachte aber durch saisonale Fluktuationen regelmäßige Faunenzusammenbrüche (Abb. 31). Die große Zahl von Larvialschalen und nepionischen Stadien läßt vermuten, daß die Anoxia-Perioden zum Teil viele Monate dauerten, und deshalb die Fauna häufig bereits nach der Larvalphase oder noch während des Juvenilstadiums an Sauerstoffmangel zugrunde ging. Der Lebensraum der *Isocyprina minuscula* Assoziation entsprach damit einem extrem

4-8), scheinen an fehlendem Sauerstoff eingegangen zu sein. Die *Isocyprina minuscula* - *Liostrea multififormis* Assoziation repräsentiert damit einen Lebensraum im poikilo-aeroben Milieu, in dem sich nur noch eine gering diverse Benthosfauna behaupten konnte, die zudem von regelmäßigen Faunenzusammenbrüchen betroffen wurde.

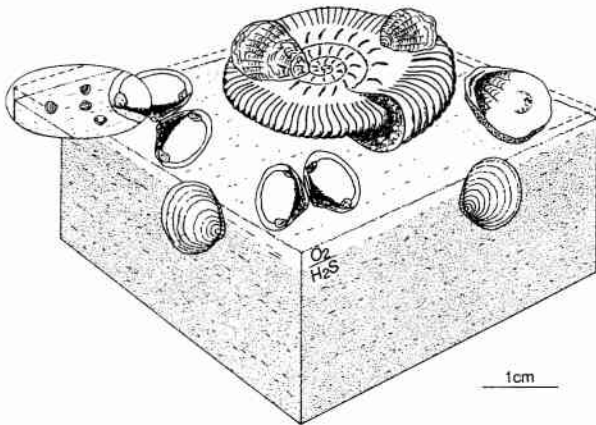


Abb. 29. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Isocyprina minuscula* - *Liostrea multififormis* Assoziation (14). Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 29. Sketch of the trophic nucleus of the *Isocyprina minuscula* - *Liostrea multififormis* Assoziation (14). The  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

#### 4.1.15 *Isocyprina minuscula* Assoziation (15)

Diese Assoziation wird von 75 Proben mit 23 Arten und 7 685 Individuen aufgebaut. Der trophische Kern enthält nur eine Art (Abb. 30), nämlich *Isocyprina minuscula* mit 81,9 %.

Die Assoziation wird mit 95,4 % von Bivalven dominiert. Gastropoden (2,5 %), inartikuläre Brachiopoden (1,8 %), Cirripedier (0,1 %), Polychaeten (0,1 %) und dekapode Krebse (0,03 %) sind nur von untergeordneter Bedeutung. Infauna und Semi-Infauna überwiegen sehr deutlich mit 92,5 %, gegenüber der Epifauna mit 7,4 %.

Bei den Ernährungstypen sind Suspensionsfiltrierer bei weitem am häufigsten (95,6 %) vor den unbedeutenden Detritusfressern (3,3 %), Chemosymbionten (1,0 %) und Karnivoren (0,03 %).

Das Nekton wird durch immer wieder vorkommende Reste von Fischknochen und Placoidschuppen belegt. Ammoniten sind im allgemeinen selten.

Die Diversitätswerte ergaben für die Reichhaltigkeit 3,4 mit Schwankungen für die Einzelproben zwischen 1 und 9. Der Wert für die Gleichmäßigkeit liegt bei 1,5.

#### *Isocyprina minuscula* Assoziation (15)

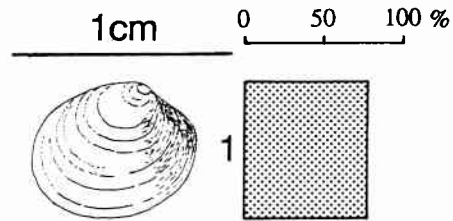


Abb. 30. Trophischer Kern der *Isocyprina minuscula* Assoziation (15). 1: *Isocyprina minuscula*.

Fig. 30. Trophic nucleus of the *Isocyprina minuscula* association (15).

#### Diskussion:

Trotz der 23 Arten, die in der *Isocyprina minuscula* Assoziation auftreten, ist ihr Faunenspektrum mit einem Anteil von 82 % der infaunalen, filtrierenden Muschel *Isocyprina minuscula* nahe monotypisch. Ammoniten sind selten und entsprechend gering ist der Anteil an Epifauna, vor allem der inkrustierenden Auster *Liostrea multififormis* mit 6 %. Detritusfresser spielen mit 3 % ebenfalls praktisch keine Rolle. Wie in Assoziation (15) ist *Isocyprina minuscula* nahezu immer doppelklappig in der Schichtfläche liegend anzutreffen. Die Durchschnittsgröße liegt meist nur bei 5 mm. Neben sehr vielen Larvalschalen sind noch nepionische Stadien in großer Zahl anzutreffen, die oft nur 1 bis 2 mm Größe erreichen. Die Redox-Grenzfläche fiel vermutlich nahezu mit der Substrat/Wasser-Grenzfläche zusammen, verursachte aber durch saisonale Fluktuationen regelmäßige Faunenzusammenbrüche (Abb. 31). Die große Zahl von Larvalschalen und nepionischen Stadien läßt vermuten, daß die Anoxia-Perioden zum Teil viele Monate dauerten, und deshalb die Fauna häufig bereits nach der Larvalphase oder noch während des Juvenilstadiums an Sauerstoffmangel zugrunde ging. Der Lebensraum der *Isocyprina minuscula* Assoziation entsprach damit einem extrem

poikilo-aeroben Milieu. Sehr wahrscheinlich waren die jährlich wiederkehrenden Anoxia-Perioden so ausgedehnt, daß sich im wesentlichen nur noch eine opportunistische Art (*Isocyprina minuscula*) behaupten konnte.

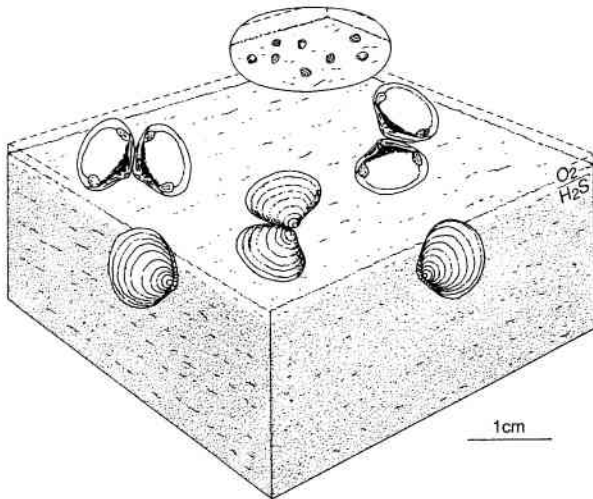


Abb. 31. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Isocyprina minuscula* Assoziation (15). Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittellage an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 31. Sketch of the trophic nucleus of the *Isocyprina minuscula* Assoziation (15). The  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

#### 4.1.16 *Liostrea multiformis* Assoziation (16)

Acht Proben mit acht Arten und 219 Individuen bauen diese Assoziation auf. Der trophische Kern besteht nur aus einer einzigen Art, der zementierenden Auster *Liostrea multiformis* mit 88,5 % (Abb. 32).

Bivalven haben einen Anteil an der Assoziation von 93,1 %. Dagegen sind Brachiopoden (4,6 %) und Gastropoden (2,3 %) weitgehend unbedeutend. Der Anteil an Epifauna ist 90,2 %, setzt sich aber ausschließlich aus Inkrustierern und byssat-festgehefteten Arten zusammen, die vermutlich alle auf Ammoniten lebten. Die Infauna ist nur mit 9,8 % vertreten. Bei den Ernährungstypen überwiegen die Suspensionsfiltrierer mit 96,6 % vor Detritusfressern (2,3 %) und Chemosymbionten (1,1 %).

Nekton ist in Form von Ammoniten sehr reichlich dokumentiert, die häufig beidseitig von *Liostrea multiformis* inkrustiert sind.

Die Diversitätsmessungen ergaben für die Reichhaltigkeit 2,2 mit Schwankungen der Einzelproben zwischen 1 und 4. Die Gleichmäßigkeit beträgt 1,3.

#### *Liostrea multiformis* Assoziation (16)

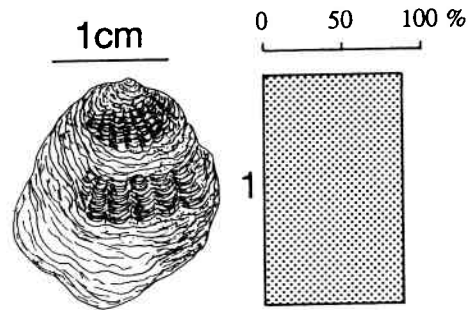


Abb. 32. Trophischer Kern der *Liostrea multiformis* Assoziation (16). 1: *Liostrea multiformis*.

Fig. 32. Trophic nucleus of the *Liostrea multiformis* association (16).

#### Diskussion:

Die *Liostrea multiformis* Assoziation tritt in nicht zusammenhängenden Einzelvorkommen sporadisch innerhalb des Profils auf (Anhang III). Neben der Auster *Liostrea multiformis* mit fast 90 % sind andere Faunenelemente unbedeutend. *Liostrea* kommt entweder noch inkrustiert auf Ammoniten vor oder belegt die gleiche Lebensweise durch Ammonitenxenomorphie an den rechten Klappen. Häufig ist die Besiedlungsdichte auf beiden Seiten der Ammoniten gleich und zudem fehlt oft jegliche Begleitfauna. Die Assoziation ist häufig an Sedimente mit hohem TOC-Gehalt gebunden, in denen gelegentlich Bivalvenlarvalschalen auftreten. Das spricht für eine pseudo-planktische Lebensweise auf lebenden Ammoniten (Abb. 33), oder auf in der Wassersäule driftenden Ammonitengehäusen (vergleiche: SEILACHER 1982, DOYLE & WITHAM 1991). Das Fehlen von adulten Bodenbewohnern belegt langfristige anoxische Verhältnisse am Meeresboden oder zumindest so ausgedehnte saisonale anoxische Perioden, daß sich kein Bodenleben etablieren könnte. Bei einem Teil der Ammoniten ist die Inkrustierung von *Liostrea multiformis*



auf der Oberseite dichter als auf der Unterseite; darüber hinaus ist gelegentlich benthische Begleitfauna in geringer Zahl anzutreffen. Wahrscheinlich wurde, bei etwas besseren Belüftungsbedingungen am Meeresboden, ein Teil der Ammoniten noch durch benthische Inkrustierung überprägt.

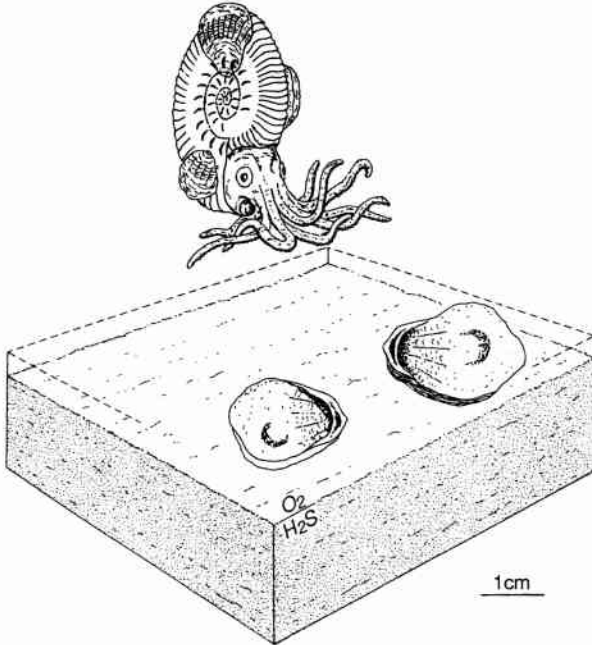


Abb. 33. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Liostrea multiformis* Assoziation (16). Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 33. Sketch of the trophic nucleus of the *Liostrea multiformis* association (16). The  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

#### 4.1.17 *Aulacomyella abadiensis* Assoziation (17)

32 Proben, neun Arten und 1 662 Individuen wurden zu dieser Assoziation zusammengefaßt. Im trophischen Kern ist nur *Aulacomyella abadiensis* mit 93,2 % enthalten (Abb. 34).

97,5 % der Fauna dieser Assoziation wird von den Bivalven gestellt. Brachiopoden mit 2,3 % und Gastropoden mit 0,2 % sind unbedeutend. Die Epifauna dominiert bei weitem mit 95,6 %, allerdings wird für *Aulacomyella* neben der benthischen Lebensweise (z. B. DOYLE & WHITHAM 1991; KELLY & DOYLE 1991) auch eine pseudoplanktische Lebens-

weise (FRENEIX & QUESNE 1985; SCHUMANN 1988) erwogen. Eine teleplanische Larvalentwicklung oder ein fakultativ holopelagischer Lebenszyklus durch eine pädomorpe Entwicklung ist ebenfalls denkbar (siehe Diskussion; OSCHMANN 1994). Semi-Infafauna und Infafauna sind mit 4,4 % nur von untergeordneter Bedeutung. Noch auffälliger ist der Trend bei den Ernährungstypen. Suspensionsfiltrierer überwiegen bei weitem mit 99,8 % gegenüber 0,2 % Detritusfressern.

#### *Aulacomyella abadiensis* Assoziation (17)

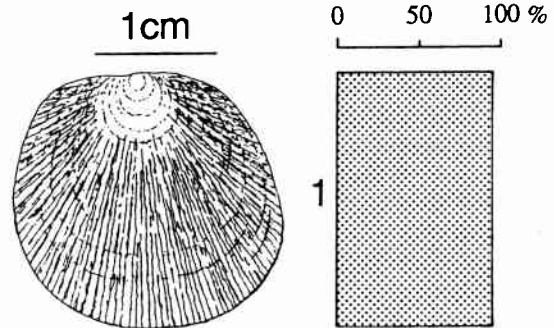


Abb. 34. Trophischer Kern der *Aulacomyella abadiensis* Assoziation (17). 1: *Aulacomyella abadiensis*.

Fig. 34. Trophic nucleus of the *Aulacomyella abadiensis* association (17).

Die Diversitätswerte ergaben für die Reichhaltigkeit 1,6 mit Schwankungen für die Einzelproben zwischen 1 und 5. Der Wert für die Gleichmäßigkeit liegt bei 1,1.

#### Diskussion:

*Aulacomyella abadiensis* tritt auch in anderen Assoziationen auf, allerdings, mit Ausnahme von Assoziation (2), in unbedeutenden Mengen. Die *Aulacomyella abadiensis* Assoziation kommt nie durchgehend über einige dm vor wie andere Assoziationen, sondern immer nur als etwa 1 mm feine Schillage. Die TOC-Werte des Sediments sind z. T. niedrig, erreichen aber auch Werte über 10 %, bei denen normalerweise kein Benthos mehr vorkommt. Begleitfauna fehlt häufig, z. T. sind aber die dünnen *Aulacomyella*-Lagen als Einschaltungen in anderen Assoziationen anzutreffen.

*Aulacomyella* tritt in zwei deutlich getrennten

Größenklassen auf (Abb. 35). Zum einen wird *Aulacomyella* 2 bis 3 cm groß. Offensichtlich gelang es Larvenschwärmen von *Aulacomyella abadiensis* belüftete Verhältnisse am Meeresboden zur Besiedlung zu nutzen.

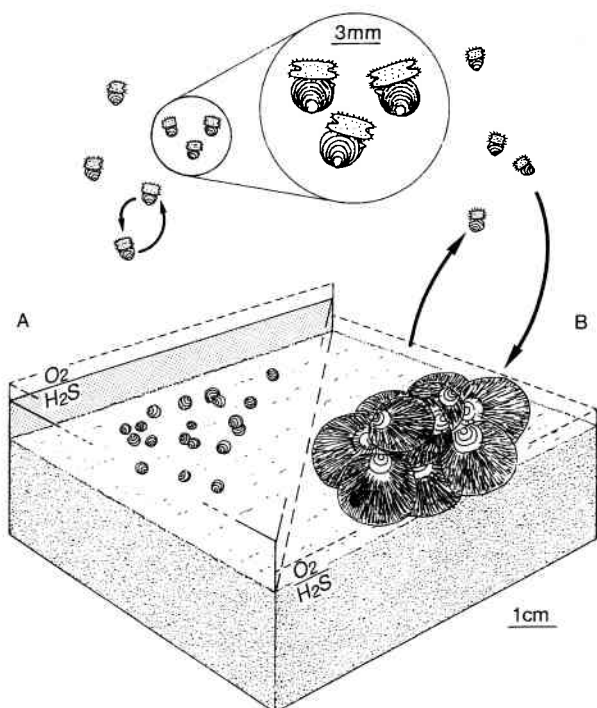


Abb. 35. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Aulacomyella abadiensis* Assoziation (17). Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 35. Sketch of the trophic nucleus of the *Aulacomyella abadiensis* Assoziation (17). The  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

Die zweite Größenklasse, in der *Aulacomyella abadiensis* vorkommt, erreicht nur 3 mm. Die Formen weisen frühjuvenile Merkmale auf (z. B. FRENEIX & QUESNE 1985) und sind von der Größe und Morphologie auffallend ähnlich zu der verwandten unter- und mitteljurassischen Muschel *Bositra*. In OSCHMANN (1993, 1994) wird für *Bositra* eine teleplanische Larvalentwicklung mit bis zu 3 mm großen Larven oder möglicherweise sogar ein fakultativer, paedomorpher, holopelagischer Lebenszyklus postuliert, bei dem die Geschlechtsreife noch während der planktischen Larvalphase erreicht wird. Sowohl die

teleplanische Larvalentwicklung, wie der holopelagische Lebenszyklus würden das Vorkommen von *Aulacomyella* in unterschiedlichen Größenklassen erklären. Bei langanhaltenden Anoxia-Perioden sammeln sich am Meeresboden nur die kleinen Schalen der teleplanischen Larven bzw. der holopelagischen Formen (Abb. 35 A), während bei ausreichender Belüftung im Benthosmilieu Larven den Meeresboden besiedeln und sich nach der Metamorphose zu benthischen Adultformen entwickeln (Abb. 35 B).

Im Gegensatz zu *Bositra*, die z. B. im Toarc im Bereich von einigen Metern durchgehend in gewaltigen Mengen vorkommt, ist *Aulacomyella* in beiden Größenklassen streng horizontgebunden und tritt nur in mm-feinen Lagen auf, die in unregelmäßigen Abständen aufeinander folgen. Das spricht eher für eine episodische Besiedlung von teleplanischen Larvenschwärmen. Unklar ist dann allerdings, warum die beiden Größenklassen so strikt getrennt sind und kein Kontinuum (oder eine bimodale Verteilung vorliegt) in dem auch Kümmerformen und nepionische Stadien enthalten sind (vergleiche Assoziation 15). Für eine pseudoplanktische Lebensweise gibt es hier keine Anhaltspunkte. Zum einen kommt *Aulacomyella* nie in Verbindung mit Treibholz oder einem anderen "Floß" vor, zum anderen ist das Vorkommen in strikt getrennten Größenklassen damit nicht zu erklären.

#### 4.2 Faunenvergesellschaftungen der Bohrung Eberston

Bei einer Bohrteufe von 35 m und flacher nimmt die Qualität des Kernmaterials in der Bohrung Eberston deutlich ab. Möglicherweise macht sich hier der Einfluß von Grundwasser bemerkbar. Die überwiegend tonigen Gesteine sind gequollen und oft nicht mehr im Schichtverband, der Fauneninhalt ist dadurch größtenteils zerstört. Um Proben mit ausreichenden Individuenzahlen zu gewinnen, mußten Schichtpakete von bis zu 5 m Mächtigkeit zusammengefaßt werden. Diese Proben geben nur noch ein über sehr lange Zeiträume gemitteltes Faunenspektrum wieder und repräsentieren keine ehemaligen Lebensgemeinschaften im strengen Sinn (vergleiche FÜRSTICH 1984). Da die Proben ein anderes Faunenspektrum als die bisher beschriebenen Assoziationen aufweisen, wurden sie in

Faunenvergesellschaftungen zusammengefaßt, um wenigstens näherungsweise Angaben über die Entwicklung im obersten Teil des Kimmeridge Clay von Yorkshire machen zu können.

**4.2.1 *Liostrea multiformis* - *Lingula ovalis* Vergesellschaftung (A)**

Die Vergesellschaftung wird aus vier Proben, sieben Arten und 104 Individuen gebildet. Im trophischen Kern sind drei Arten enthalten (Abb. 36), *Isocyprina minuscula* mit 34,6 %, *Liostrea multiformis* (30,7 %) und *Lingula ovalis* (21,2 %).

*Liostrea multiformis*/*Lingula ovalis* Vergesellschaftung (A)

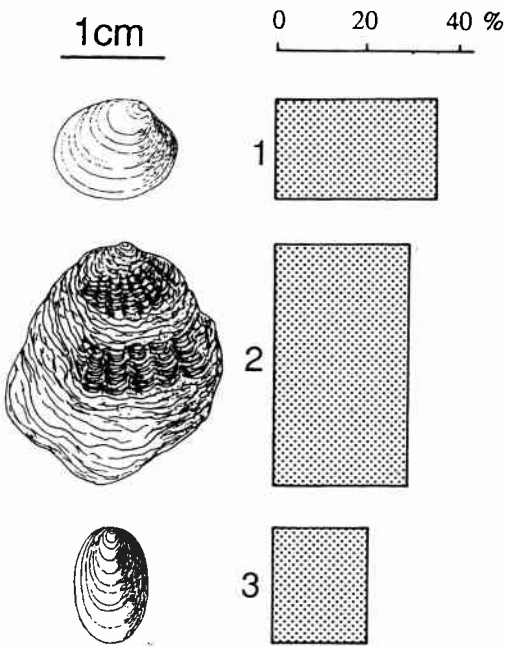


Abb. 36. Trophischer Kern der *Liostrea multiformis* - *Lingula ovalis* Vergesellschaftung (A). 1: *Isocyprina minuscula*; 2: *Liostrea multiformis*; 3: *Lingula ovalis*.

Fig. 36. Trophic nucleus of the *Liostrea multiformis* - *Lingula ovalis* assemblage (A).

Die Fauna setzt sich zu 78,8 % aus Bivalven und zu 21,2 % aus Brachiopoden zusammen. Der Anteil an Epifauna beträgt 44,2 % gegenüber 55,8 % Infauna. Bei den Ernährungstypen treten nur Filtrierer auf.

Nekton ist in der Vergesellschaftung durch Ammoniten und erstmals häufig auftretenden Belemniten

belegt. Die Ammoniten sind oft von *Liostrea* inkrustiert.

Diversitätsbestimmungen ergaben für die Reichhaltigkeit den Mittelwert 4, die Werte der Einzelproben lagen zwischen 3 und 5. Der Wert für die Gleichmäßigkeit beträgt 2,5.

Diskussion:

Die Vergesellschaftung zeigt in ihrem Artenspektrum, in ihrer Zusammensetzung und in den Diversitätswerten Ähnlichkeiten zu den Assoziationen (9) bis (12) und (14). Vermutlich charakterisiert sie einen ähnlichen Lebensraum mit stark herabgesetzten Sauerstoffwerten und einer ausgeprägten saisonalen Fluktuation (Abb. 37). Die Infauna ist kleinwüchsig, und *Isocyprina minuscula* und *Lingula ovalis* liegen fast ausschließlich in der Schichtfläche eingebettet doppelklappig vor (cf. Taf. 12, Fig. 3-5, 7; Taf. 13, Fig. 9, 10), was ein Herauswandern aus dem Substrat und Faunenzusammenbrüche belegt. Larvialschalen sind wegen der schlechten Erhaltungsqualität nicht vorhanden.

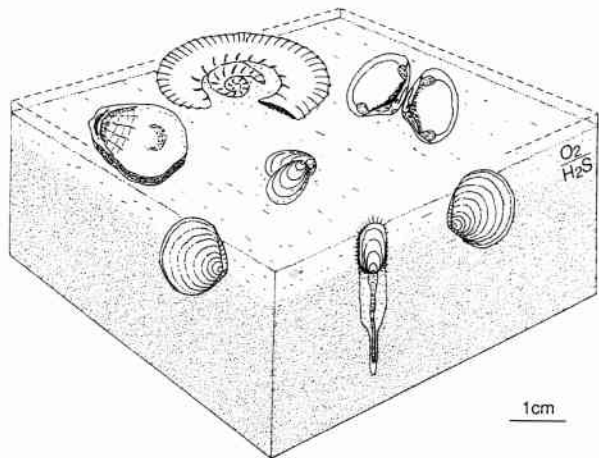


Abb. 37. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Liostrea multiformis* - *Lingula ovalis* Vergesellschaftung (A). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 36. Die O<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>S-Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 37. Sketch of the trophic nucleus of the *Liostrea multiformis* - *Lingula ovalis* assemblage (A). For species composition see Fig. 36; the O<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>S-boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

Eine Zuordnung der *Liostrea multiformis* - *Lingula ovalis* Vergesellschaftung zu einem poikilo-aeroben Milieu mit regelmäßigen Faunenzusammenbrüchen ist daher gerechtfertigt.

#### 4.2.2 *Lingula ovalis* Vergesellschaftung (B)

Drei Proben, fünf Arten und 199 Individuen bauen diese Vergesellschaftung auf. Der trophische Kern besteht lediglich aus zwei Arten (Abb. 38), nämlich: *Lingula ovalis* mit 60,3 % und *Liostrea multiformis* mit 28,1 %.

Die Fauna setzt sich zu 60,3 % aus inartikulaten Brachiopoden, zu 39,2 % aus Bivalven und zu 0,5 % aus Cirripediern zusammen. Infauna dominiert mit 60,3 % vor der Epifauna mit 39,7 %. Bei den Ernährungstypen sind ausschließlich Suspensionsfiltrierer vorhanden.

#### *Lingula ovalis* Vergesellschaftung (B)

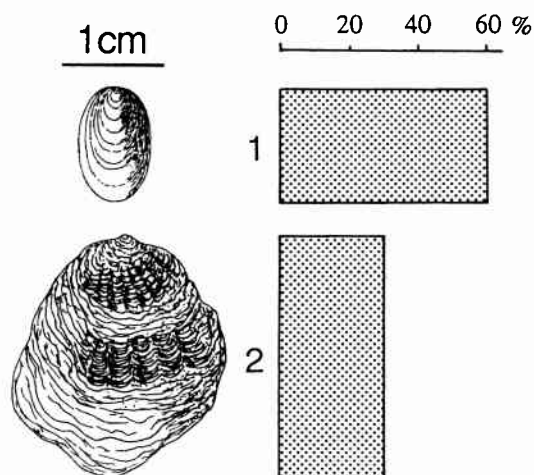


Abb. 38. Trophischer Kern der *Lingula ovalis* Vergesellschaftung (B). 1: *Lingula ovalis*; 2: *Liostrea multiformis*.

Fig. 38. Trophic nucleus of the *Lingula ovalis* assemblage (B).

Nekton ist durch wenige Ammoniten, aber durch viele Belemniten belegt.

Diversitätsbestimmungen ergaben für die Reichhaltigkeit den Mittelwert 2,6, die Werte für die Einzelproben schwankten zwischen 2 und 4. Der Wert für die Gleichmäßigkeit beträgt 2,2.

#### Diskussion:

Es ist auffällig, daß in der Vergesellschaftung nur phosphatische und kalzitische Schalen bei den Benthosorganismen vorhanden sind. Eine diagenetische Verzerrung des Faunenspektrums durch selektive Aragonitlösung ist daher wahrscheinlich. Ammoniten, die ebenfalls aragonitschalig sind, kommen zwar in wenigen Exemplaren vor, allerdings durchwegs als schlecht erhaltene Abdrücke. Die Interpretation der Vergesellschaftung ist deshalb problematisch, auch die Diversitätswerte sind möglicherweise höher anzusetzen.

Die Vergesellschaftung (B) ist der Assoziation (27) der Bohrung Reighton sehr ähnlich (siehe dort) und repräsentiert ebenso wie diese ein poikilo-aerobes Milieu, in dem sich vermutlich regelmäßige Faunenzusammenbrüche ereigneten.

#### 4.2.3 *Lingula ovalis* - *Buchia mosquensis* Vergesellschaftung (C)

Drei Proben mit neun Arten und 116 Individuen bauen die Vergesellschaftung auf. Der trophische Kern enthält fünf Arten (Abb. 39): *Lingula ovalis* (24,9 %), *Liostrea multiformis* (20,8 %), die epifaunal-byssate Muschel *Buchia mosquensis* (13,7 %), die tiefgrabende Muschel *Pleuromya uniformis* (12,1 %) und die semi-infaunale Muschel *Grammatodon schourovskii* (10,3 %).

Die Fauna wird zu 74,2 % aus Bivalven, zu 24,9 % aus inartikulaten Brachiopoden und zu 0,9 % aus Cirripediern gebildet. Der Anteil an Epifauna beträgt 44,1 %, die Semi-Infauna und Infauna dominiert mit 55,9 %. Bei den Ernährungstypen überwiegen Suspensionsfiltrierer deutlich mit 93,1 % vor Detritusfressern mit 6,8 %.

Nekton ist durch viele Belemniten und durch Ammoniten belegt.

Diversitätsbestimmungen ergaben für die Reichhaltigkeit den Mittelwert 7, die Werte für die Einzelproben lagen zwischen 6 und 8. Der Wert für die Gleichmäßigkeit beträgt 6,2.

#### Diskussion:

Obwohl die *Lingula ovalis* - *Buchia mosquensis* Vergesellschaftung sich nur auf drei statistisch

schlecht abgesicherte Proben stützt, ist ihr Interpretationswert zweifelsfrei. Zum einen schließt das Auftreten von *Nucinella birkelundi* mit 6,8 %, einer protobranchen, detritusfressenden Muschel mit lezithotrophen Larvaltypus, sehr niedrige und stark fluktu-

### *Lingula ovalis*/*Buchia mosquensis* Vergesellschaftung (C)

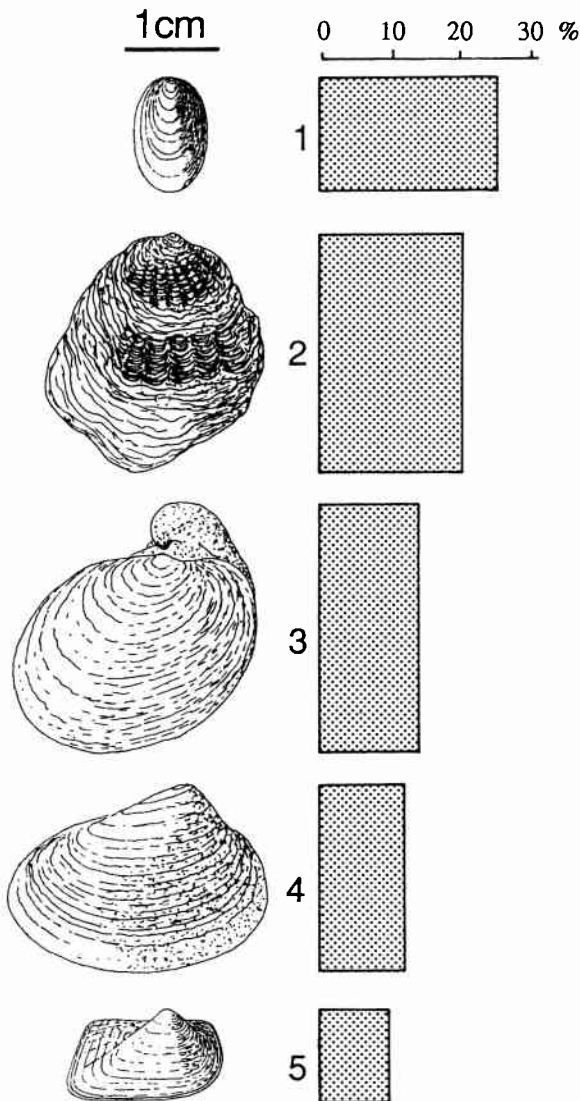


Abb. 39. Trophischer Kern der *Lingula ovalis* - *Buchia mosquensis* Vergesellschaftung (C). 1: *Lingula ovalis*, 2: *Liostrea multiformis*, 3: *Buchia mosquensis*, 4: *Pleuromya uniformis*, 5: *Grammatodon schourovskii*.

Fig. 39. Trophic nucleus of the *Lingula ovalis* - *Buchia mosquensis* assemblage (C).

ierende Sauerstoffwerte aus. Zum anderen belegen tiefgrabende, filtrierende Muscheln (*Pleuromya uniformis*), die erstmalig in der Bohrung Ebberston in größerer Häufigkeit (12,1 %) vorkommen, daß die Redox-Grenzfläche sicherlich einige cm tief im Substrat lag und auch keinen ausgeprägten Schwankungen unterworfen war (Abb. 40). Die Diversitätswerte sind trotz der Seltenheit und der schlechten Erhaltung der Fauna in den obersten Metern der Bohrung Ebberston erstaunlich hoch. Der Lebensraum der *Lingula ovalis* - *Buchia mosquensis* Vergesellschaftung repräsentiert demnach ein normal belüftetes oxisches Milieu, in dem die Sauerstoffwerte höher als in den meisten anderen Assoziationen und Vergesellschaftungen gelegen haben.

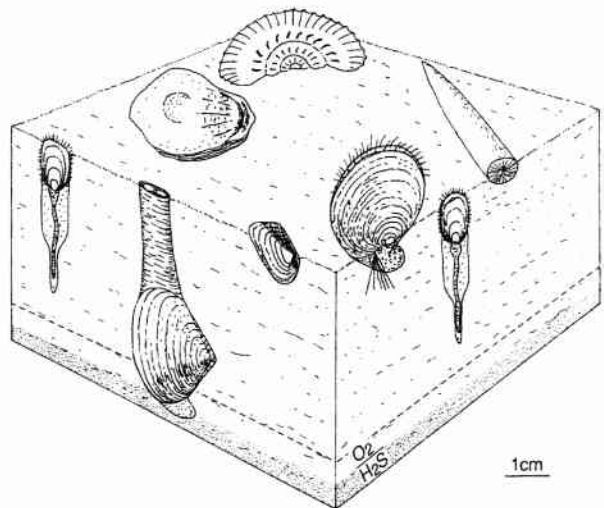


Abb. 40. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Lingula ovalis* - *Buchia mosquensis* Vergesellschaftung (C). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 38. Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 40. Sketch of the trophic nucleus of the *Lingula ovalis* - *Buchia mosquensis* assemblage (C). For species composition see Fig. 39; the  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

#### 4.3 Assoziationen der Bohrung Reighton

Die Auswertung der Proben und der Clusteranalyse der Bohrung Reighton ergab 10 Assoziationen und eine Vergesellschaftung, von denen die Assoziation 27 mit Vergesellschaftung B sehr große Ähnlichkeiten

zeigt, und Assoziation 28 mit Assoziation 15 und Vergesellschaftung D mit Assoziation 16 identisch sind. Anklänge oder entferntere Ähnlichkeiten zu Assoziationen der Bohrung Ebberston sind häufiger feststellbar und werden bei den jeweiligen Assoziationen besprochen.

#### 4.3.1 *Tetraserpula tetragona* Assoziation (18)

Die Assoziation besteht aus 6 Proben, die in 2 bis 5 cm schmalen Horizonten an der Basis des Profils angetroffen wurden. Zum Teil zementierende, überwiegend aber unzementiert-verflochtene, monospezifische Vorkommen von *Tetraserpula tetragona* bilden ein Dickicht (Abb. 41 und 42, Taf. 15, Fig. 1-3). Der Beginn eines solchen Dickichts ist an ein Schalenpflaster gebunden, auf dem die erste Lage von *Tetraserpula tetragona* zementiert. Die Zahl der vorhandenen Individuen ist nur schätzbar und beläuft sich auf etwa 1000.

#### *Tetraserpula tetragona* Assoziation (18)

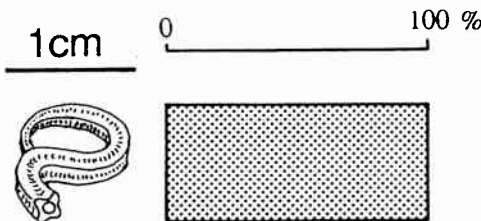


Abb. 41. Trophischer Kern der *Tetraserpula tetragona* Assoziation (18).

Fig. 41. Trophic nucleus of the *Tetraserpula tetragona* association.

#### Diskussion:

Die monotypische *Tetraserpula tetragona* Assoziation brauchte offensichtlich zu ihrer Entstehung ein Hartsubstrat in Form eines Schalenpflasters auf dem die erste Lage Serpuliden inkrustierte. Beim weiteren Wuchs des Dickichts, das im unkompaktierten Zustand vielleicht einige dm hoch war, genügte ein Zementieren im frühjuvenilen Stadium, um ausreichend Stabilität zu gewährleisten (Taf. 15, Fig. 3). Rezenten Serpuliden-Massenvorkommen (z. B. BOSENSE 1979; TEN HOVE 1979) zeigen eine analoge Art der Dickicht-Bildung, kommen allerdings überwiegend in

brackischen und hypersalinen Lagunen vor. Ammoniten, die in den darunter und darüber folgenden Schichten auftreten, lassen abweichende Salinitätswerte hier ausschließen. Vermutlich stellen die Serpuliden-Massenvorkommen kurzlebige (? einige 10er bis 100er Jahre) Assoziationen dar, die sich überwiegend durch asexuelle Reproduktion bildeten (Abb. 42). Die vergesellschafteten Assoziationen ((19), (20), (21), (22)) repräsentieren normaloxische bis schwach poikilo-oxische Bedingungen und lassen ähnliches auch für die *Tetraserpula tetragona* Assoziation postulieren. Die rezenten Massenvorkommen stoßen bei Sauerstoffmangel ebenfalls an ihre Verbreitungsgrenze.

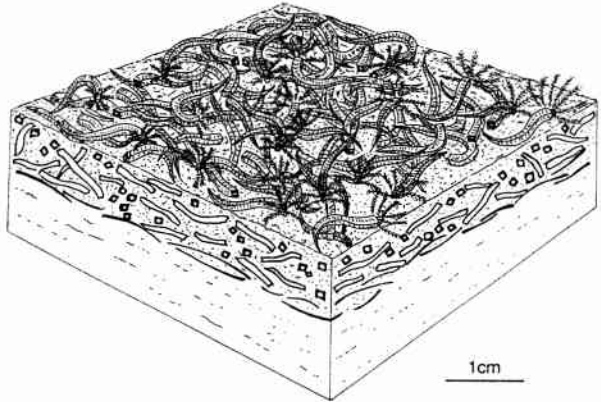


Abb. 42. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Tetraserpula tetragona* Assoziation (18).

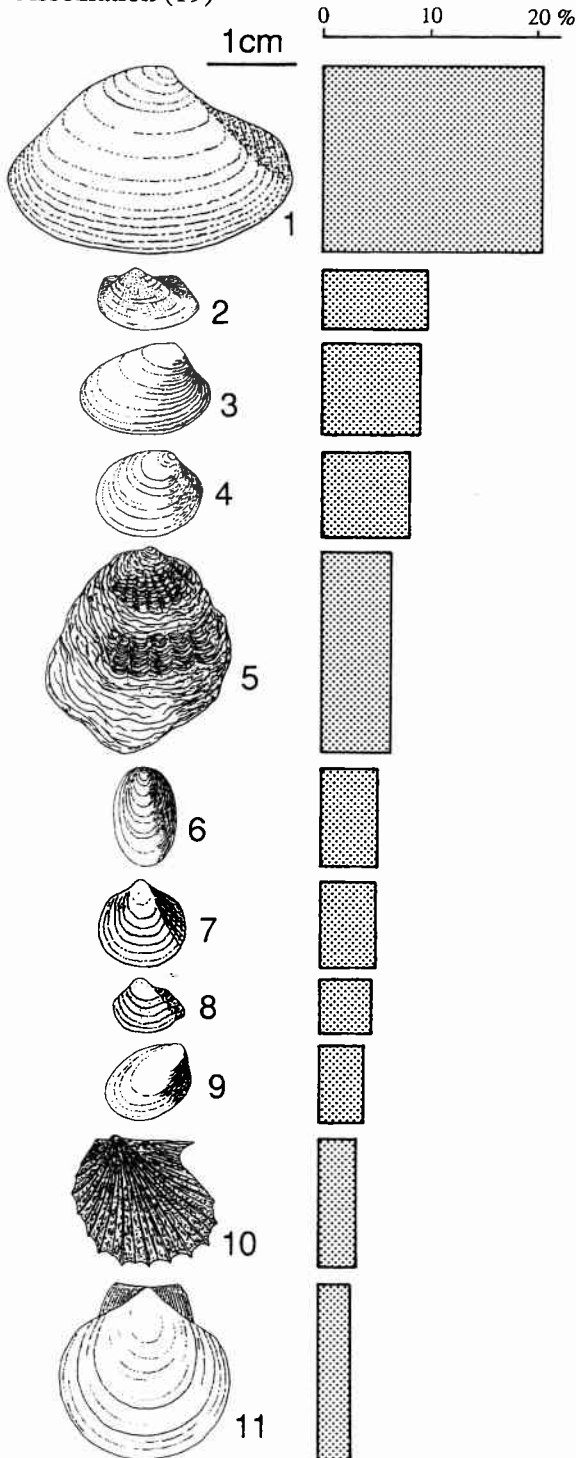
Fig. 42. Sketch of the trophic nucleus of the *Tetraserpula tetragona* association (18).

#### 4.3.2 *Thracia depressa* - *Grammatodon longipunctatus* Assoziation (19)

Die Assoziation setzt sich aus 25 Proben mit 31 Arten zusammen. Im trophischen Kern (Abb. 43) sind 11 Arten, die von *Thracia depressa* mit 20,5 % dominiert werden. Weitere Faunenelemente sind infaunale und semi-infaunale Muscheln *Grammatodon longipunctatus* (9,9 %), *Isocyprina minuscula* (8,1 %), *Protocardia morinica* (5,1 %) und *Corbulomima suprajurensis* (4,9 %) als Filtrierer, *Palaeonucula menkii* (9,2 %) und *Nucinella birkelundi* (4,1 %) als Substratfresser, die filtrierenden, epifaunalen Muscheln, *Liostrea multiformis* (6,5 %) als Zementierer, sowie *Entolium corneolum* (3,6 %) und *Oxytoma inequivalve* (3,3 %) als byssate Formen. Daneben tritt noch der inartikulate, infaunale Brachiopode *Lingula ovalis* (5,3 %) auf.

Die Assoziation besteht zu 89,7 % aus Bivalven, zu 5,3 % aus Brachiopoden, zu 2,8 % aus Gastropoden und zu 2,2 % aus Serpuliden. Semi-Infafauna und Infauna dominieren stark mit 83,4 %

*Thracia depressa*/*Grammatodon longipunctatus*  
Assoziation (19)



gegenüber 16,6 % Epifauna. Suspensionsfiltrierer stellen 83,6%, Detritusfresser 16,1 %, Chemosymbionten sind mit 0,3 % unbedeutend.

Ammoniten als Vertreter des Nekton sind häufig und z. T. von *Liostrea multiformis* inkrustiert. Die Diversitätswerte sind die höchsten aller Assoziationen und betragen für die Reichhaltigkeit 8,8 mit Schwankungen für die Einzelproben von 6-15. Die Gleichmäßigkeit beträgt 11,5.

Diskussion:

Die *Thracia depressa* - *Grammatodon longipunctatus* Assoziation (Abb. 44) ist typisch für Weichböden, was an dem hohen Anteil an Infauna und Semi-Infafauna erkennbar ist. Epifauna war entweder an den, am bodenliegenden, Ammonitengehäusen festgewachsen (z. B. *Liostrea*), oder vermutlich an ihnen mit dem Byssus befestigt (*Oxytoma inequivale*) oder frei auf dem Substrat liegend (*Entolium corneolum*). Organische Substanz im Substrat war reichlich vorhanden, wie der Anteil von fast 17% an Detritusfressern erkennen läßt.

Trotz des organischen Materials war der Sauerstoffgehalt am Meeresboden und im Substrat hoch. Neben der sehr hohen Diversität und Densität spricht der Anteil an protobranchen Muscheln mit lezithotrophem Larvaltypus und die tiefgrabende Muschel *Thracia depressa* für gut belüftete Verhältnisse. Die Schalen von *Thracia* klaffen am Hinterende auch in geschlossenem Zustand. Bei einer Grabtiefe unter die Redoxgrenze wären damit die Siphonen und Teile des Mantels dem toxischen  $H_2S$  ausgesetzt. Das Vorkommen von *Thracia* spricht somit für eine relativ tief liegende Redoxgrenze.

Abb. 43. Trophischer Kern der *Thracia depressa* - *Grammatodon longipunctatus* Assoziation (19). 1: *Thracia depressa*; 2: *Grammatodon longipunctatus*; 3: *Palaeonucula menkii*; 4: *Isocyprina minuscula*; 5: *Liostrea multiformis*; 6: *Lingula ovalis*; 7: *Protocardia morinica*; 8: *Corbulomima suprajurensis*; 9: *Nucinella birkelundi*; 10: *Entolium corneolum*; 11: *Oxytoma inequivale*.

Fig. 43. Trophic nucleus of the *Thracia depressa* - *Grammatodon longipunctatus* association (19).



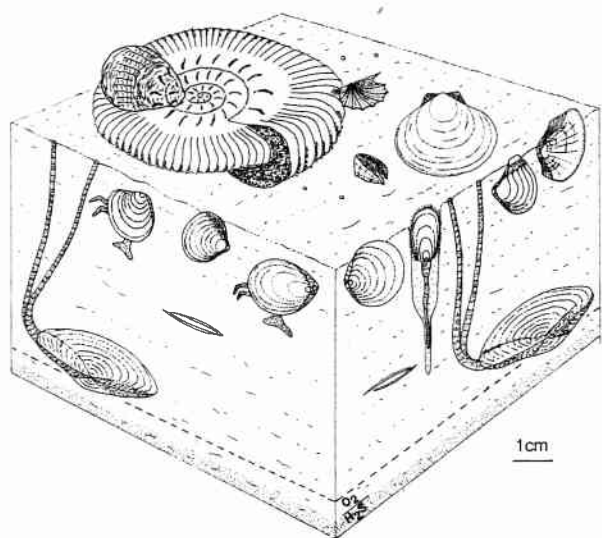


Abb. 44. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Thracia depressa* - *Grammatodon longipunctatus* Assoziation (19). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 43. Die O<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>S-Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittellposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 44. Sketch of the trophic nucleus of the *Thracia depressa* - *Grammatodon longipunctatus* association (19). For species composition see Fig. 43; the O<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>S-boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

### 4.3.3 *Quadrinervus mosensis* - *Tetraserpula tetragona* Assoziation (20)

Drei Proben mit 22 Arten und 223 Individuen wurden zu dieser Assoziation zusammengefaßt. Im trophischen Kern (Abb. 45) kommen acht Arten vor, von denen der infaunale, detritusfressende Gastropode *Quadrinervus mosensis* mit 26 % dominiert. Sechs weitere Arten sind Muscheln, bei der Epifauna *Liostrea multiformis* (12,1 %), *Radulopecten fibrosus* (4,9 %) und *Camptonectes auritus* (4,3 %), bei der Infauna *Isocyprina minuscula* (8,5 %), *Corbulomima suprajurensis* (7,2 %) und *Nucinella birkelundi* (6,7 %). Zusätzlich tritt noch der Serpulide *Tetraserpula tetragona* (10,8 %) auf.

59,3 % der Assoziation werden aus Bivalven gebildet, 26 % aus Gastropoden und 10,8 % aus Serpuliden. Brachiopoden (3,5 %) und Echinodermen (0,4 %) sind weitgehend unbedeutend. Semi-Infauna dominiert mit 66,4 % gegenüber der Epifauna mit

### *Quadrinervus mosensis*/*Tetraserpula tetragona* Assoziation (20)

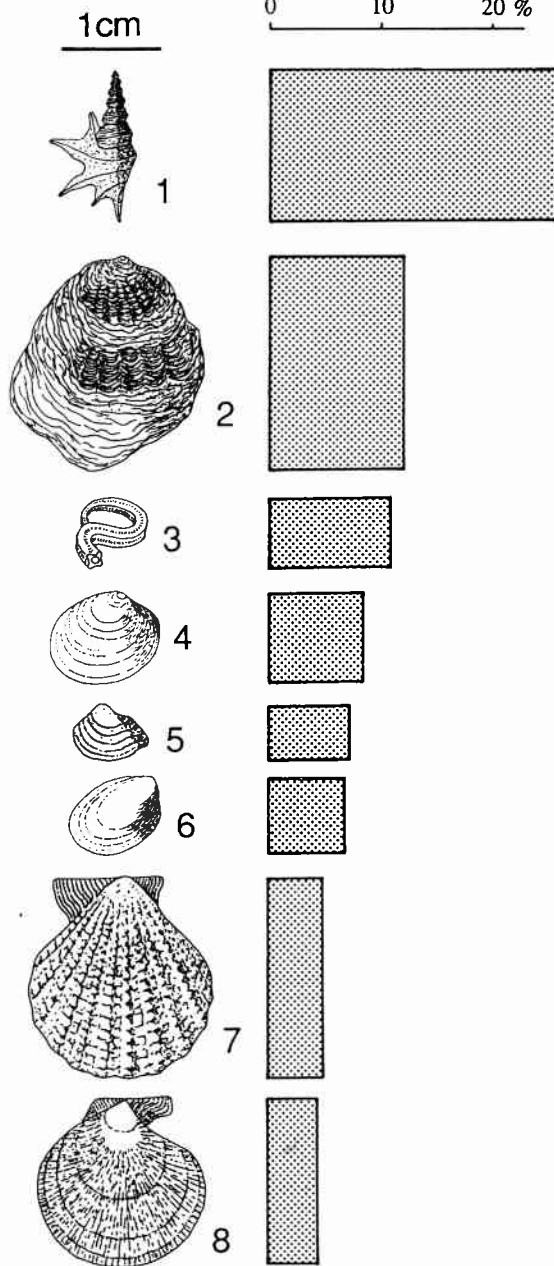


Abb. 45. Trophischer Kern der *Quadrinervus mosensis* - *Tetraserpula tetragona* Assoziation (20). 1: *Quadrinervus mosensis*; 2: *Liostrea multiformis*; 3: *Tetraserpula tetragona*; 4: *Isocyprina minuscula*; 5: *Corbulomima suprajurensis*; 6: *Nucinella birkelundi*; 7: *Radulopecten fibrosus*; 8: *Camptonectes auritus*.

Fig. 45. Trophic nucleus of the *Quadrinervus mosensis* - *Tetraserpula tetragona* association (20).

33,6 %. Bei den Ernährungstypen überwiegen die Suspensionsfiltrierer mit 58,4 %, allerdings ist der



dominieren. Die infaunal-filtrierende Muschel *Isocyprina implicata* (8%), die zementierende *Auster Liostrea multiformis*, der epifaunal detritusfressende Gastropode *Procerithium* sp. (6,2%) und die semi-infaunale Muschel *Grammatodon longipunctatus* (5,4%) sind die weiteren Formen.

In der Assoziation dominieren Bivalven mit 88,9% vor Gastropoden mit 10,5% und den unbedeutenden Brachiopoden (0,6%). Semi-Infauna und Infauna überwiegen bei weitem mit 86,2% vor der Epifauna (13,8%). Bei der Ernährungsweise überwiegen die Suspensionsfiltrierer (85,8%), Detritusfresser sind aber mit 14,2% noch deutlich vorhanden.

Nekton ist durch Ammoniten repräsentiert, die z. T. von *Liostrea multiformis* bewachsen sind. Diversitätsmessungen ergaben für die Gleichmäßigkeit einen Wert von 5,3 und für die Reichhaltigkeit einen Mittelwert von 6,2. Die Werte für die Einzelproben streuten zwischen 4 und 16.

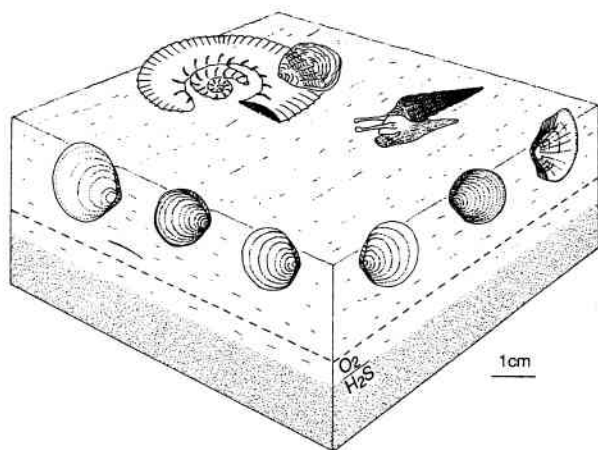


Abb. 48. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Isocyprina minuscula* - *Nicaniella extensa* Assoziation (21). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 47. Die O<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>S-Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 48. Sketch of the trophic nucleus of the *Isocyprina minuscula* - *Nicaniella extensa* association (21). For species composition see Fig. 47; the O<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>S-boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

Diskussion:

Auch die *Isocyprina minuscula* - *Nicaniella extensa* zeigt Anklänge an die Assoziation (4) und weist auch

vergleichbare Diversitätswerte auf. Das ermöglicht eine Zuordnung zu einem schwach poikilo-aeroben Milieu, in dem die Lebensmöglichkeiten für Epifauna und flachgrabende Infauna noch relativ stabil waren (Abb. 48). Das nahezu völlige Fehlen von tiefgrabender Infauna zeigt aber, daß die Redoxgrenze bereits wenige cm unter der Substrat/Wassergrenzfläche gelegen hat.

*Oxytoma inaequivalve*/*Tetraserpula tetragona* Assoziation (22)

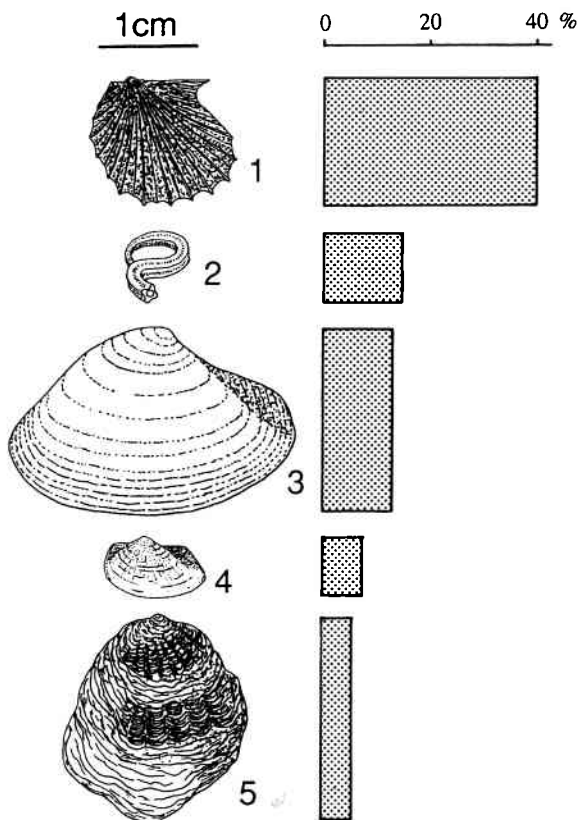


Abb. 49. Trophischer Kern der *Oxytoma inaequivalve* - *Tetraserpula tetragona* Assoziation (22). 1: *Oxytoma inaequivalve*; 2: *Tetraserpula tetragona*; 3: *Thracia depressa*; 4: *Grammatodon longipunctatus*; 5: *Liostrea multiformis*.

Fig. 49. Trophic nucleus of the *Oxytoma inaequivalve* - *Tetraserpula tetragona* association (22).

4.3.5 *Oxytoma inaequivalve* - *Tetraserpula tetragona* Assoziation (22)

13 Proben, 23 Arten und 1437 Individuen bauen diese Assoziation auf. Der trophische Kern enthält 5 Arten (Abb. 49), von denen *Oxytoma inaequivalve* mit 40,3% dominiert. Weiterhin sind enthalten der Serpu-

Anteil an Detritusfressern mit 41,6 % hoch, verglichen mit anderen Assoziationen.

Nekton in Form von Ammoniten ist in allen Proben der Assoziation häufig. Oft ist die Oberseite der Ammoniten mit *Liostrea multiformis* inkrustiert. Isoliert auftretende rechte Klappen von *Liostrea* belegen durch ihren Xenomorphismus, daß sie ebenfalls auf Ammoniten aufgewachsen waren.

Diversitätsbestimmungen ergaben für die Reichhaltigkeit einen Mittelwert von 9, der bei den Einzelproben von 7 bis 11 streute. Der Wert für die Gleichmäßigkeit beträgt 8,3.

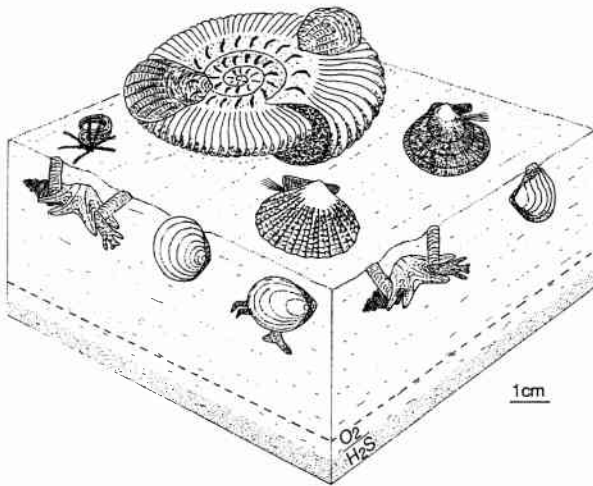


Abb. 46. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Quadrinervus mosensis* - *Tetraserpula tetragona* Assoziation (20). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 45. Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 46. Sketch of the trophic nucleus of the *Quadrinervus mosensis* - *Tetraserpula tetragona* association (20). For species composition see Fig. 45; the  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

#### Diskussion:

Die *Quadrinervus mosensis* - *Tetraserpula tetragona* Assoziation (Abb. 46) zeigt im trophischen Kern entfernt Ähnlichkeiten mit Assoziation (4), die dem schwach poikilo-aeroben Bereich mit etwas herabgesetzten Sauerstoffwerten zugeordnet wurde. Tiefgrabende Formen sind hier zwar nur in geringer Zahl vorhanden, aber die deutlich größere Zahl der Arten im trophischen Kern und die höhere Diversität sprechen

hier für normal oxische Verhältnisse, ähnlich wie bei Assoziation (19), mit der sie sich in der Verbreitung abwechselt.

#### *Isocyprina minuscula/Nicaniella extensa* Assoziation (21)

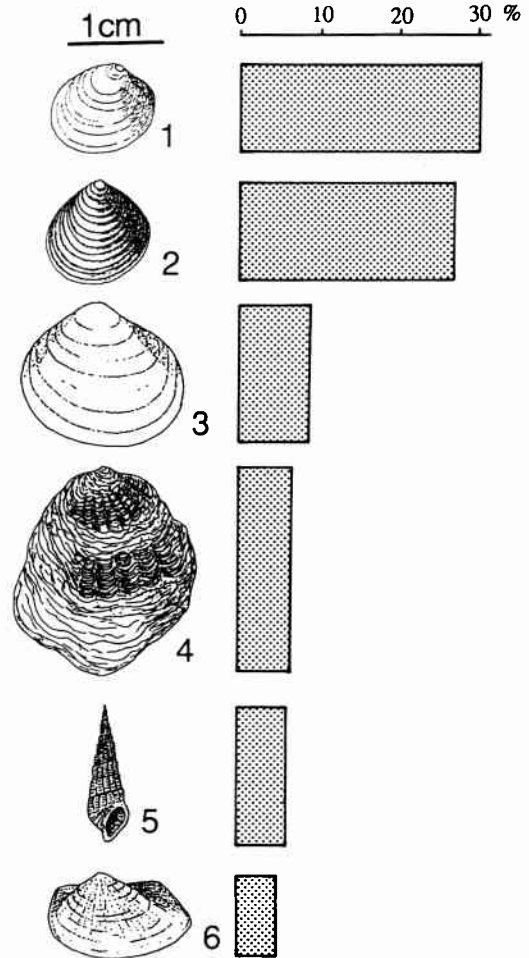


Abb. 47. Trophischer Kern der *Isocyprina minuscula* - *Nicaniella extensa* Assoziation (21). 1: *Isocyprina minuscula*, 2: *Nicaniella extensa*, 3: *Isocyprina implicata*; 4: *Liostrea multiformis*; 5: *Procerithium* sp.; 6: *Grammatodon longipunctatus*.

Fig. 47. Trophic nucleus of the *Isocyprina minuscula* - *Nicaniella extensa* association (21).

#### 4.3.4 *Isocyprina minuscula* - *Nicaniella extensa* Assoziation (21)

Die Assoziation setzt sich aus 16 Proben mit 19 Arten und 909 Individuen zusammen. Der trophische Kern enthält sechs Arten (Abb. 47), von denen die infaunal filtrierenden Muscheln *Isocyprina minuscula* (31 %) und *Nicaniella extensa* (26,9 %) bei weitem

lide *Tetraserpula tetragona* (14,4 %), die tiefgrabende Muschel *Thracia depressa* (13,8 %), die semi-infaunale Muschel *Grammatodon longipunctatus* (7,7 %) und die Auster *Liostrea multififormis* (5,8 %).

In der Assoziation überwiegen Bivalven mit 79,4 % gegenüber den Serpuliden (14,4 %) und Gastropoden (5,9 %). Brachiopoden sind unbedeutend (0,6 %). Die Epifauna ist mit 66,3 % auffällig hoch gegenüber der Semi-Infauna und Infauna mit 33,7 %. Bei den Ernährungstypen dominieren die Filtrierer stark mit 93,9 % über die Detritusfresser (6,1 %).

Ammoniten als Vertreter des Nekton sind in großer Zahl vorhanden und teilweise von *Liostrea* inkrustiert.

Diversitätsbestimmungen ergaben für die Gleichmäßigkeit 4,7 und für die Reichhaltigkeit einen Mittelwert von 7,7. Die Streuung für die Einzelproben schwankt zwischen 6 und 11.

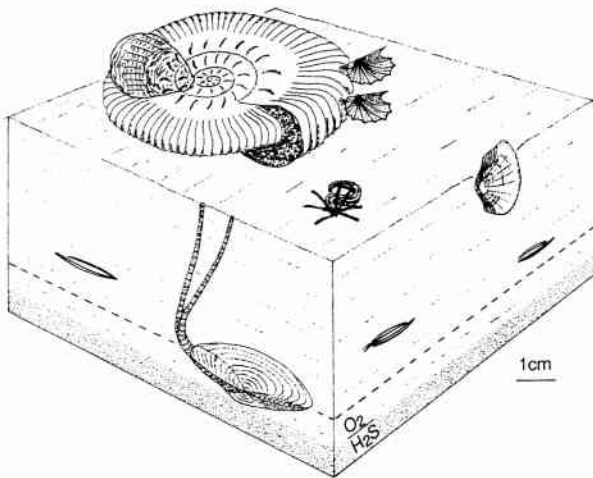


Abb. 50. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Oxytoma inequivalve* - *Tetraserpula tetragona* Assoziation (22). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 49. Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 50. Sketch of the trophic nucleus of the *Oxytoma inequivalve* - *Tetraserpula tetragona* association (22). For species composition see Fig. 49; the  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

#### Diskussion:

Der auffällig hohe Anteil an Epifauna geht zum großen Teil auf *Oxytoma inequivalve* zurück, die sehr wahrscheinlich ähnlich wie *Liostrea multififormis*, auf

den zahlreichen, am Meeresboden liegenden Ammoniten siedelte (Abb. 50). Anders als bei *Liostrea*, deren zementierende Lebensweise direkt oder durch die Xenomorphie nachweisbar ist, heftete sich *Oxytoma* mit den nicht überlieferungsfähigen Byssusfäden an die Ammonitengehäuse und ist deshalb nie direkt mit den Ammoniten verbunden auffindbar.

Die *Oxytoma inequivalve* - *Tetraserpula tetragona* Assoziation hat entfernt Ähnlichkeiten mit Assoziation (3), weist aber etwas niedrigere Diversitätswerte auf. Zudem fehlen protobranchie Muscheln mit lezithotrophem Larvaltypus. Beides spricht für Sauerstoffmangel, der bereits im Übergangsbereich von schwach zu stark poikilo-aerob gelegen haben könnte. Allerdings sind hier keine Larvalschalen, dafür aber Bioturbation vorhanden, und es kommt die tiefgrabende Muschel *Thracia depressa* noch relativ häufig vor. Die Redoxgrenze lag demnach noch in einigen cm Tiefe, was ein stark poikilo-aerobes Milieu unwahrscheinlich macht. Der etwas zweideutige Befund läßt sich vielleicht dahingehend interpretieren, daß in den Sommermonaten kurzfristig Sauerstoffmangel herrschte (niedrigere Diversität, Fehlen protobrancher Muscheln), der sich allerdings rasch regenerierte. Die Redoxgrenze nahm dadurch im Jahresmittel eine Position ein, die eine Besiedlung mit tiefgrabenden Muscheln zuließ.

#### 4.3.6 *Palaeonucula menkii* - *Thracia depressa* Assoziation (23)

Sieben Proben mit 23 Arten und 668 Individuen wurden zu dieser Assoziation zusammengefaßt. Im trophischen Kern sind fünf Arten enthalten (Abb. 51), von denen die infaunale, detritusfressende *Palaeonucula menkii* mit 51,8 % dominiert. Weitere Vertreter sind die infaunalen, filtrierenden Muscheln *Thracia depressa* (14,9 %) und *Corbulomima suprajurensis* (7,6 %), der infaunale, inarticulate Brachiopode *Lingula ovalis* (5,6 %) und die zementierende Auster *Liostrea multififormis* (5,3 %).

Die Assoziation wird von Muscheln mit 91,7 % dominiert. Brachiopoden stellen 5,8 %, Gastropoden (1,8 %) und Serpuliden (0,7 %) sind unbedeutend. Die Semi-Infauna und Infauna überwiegen deutlich mit 86,1 % vor der Epifauna (13,9 %). Bei den

Ernährungstypen halten sich Detritusfresser mit ungewöhnlich hohen 54,2% und Filtrierer mit 45,8% etwa die Waage.

*Palaeonucula menkii*/*Thracia depressa*

Assoziation (23)

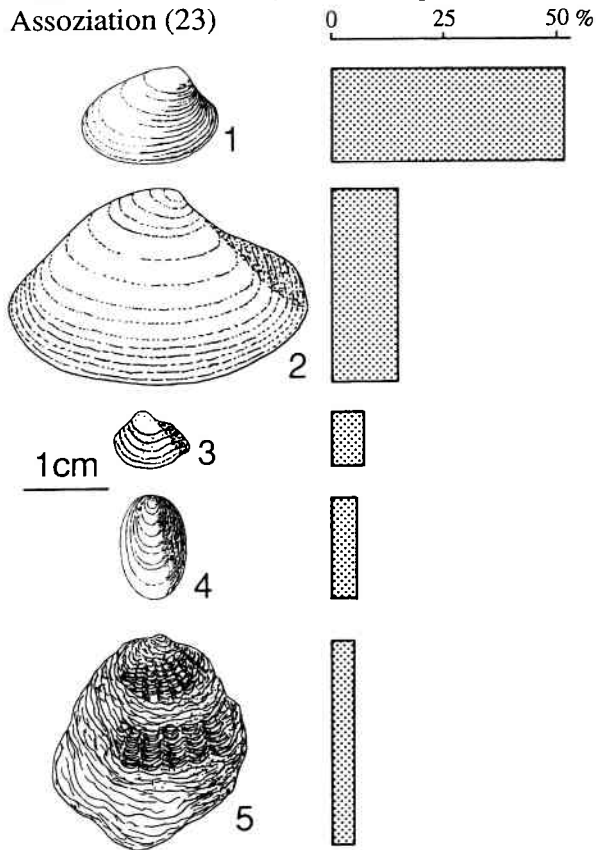


Abb. 51. Trophischer Kern der *Palaeonucula menkii* - *Thracia depressa* Assoziation (23). 1: *Palaeonucula menkii*; 2: *Thracia depressa*; 3: *Corbulomima supra-jurensis*; 4: *Lingula ovalis*; 5: *Liostrea multiformis*.

Fig. 51. Trophic nucleus of the *Palaeonucula menkii* - *Thracia depressa* association (23).

Nekton ist durch Ammoniten repräsentiert, die häufig von *Liostrea multiformis* inkrustiert sind.

Die Diversitätswerte liegen für die Reichhaltigkeit bei 8,3 mit einer Streuung für die Einzelproben zwischen 7 und 12. Die Gleichmäßigkeit beträgt 3,9.

Diskussion:

Die *Palaeonucula menkii* - *Thracia depressa* Assoziation (Abb. 52) erinnert an Assoziation (5) in der ebenfalls *Palaeonucula menkii* deutlich dominiert. Auch die Diversitätswerte sind ähnlich, sodaß eine Zuordnung der Assoziation zum schwach poikilo-

aeroben Bereich plausibel erscheint. Die ontogenetische Entwicklung von *Palaeonucula menkii* über einen lezithotrophen Larvaltypus und die tiefgrabende Lebensweise von *Thracia depressa* machen stark schwankende Sauerstoffwerte und eine sehr flach liegende Redoxgrenze unwahrscheinlich (vergleiche Assoziation (22)).

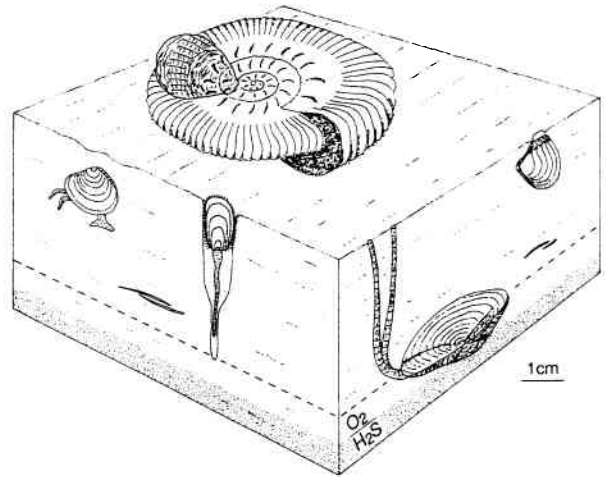


Abb. 52. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Palaeonucula menkii* - *Thracia depressa* Assoziation (23). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 51. Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 52. Sketch of the trophic nucleus of the *Palaeonucula menkii* - *Thracia depressa* association (23). For species composition see Fig. 51; the  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

4.2.7 *Neocrassina* sp. - *Isocyprina minuscula* Assoziation (24)

Die Assoziation besteht aus 4 Proben mit 13 Arten und 302 Individuen. Der trophische Kern (Abb. 53) beinhaltet vier infaunale Muscheln, von denen die flachgrabende *Neocrassina* sp. mit 52,3% dominiert. Die weiteren Arten sind der flachgrabende Filtrierer *Isocyprina minuscula* (15,2%), der tiefgrabende Filtrierer *Thracia depressa* (9,6%) und der Detritusfresser *Palaeonucula menkii* (5,3%).

In der Assoziation dominieren Bivalven mit 95,7%. Gastropoden (3%) und Brachiopoden (1,3%) sind weitgehend unbedeutend. Semi-Infaua und Infaua überwiegen bei weitem mit 94,6% vor

der Epifauna mit nur 5,4 %. Bei den Ernährungstypen stellen Suspensionsfiltrierer 89,7 %, Detritusfresser 9,9 %. Chemosymbionten sind unbedeutend (0,3 %).

Nekton in Form von Ammoniten ist sehr selten, entsprechend fehlt auch *Liostrea multiformis* weitgehend.

*Neocrassina* sp./*Isocyprina minuscula*

Assoziation (24)

0 25 50 %

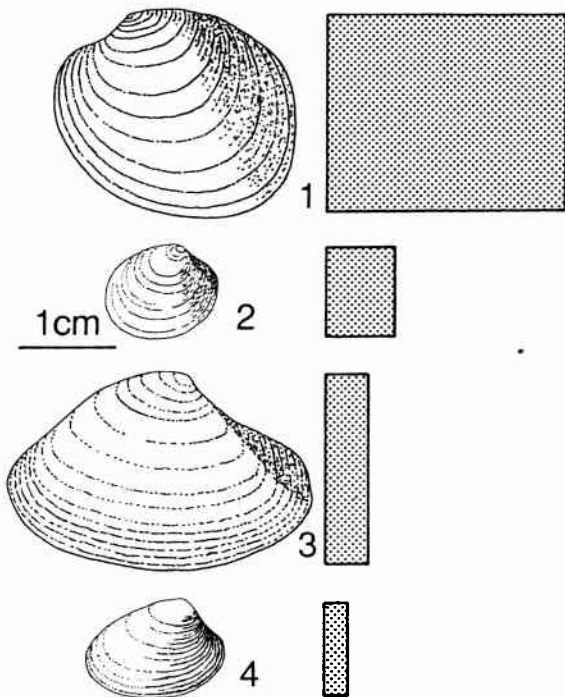


Abb. 53. Trophischer Kern der *Neocrassina* sp. - *Isocyprina minuscula* Assoziation (24). 1: *Neocrassina* sp.; 2: *Isocyprina minuscula*; 3: *Thracia depressa*; 4: *Palaeonucula menkii*.

Fig. 53. Trophic nucleus of the *Neocrassina* sp. - *Isocyprina minuscula* association (24).

Die Diversitätsbestimmungen ergaben für die Gleichmäßigkeit 3,6, für die Reichhaltigkeit 7,5 mit einer Streuung der Werte für die Einzelproben von 4 bis 10. In dieser Assoziation sind, wenn auch noch selten, Larvalschalen von Muscheln vorhanden.

Diskussion:

Die *Neocrassina* sp. - *Isocyprina minuscula* Assoziation (Abb. 54) basiert auf nur vier Proben und einer

vergleichsweise geringen Individuenzahl und gibt ein zweideutiges Bild. Zum einen ist der trophische Kern schon deutlich verarmt und es treten Muschel-larvalschalen auf. Zusätzlich zeigt die Diversität bereits relativ niedrige Werte. Daraus ließe sich ein stärkerer und saisonal schwankender Sauerstoffmangel ableiten. Zum anderen ist aber die tiefgrabende Muschel *Thracia depressa* mit fast 10 % und die proto-branche Muschel *Palaeonucula menkii* mit ihrer lezithotrophen Larvalentwicklung mit noch 5 % vertreten. Regelmäßige Faunanzusammenbrüche und eine längerfristig sehr flach liegende Redoxgrenze sind damit ausgeschlossen.

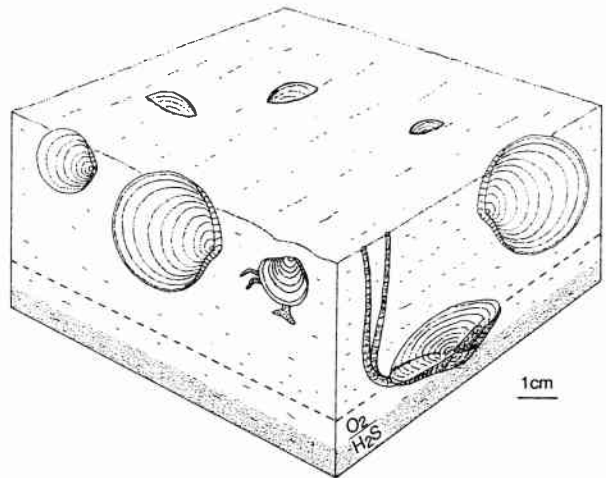


Abb. 54. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Neocrassina* sp. - *Isocyprina minuscula* Assoziation (24). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 53. Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 54. Sketch of the trophic nucleus of *Neocrassina* sp. - *Isocyprina minuscula* association (24). For species composition see Fig. 53; the  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

Die etwas niedrigere Diversität und der verarmte trophische Kern lassen sich auch durch das weitgehende Fehlen von Ammoniten erklären, da Epifauna (z. B. *Liostrea* und *Oxytoma*) an Ammoniten als Hartsubstrate gebunden ist. Assoziation (24) tritt an der Basis der *mutabilis*-Zone auf und wechselt z. T. mit stark poikilo-aeroben und anaeroben Milieus. Aus diesen könnten schwache Bodenströmungen die selte-

nen Larvalschalen durch winnowing herantransportiert haben. Unterstützt wird diese Vermutung durch zwei geringmächtige Schill- und Bruchschillkonzentrationen, die kurzfristigen Bewegtwasserereignissen entsprechen. Wahrscheinlich kommt dem Auftreten von *Thracia* und *Palaeonucula* der höhere diagnostische Wert zu. Die *Neocrassina* sp. - *Isocyprina minuscula* Assoziation wird demnach zu dem schwach poikilo-aeroben Milieu mit einer noch vergleichsweise tief liegenden Redoxgrenze gerechnet.

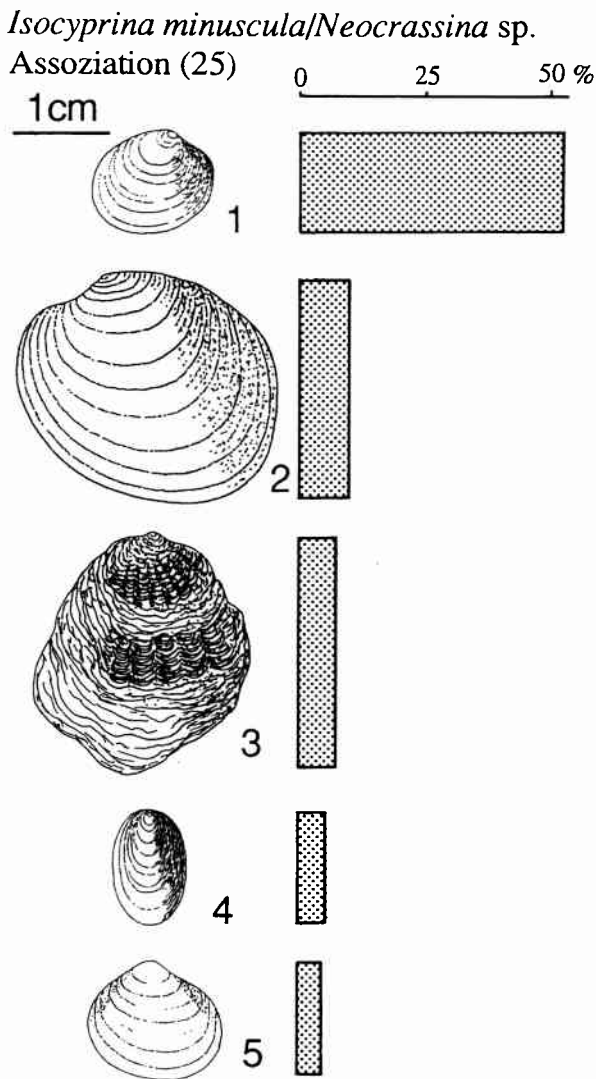


Abb. 55. Trophischer Kern der *Isocyprina minuscula* - *Neocrassina* sp. Assoziation (25). 1: *Isocyprina minuscula*; 2: *Neocrassina* sp.; 3: *Liostrea multiformis*; 4: *Lingula ovalis*; 5: *Isocyprina implicata*.

Fig. 55. Trophic nucleus of the *Isocyprina minuscula* - *Neocrassina* sp. association (25).

#### 4.3.8 *Isocyprina minuscula* - *Neocrassina* sp. Assoziation (25)

21 Proben, 22 Arten und 1311 Individuen sind in dieser Assoziation enthalten. Der trophische Kern enthält fünf Arten (Abb. 55), von denen die flachgrabende Muschel *Isocyprina minuscula* mit 52,4 % dominiert. Weiterhin sind enthalten die flachgrabenden Bivalven *Neocrassina* sp. (10,1 %) und *Isocyprina implicata* (4,8 %), die zementierende Auster *Liostrea multiformis* (7,6 %) und der inartikulate, infaunale Brachiopode *Lingula ovalis* (5,2 %).

Bivalven überwiegen in der Assoziation mit 92 % vor den Brachiopoden mit 5,3 %. Gastropoden (2,6 %) und Echinodermen (0,1 %) sind ohne Bedeutung. Infauna und Semi-Infauna dominieren deutlich mit 86,3 % über die Epifauna (13,6 %). Bei den Ernährungstypen sind die Suspensionsfiltrierer mit 93,4 % weit überwiegend vor den Detritusfressern (6,6 %).

Ammoniten als Vertreter des Nekton sind vorhanden und gelegentlich auf der Oberseite mit *Liostrea multiformis* inkrustiert.

Die Diversitätswerte betragen für die Gleichmäßigkeit 3,3 und für die Reichhaltigkeit 6,9. Die Streuung für die Werte der Einzelproben liegt bei 4 bis 10. In dieser Assoziation sind bereits reichlich Larvalschalen vorhanden.

#### Diskussion:

In der *Isocyprina minuscula* - *Neocrassina* sp. Assoziation sind die Diversitätswerte bereits deutlich niedriger, das Faunenspektrum weist bei der Infauna nur noch flachgrabende Formen auf (Abb. 56). Das spricht für eine flache Position der Redoxgrenze nur wenig unter der Substrat/Wasser-Grenzfläche. Die Durchschnittsgröße der Fauna ist deutlich kleiner, protobranch Muscheln mit lezithotropher Larvalentwicklung sind nun selten. Zusätzlich kommen reichlich Larvalschalen von planktotrophen Larven vor. Infaunale Formen sind häufig mit aufgeklappten Schalen in der Schichtfläche liegend anzutreffen. Diese Beobachtungen sprechen für einen ausgeprägten saisonalen Gradienten in der Sauerstoffversorgung mit Mangelperioden im Sommer, die auch einige Wochen anoxische Bedingungen aufweisen konnten.

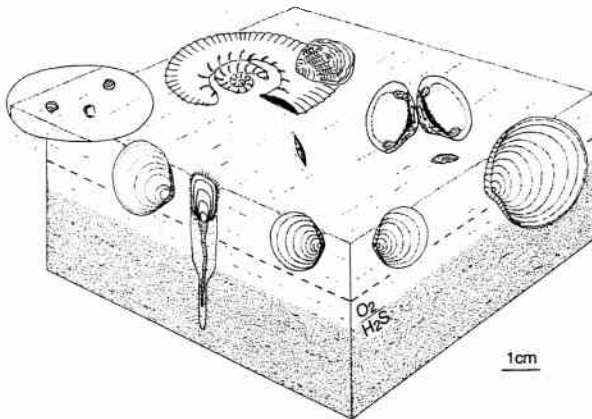


Abb. 56. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Isocyprina minuscula* - *Neocrassina* sp. Assoziation (25). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 55. Die O<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>S-Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 56. Sketch of the trophic nucleus of *Isocyprina minuscula* - *Neocrassina* sp. association (25). For species composition see Fig. 55; the O<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>S-boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

#### 4.3.9 *Nicaniella extensa* - *Lingula ovalis* Assoziation (26)

23 Proben mit 22 Arten und 2004 Individuen werden zu dieser Assoziation zusammengefaßt. Im trophischen Kern sind vier Arten enthalten (Abb. 57), alles flachgrabende Formen, von denen die filtrierende Muschel *Nicaniella extensa* mit 50,7 % dominiert. Zwei weitere Filtrierer, die Muschel *Isocyprina minuscula* und der inartikulate Brachiopode *Lingula ovalis*, sowie der detritusfressende Gastropode *Quadrinervus mosensis* gehören ebenfalls zum trophischen Kern.

Bivalven dominieren in der Assoziation mit 81,8 %. Daneben kommen noch Brachiopoden (10,2 %) und Gastropoden (8,2 %) vor. Semi-Infafauna und Infafauna überwiegen mit 93,3 % bei weitem vor der Epifauna (6,7 %). Bei den Ernährungstypen treten 90,3 % Filtrierer gegenüber 9,7 % Detritusfressern auf.

Nekton in Form von Ammoniten ist eher selten verglichen mit anderen Assoziationen und damit auch

die an Ammoniten als Hartsubstrat gebundene Epifauna.

Die Diversitätsbestimmungen ergaben niedrige Werte, und zwar für die Reichhaltigkeit 5,4 mit einer Streuung der Werte für die Einzelproben von 3 bis 12. Die Gleichmäßigkeit beträgt 3,3. Muschellarvalschen sind in dieser Assoziation regelmäßig und in großer Zahl anzutreffen.

#### *Nicaniella extensa*/*Lingula ovalis* Assoziation (26)

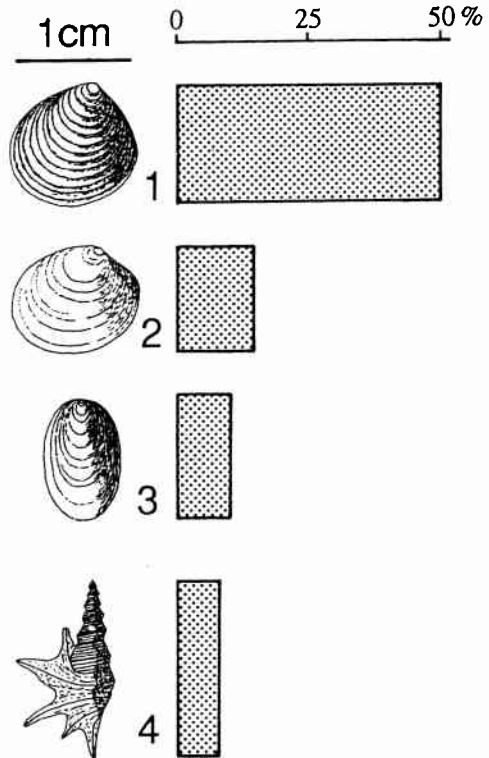


Abb. 57. Trophischer Kern der *Nicaniella extensa* - *Lingula ovalis* Assoziation (26). 1: *Nicaniella extensa*; 2: *Isocyprina minuscula*; 3: *Lingula ovalis*; 4: *Quadrinervus mosensis*.

Fig. 57. Trophic nucleus of the *Nicaniella extensa* - *Lingula ovalis* association (26).

#### Diskussion:

Wie in Assoziation (25) sind auch bei der *Nicaniella extensa* - *Lingula ovalis* Assoziation die Diversitäts-werte bereits auffällig niedrig und der trophische Kern ist bereits verarmt. Die Fauna besteht mit Ausnahme des flachgrabenden Detritusfressers *Quadrinervus mosensis* nur noch aus flachgrabenden Filtrierern (Abb. 58). Tiefgrabende Muscheln und

Muscheln mit lezithotrophem Larvaltypus sind sehr selten. Die Redoxgrenze lag wahrscheinlich nur wenig unter der Sediment/Wasser-Grenzfläche und war vermutlich für ganzjährig wirksame, herabgesetzte Sauerstoffwerte verantwortlich. Infaunale Muscheln, die aufgeklappt in der Schichtfläche liegen, und die große Zahl an Schalen planktotropher Larven legen stark herabgesetzte Sauerstoffwerte in den Sommermonaten nahe, wahrscheinlich mit einigen Wochen dauernden anoxischen Perioden.

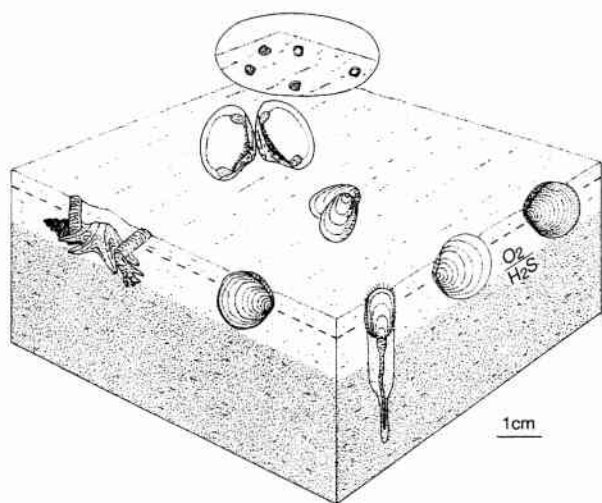


Abb. 58. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Nicaniella extensa* - *Lingula ovalis* Assoziation (26). Zur Benennung der Arten siehe Abb. 57. Die O<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>S-Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittelposition an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremposition.

Fig. 58. Sketch of the trophic nucleus of *Nicaniella extensa* - *Lingula ovalis* association (26). For species composition see Fig. 57; the O<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>S-boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

#### 4.3.10 *Lingula ovalis* - *Discinisca* sp. Assoziation (27)

Die Assoziation besteht aus drei Proben mit sieben Arten und 168 Individuen. Der trophische Kern besteht aus zwei Arten (Abb. 59), beides inartikuläre Brachiopoden, nämlich *Lingula ovalis* und *Discinisca* sp..

Die Assoziation besteht zu 88,7 % aus Brachiopoden und zu 8,9 % aus Bivalven. Gastropoden (1,8 %) und Cirripedier (0,6 %) sind unbedeutend. Semi-Infauna und Infauna dominieren mit 73,8 % vor der Epifauna (26,2 %). Bei den Ernährungstypen überwiegen

Filterierer mit 98,2 % vor den unbedeutenden Detritusfressern (1,8 %).

Ammoniten als Vertreter des Nekton kommen in geringer Zahl vor und sind zum Teil mit *Liostrea multiformis* inkrustiert.

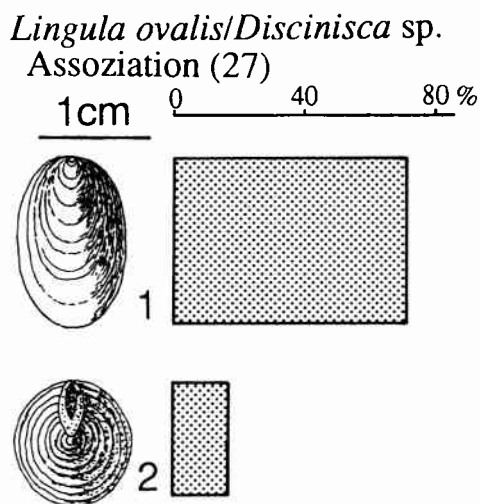


Abb. 59. Trophischer Kern der *Lingula ovalis* - *Discinisca* sp. Assoziation (27). 1: *Lingula ovalis*; 2: *Discinisca* sp..

Fig. 59. Trophic nucleus of the *Lingula ovalis* - *Discinisca* sp. association (27).

Die Diversitätswerte sind sehr niedrig. Die Reichhaltigkeit zeigt einen Mittelwert von 3,3 mit einer Streuung der Werte für die Einzelproben von 2 bis 4. Die Gleichmäßigkeit beträgt 1,7. Muschel-larvenschalen sind in dieser Assoziation häufig bis extrem häufig.

#### Diskussion:

Die *Lingula ovalis* - *Discinisca* sp. Assoziation (Abb. 60) ist der *Lingula ovalis* Vergesellschaftung (B) sehr ähnlich. In beiden dominiert *Lingula* mit 60 % oder mehr. Das Fehlen aragonitischer Faunenelemente legt eine diagenetische Verzerrung für die Vergesellschaftung (B) nahe, die aber für Assoziation (27) ausgeschlossen werden kann. Die Ähnlichkeit beider Gemeinschaften läßt vermuten, daß das Ausmaß der diagenetischen Verzerrung auch bei Vergesellschaftung (B) nicht allzu gravierend war.

Die flachgrabende Infauna dieser Assoziation weist einen ausgeprägten Zwergwuchs auf. Besonders



*Lingula* erreicht z. T. nur noch 5 bis 7 mm Größe und ist überwiegend doppelklappig in der Schichtfläche eingeregelt anzutreffen. Zusammen mit den sehr häufigen Muschellarvalschalen spricht das für eine sehr flach liegende Redoxgrenze, die vermutlich nahezu mit der Substrat/Wasser-Grenzfläche zusammenfällt. Es herrschten ganzjährig herabgesetzte Sauerstoffwerte, die in den Sommermonaten noch weiter fielen und regelmäßig zu anoxischen Bedingungen im Sediment und im Bodenwasser führten. Analoge Verhältnisse können auch für die Vergesellschaftung (B) postuliert werden.

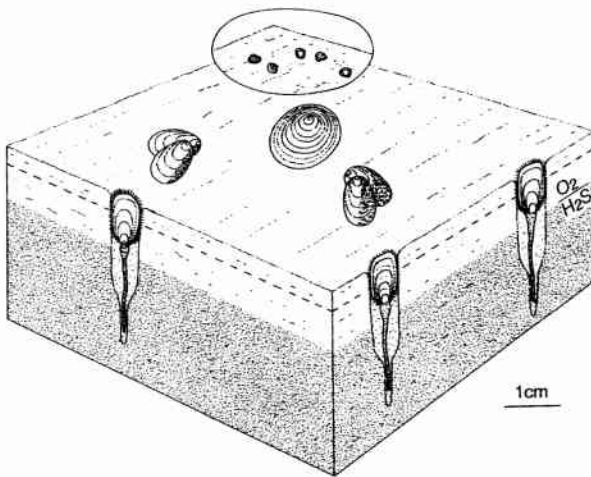


Abb. 60. Schematische Rekonstruktion des trophischen Kerns der *Lingula ovalis* - *Discinisca* sp. Assoziation (27). Die  $O_2/H_2S$ -Grenzfläche gibt etwa die Jahresmittellage an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet die sommerliche Extremlage.

Fig. 60. Sketch of the trophic nucleus of the *Lingula ovalis* - *Discinisca* sp. association (27). For species composition see Fig. 59. The  $O_2/H_2S$ -boundary indicates the annual mean, the dashed line the extreme position during summer.

#### 4.2.11 *Isocyprina minuscula* Assoziation (28)

Die Assoziation besteht aus acht Proben mit 13 Arten und 807 Individuen. Im trophischen Kern ist nur noch eine Art, die infaunal filtrierende Muschel *Isocyprina minuscula*.

In der Assoziation dominieren Bivalven mit

97,4 %; Brachiopoden (1,5 %), Gastropoden (1 %) und Echinodermen (0,1 %) sind unbedeutend. Semi-Infauna und Infauna überwiegen mit 91,2 % vor der Epifauna mit 8,8 %. Bei den Ernährungstypen überwiegen die Suspensionsfiltrierer mit 97,8 %. Detritusfresser sind dagegen mit 2,2 % praktisch unbedeutend.

Ammoniten und Placoidschuppen von Fischen belegen das Nekton, treten aber nur untergeordnet auf.

Die Diversitätsbestimmungen ergaben sehr niedrige Werte. Der Wert für die Reichhaltigkeit beträgt 2,6 mit einer Streuung der Werte für die Einzelproben von 1 bis 4. Die Gleichmäßigkeit beträgt 1,5. Muschellarvalschalen sind in allen Proben dieser Assoziation sehr häufig bis z. T. massenhaft vorhanden.

#### Diskussion:

Die *Isocyprina minuscula* Assoziation der Bohrung Reighton ist identisch mit der gleichnamigen Assoziation (15) der Bohrung Eberston (Abb. 30 und 31). Für die Diskussion sei deshalb dorthin verwiesen.

#### 4.2.12 *Liostrea multiformis* Vergesellschaftung (D)

Lediglich zwei Proben mit nur 12 Individuen bauen diese Vergesellschaftung auf. Sie besteht nur aus der Auster *Liostrea multiformis*, die entweder beidseitig inkrustierend auf Ammoniten, oder als vergleichsweise große, rechte Klappen isoliert im Sediment liegend vorkommt. In beiden Fällen ist außer Muschellarvalschalen, die z. T. massenhaft auftreten, keinerlei Begleitfauna vorhanden. Das umgebende Sediment ist reich an TOC und teilweise mikrolaminariert.

Die Diversität hat die niedrigsten Werte erreicht und liegt für die Reichhaltigkeit und für die Gleichmäßigkeit bei 1.

#### Diskussion:

Die *Liostrea multiformis* Vergesellschaftung der Bohrung Reighton ist weitgehend identisch mit der Assoziation (16) der Bohrung Eberston (Abb. 32 und 33), weshalb auf die Diskussion dort verwiesen wird.

## 5 Benthosmilieus der Assoziationen und Vergesellschaftungen

### 5.1 Vergleich der Assoziationen und Vergesellschaftungen

Abbildung 61 zeigt die Lebensweise, Ernährungsweise und die dominanten taxonomischen Gruppen, Abb. 62 die epibenthischen, semi-endobenthischen und endobenthischen Ökotypen, sowie die Larvalstrategien in einer Übersicht für die Assoziationen und Vergesellschaftungen der Bohrungen Ebbertston und Reighton.

als die Infauna. Auch in den übrigen Assoziationen und Vergesellschaftungen sind die Anteile an Epifauna stark variierend. Mit Ausnahme der Assoziation (2) (17) und (18) stellen Zementierer und byssatfestgeheftete Muscheln den überwiegenden Anteil an Epifauna. Beide Ökotypen waren vermutlich wesentlich oder ausschließlich an Ammoniten als Hartsubstrat gebunden. Der variierende Anteil an Epifauna gibt somit mittelbar auch ein Maß für die unterschiedliche

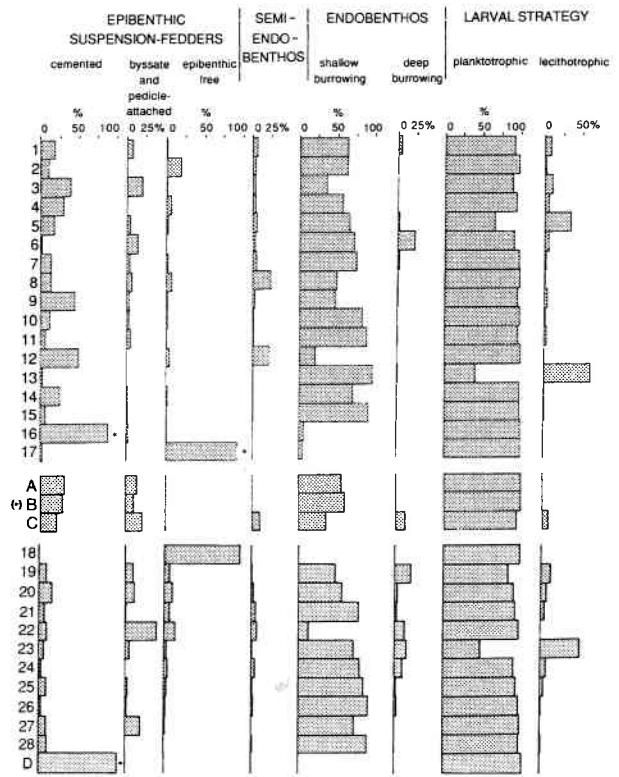
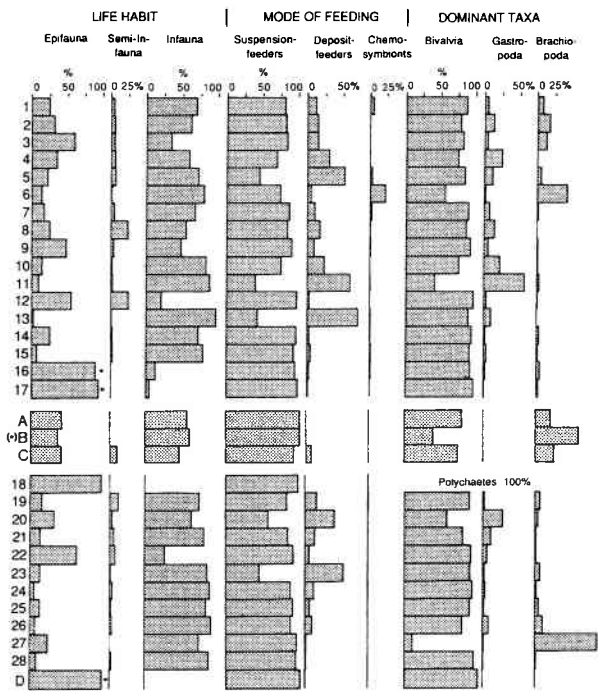


Abb. 61. Lebensweise, Ernährungsweise und dominante Taxa im Vergleich der Assoziationen und Vergesellschaftungen.

\* Wahrscheinlich hoher Anteil an Pseudoplankton und Plankton;

(\*) Werte unsicher wegen diagenetischer Verzerrung.

Fig. 61. Life habits, modes of feeding, and dominant taxa of the associations and assemblages.

\* Probably large proportion of pseudoplankton and plankton likely;

(\*) values uncertain due to diagenetic distortion.

**Lebensweise:** Lediglich in sieben von 32 Assoziationen und Vergesellschaftungen überwiegt die Epifauna; sie ist damit insgesamt weniger bedeutend

Abb. 62. Verteilung der Ökotypen im Epibenthos, Semi-Endobenthos und Endobenthos und ihre Larvalstrategien im Vergleich der Assoziationen und Vergesellschaftungen.

\* Wahrscheinlich hoher Anteil an Pseudoplankton und Plankton;

(\*) Werte unsicher wegen diagenetischer Verzerrung.

Fig. 62. Distribution of epifauna, semi-infauna, infauna and larval strategies within the associations and assemblages.

\* Large proportion of pseudoplankton and plankton likely;

(\*) values uncertain due to diagenetic distortion.

Häufigkeit der Ammoniten als wichtigste Gruppe des Nekton. In den Assoziationen (2) und (17) stellt *Aulacomyella abadiensis* den dominanten Anteil der Epifauna, die vermutlich im Adultstadium freilebend war, wie das Fehlen einer Byssuskerbe nahelegt (FRENEIX & QUESNE 1985).

Die Semi-Infafauna lebte ausschließlich endobyssat im Substrat verankert, kommt in fast allen Assoziationen und Vergesellschaftungen vor, spielt aber generell keine wichtige Rolle. Lediglich in den Assoziationen (8) und (12) erreicht das Semi-Endobenthos mit *Grammatodon schourovskii* jeweils einen Anteil von etwa 25%.

Die Infafauna dominiert in der Mehrzahl der Assoziationen und Vergesellschaftungen, was ein weiches, z. T. wahrscheinlich stark suppigtes Substrat belegt. In den Assoziationen (3), (8), (9), (12), (16), (17), (18), und (22) und in den Vergesellschaftungen (A) bis (D) dominiert das Epibenthos, oder es ist vergleichbar häufig wie das Endobenthos. In den Assoziationen (3), (8), (9), (12) und (22) und in den Vergesellschaftungen (A) bis (C) ist der Anteil an Ammoniten und damit der Anteil an Besiedlern der Ammonitengehäuse, die am Meeresboden lagen so hoch, daß zahlenmäßig die Epifauna dominiert oder etwa gleich häufig wie die Infafauna ist. Dennoch sind auch diese Assoziationen typische Weichboden-Assoziationen. Der unterschiedliche Anteil an Ammonitengehäusen, die sich am Meeresboden ansammeln und besiedelt werden, bewirkt als "taphonomic feedback" (KIDWELL & JABLONSKI 1983) eine Veränderung in der Zusammensetzung der Benthosfauna. Da die Verteilung der Ammonitengehäuse auf dem Substrat vermutlich fleckhaft war, (was zwar plausibel scheint, sich aber anhand der Bohrkernproben leider nicht verifizieren läßt), liegt die Vermutung nahe, daß auch in enger lateraler Nachbarschaft die Anteile an Epibenthos stark variierten, ohne daß damit tiefgreifende Veränderungen im Benthosmilieu und in den Strukturen der Assoziationen und Vergesellschaftungen verbunden waren. Assoziation (16), (17) und die Vergesellschaftung (D) fallen aus dem Rahmen, weil sie stark fluktuierende bis anaerobe Benthosmilieus repräsentieren. Die Inkrustierer (*Lios-trea multiformis*) in Assoziation (16) wuchsen mit

hoher Wahrscheinlichkeit auf lebenden Ammoniten oder auf noch in der Wassersäule driftenden Gehäusen auf. Während die monotypischen Pflaster aus adulten *Aulacomyella*-Schalen in Assoziation (17) kurze Perioden belüfteter Verhältnisse am Meeresboden widerspiegeln, belegen dagegen die *Aulacomyella*-Larven bzw. die pädomorphen holopelagischen Formen anoxische Verhältnisse am Meeresboden. Auch Assoziation (18) nimmt eine Sonderstellung ein. Sie besteht ausschließlich aus der epibenthisch freilebenden *Tetraserpula tetragona*, die sehr dichte, maximal einige dm hohe Matten (thickets) bildet.

Innerhalb des Endobenthos dominieren die flachgrabenden Vertreter, die großteils Suspensionsfiltrierer, z. T. auch mobile Detritusfresser sind. Tiefgrabende Formen sind generell sehr selten und fehlen sogar in den meisten Assoziationen und Vergesellschaftungen. Nur die Assoziationen (6), (19), (22), (23) und (24) und die Vergesellschaftung (C) enthalten deutliche Anteile an tiefgrabender Infafauna. In Assoziation (6) sind es ausschließlich Chemosymbionten (*Mesomiltha concinna*), während ansonsten tiefgrabende Filtrierer (*Pleuromya uniformis* und *Thracia depressa*) auftreten.

**Ernährungstypen:** Bei den Ernährungstypen dominieren in fast allen Assoziationen und Vergesellschaftungen die Suspensionsfiltrierer, sowohl beim Epibenthos, wie bei Semi-Endobenthos und Endobenthos. Detritusfresser stellen bei den meisten Assoziationen und Vergesellschaftungen einen gewissen Anteil, der aber in der Regel unter 15 % liegt. In den Assoziationen (14) bis (17), (27) und (28), sowie in den Vergesellschaftungen (A), (B) und (D) sind fast keine oder keine Detritusfresser mehr anzutreffen, während die Assoziationen (5), (11), (13), (20) und (23) zwischen 50 und 70 % Detritusfresser aufweisen, die größtenteils von *Quadrinervus mosensis* und protobranchen Muscheln gestellt werden. Epibenthische Detritusfresser sind mit Ausnahme von *Procerithium* sp. in Assoziation (21) generell selten.

**Taxonomische Zusammensetzung:** Die mit Abstand bedeutendste taxonomische Gruppe sind die Muscheln. Sie stellen in der Regel mehr als 75, oft sogar mehr als 90 % der Individuen einer Assoziation oder Vergesellschaftung. Gastropoden sind in fast allen Assoziationen in geringen Prozentsätzen enthalten.

Bedeutend sind sie allerdings nur in den Assoziationen (4), (10), (11) und (20) und erreichen vor allem wegen des hohen Anteils an *Quadrinervus mosensis* zwischen 25 und 50 %. Die meisten Assoziationen weisen auch einen geringen Anteil (kleiner 5 %) an inartikulaten

Brachiopoden auf. In den Assoziationen (2) und (3), sowie in den Vergesellschaftungen (A) und (C) erreicht der Anteil über 10 %, in den Assoziationen (6) und (27) und in der Vergesellschaftung (B) sogar mehr als 40 %.

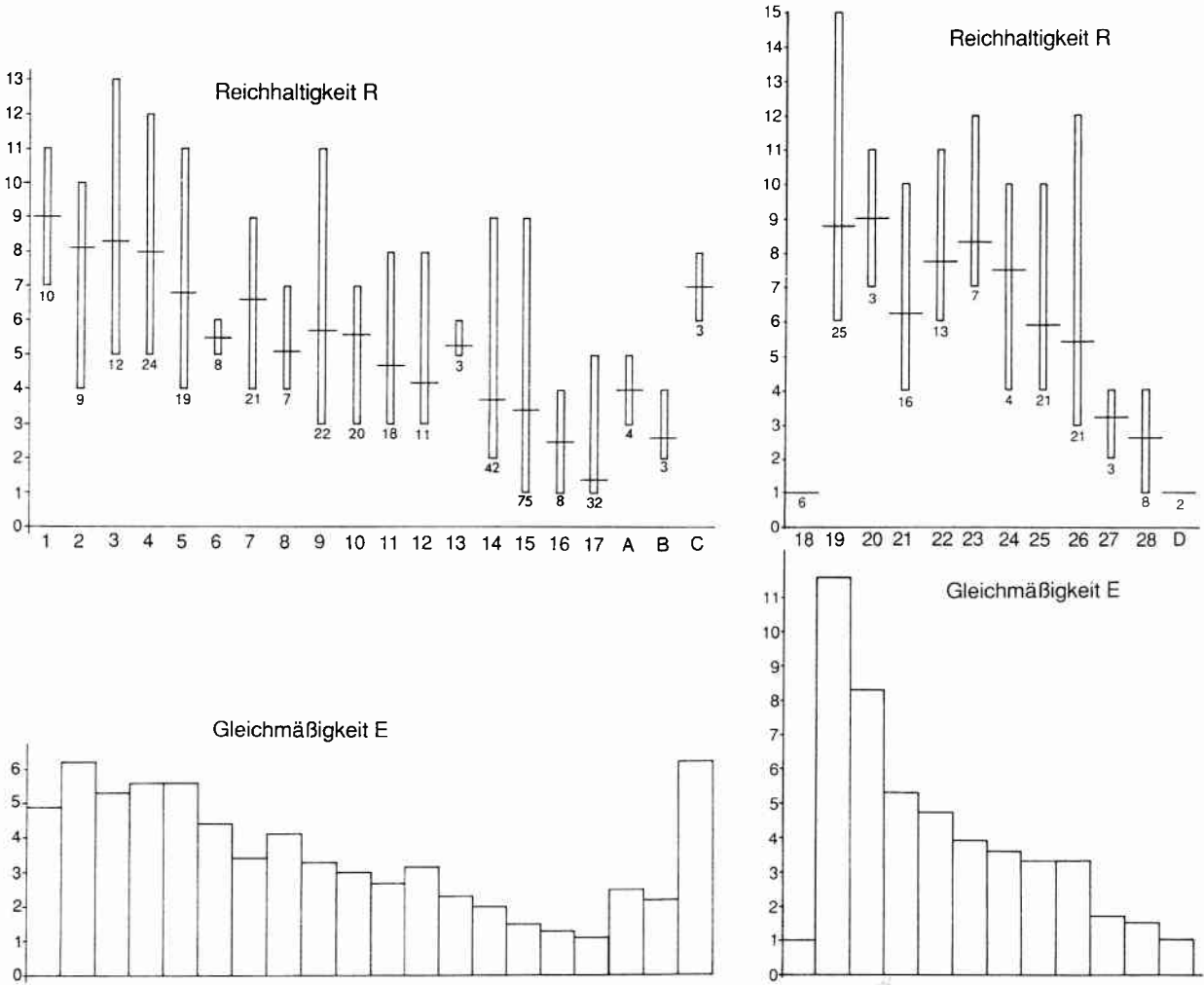


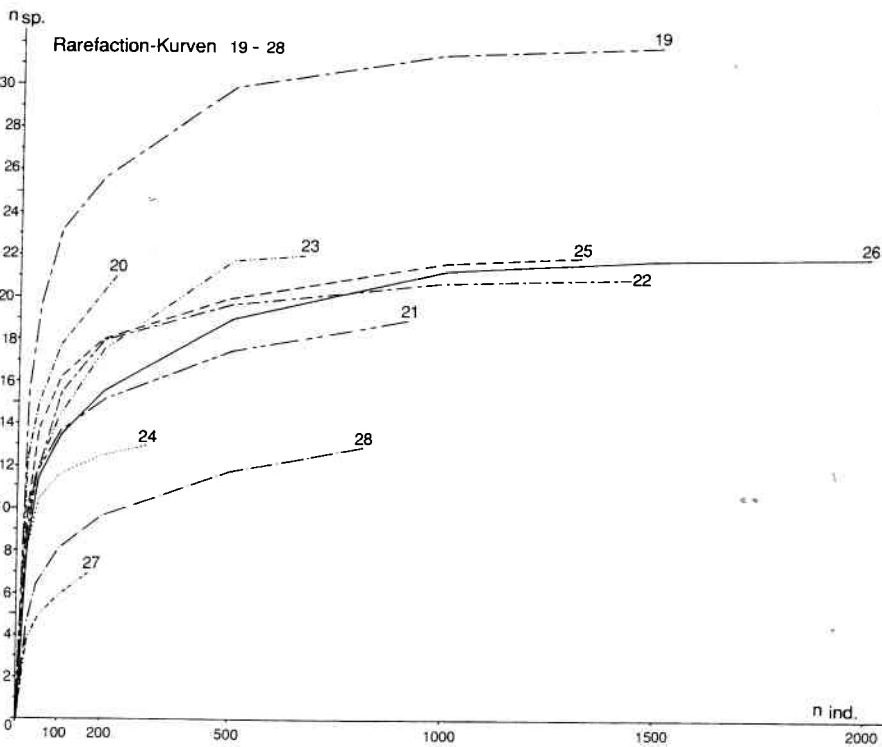
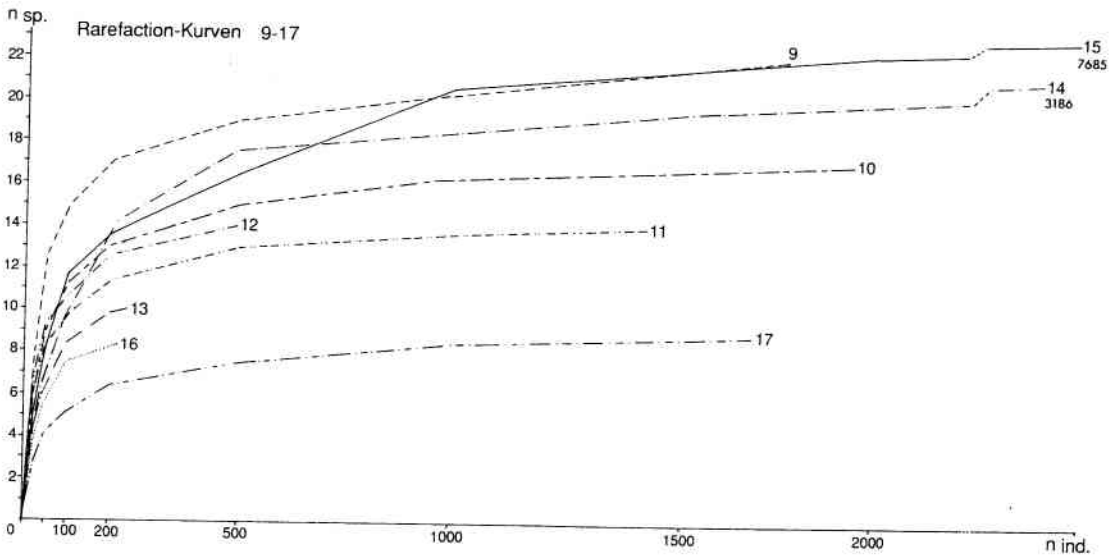
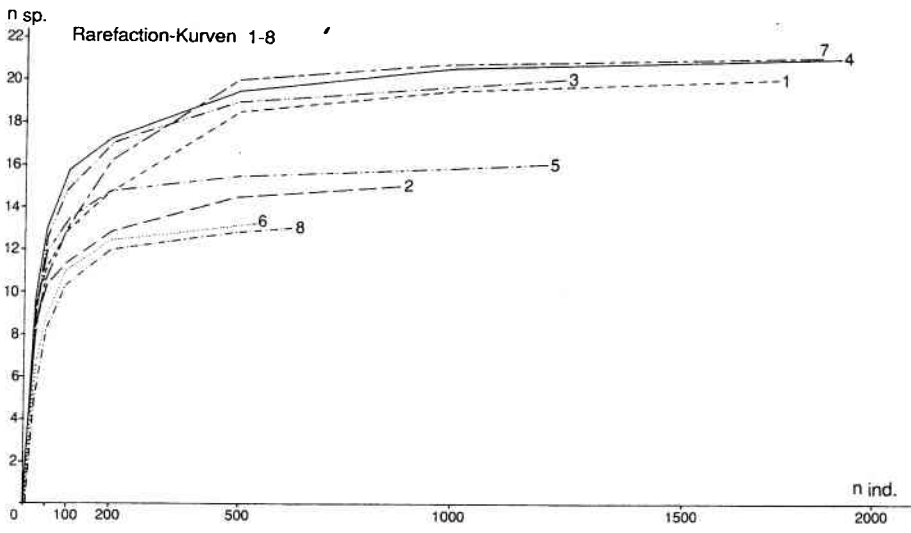
Abb. 63. Diversitätswerte der Assoziationen und Vergesellschaftungen im Vergleich, angegeben als Reichhaltigkeit R und als Gleichmäßigkeit E.

Fig. 63. Diversity of the associations and assemblages given as richness R and as evenness E.

**Larvalentwicklung:** Die meisten im Kimmeridge Clay von Yorkshire vorkommenden Taxa entwickelten sich im Verlauf ihrer Ontogenie über ein planktotrophes Larvalstadium, das sich über einige Wochen bis viele Monate im Oberflächenwasser hinstreckte. Lediglich die protobranchen Muscheln *Palaeonucula menkii* und *Nucinella birkelundi* hatten, wie auch die heutigen protobranchen Muscheln, ein lezithotrophes Larvalstadium. Bei dieser Larvalentwicklung halten sich die Larven nur maximal wenige

Tage schwimmend in der Wassersäule auf. Der Anteil an Individuen mit lezithotropher Larvalstrategie erreicht in den Assoziationen (1), (3), (4), (6), (19), (20) und (24) und in Vergesellschaftung (C) um die 10 %, in den Assoziationen (5), (13) und (23) zwischen 30 und 60 %. In den übrigen Assoziationen und Vergesellschaftungen ist der Anteil an der planktotrophen Larvalstrategie nahezu 100 %.

**Diversität:** Die drei hier benutzten Methoden der Diversitätsbestimmung, Reichhaltigkeit R (Abb. 63),



Gleichmäßigkeit E (Abb. 63) und Rarefaction-Methode (Abb. 64) stellen ein weiteres Hilfsmittel dar, die Stabilität der durch die Assoziationen und Vergesellschaftungen repräsentierten Benthosmilieus zu beurteilen. Die Werte für die Reichhaltigkeit und die Gleichmäßigkeit sind in guter Übereinstimmung und zeigen etwa folgendes Muster:

Die Assoziationen (19) und (20) erreichen die höchsten Werte vor allem bei der Gleichmäßigkeit. Ebenfalls noch relativ hohe Werte erreichen die Assoziationen (1) bis (5), (21) und (22) und die Vergesellschaftung (C). Es folgt ein breites Feld mit langsam abnehmenden Werten, das aus den Assoziationen (6) bis (14) und (23) bis (26) gebildet wird. Für die Vergesellschaftungen (A) und (B) liegen die Werte ebenfalls im unteren Bereich dieses Feldes. Die niedrigsten Werte erreichen die Assoziationen (15) bis (18), (27) und (28) und Vergesellschaftung (D). Die sehr niedrigen Werte für Assoziation (18), die aus monotypischen *Tetraserpula*-Matten aufgebaut wird, erlauben keinen Rückschluß auf die Stabilität dieser Assoziation. Zu berücksichtigen ist auch, daß der Wert für Vergesellschaftung (B) wegen der diagenetischen Verzerrung wahrscheinlich etwas zu niedrig ist.

Die Rarefaction-Kurven bestätigen in etwa dieses Grundmuster, weichen aber bei Assoziationen mit sehr hohen Individuenzahlen davon ab. Betroffen sind die Assoziationen (7), (9), (10), (14), (15) und (26), bei denen die Werte im Vergleich höher liegen als bei der Reichhaltigkeit und der Gleichmäßigkeit. Besonders auffällig ist dieser Trend bei den Assoziationen (14) und (15). Die Ursache liegt vermutlich darin, daß die Dominanz weniger Arten in den Einzelproben wie in den Assoziationen die Reichhaltigkeit und die Gleichmäßigkeit niedrig halten, während durch die große Proben- und Individuenzahl (75 Proben und 7 685 Individuen bei Assoziation (15) bzw. 42 Proben und 3 186 Individuen bei Assoziation (14)) viele für die Struktur der Assoziationen unbedeutende Arten summiert werden und dadurch die Rarefaction-Kurven höhere Werte anzeigen.

Die Individuenzahlen der Vergesellschaftungen (A) bis (C) sind zu gering, um die Rarefaction-Methode sinnvoll anwenden zu können. Sie wurden deshalb nicht berücksichtigt.

## 5.2 Signifikanz der Larvalschalen

Weite Teile der Bohrungen Eberston und Reighton weisen hohe Anteile an Muschellarvalschalen auf. Ihre mengenmäßige Verteilung ist halbquantitativ in der Profilgesamtübersicht (Anhang III) angegeben. Die Häufigkeit der Larvalschalen korreliert generell negativ mit der Artendiversität und positiv mit der Häufigkeit der Faunenzusammenbrüche. In Profilabschnitten mit hoher Diversität und fehlenden Faunenzusammenbrüchen (z. B. *baylei*, *cymodoce* und *autissiodorensis* Zone) sind Larvalschalen selten oder fehlen.

Invertebraten mit planktotropher Larvalentwicklung setzen außerordentliche Mengen an Eizellen und Spermien frei (bis 70 Millionen Eizellen pro Laichvorgang im Falle der Auster *Crassostrea virginica*; JABLONSKI & LUTZ 1983). Die Sterberate planktotropher Larven ist mit über 99 % ebenfalls außerordentlich hoch. Die Zeit größter Sterblichkeit ist vermutlich nicht die planktische Phase im Oberflächenwasser, sondern der Abschnitt während und kurz nach der Metamorphose.

Für viele Arten genügt die Überlebensrate von einem Individuum pro 1 000 oder sogar pro 50 000 Larven, um die Population im Gleichgewicht zu halten (JABLONSKI & LUTZ 1983). Das zeigt aber, daß Larvalschalen immer in großer Zahl anfallen, gleichermaßen in aeroben und anaeroben Milieus. Das nahezu vollständige Fehlen von Larvalschalen in belüfteten Milieus ist somit ein Erhaltungsproblem. Ein normal belüftetes Benthosmilieu ist dicht besiedelt. Larven, die sich am Meeresboden niederlassen dienen vielen Benthosbewohnern als Nahrungsquelle. Besonders die Aktivität von epi- und endobenthischen Weidegängern und Substratfressern dürfte zur hohen Sterberate der Larven und zur Zerstörung ihrer Schalen beitragen.

Abb. 64. Diversitätswerte der Assoziationen angegeben als Rarefaction-Kurven; n sp.: Artenanzahl, n ind.: Individuenanzahl.

Fig. 64. Rarefaction curves of the associations; n sp.: number of species, n ind.: number of specimens.

Ein weiterer Grund für die Seltenheit von Larvalschalen in gut belüfteten Milieus liegt in ihrer Skelettmineralogie. Larvalschalen bestehen immer aus Aragonit, auch wenn das adulte Tier eine Kalzitschale ausbildet (JABLONSKI & LUTZ 1983). Die kleinen und dünnen Larvalschalen fallen, sofern sie nicht gefressen wurden, mit großer Wahrscheinlichkeit Lösungsvorgängen während der Diagenese anheim. Auch bei adulten Schalen aus fossilen Milieus, die in der Wirbelregion nicht abradiert sind, fehlen nahezu immer die Prodissoconche. Die Erhaltung der Larvalschalen in schlechtbelüfteten oder anoxischen Milieus wird demnach durch die geringe Besiedlungsdichte oder das Fehlen benthischer Organismen begünstigt.

Die vorliegenden Larvalschalen stammen nahezu ausschließlich von planktotrophen Larven im Metamorphosealter (erkennbar an dem kleinen, unskulptierten Prodissoconch I und dem etwa 0,5 mm großen konzentrisch berippten Prodissoconch II; JABLONSKI & LUTZ 1983). Diese Larven versuchten wahrscheinlich das Benthosmilieu zu besiedeln und starben an Sauerstoffmangel. Ihre Größe und Erhaltung, sowie die deutliche Skulptur machen es unwahrscheinlich, daß sie in großer Zahl in der Wassersäule gefressen wurden und als lose Schalen oder eingebettet in Kotpillen abregneten.

Dem Auftreten der Larvalschalen kommt somit eine diagnostische Bedeutung für sehr niedrigen oder fehlenden Sauerstoffgehalt im Benthosmilieu zu. Im höheren Teil des Profils, etwa ab der höheren *wheatleyensis* Zone, sind trotz niedriger Diversität und Faunenzusammenbrüchen keine Larvalschalen erhalten (siehe Anhang III). Vermutlich hängt das mit diagenetischen Lösungserscheinungen zusammen, die nur wenig höher, ab der basalen *huddlestoni* Zone, auch bei der Adultfauna beobachtbar sind.

Isolierte Gastropoden-Protoconche wurden nicht beobachtet, obwohl die prosobranche Schnecke *Quadri-nervus mosensis* eine planktotrophe Larvalphase hatte und in etlichen Assoziationen gehäuft auftritt. Die Ursache dafür ist nicht bekannt, allerdings ist denkbar, daß die einteiligen Hohlformen der Gastropodenlarvalschalen durch die Kompaktion zerdrückt wurden, wie praktisch alle gewundenen Gastropodengehäuse (Taf. 13, Fig. 4, 5, 7 und 8), und dadurch unkenntlich

oder völlig zerstört wurden. In seltenen Fällen sind frühontogenetische Windungen mit Resten des Protoconch II erhalten (Taf. 13, Fig. 6).

### 5.3 Zuordnung der Assoziationen und Vergesellschaftungen zu Benthosmilieus

Charakteristisch für Assoziation (19) und Vergesellschaftung (C) ist der relativ hohe Anteil an protobranchen Muscheln und vor allem an tiefgrabenden, filtrierenden Muscheln. Dadurch werden gut belüftete Verhältnisse im Benthosmilieu mit einem tiefliegenden Reduktionshorizont nahegelegt, was auch durch die hohen Diversitätswerte bestätigt wird. Sehr wahrscheinlich charakterisiert die Assoziation (19) und Vergesellschaftung (C) ein normal belüftetes oxisches Benthosmilieu mit Sauerstoffwerten die langfristig  $> 0,1 \text{ mmol O}_2/\text{l H}_2\text{O}$  lagen.

Oxische Belüftungsverhältnisse charakterisierten wahrscheinlich auch die Assoziationen (18) und (20). Assoziation (20) hat ebenfalls sehr hohe Diversitätswerte und auch einen, allerdings geringeren, Anteil an protobranchen und tiefgrabenden, filtrierenden Muscheln. Assoziation (18) kommt vorwiegend als geringmächtige Einschaltung in den Assoziationen (19) und (22) vor und zeigt wahrscheinlich ähnliche Verhältnisse wie diese Assoziationen an.

Die Assoziationen (1) bis (5) und (21) bis (24) repräsentieren innerhalb des hier betrachteten Spektrums nur schwach restriktierte Milieus. Die Diversitätswerte der Assoziationen liegen bei hohen bis mittleren Werten (Abb. 63 und 64). Die Anzahl der Arten in den trophischen Kernen variieren zwischen vier und sechs (Abb. 10 bis 18 und 47 bis 53). Protobranche Muscheln mit ihrem lezithotropen Larvaltypus sind hier noch relativ häufig. Tiefgrabenden Filtrierer sind z. T. noch vorhanden, spielen allerdings nur noch eine untergeordnete Rolle. Vermutlich lag die Redox-Grenzfläche hier bereits deutlich flacher, möglicherweise nur einige bis wenige cm unter der Substratoberfläche. Die Lage der Redox-Grenzfläche war sicherlich wie bei allen rezenten Schelfmilieus schwankend (z. B. OSCHMANN 1994), allerdings waren die Fluktuationen vermutlich nicht sehr stark. Faunenzusammenbrüche waren selten, woraus sich schließen läßt, daß ein Übergreifen der

Redox-Grenzfläche in die Wassersäule nur gelegentlich stattgefunden hat. Die durch die Assoziationen (1) bis (5) und (21) bis (24) charakterisierten Benthosmilieus waren somit noch längerfristig stabil und sind dem schwach poikilo-aeroben Milieu zuzuordnen. Die Sauerstoffwerte an der Substrat/Wasser-Grenzfläche dürften im Sommer für einige Wochen unter etwa 0,1 mmol O<sub>2</sub>/l H<sub>2</sub>O gesunken sein, wie in vergleichbaren rezenten Milieus (z. B. TYSON & PEARSON 1991).

**Assoziation (6)** repräsentiert ähnlich stabile Milieubedingungen wie die Assoziationen (1) bis (5) und (21) bis (24). Dafür sprechen, neben der Struktur der Assoziation mit einem hohen Anteil an inartikulaten Brachiopoden und an Chemosymbionten, auch die Diversitätswerte. Sie erreichen im Assoziationsvergleich noch Werte im oberen Mittelfeld. Besonders die chemosymbiontische Muschel *Mesomiltha concinna*, die als tiefgrabendes Endobenthos im Bereich der Redox-Grenzfläche lebte und auf die gleichzeitige Verfügbarkeit von O<sub>2</sub> und H<sub>2</sub>S angewiesen war (z. B. OSCHMANN 1994), ist ein Garant für stabile Verhältnisse mit ausreichend Sauerstoff im Substrat/Wasser-Grenzbereich und nur schwach ausgeprägte saisonale oder längerfristige Fluktuationen der Redox-Grenzfläche. Die Seltenheit der Assoziation und ihre Verbreitung in wenigen, zeitlich relativ eng begrenzten Abschnitten (siehe Anhang II und III) zeigt aber, daß die notwendigen Bedingungen innerhalb des Kimmeridge Clay nur sehr sporadisch geherrscht haben. *Mesomiltha concinna* ist in Assoziation (6) überwiegend senkrecht in Lebendstellung eingebettet. Sie kommt allerdings auch, besonders in anderen Assoziationen, in denen sie untergeordnet auftritt, die artikulierten Klappen vollkommen geöffnet in der Schichtfläche liegend vor (Taf. 11, Fig. 3). Letzteres belegt, daß die erforderlichen stabilen Bedingungen nicht längerfristig herrschten und Fluktuationen der Redox-Grenze die Individuen von *Mesomiltha* aus dem Substrat getrieben haben, wo sie dann an Sauerstoffmangel zugrunde gingen.

**Assoziation (13)** ist mit lediglich drei Proben statistisch nicht gut abgesichert und tritt nur in einem Abschnitt im Profil, in der höheren *eudoxus* Zone, auf. Trotz der niedrigen Diversitätswerte (Abb. 63 und

64), die möglicherweise auf Amensalismus zurückgehen, repräsentiert Assoziation (13) wahrscheinlich ein vergleichsweise gut belüftetes, stabiles Milieu, ähnlich wie Assoziation (6). Diese Annahme wird hauptsächlich durch den hohen Anteil an proto-branchen Muscheln (etwa 60%) gestützt. Sie bewohnten den ein bis wenige cm dicken Oxidationshorizont im Substrat und durchsuchten ihn nach Nahrung. Ein Herauswandern des Reduktionshorizontes aus dem Substrat und damit verbundene Faunenzusammenbrüche sind wegen des lezithotropen Larvaltypus der Protobranchen für die Verbreitungsdauer der Assoziation auszuschließen.

**Die Assoziationen (7) bis (12) und (25) und (26)** sind bereits im trophischen Kern verarmt, haben geringere Durchschnittsgrößen der Arten und weisen bei den Diversitätsbestimmungen nur mittlere Werte auf. Protobranche Muscheln sind sehr selten oder fehlen. Die Lage der Redox-Grenzfläche war bereits nahe an der Substrat/Wasser-Grenzfläche und fluktuierend. Sommerliche Sauerstoffminimum- und Anoxia-Perioden verdrängten vermutlich die Protobranchier weitgehend aus dem Lebensraum. Anoxia-Perioden mit Faunenzusammenbrüchen werden auch durch die Anreicherungen von Muschellarvalschalen und aus dem Substrat gewanderte Infauna belegt. Vermutlich erfolgten die Faunenzusammenbrüche bei den Assoziationen (7), (8) und (25) noch im Abstand von wenigen Jahren, während sie bei den Assoziationen (9) bis (12) und (26) möglicherweise schon regelmäßig in aufeinanderfolgenden Jahren stattfanden.

Die Assoziationen (7) bis (12), (25) und (26) repräsentieren damit ein streng poikilo-aerobes Milieu (OSCHMANN 1991a, b), mit Sauerstoffwerten, die in den Wintermonaten bei etwa 0,1 mmol O<sub>2</sub>/l H<sub>2</sub>O, oder höher gelegen haben, in den Sommermonaten aber auf unter 0,05 mmol O<sub>2</sub>/l H<sub>2</sub>O, gelegentlich sogar bis zum völligen Sauerstoffverbrauch verarmten. Nach Rezentbeobachtungen beginnt die Infauna bei Sauerstoffkonzentrationen von etwa 0,07 bis 0,03 mmol O<sub>2</sub>/l H<sub>2</sub>O aus dem Substrat zu wandern (z. B. TYSON & PEARSON 1991).

In den Assoziationen (14), (15), (27) und (28) ist die Verarmung der Fauna noch weiter vorangeschritten. In den trophischen Kernen finden



sich nur noch eine oder zwei Arten. Die Diversitätswerte sind schon auffällig niedrig, und die noch vorhandene Fauna zeigt deutlichen Zwergwuchs, bis hin zu Anreicherungen von nepionischen Stadien und Larvalschalen. Die Redox-Grenzfläche fiel bereits fast mit der Substrat/Wasser-Grenzfläche zusammen und verdrängte auch die bislang recht erfolgreiche detritusfressende Schnecke *Quadrinervus mosensis*. Die Infauna liegt nahezu ausschließlich zweiklappig in der Schichtfläche und belegt eine starke Fluktuation der Redox-Grenzfläche. Dadurch wurde die Infauna vor den Faunenzusammenbrüchen aus dem Substrat getrieben.

Die Assoziationen (14), (15), (27) und (28) belegen damit ein extrem poikilo-aerobes Milieu mit langen sommerlichen Anoxia-Perioden, die einige Monate gedauert haben können. Auch in den Wintermonaten blieben niedrige Sauerstoffwerte bestimmend, die vermutlich 0,1 mmol O<sub>2</sub>/l H<sub>2</sub>O nicht überschritten haben. Damit ist der Grenzbereich dessen erreicht, was auch gut angepaßte Makrobenthosorganismen noch verkraften können. Die Zwergformen und nepionischen Stadien legen die Vermutung nahe, daß die belüfteten Perioden am Meeresboden oft nicht ausreichten, die Reproduktionsreife zu erreichen.

Die Vergesellschaftungen (A) und (B) sind nur in wenigen Proben mit relativ niedrigen Individuenzahlen und in schlechter Erhaltung belegt. Trotzdem zeigt das Faunenspektrum, die Dominanzverhältnisse der Arten und die Diversität, daß das zugehörige Benthosmilieu wahrscheinlich ähnlich dem der Assoziationen (7) bis (12), (25) und (26), eventuell auch dem der Assoziationen (14), (15), (27) und (28) war. Gestützt wird diese Annahme hauptsächlich durch die in der Schichtfläche doppelklappig eingebettete Infauna. Larvalschalen und nepionische Stadien fehlen hier, was auf die schlechte Erhaltung der Fauna zurückgeführt werden kann.

In Assoziation (16) und Vergesellschaftung (D) tritt nur noch *Liostrea multiformis* im trophischen Kern auf, die die Ammonitengehäuse beidseitig inkrustierte. Dadurch ist ein Aufwuchs der Auster zu Lebzeiten der Ammoniten oder zumindest während die Gehäuse noch im Wasser drifteten belegt. Das praktisch völlige Fehlen von benthischer Begleit-

fauna, die häufig vorkommenden Muschellarvalschalen und der hohe TOC-Gehalt der Sedimente deuten auf weitgehend anoxische Verhältnisse im Benthosmilieu, in dem auch in den Wintermonaten keine nachhaltige Regeneration der Sauerstoffwerte erfolgte. Mit den bei Assoziation (16) und Vergesellschaftung (D) erreichten Bedingungen ist somit der für Makrobenthos tolerierbare Grenzbereich überschritten.

Assoziation (17) repräsentiert die monotypischen *Aulacomyella*-Pflaster, die in zwei verschiedenen Größenklassen vorkommen. Die adulten, 2 bis 3 cm großen *Aulacomyella*-Plaster treten als dünne Einschaltungen in anderen Assoziationen auf, vor allem in den Assoziationen (2), (4) und (5), sowie in den Assoziationen (7) bis (12). Sie belegen kurzfristige Besiedlungsphasen von *Aulacomyella*-Larvenschwärmen, möglicherweise nur eine Generation, die aber bei etwa den gleichen benthischen Sauerstoffwerten lebten wie die Assoziationen, in die sie eingeschaltet sind.

Die zweite Größenklasse, in der die *Aulacomyella*-Pflaster vorkommen, erreicht nur etwa 3 mm. Diese Pflaster kommen in Profilabschnitten mit hohen TOC-Werten und ohne benthische Begleitfauna vor. Sie charakterisieren anoxische Verhältnisse am Meeresboden. Die kleinwüchsigen Formen von *Aulacomyella* sind entweder Larvalschalen oder pädomorpe Adultformen, die planktisch lebten.

#### 5.4 Verteilung der Assoziationen und Vergesellschaftungen in den Bohrungen (siehe auch Anhang III: Profilgesamt-Darstellungen)

In der Bohrung Eberston tritt die Assoziation (1) sporadisch in der oberen *eudoxus* Zone, überwiegend aber in der mittleren *autissiodorensis* Zone auf. Assoziation (2) ist auf einen relativ eng begrenzten Intervall in der tieferen *eudoxus* Zone beschränkt. Auch die Assoziation (3) tritt nur in einem engen Intervall, das die höhere *mutabilis* und die basale *eudoxus* Zone umfaßt, auf. Assoziation (4) hat einen weiteren Verbreitungsbereich von der basalen *mutabilis* bis zur höheren *eudoxus* Zone, mit einem gehäuftem Auftreten in der tieferen *eudoxus* Zone. Assoziation (5) ist in der *mutabilis* Zone und sporadisch auch in der tieferen *eudoxus* Zone

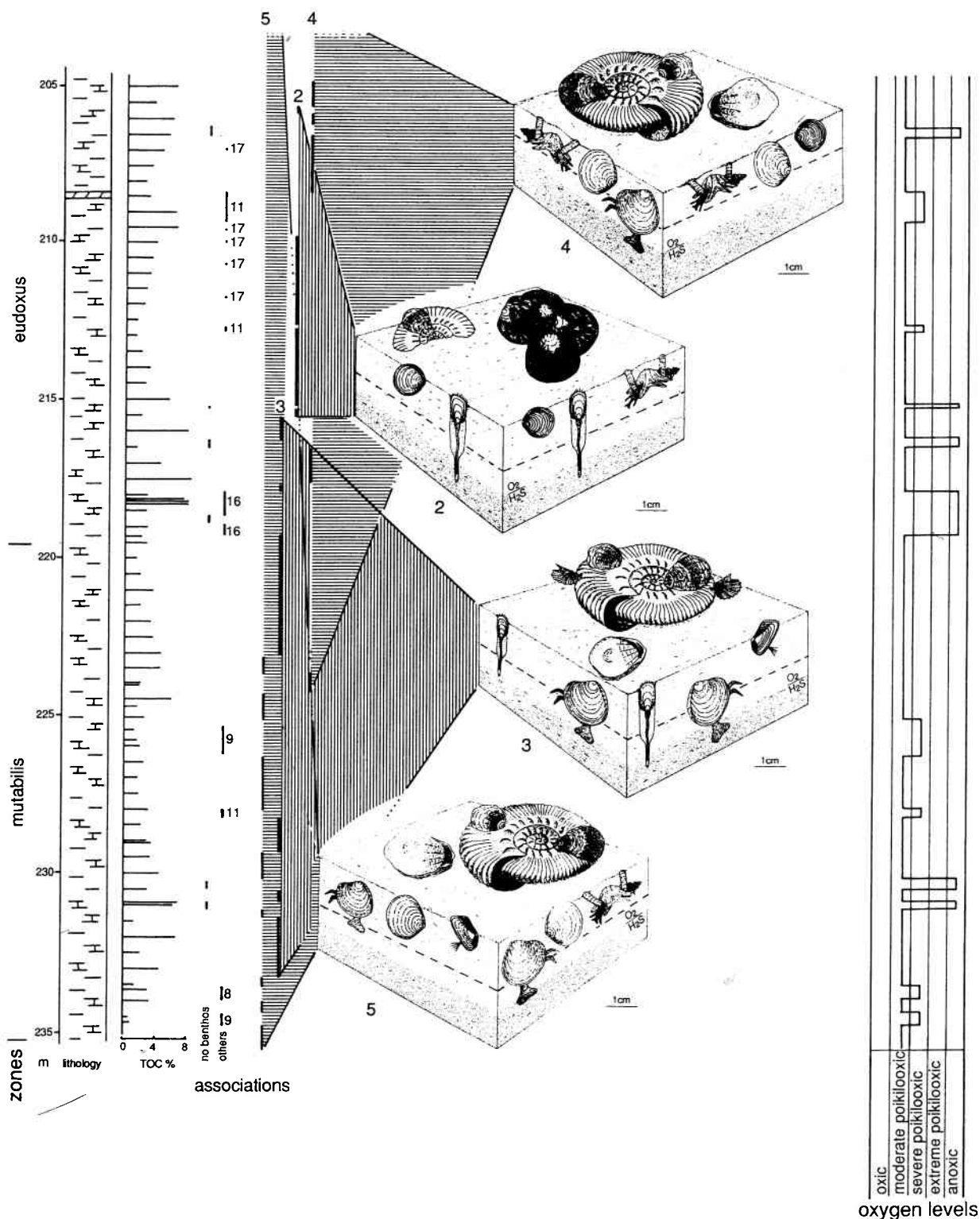


Abb. 65. Verbreitung und Ablösemuster der Assoziationen in der *mutabilis* und basalen *eudoxus* Zone der Bohrung Eberston. Die Assoziationen bleiben zum Teil über mehrere Profilmeter beständig. Aus der Verteilung der Assoziationen läßt sich die Schwankung in der Sauerstoffversorgung rekonstruieren, die in diesem Abschnitt nur selten niedrige Werte erreichte.

Fig. 65. Distribution and replacement pattern of the associations within the *mutabilis* and basal *eudoxus* zone of the Eberston borehole. The associations remain constant through several m of section. The distribution of the associations is used to reconstruct changes in the oxygen supply. Low oxygen values are rare within this part of the pattern section.

anzutreffen. Generell treten die Assoziationen (1) bis (5) nur in Profilabschnitten mit langen Perioden niedriger TOC-Werte auf. Gelegentlich kommen die Assoziationen (1), (4) und (5) auch in kurzen Intervallen mit niedrigen TOC-Werten vor, die zwischen stark TOC-angereicherte Sedimente geschaltet sind. Vermutlich drifteten hier zufallsbedingt auch lezithotrophe Larven der Muscheln *Nucinella* und *Palaeonucula* ein, was ein kurzfristiges Aufblühen der entsprechenden Assoziationen möglich machte. Die Verteilung im Profil zeigt allerdings deutlich, daß sich die Assoziationen in diesen Abschnitten nicht längerfristig etablieren konnten, im Gegensatz zu ihren Hauptverbreitungsbereichen in der *mutabilis*, tieferen *eudoxus* und mittleren *autissiodorensis* Zone.

In der Bohrung Reighton tritt an der Basis (*baylei* Zone) in Horizonten von wenigen cm Mächtigkeit die Assoziation (18) auf. Ebenfalls in der *baylei*, aber auch in der *cymodoce* und *mutabilis* Zone kommt die Assoziation (19) vor und wechselt in der *baylei* und *cymodoce* Zone mit Assoziation (20). Die Verbreitung dieser Assoziationen deckt sich mit Profilbereichen in denen die TOC-Werte sehr niedrig sind. Niedrige TOC-Werte kennzeichnen auch die Verbreitung der Assoziation (22) in der *baylei* Zone und die Verbreitung der Assoziationen (23) in der *cymodoce*, (24) in der *mutabilis* und (21) in der *cymodoce* bis *eudoxus* Zone.

Das Verteilungsmuster der Assoziationen (1) bis (5) (Abb. 65) und (18) bis (24) ist das von alternierenden Assoziationen (vergleiche ABERHAN 1992), die ein ähnliches benthisches Milieu repräsentieren, in diesem Fall keine oder nur eine schwache Beeinflussung durch Sauerstoffmangel. Die Ablösung in der Zeit erfolgte vermutlich nach einem Zufallsmuster, z. B. verursacht durch die Anzahl und Verbreitung von Larven oder auch von dem Anteil der Ammonitengehäuse als besiedelbare Hartsubstrate am Meeresboden. Zusätzlich können auch taphonomische Prozesse überprägend gewirkt haben (siehe ausführliche Diskussion bei ABERHAN 1992). Auffällig ist jedoch die Konstanz mancher Assoziationen über Bereiche von etlichen Metern, was einer größeren Zahl von Probenniveaus entspricht. Dadurch werden vergleichsweise geringe taphonomische Einflüsse und über längere Zeit stabile benthische Milieus belegt.

Ein viel unruhigeres Muster zeigt die Verteilung der Assoziationen (7) bis (12), (14), (15), und (25) bis (28). Ihre Verbreitung erstreckt sich über mehr oder weniger große Teile der Bohrungen, ist aber in Abschnitten mit hohen TOC-Werten gehäuft. Besonders in der mittleren *eudoxus* bis basalen *autissiodorensis* Zone und in der oberen *autissiodorensis* bis basalen *pectinatus* Zone der Bohrung Ebberston alternieren die Assoziationen in rascher Folge sprunghaft. Oft werden sie von Faunenzusammenbrüchen und kurzen Abschnitten ohne Benthosfauna getrennt (Abb. 66). Etwas weniger deutlich ist aber prinzipiell ähnlich ist die Verteilung in Abschnitten der *mutabilis* und *eudoxus* Zone der Bohrung Reighton.

Diese Muster belegt starke und in rascher zeitlicher Folge auftretende Schwankungen in den Sauerstoffwerten des Benthosmilieus. Die Ablösungsfolge der Assoziationen ist in hohem Maße dem Zufall unterworfen. Hierbei mag neben der Dauer der Anoxia-Perioden, wieder der Anteil an Ammoniten als besiedelbare Hartsubstrate am Meeresboden eine Rolle gespielt haben, ebenso die Frage, von welchen Taxa gerade Larven für die Wiederbesiedlung verfügbar waren. Auch hier dürfte der taphonomische Einfluß von geringer Bedeutung gewesen sein. Biogene und physikalische Aufarbeitungsprozesse, spielten abgesehen von den mengenmäßig zurücktretenden Schill- und Bruchschillkonzentrationen kaum eine Rolle.

Die Assoziation (6) ist relativ selten, tritt aber nur in Profilabschnitten mit längerfristig hohen TOC-Werten auf (höhere *eudoxus* Zone, *elegans* Zone und basale *pectinatus* Zone). Innerhalb dieser Abschnitte ist das Vorkommen der Assoziation aber auf kurze Bereiche (wenige dm bis m) mit niedrigen TOC-Anreicherungen beschränkt. Möglicherweise waren kurzfristig besser belüftete Verhältnisse, die sich in Abschnitte mit langfristig hoher Anreicherung organischen Materials einschalteten, günstig für eine infau-nale, chemosymbiontische Lebensweise der Muschel *Mesomiltha concinna*. Die Zersetzung des organischen Materials erzeugte viel H<sub>2</sub>S im Reduktionshorizont des Substrats, das während belüfteter Verhältnisse von den Chemosymbionten genutzt werden konnte.

Die Assoziation (13) ist zu selten, um sie in eine Betrachtung der zeitlichen Verteilungsmuster mit ein-

zubeziehen. Dem Auftreten der *Nucinella birkelundi* - *Isocyprina minuscula* Assoziation (13) in einem stark TOC-angereicherten Profilabschnitt in der höheren *eudoxus* Zone muß ein ähnlicher zufallsbedingter Zustrom lezithotropher Larven zugrunde liegen, wie

bei der Verbreitung der *Palaeonucula menkii* Assoziation in der mittleren *eudoxus* Zone (siehe oben). Auch hier belegt die Assoziation nur eine episodische Besiedlung; sie konnte sich nicht langfristig etablieren.

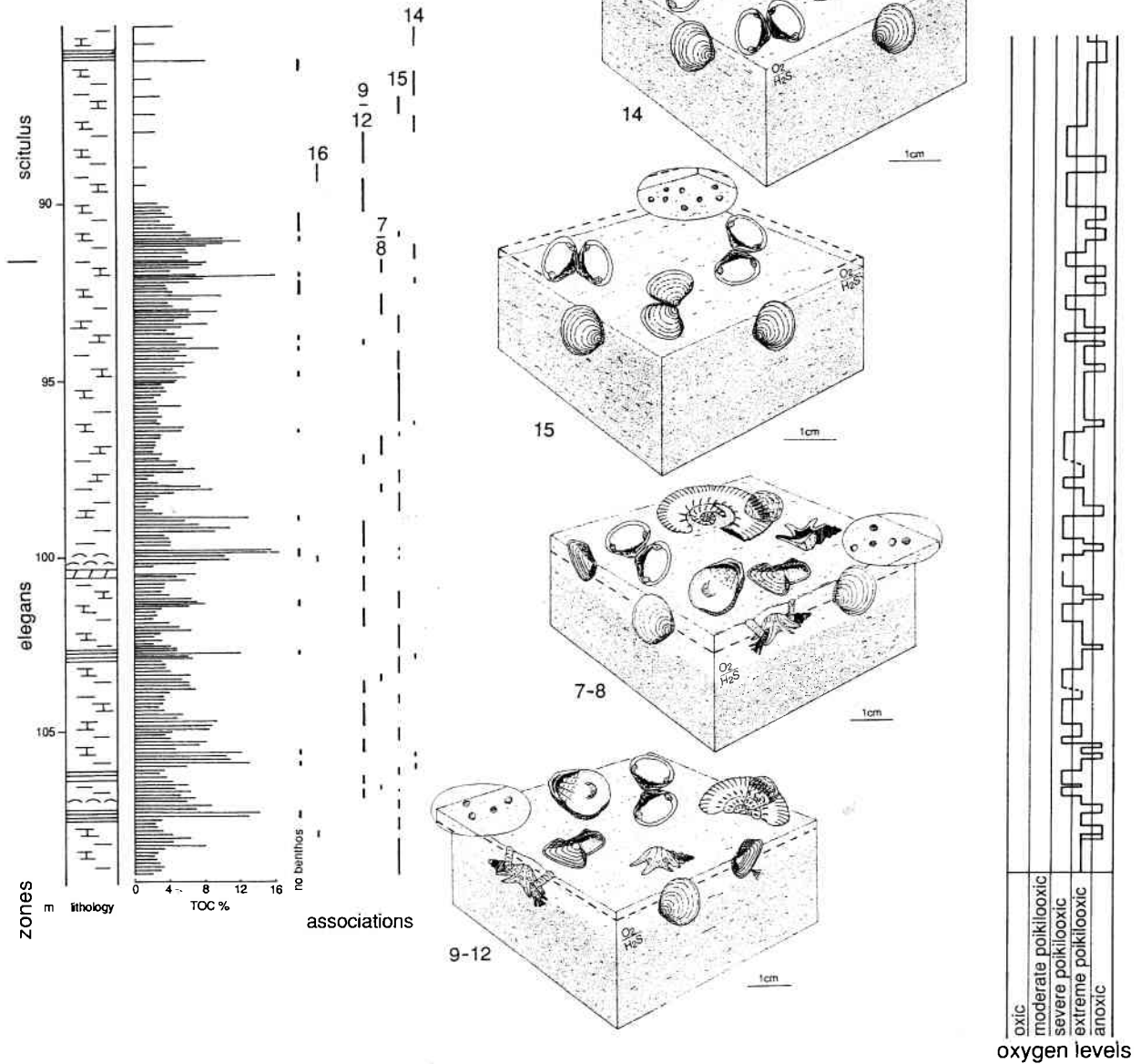


Abb. 66. Verbreitung und Ablösemuster der Assoziationen in der *elegans* und basalen *scitulus* Zone der Bohrung Eberston. Die Assoziationen wechseln sehr rasch, oft getrennt durch kurze Interwalle ohne Benthos. Die Schwankungen in der Sauerstoffversorgung waren gravierend und erfolgten rasch. Die aus der Verteilung der Assoziationen rekonstruierte Sauerstoffkurve deckt sich sehr gut mit der TOC-Kurve.

Fig. 66. Distribution and replacement pattern of the associations within the *elegans* and basal *scitulus* zone of the Eberston borehole. The associations alter rapidly and, in many cases, are separated by thin intervals without benthos. Changes in the supply of oxygen were severe and took place very rapidly. The oxygen curve has been reconstructed with the help of the distribution pattern of the associations. There is a good correlation between the oxygen and TOC-curve.

Assoziation (16) tritt in isolierten Einzelvorkommen sporadisch über das ganze Profil verteilt auf und fällt in der Regel mit hohen TOC-Werten im Sediment zusammen.

Assoziation (17) ist auf die *eudoxus* Zone beschränkt und kommt in einer großen Zahl diskreter mm-feiner Lagen vor. Zum Teil tritt sie eingeschaltet zwischen andere Assoziationen auf, z. T. ist sie an Abschnitte mit hohen TOC-Werten und fehlender Benthosfauna gebunden.

Die Vergesellschaftungen (A-D) sind statistisch nicht ausreichend abgesichert und können deshalb keiner Verteilungsbetrachtung unterzogen werden.

Ein Ersatz von Öko- und Morphotypen (ökologischer Ersatz; ABERHAN 1992) bei den Assoziationen ist nur in einem Fall in der Bohrung Ebberston nachzuweisen. So wird die in der *mutabilis* und *eudoxus* Zone häufig vorkommende protobranche, substratfressende Muschel *Palaeonucula menkii* nach einem Überlappungsbereich ab der *autissiodorensis* Zone von der gleichfalls protobranchen, substratfressenden Muschel *Nucinella birkelundi* ersetzt.

### 5.5 Vergleich mit anderen Lokalitäten des Kimmeridge Clay

Einige wesentliche Arten aus dem Kimmeridge Clay in Dorset (Südengland) und den zeitgleichen Äquivalenten aus dem Boulonnais (Nordfrankreich), *Camptonectes auritus*, *Protocardia morinica* und *Corbulomima suprajurensis*, die im trophischen Kern vieler Assoziationen zu finden sind, spielen in Yorkshire nur noch eine untergeordnete Rolle. Dafür sind wichtige Arten wie *Liostrea multiformis*, *Grammatodon schourovskii*, *Oxytoma inequivale*, *Palaeonucula menkii*, *Nucinella birkelundi* und *Lingula ovalis* in Dorset und Boulonnais von viel geringerer Bedeutung (OSCHMANN 1988a; CLAUSEN & WIGNALL 1990; WIGNALL 1990a).

OSCHMANN (1988a) führte eine Benthosfaunenanalyse für den Zeitraum Oberkimmeridge/Portland in Dorset, Nord- und Ostfrankreich durch. Dabei wurden 39 Proben aus dem Kimmeridge Clay und den zeitgleichen Faziesäquivalenten aus dem Boulonnais gemeinsam mit vielen anderen Proben aus anderen Faziestypen einer Cluster-Analyse unterzogen. Die

daraus ermittelten Assoziationen können aufgrund der begrenzten Probenzahl im Kimmeridge Clay und des überregional angelegten Vergleichs verschiedener Faziesbereiche lediglich Stichprobencharakter haben. Trotzdem lassen sich von der *scitulus* Zone bis zur *pallasioides* Zone (nur da überlappen die Probensätze) die Assoziationen (11) und (15) auch in Südengland und im Boulonnais wiedererkennen.

Erstaunlich ist, daß es wenig Gemeinsamkeiten mit den von WIGNALL (1990) in Süd- und Mittelengland aufgestellten Assoziationen gibt. Lediglich Assoziation (19) und WIGNALL's Assoziation A6 zeigen Anknüpfungen. Mehrere mögliche Ursachen können zur Erklärung herangezogen werden:

- Die Entfernung zwischen Yorkshire (Ostengland) und der Typlokalität in Dorset (Südengland) ist mit 500 km groß genug, um eine gewisse Eigenständigkeit der Faunen beider Gebiete zuzulassen. Beide Gebiete gehören der subborealen Provinz an. Dorset hat allerdings schon deutliche Beziehungen nach Nordfrankreich, das etwa an der Grenze der subborealen und submediterranen Provinz liegt, und auch zur submediterranen Provinz in Zentral- und Ostfrankreich. In allen vier Regionen sind in feinkörnigen Substraten die Muscheln *Corbulomima suprajurensis* und *Protocardia morinica* häufig (OSCHMANN 1985, 1988a). In Yorkshire sind diese Muscheln dagegen, wie oben schon erwähnt, von viel geringerer Bedeutung. Die typisch boreale Muschel *Buchia* ist in Dorset extrem selten (OSCHMANN 1985, 1988a), tritt in Yorkshire aber bereits relativ häufig auf und belegt damit einen stärkeren borealen Einfluß.

Trotz der Dominanzverschiebungen innerhalb der Benthosfauna sind die Artenspektren von Dorset und Yorkshire sehr ähnlich (z. B. OSCHMANN 1985, 1988a) und zeigen, daß sich kein Provinzialismus zwischen Dorset und Yorkshire ausgebildet hat. Untersuchungen von Frau LIU (Dissertation in Vorbereitung, Universität Würzburg) zeigen nach dem Simson-Koeffizienten eine Ähnlichkeit der Faunen von 94%. Beide Gebiete standen folglich in einem regen Faunenaustausch, der nicht, wie von WIGNALL (1990) postuliert, durch die London-Plattform als Barriere oder gar als

- Inselkette behindert wurde (vergleiche: Abb. 1). Die London-Plattform existierte zwar als flach-marine Verlängerung des London-Brabanter-Massivs, unterband aber nicht die offenmarine Verbindung zwischen Süd- und Ostengland. Diese war durch die breite und ausreichend tiefe Meeresstraße zwischen dem London-Brabanter-Massiv und dem "Welsh High" gewährleistet (ZIEGLER 1982, 1988).
- Das von WIGNALL (1990) und von CLAUSEN und WIGNALL (1990) benutzte sehr enge Artkonzept (siehe 3.6 Taxonomie und Autökologie) bewirkt eine Aufspaltung in mehr Arten als z. B. bei OSCHMANN (1988a) und in dieser Arbeit. Dadurch erhalten die Assoziationen eine andere Struktur und ihre Diversitätswerte werden erhöht. Leider ist damit auch der Vergleich erschwert oder möglicherweise nicht mehr durchführbar.
  - WIGNALL (1990) stellte aus einem sehr großen Datensatz von 700 Proben mit 55 000 Individuen und 125 benthischen Arten die Assoziationen ohne Zuhilfenahme sinnvoller, statistischer, computergestützter Methoden auf. Lediglich eine begrenzte Anzahl an Proben wurden zu Vergleichszwecken einer Cluster-Analyse unterzogen, was mit viel Skepsis betrachtet werden muß. Die Auswahl der dafür verwendeten Proben ist subjektiven Kriterien unterworfen. WIGNALL (1990) führt auch nicht aus, wie aus einer unüberschaubar großen Datenmatrix von 700 x 125 ähnliche Proben erkannt und zusammengefaßt wurden. Bei Datensätzen dieser Dimension ist es unmöglich, Assoziationen nach subjektiven Ähnlichkeitskriterien zu gruppieren, ohne dabei Fehler in größerem Ausmaß in Kauf zu nehmen (siehe auch: 3 Benthosfaunenanalyse).

## 6 Zyklen im Kimmeridge Clay von Yorkshire

### 6.1 Zyklizität der Bewegtwasserfaziestypen

Die Verbreitung der Schille und Tempestite in der Bohrung Ebberston zeigt eine extreme Häufung in der oberen *eudoxus* und unteren *autissiodorensis* Zone. In den übrigen Teilen der Bohrung Ebberston und in der Bohrung Reighton, soweit sie untersucht wurde, kommen Bewegtwasserfaziestypen nur sehr sporadisch vor. Diese Verbreitung deckt sich mit der Verbreitung der *Nanogyra virgula* Sturmschillbänke aus dem Boulonnais, Nord-Frankreich (FÜRSICH & OSCHMANN 1986a). Dort sind die Tempestite proximal, bei auflandigen Stürmen am Südrand des London-Brabanter-Massivs entstanden. Die Bewegtwasserfaziestypen in Yorkshire repräsentieren dagegen den distalen Sturmeinfluß in einem offenen, tieferen Schelfbereich.

Ein zunächst gemutmaßter Zusammenhang mit niedrigem Meeresspiegelstand (Abb. 70), der es Stürmen erlaubt auch noch im küstenfernen Schelf ihre Signaturen zu hinterlassen, läßt sich nicht bestätigen. Vorausgesetzt, die von HAQ et al. (1987, 1988) entworfenen eustatischen Kurven geben den Trend für die Meeresspiegelentwicklung im Kimmeridge des Nordseeraumes wieder (was anzunehmen

ist, denn die Kurven stützen sich zu einem großen Teil auf Daten aus dieser Region), dann sollten bei einer Verknüpfung mit niedrigem Meeresspiegel die Schill- und Bruchschillkonzentrationen besonders ausgeprägt in der *huddlestoni* und *pectinatus* Zone anzutreffen sein. Das ist nicht der Fall. Stattdessen korrelieren die Bewegtwasserfaziestypen auffällig mit den hohen TOC-Werten der oberen *eudoxus* und unteren *autissiodorensis* Zone (Abb. 67); einem Abschnitt, in dem der Meeresspiegel nach HAQ et al. (1987, 1988) von einem relativ niedrigen zu einem hohen Niveau ansteigt (transgressive-systems tract; HAQ et al. 1987, 1988).

Dieser Zusammenhang verwundert zunächst. Man würde erwarten, daß bei einer großen Häufigkeit an Schill- und Bruchschillkonzentrationen die Belüftungsverhältnisse im Bodenwasser verbessert werden. Sie wurden durch viele Stürme erzeugt, die im Abstand von möglicherweise nur wenigen Jahren bis Jahrzehnten aufeinanderfolgten. Offensichtlich haben die Stürme auch bei häufigerem Auftreten keinen Einfluß auf die Sauerstoffversorgung im Bodenwasser und sind nicht in der Lage, die stabile Wasserschichtung in der Wassersäule aufzuheben. Das widerlegt WIGNALL's

(1989) Annahme, Stürme würden für die episodische Belüftung im Bodenwasser des Kimmeridge Clay sorgen.

Wenn man die Verteilung der Bewegtwasserfaziestypen im Bereich der höheren *eudoxus* und tieferen *autissiodorensis* Zone (zwischen 170 und 140 m Teufe) betrachtet (Abb. 67) fällt auf, daß sie bevorzugt im Vertikalabstand von 0,7 bis 0,9 und 1,4 bis 1,8 m, zum Teil auch von 3,5 bis 4,5 m in schmalen Horizonten gehäuft auftreten. Die darin steckende Zeit läßt sich über die Sedimentationsraten abschätzen. Die Sedimente der *eudoxus* und *autissiodorensis* Zone sind 110 m mächtig, die Zonen umfassen einen Zeitraum von 2,8 Mio. Jahren, was eine gemittelte Netto-Sedimentationsrate (im kompaktierten Zustand) von 0,04 mm/Jahr ergibt (Abb. 3 und 67). Die Abschätzung für die *mutabilis* bis *pectinatus* Zone ergibt denselben Wert. Analog ermittelte Sedimentationsraten betragen in Dorset für den Lower Kimmeridge Clay 0,06 mm, für den Upper Kimmeridge Clay 0,09 mm pro Jahr (z. B. COX & GALLOIS 1981; OSCHMANN 1985, 1988b) und bestätigen, daß sich die Abschätzungen in realistischen Dimensionen bewegen.

Die Abstände zwischen dem gehäuften Auftreten der Bewegtwasserfaziestypen repräsentieren demnach Zeitintervalle von etwa 20 000, 40 000 und 100 000 Jahren, was einem MILANKOVITICH-Muster aus der Überlagerung der Zyklen für die Präzession, Ekliptik-schiefe und Exzentrizität entspricht (z. B. IMBRIE 1985). Schwach angedeutet ist auch ein längerfristiger

Zyklus, der dem 400 000 Jahre Sekundärzyklus der Exzentrizität entsprechen könnten. Auch an der Typlokalität in Dorset war eine ausgeprägte, hierarchische Zyklizität feststellbar (DUNN 1974; HOUSE 1985, 1986; OSCHMANN 1985, 1988b, 1990); ein MILANKOVITICH-Muster wurde vermutet (HOUSE 1985, 1986), ließ sich aber wegen der unregelmäßigen Zyklenfolge nicht nachweisen (DUNN 1974; OSCHMANN 1985, 1988b, 1990).

Ein plausibler Grund für die gute Korrelation der Bewegtwasserfaziestypen mit den hohen TOC-Werten ist wegen der komplexen Zusammenhänge schwer zu geben. An MILANKOVITICH-Zyklen gebundene und somit durch die Variationen der Erdbahnparameter gesteuerte klimatische Schwankungen verursachen Verschiebungen von quasistationären, atmosphärischen Zirkulationszentren (vergleichbar etwa dem heutigen Island-Tief oder dem Azoren-Hoch). Eines dieser Zirkulationszentren, das davon beeinflusst wurde, war das Hochdruckgebiet in der W-Tethys (Abb. 71 und 72; vergleiche auch: PARRISH & CURTIS 1982; OSCHMANN 1985, 1988b, 1990; SCOTese & SUMMERHAYES 1986; MOORE et al. 1992, VALDES & SELLWOOD 1992; siehe auch überregionales Ablagerungsmodell). Dieses Hoch spielte eine wesentliche Rolle bei der atmosphärischen Zirkulation, dem Wärmeaustausch und dem marinen Zirkulationsmuster im Europäischen Archipel sowie im Nordatlantischen Schelfmeer (OSCHMANN 1988b, 1990; MOORE et al. 1992; VALDES & SELLWOOD 1992). Es steuerte damit auch die Primärproduktion im Oberflächenwas-

Abb. 67. Im Kimmeridge Clay von Yorkshire (Bohrung Eberston) sind drei verschiedene Zyklentypen, der geochemische Zyklus, der Zyklus der Bewegtwasserfaziestypen und der Sauerstoffzyklus erkennbar. Die Zyklen korrelieren gut und zeigen erstaunlich gleichmäßige Abstände zwischen den Maxima (siehe Pfeile). Aus der Stärke der Signale läßt sich ein MILANKOVITICH-Muster aus Präzessionszyklus (20 000 J.) und primärem Exzentrizitätszyklus (100 000 J.) interpretieren.

← schwaches, ← mittleres, ← starkes Signal;

A oxisch; B schwach poikilo-oxisch; C streng poikilo-oxisch; D extrem poikilo-oxisch; E anoxisch.

Fig. 67. Three types of cycles exist within the Kimmeridge Clay of Yorkshire (Eberston borehole). The geochemical cycle, the hydrodynamic cycle and the oxygen cycle show regular recurrent maxima (arrows) and are in good accordance. The intensity of the signals points to a MILANKOVITICH-type cyclicity, which is composed of the precessional cycle (20 000 y.) and the eccentricity cycle (100 000 y.).

← weak, ← intermediate, ← strong signal;

A oxich; B weakly poikilo-oxich; C strongly poikilo-oxich; D extremely poikilo-oxich; E anoxic.

ser, die für die Anreicherung hoher TOC-Werte verantwortlich ist (OSCHMANN 1988b, 1990). Seine Position in der W-Tethys war zudem entscheidend für den Verlauf der Zugstraßen tropischer Wirbelstürme (Abb. 7). Die Konstellation des Hochs war während der höheren *eudoxus* und der tieferen *autissiodorensis* Zone offensichtlich so, daß es sowohl eine hohe Primärproduktion im Europäischen Archipel und Nordatlantischen Schelfmeer bewirkte, gleichzeitig aber auch die Zugstraßen tropischer Wirbelstürme nach Mittel- und Westeuropa lenkte. Die Sturmereignisse sind im tieferen Teil der *autissiodorensis* Zone auch noch vorhanden, wenn die TOC-Werte vergleichsweise niedriger geworden sind. Allerdings geht ihre Häufigkeit und die Mächtigkeit deutlich zurück und die Ereignisse klingen in der mittleren *autissiodorensis* Zone aus.

## 6.2 Sauerstoffzyklus im Kimmeridge Clay von Yorkshire

Durch die Zuordnung der Assoziationen zu Benthosmilieus mit charakteristischen Sauerstoffwerten und durch das Ablösungsmuster der Assoziationen läßt sich ein Zyklus über das Profil entwerfen, der die Schwankungen im Sauerstoffgehalt des Kimmeridge Clay von Yorkshire wiedergibt (Abb. 65, 66, 67, 68 und Anhang III). Ähnliche zyklische Muster wurden bereits früher für Sauerstoffmangelsysteme aufgestellt (z. B. KAUFFMAN 1981; OSCHMANN 1985, 1988a; SAVRDA & BOTTJER 1986, 1989; ETTER 1990). Die Zuordnung von Faunengemeinschaften oder Spurenssoziationen zu Benthosmilieus blieb aber qualitativ, ohne Skalierung der Sauerstoffwerte.

Inzwischen sind aber rezente Schelfbereiche hinreichend gut auf ihre Sauerstoffschwankungen untersucht um, Uniformitarismus vorausgesetzt, eine absolute Skalierung der Sauerstoffwerte auch in fossilen Milieus zu versuchen (wie z. T. bereits bei der Diskussion der Assoziationen und Vergesellschaftungen und bei der Zuordnung der Assoziationen und Vergesellschaftungen zu Benthosmilieus geschehen). Uniformitarismus kann vorausgesetzt werden. Bei der Hartteifauna in heutigen Sauerstoffmangelsystemen (z. B. Ostsee oder Adria) dominieren infaunale hetero-

donte Muscheln (z. B. OERTSEN & SCHLUNGBAUM 1972; THEEDE et al. 1968; THEEDE 1973; PEARSON & ROSENBERG 1978; STACHOWITSCH 1991). Dieselben Ökotypen dominieren auch im Kimmeridge Clay von Yorkshire und Dorset (OSCHMANN 1988a; WIGNALL 1990a), teilweise sogar mit den gleichen Familien. Vermutlich waren im Verlauf des Jura die wesentlichen Anpassungen der hartteiltragenden Benthosfauna in Sauerstoffmangelmilieus abgeschlossen (ABERHAN 1992).

Alle heutigen (und sehr wahrscheinlich auch alle fossilen) Schelfbereiche weisen eine ausgeprägte Saisonalität auf (OSCHMANN 1994). Deshalb wird dem von OSCHMANN (1991a, b) geprägten Begriff **poikilo-aerob** (für das Milieu) bzw. **poikilo-oxisch** (für die Sauerstoffwerte) der Vorzug vor dem klassischen Begriff **dysaerob** (bzw. **dysoxisch**) gegeben, der langfristig statische Bedingungen beschreibt (RHOADS & MORSE 1971). In Anlehnung an TYSON & PEARSON (1991) werden fünf Abstufungen der Sauerstoffwerte von oxisch bis anoxisch unterschieden und Assoziationen bzw. Vergesellschaftungen zugeordnet (Abb. 65, 66, 67 und Anhang III): **Oxisch**: Assoziation (19) und Vergesellschaftung (C); Sauerstoffwerte langfristig stabil und  $> 0,1$  mmol  $O_2/l$   $H_2O$ . Hierzu gehören vermutlich auch noch die Assoziationen (18) und (20), wenngleich die Daten für diese Assoziationen nicht so eindeutig sind.

**schwach poikilo-oxisch**: Assoziationen (1) bis (6), (13), und (21) bis (24); Sauerstoffwerte sinken im Sommer für einige Tage bis Wochen unter  $0,1$  mmol  $O_2/l$   $H_2O$ ;

**streng poikilo-oxisch**: Assoziationen (7) bis (12), (25) und (26); Sauerstoffwerte im Winter etwa  $0,1$  mmol  $O_2/l$   $H_2O$  oder höher, im Sommer unter  $0,05$  mmol  $O_2/l$   $H_2O$ , möglicherweise mit Perioden von wenigen Wochen ohne Sauerstoff;

**extrem poikilo-oxisch**: Assoziationen (14), (15), (27) und (28); Sauerstoffwerte im Winter unter Umständen bereits  $< 0,1$  mmol  $O_2/l$   $H_2O$ , im Sommer längerfristig Werte  $< 0,02$  mmol  $O_2/l$   $H_2O$  mit mehrwöchigen, möglicherweise bis dreimonatigen Perioden ohne Sauerstoff.

**anoxisch**: Assoziation (16), Vergesellschaftung (D) und makrobenthosfreie, mikrolaminierte Bereiche.



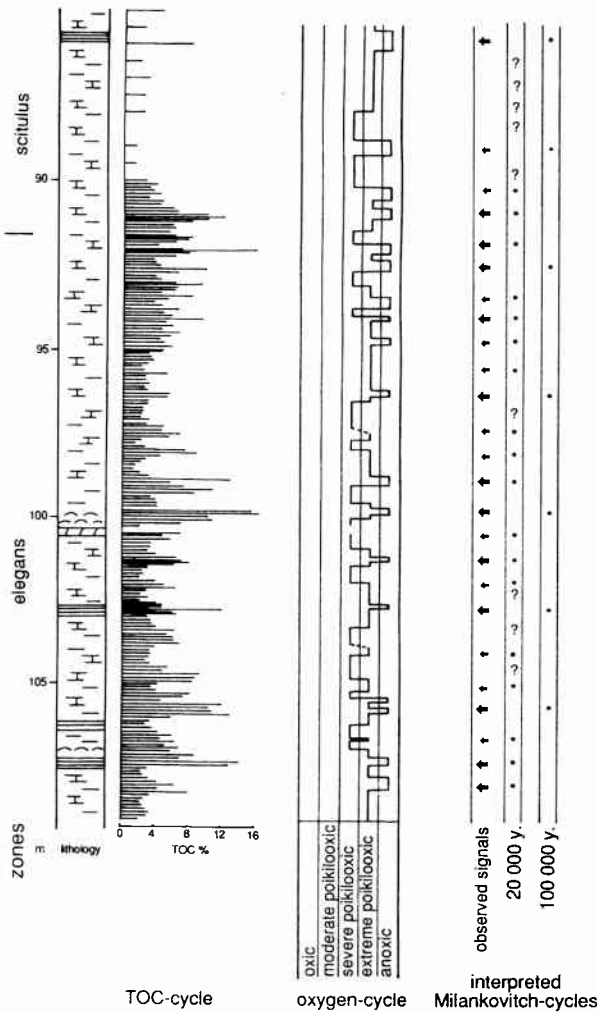


Abb. 68. Die Übereinstimmung von geochemischem Zyklus und Sauerstoffzyklus ist besonders auffällig in Abschnitten mit hohen TOC-Werten, wie hier in der *elegans* und *scitulus* Zone der Bohrung Eberston. Auch die Abstände zwischen den Maxima (siehe Pfeile) sind erstaunlich gleichmäßig. Aus der Verteilung und Stärke der Signale läßt sich ein MILANKOVITICH-Muster aus Präzessionszyklus (20 000 J.) und primärem Exzentrizitätszyklus (100 000 J.) interpretieren.

← schwaches, ←← starkes Signal.

Fig. 68. The correlation between the geochemical and the oxygen cycle is best developed where TOC-values are high (e. g. in the *elegans* and *scitulus* zone of the Eberston borehole). Distances between maxima (arrows) are regular by recurring MILANKOVITICH-type cycles, which are composed of precessional (20 000 y.) and eccentricity cycles (100 000 y.).

← weak, ←← strong signal.

Viele Monate ohne Sauerstoff im Sommer; eventuell gewisse Regenerationsperioden im Winter, die aber nicht lang genug waren, um eine Besiedlung des Benthosmilieus zuzulassen.

Nicht exakt zuzuordnen sind die Vergesellschaftungen (A) und (B). Sie entsprechen wahrscheinlich dem streng bis extrem poikilo-oxischen Bereich. Assoziation (17) repräsentiert den extrem poikilo-oxischen bis anoxischen Bereich.

Aus dieser Zuordnung ergibt sich folgender Langzeit-Trend für die Sauerstoffversorgung im Kimmeridge Clay von Yorkshire (siehe auch Anhang III):

**Bohrung Eberston:** In der *mutabilis* und unteren *eudoxus* Zone dominierten schwach poikilo-oxische Verhältnisse mit kurzfristigen streng und extrem poikilo-oxischen Intervallen und geringmächtigen anoxischen Abschnitten.

Ab der mittleren *eudoxus* Zone bis zur tieferen *autissiodorensis* Zone dominierten streng bis extrem poikilo-oxische Bedingungen. Diese wechselten nur gelegentlich zu schwach poikilo-oxischen, häufig aber zu anoxischen Verhältnissen ohne Benthosfauna.

In der mittleren *autissiodorensis* Zone herrschten wieder schwach poikilo-oxische Verhältnisse vor, mit sporadischen streng bis extrem poikilo-oxischen Abschnitten, allerdings ohne längere anoxische Perioden.

Ab dem obersten Abschnitt der *autissiodorensis* Zone überwogen streng bis extrem poikilo-oxische Bedingungen, die bis in die höhere *pectinatus* Zone anhielten. In diesem Abschnitt waren auch wieder längere anoxische Perioden ohne Benthos häufig. Eine etwas bessere Sauerstoffversorgung mit nur schwach bis streng poikilo-oxischen Verhältnissen war in diesem langen Abschnitt nur in der mittleren *hudlestoni* und in der basalen *pectinatus* Zone anzutreffen.

Im obersten Abschnitt der Bohrung Eberston, an der Grenze *pectinatus* zu *pallasioides* Zone, herrschten normal oxische Bedingungen.

**Bohrung Reighton:** In der *baylei* und *cymodoce* Zone herrschen oxische bis schwach poikilo-oxische Verhältnisse. Ab der mittleren *cymodoce* Zone treten auch stark poikilo-oxische Verhältnisse auf. In der unteren *mutabilis* Zone sind stark poikilo-oxische Verhältnisse bestimmend, die auch zu schwach und extrem

poikilo-oxisch variieren können. Für die mittlere *mutabilis* Zone sind dagegen wieder oxische, und schwach poikilo-oxische Verhältnisse typisch, und wechseln erst ab der höheren *mutabilis* Zone und in dem bearbeiteten Teil der *eudoxus* Zone zu stark bis extrem poikilo-oxischen Verhältnissen.

Exemplarisch ausgearbeitet wurde der Sauerstoffzyklus für drei Abschnitte der Bohrung Eberston. In der *mutabilis* bis basalen *eudoxus* Zone (Abb. 65) überwogen schwach poikilo-oxische Verhältnisse, die nur gelegentlich zu streng poikilo-oxischen oder auch zu anoxischen Bedingungen wechselten.

Detailprofile für die höhere *eudoxus* und tiefere *autissiodorensis* Zone, sowie für die *elegans* und *scitulus* Zone (Abb. 66 und 67) zeigen in einigen Abschnitten ein sehr gut entwickeltes Zyklenmuster. Die Perioden von einem Sauerstoffmangel-Maximum zum nächsten zeigen Häufungen bei Abständen von etwa 0,8 m, etwa 1,6 m und etwa 4 m. Eine ganz ähnliche Häufung war bereits bei den Bewegtwasserfaziestypen erkennbar (siehe Zyklizität der Bewegtwasserfaziestypen) und konnte anhand der Sedimentationsraten auf Zeitintervalle von 20 000, 40 000 und 100 000 Jahre abgeschätzt werden. Wahrscheinlich liegt ein MILANKOVITCH-Zyklus vor, der aus der Überlagerung des Präzessionszyklus, des Zyklus der Ekliptikschiefe und des primären Exzentrizitätszyklus aufgebaut ist. Besonders gut erkennbar sind diese Zyklen in der *elegans* und *scitulus* Zone (Abb. 66, 68). Dort ist auch der 400 000-jährige Sekundärzyklus der Exzentrizität angedeutet.

### 6.3 Der TOC-Zyklus des Kimmeridge Clay in Yorkshire

Durch den von der Gruppe "YORKIM" erstellten geochemischen Datensatz (HERBIN et al. 1991) am gleichen Probenmaterial ist es möglich, einen direkten Vergleich zwischen den TOC-Messungen (LECO und ROCK EVAL) und den mit palökologischen Methoden ermittelten Rekonstruktionen der Sauerstoffwerte des Benthosmilieus durchzuführen. Die LECO- und ROCK EVAL-Bestimmungen sind zuverlässige Meßmethoden, die beide nebeneinander durchgeführt wurden und eine gute Übereinstimmung zeigen. In Bereichen mit hohen TOC-Werten wurden die Messungen alle

0,1 m, in solchen mit niedrigen TOC-Werten alle 0,5 m durchgeführt.

Der einzige Kritikpunkt, der sich anführen läßt ist, daß die Meßpunkte nach einem strengen abstandsbezogenen Schema durchgeführt wurden, und daß dabei nicht immer ausreichend darauf geachtet wurde, von welchem Material die für die Analyse notwendigen 0,1 bis 0,5 g Probenmaterial genommen wurden. Bei der Durchsicht des Kernmaterials wurde mehrfach festgestellt, daß Lignitreste oder Schalenmaterial beprobt wurde, was im ersten Fall zu hohe, im zweiten zu niedrige TOC-Werte, dafür aber zu hohe Karbonatwerte ergibt. Häufig lassen sich diese als "Ausreißer" leicht erkennen. Ein gewisser Anteil an Fehlmessungen mag aber unerkannt im verwendeten Datensatz stecken. Insgesamt kann aber von der Zuverlässigkeit der Daten ausgegangen werden, da durch die Doppelmessungen und durch das z. T. sehr dichte Probenetz eine interne Kontrolle gewährleistet ist.

Die TOC-Werte der Bohrung Eberston zeigen ein zyklisches Muster (Abb. 3, 65, 66, 67, 68 und Anhang III), das in Bereichen mit 0,1 m Probendichte ausgeprägter ist, als das der Bewegtwasserfaziestypen und der interpretierten Sauerstoffwerte. HERBIN et al. (1991) beschreiben ein hierarchisches Zyklenmuster, ermittelt mit einer Frequenzanalyse, die aber die ganze Bohrung Eberston beinhaltet. Sie unterscheiden drei Zyklen, einen langfristigen mit einer Periode von  $10^5$  bis  $10^6$  Jahren, einen mittleren von durchschnittlich 280 000 Jahren und einen kurzfristigen von durchschnittlich 30 000 Jahren. Die Probenabstände von 0,5 m für weite Teile der Bohrung sind aber zu groß. Nach den Abschätzungen der Sedimentationsraten entspricht 1 m etwa 30 000 Jahre. Zur Auflöschung eines Zyklus ist aber die halbe Frequenz als Minimalabstand notwendig, was sich gut mit den 0,5 m Probenabstand deckt. Der 30 000-Jahre-Zyklus ist somit sehr wahrscheinlich ein Artefakt. Auch der 280 000-Jahre-Zyklus ist problematisch, da die TOC-Werte über weite Teile der Bohrung niedrig sind und wenig Schwankungen zeigen.

Besser geeignet für die Untersuchung zyklischer Änderungen sind die Abschnitte der Bohrung mit 0,1 m Probenabstand. Die Abstände zwischen den TOC-Maxima variieren dort deutlich, und folgen

auffallend häufig in Abständen von etwa 70 bis 90 cm, von 1,4 bis 1,8 m, von 3,5 bis 4,5 m und von 14 bis 18 m. Trotz einer gewissen Streuung der Werte lassen sich die Zeitintervalle zwischen den TOC-Maxima anhand der Sedimentationsraten abschätzen (vergleiche: Zyklizität der Bewegtwasserfaziestypen) und mit großer Wahrscheinlichkeit einem MILANKOVITICH-Muster aus der Überlagerung des 20 000- (Präzession), 40 000- (Ekliptikschiefe), 100 000- und 400 000-Jahre-Zyklus (primärer und sekundärer Exzentrizitätszyklus) zuordnen.

#### 6.4 Pro und Contra MILANKOVITICH-Zyklen

Obwohl bei den drei angeführten Beispielen von Zyklen ein MILANKOVITICH-Muster plausibel erscheint, muß eingeräumt werden, daß der positive Nachweis der Steuerung durch Erdbahnparameter schwer zu führen ist. Die MILANKOVITICH-Zyklen wirken verstärkend und abschwächend auf die Saisonalität mit Schwankungsbreiten, die normal in der Größenordnung von 10 % liegen (Z. B. EINSELE & RICKEN 1991). Dieser vergleichsweise geringe Effekt macht es schwierig, den Einfluß der MILANKOVITICH-Zyklen von anderen Faktoren und vom "Hintergrundrauschen" zu trennen. Zusätzlich ist eine präzise Abschätzung der Zeitintervalle zwischen den einzelnen Maxima aus verschiedenen Gründen nicht möglich:

- Die geschätzte Nettosedimentationsrate von 0,04 mm/Jahr (kompakter Zustand) gibt nur den Mittelwert an. Der tatsächliche Wert schwankt möglicherweise um den Faktor zwei bis fünf. Variable Karbonatanteile (zwischen 5 und 30 %, in den seltenen Coccolithenkalken bis über 70 %) können bei konstanter Karbonatproduktion auf Schwankungen in der Anlieferung von klastischem Material (Ton und Silt) beruhen. Ebenso gut kann bei konstanter Anlieferung von Klastika die Karbonatproduktion durch verstärkte oder abgeschwächte Coccolithenblüten im Oberflächenwasser variieren. Wahrscheinlich ist ein schwer abschätzbarer Spielraum bei beiden Sedimentquellen. Lediglich bei den Coccolithenkalken ist einigermaßen sicher, daß die Primärproduktion verstärkt abgelaufen ist. Ein ähnlicher Spielraum ist auch bei der Variation im TOC-Gehalt vorhanden, mit der gleichen

Unsicherheit bei der Abschätzung der Sedimentationsrate.

- Ein weiterer Unsicherheitsfaktor ist die Extrapolierung der chronostratigraphischen Daten (z. B. HAQ et al. 1988; HARLAND et al. 1990), um damit die vergleichsweise kurzen MILANKOVITICH-Zyklen abzuschätzen. Die Zuverlässigkeit der Extrapolierung variiert um den Faktor 0,5 bis 1,5 (z. B. FISCHER & BOTTJER 1991).
- Die Messung der MILANKOVITICH-Zyklen ist (noch?) zu ungenau, um die Überlagerungsmuster bis in weit zurückliegende Zeiten (z. B. Oberjura) zurückzurechnen (z. B. FISCHER & BOTTJER 1991). Es ist also nicht möglich wie im Pleistozän, das geologische Zyklenmuster direkt mit dem Orbitalzyklenmuster zu vergleichen. Allerdings stimmen die Größenordnungen der Zyklendauer im Kimmeridge (vor etwa  $140 \times 10^6$  Jahren) noch etwa mit den heutigen überein. Nach BERGER et al. (1992) verkürzen sich, durch die Verringerung des Erde Mond Abstandes, die Perioden für die Präzession und für die Ekliptikschiefe umso mehr je weiter man in die Erdgeschichte zurückgeht. Das Ausmaß der Verkürzung ist mit 3 - 5 % für die Präzession und mit 8 % für die Ekliptikschiefe relativ gering.
- In der im Pleistozän verwendeten ETP-Kurve (Eccentricity, Tilt, Precession) aus der Überlagerung der Exzentrizität, der Ekliptikschiefe und der Präzession ist die Periode von keinem der Ausgangssignale, also vom 20 000-, 40 000-, 100 000- oder 400 000-Jahre-Zyklus, rein erhalten (z. B. IMBRIE 1985). Die Zuordnung zu einem bestimmten Zyklentyp aus einem gegebenen Signalmuster ist deshalb in vorpleistozäner Zeit schwierig.
- Dadurch, daß die Zyklen nicht genau dem Verhältnis 1:2:5:20 entsprechen, kann es zu Verschiebungen der Dominanz bestimmter Zyklensignale kommen, RUDDIMAN et al. (1987) stellten im Pleistozän von vor 500 000 Jahren bis heute eine Dominanz des Exzentrizitätszyklus (100 000 Jahre) fest. Im Zeitraum von vor 1,5 bis 1 Mio. Jahre vor heute dominierte das Signal der Ekliptikschiefe (40 000 Jahre). Dazwischen überwiegt das

Überlagerungsmuster aller Orbitalparameter. Dominanzverschiebungen dieser Art führen bei mesozoischen Sedimenten mit der unsicheren Abschätzung der Zeitintervalle zu zusätzlichen Schwierigkeiten.

Nach diesen Limitierungen ist zu prüfen, ob im Kimmeridge Clay von Yorkshire ein Zufallsmuster oder tatsächlich ein MILANKOVITCH-Muster vorliegt. Ein typisches Merkmal von MILANKOVITCH-Zyklen ist ihr hierarchischer Aufbau. Einigermaßen deutliche Intervallabstände im Verhältnis 1:2:5:20 oder auch nur Teile davon lassen sich schwer durch ein Zufallsmuster erklären.

Das Zyklenmuster in Abb. 65 ist am undeutlichsten entwickelt, weder der TOC- noch der Sauerstoffzyklus ist stark ausgeprägt. Trotzdem lassen sich einigermaßen feste Intervallabstände im Verhältnis 1:5 erkennen, die wahrscheinlich dem 20 000-Jahre und dem 100 000-Jahre-Zyklus entsprechen. Dieses Muster ist z. T. auch in anderen schwach poikiloaeroben Bereichen der Bohrungen Eberston und Reighton mit niedrigen TOC-Werten anzutreffen.

Ausgeprägter ist das Zyklenmuster in Abb. 66-68. Hier treten ebenfalls durchwegs Verhältnisse von 1:5 auf, häufig auch die Verhältnisse von 1:2:5, was deutlich für ein MILANKOVITCH-Muster spricht. Der Versuch, starke Signale der Bewegtwasser-, Sauerstoff- und TOC-Zyklen als 100 000-Jahre-Zyklus, die dazwischen liegenden schwachen bis starken Signale als 20 000-Jahre-Zyklus zu interpretieren, ergibt eine gute Korrelation. Dieses sogenannte "eccentricity-precession-syndrom" ist im Mesozoikum besonders häufig (FISCHER & BOTTJER 1991). An fast allen Stellen, an denen nach dieser Zuordnung ein Maximum zu erwarten ist, liegt auch tatsächlich eines vor (Abb. 67, 68). Darüberhinaus treten keine Maxima an Stellen auf, an denen sie nicht zu erwarten sind.

Auch wenn diese hohe Übereinstimmung nicht über das gesamte Eberston Bohrprofil beobachtet werden kann - häufig sind die Signale zu schwach um sie zuzuordnen - ist trotzdem ein Zufallsmuster sehr unwahrscheinlich. Die heuristische Annahme von FISCHER & BOTTJER (1991), daß Zyklen, die in den zeitlichen Rahmen des MILANKOVITCH-Musters passen auch tatsächlich MILANKOVITCH-Zyklen sind,

läßt sich somit im Kimmeridge Clay von Yorkshire bestätigen.

## 6.5 Frequenzanalysen für den O<sub>2</sub>-Zyklus und den TOC-Zyklus

Eine computergestützte Methode die regelmäßige Wiederkehr bestimmter Maxima in der TOC-Kurve und in der O<sub>2</sub>-Kurve zu testen, ist die FOURIER-Analyse, die hier für zwei Abschnitte der Bohrung Eberston mit ausgeprägten Zyklen durchgeführt wurde. Die ausgewählten Abschnitte umfassen die obere *elegans* und basale *scitulus* Zone, sowie die oberen *eudoxus* und basalen *autissiodorensis* Zone.

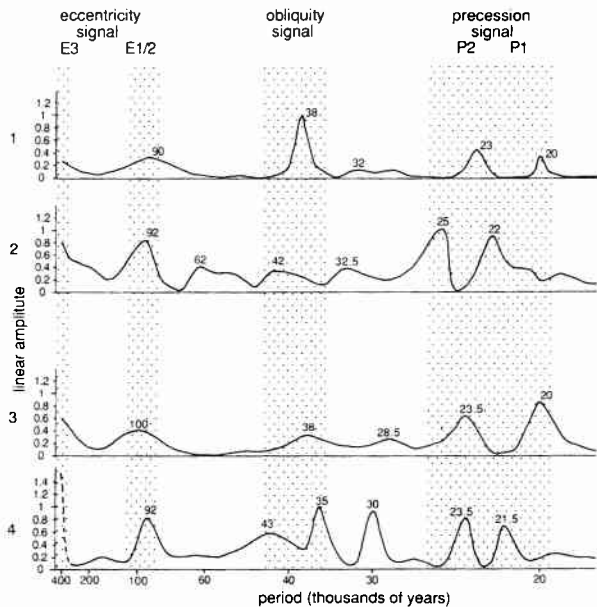


Abb. 69. FOURIER-Spektren des Kimmeridge Clay in Yorkshire. (1) O<sub>2</sub>-Zyklus und (2) TOC-Zyklus der oberen *elegans* und basalen *scitulus* Zone, (3) O<sub>2</sub>-Zyklus und (4) TOC-Zyklus der oberen *eudoxus* und basalen *autissiodorensis* Zone (siehe Text).

Fig. 69. FOURIER-spectra of the Kimmeridge Clay of Yorkshire. (1) O<sub>2</sub>-cycle and (2) TOC-cycle of the upper *elegans* and lower *scitulus* zone; (3) O<sub>2</sub>-cycle and (4) TOC-cycle of the upper *eudoxus* and lower *autissiodorensis* zone (see text).

Unter Zuhilfenahme der oben abgeschätzten Sedimentationsrate lassen sich für jeden Abschnitt - getrennt für die TOC-Kurve und die O<sub>2</sub>-Kurve - mit Hilfe der FOURIER-Analyse Varianzspekten erstellen.

Die Übereinstimmung der Spekten ist auffällig, in allen läßt sich der 100 000-, der 40 000-Jahre-Zyklus und das Doppelsignal des Präzessions-Zyklus (etwa 23 000 und 20 000 Jahre) deutlich erkennen (Abb. 69). Die Qualität der Spekten ist sehr gut und erreicht fast die Auflösung pleistozäner Spekten. Ein auf den ersten Blick nicht durch die Steuerung der Erdbahnparameter erklärbarer Ausschlag in allen vier Varianzspekten ist der 30 000-J.-Zyklus, der als schwächerer Nebengipfel der Ekliptikschiefe interpretierbar ist (z. B. BOND et al. 1993).

### 6.6 Vergleich der Zyklen

Im Kimmeridge Clay von Yorkshire sind drei verschiedene Zyklen entwickelt: der hydrodynamische Zyklus, der aus der Benthosfauna interpretierte Sauerstoff-Zyklus und der TOC-Zyklus (Abb. 65-68, Anhang III). In Bereichen, in denen alle drei Zyklen nebeneinander zu beobachten sind (höhere *eudoxus* und tiefere *autissiodorensis* Zone), decken sie sich erstaunlich gut (Abb. 67). Besonders auffällig ist der hohe Deckungsgrad zwischen dem aus der Benthosfauna rekonstruierten Sauerstoffzyklus und den TOC-Werten (Abb. 65, 66, 67 und 68), der über das ganze Profil verfolgbar ist (Anhang III). Der rekonstruierte Sauerstoffzyklus beruht auf der Verteilung der Assoziationen und Vergesellschaftungen. Auch die Artendiversität der Einzelproben korreliert ausgezeichnet mit den TOC-Werten (siehe Anhang III) und dient als interne Kontrolle bei der Rekonstruktion der Sauerstoffwerte.

Die sehr gute Übereinstimmung der beiden Zyklen, auch im dm-Bereich zeigt zumindest im Kimmeridge Clay, daß die Akkumulation von organischem Material und die Sauerstoffwerte im Benthosmilieu streng gekoppelt sind. Diese Kopplung wurde in letzter Zeit in Frage gestellt (z. B. PEDERSON & CALVERT 1990; CALVERT et al. 1991, 1992). Als Beleg werden Untersuchungen aus dem Schwarzen Meer (PEDERSON & CALVERT 1990; CALVERT et al. 1991) und vom Golf von Kalifornien (CALVERT et al. 1992) angeführt. Beobachtungen aus diesen Gebieten sind aber nicht ohne weiteres auf fossile Schelfmilieus übertragbar.

Das Schwarze Meer ist ein brackischer Wasserkörper mit anderen Anforderungen an die Primär-

produzenten und Konsumenten als bei normal-marinen Bedingungen. Zudem existiert das Schwarze Meer in seiner heutigen Form erst seit etwa 10 000 Jahren. Vorher war es im Pleistozän für lange Perioden vom Mittelmeer abgeschnürt (z. B. CLIMAP 1976; IMBRIE & IMBRIE 1979). Die langfristige Akkumulationsentwicklung ist aus einer, erdgeschichtlich gesehen, so kurzen Periode schwer abschätzbar.

Das Schwarze Meer ist in seinem inneren Bereich über 2 000 m tief und eignet sich deshalb ebenso wenig wie der Golf von Kalifornien (in dem die Sauerstoffminimum-Zone zwischen 500 und 1 000 m liegt) zum Vergleich mit Schelfmeeren. Bei einer oxischen Wassersäule erreicht den Meeresboden auf dem Schelf (in 100 bis 200 m Tiefe) etwa die 10-fache Menge organischen Materials wie in 1 000 bis 2 000 m Tiefe (z. B. WEFER 1991), da das Material bereits auf dem Weg zum Meeresboden zersetzt wird. Diese Relation ist zu hoch für den Golf von Kalifornien mit einer Sauerstoffminimum-Lage zwischen 300 und 1 000 m Wassertiefe (CALVERT et al. 1992) und sicher auch für das Schwarze Meer, in dem die Redox-Grenze oberhalb 100 m Wassertiefe liegt (z. B. MURRAY et al. 1989). Allerdings geht die Zersetzung organischen Materials auch unterhalb dieser Grenze durch bakterielle Aktivitäten weiter, wie der hohe H<sub>2</sub>S-Gehalt belegt. Neue Messungen der organischen Akkumulationsraten im Schwarzen Meer belegen weit höhere Gehalte, die z. T. oberhalb 10 % liegen (LIEBEZEIT 1992), als vorher berichtet wurde (PEDERSON & CALVERT 1990; CALVERT et al. 1991).

### 6.7 Sequenzstratigraphie im Kimmeridge Clay von Yorkshire

Die Bohrung Ebberston umfaßt vier Zyklen dritter Ordnung (3rd order cycles) vom LZA-4.5 bis zum LZB-1.1 (den letzten nur teilweise) und eine Sequenzgrenze (LZA-4 nach LZB-1) eines Superzyklus zweiter Ordnung (2nd order supercycle; HAQ et al. 1987, 1988), die allerdings in der Bohrung nicht erkennbar ist und offensichtlich ohne Auswirkung auf das Sedimentationsgeschehen in Yorkshire war (Abb. 3 und 70). Das ist verwunderlich, da die "EXXON"-Kurve für den Oberjura sich auf seismische Daten aus dem Nordseeraum und auf Küstenaufschlüsse in Süd-

und Ostengland stützt (HAQ et al. 1988). Wahrscheinlich lag Yorkshire zu küstenfern im mittleren bis tieferen Schelf, so daß sich keine deutlichen Sequenzgrenzen mehr ausbilden konnten.

In der Bohrung Reighton sind drei Zyklen dritter Ordnung (LZA-4.4 bis LZA-4.6) enthalten, die oberste und unterste aber nur teilweise (Abb. 4 und 70). Auch WIGNALL (1991) konnte "unconformities" aus den flacheren Ablagerungen des Kimmeridge Clay von Süd- und Mittelengland nicht eindeutig mit den Sequenzgrenzen von HAQ et al. (1987, 1988) in Verbindung bringen.

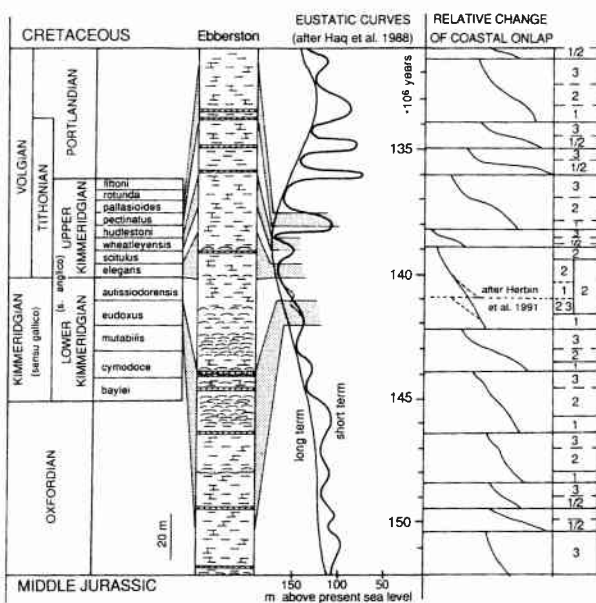


Abb. 70. Schemaprofil der Bohrung Eberstons mit der Verteilung der Bewegtwasserfaziestypen, Stratigraphie, eustatische Meeresspiegelschwankungen und "coastal onlap"-Kurve des Oberjura. Weder die Verteilung der Bewegtwasserfaziestypen noch die TOC-Anreicherungen (vergleiche Abb. 3 und 4) lassen sich mit den kurzfristigen Meeresspiegelschwankungen ("3rd order cycles") erklären. Ziffern in der "coastal onlap"-Kurve geben die "systems tracts" an; 1: "low-stand wedge"; 2: "transgressive deposits"; 3: high-stand deposits.

Fig. 70. Schematic section through the Eberston core with the distribution of thin shell beds and shell pavements, the sea-level curve and the coastal onlap curve. Neither the shell beds nor the TOC-values (see Figs. 3 and 4) correlate with short-term sea-level changes ("3rd order cycles"). Numbers in the coastal onlap curve refer to systems tracts (see above).

Die durch die TOC-Werte gekennzeichneten Großzyklen (Abb. 3, 4 und 70) zeigen ebenfalls keine Beziehung zur "coastal onlap"-Kurve bzw. zur eustatischen Meeresspiegelkurve von HAQ et al. (1987, 1988; vergleiche auch HERBIN et al. 1991). In der Bohrung Reighton fällt das erste Maximum der TOC-Werte in der unteren *mutabilis* Zone mit einem "high-stand systems tract" (zur Terminologie siehe: HAQ et al. 1987, 1988; VAN WAGONER et al. 1988) zusammen, das zweite Maximum in der oberen *mutabilis* und basalen *eudoxus* Zone sogar mit einem "low-stand wedge".

Das TOC-Maximum in der oberen *eudoxus* Zone der Bohrung Eberston korreliert mit einem "transgressive-systems tract", der allerdings auch noch die *autissiodorensis* Zone umfaßt, in der die TOC-Werte generell sehr niedrig sind. Die TOC-Werte erreichen erst in der *elegans* bis basalen *scitulus* Zone wieder ein Maximum während des Übergangs von einem "transgressive-systems tract" zu einem "high-stand systems tract". Das nächste Maximum der TOC-Werte in der basalen *hudlestoni* Zone fällt wieder mit einem "high-stand systems tract" zusammen. Das stratigraphisch jüngste Maximum der TOC-Werte der Bohrung Eberston in der unteren *pectinatus* Zone korreliert mit dem niedrigsten Meeresspiegelstand innerhalb des Kimmeridge am Übergang von einem "low-stand wedge" zu einem "transgressive-systems tract" (vergleiche: "Mesozoic-Cenozoic-cycle chart" in HAQ et al. 1987, 1988).

HERBIN et al. (1991) modifizierten die "coastal onlap" bzw. eustatische Meeresspiegelkurve durch eine zusätzliche Sequenzgrenze, die mit der Grenze der *eudoxus* und *autissiodorensis* Zone zusammenfällt (Abb. 3, 4 und 70).

Nach WIGNALL & HALLAM (1991) sollen hohe TOC-Anreicherungen mit einem Meeresspiegelanstieg (transgressive-systems tract) einhergehen. Dabei soll die Schwarzschieferfazies aus kleinen Becken auf die Schelfregionen übergreifen. Auch OSCHMANN (1988b, 1990) mutmaßte einen Zusammenhang der Sauerstoff-Mangel-Maxima mit hohen Meeresspiegelständen der Kurzzeit-Kurve. In den Bohrungen Eberston und Reighton fallen hohe TOC-Anreicherungen mit allen Abschnitten der "coastal onlap"-Kurve

bzw. der eustatischen Kurzzeit-Kurve (Abb. 3, 4 und 70) zusammen. Kurzfristige Meeresspiegelschwankungen (3rd order cycles), die etwa 0,5 bis  $2 \times 10^6$  Jahre dauern, kommen deshalb als unmittelbarer und alleine steuernder Faktor nicht in Frage.

### 6.8 Dynamik des Ablagerungsraumes

Das hierarchische Zyklennmuster im Kimmeridge Clay belegt einen sehr dynamischen Ablagerungsbereich. Der langfristige Meeresspiegelstand, der während des Kimmeridge seinen höchsten Stand im Jura erreicht, hat in Form einer notwendigen Rahmenbedingung sicher Einfluß auf die TOC-Anreicherungen und auf die Sauerstoff-Werte im Benthosmilieu (z. B. OSCHMANN 1988b, 1990).

Statt der kurzfristigen Meeresspiegelschwankungen (3rd order cycles), denen kein direkter Einfluß zuzuschreiben ist, hatten allem Anschein nach die Bahnparameter der Erde nachhaltige Auswirkungen auf die Akkumulation organischen Materials und auf die Sauerstoffversorgung im Benthosmilieu. In den rekonstruierten Sauerstoffzyklen und TOC-Zyklen und noch deutlicher in den Varianzspektern der Frequenzanalyse sind die klassischen Zyklen vom MILANKOVITICH-Typ mit dem primären Exzentrizitätszyklus (100 000 J.), der Zyklus der Ekliptikschiefe (40 000 J.) und der Präzessions-Zyklus (20 000 J.) erkennbar. Weniger gut erkennbar ist der sekundäre Exzentrizitätszyklus (400 000 J.).

Neben den MILANKOVITICH-Zyklen ist noch der saisonale bzw. jährliche Zyklus durch die Einbettung der Infauna und durch die Larvalschalen belegt (siehe auch Diskussion der Assoziationen). Dieser kürzeste Zyklus ist in Yorkshire am Sedimentgefüge nicht so deutlich erkennbar wie in Dorset (OSCHMANN 1988b, 1990). Dort sind die Coccolithen-Kalke zum Teil mit einer ideal entwickelten Mikrolaminierung anzutreffen. Helle Lagen repräsentieren im Sommer angereicherte Planktonblüten, dunkle Lagen die im Winter dominierende Hintergrundsedimentation. In Yorkshire gelangten die Planktonblüten überwiegend als Peloiden zum Meeresboden, die bis mm-Größe erreichen und damit nur noch eine angedeutete Mikrolaminierung zulassen (siehe Coccolithenkalke).

Die MILANKOVITICH-Zyklen beeinflussen unmittelbar den saisonalen Zyklus. Besonders die Zyklen der Ekliptikschiefe und der Exzentrizität wirken sich abschwächend oder verstärkend auf den Saisonalitätsgradienten aus (z. B. FISCHER & BOTTJER 1991). Ihre Überlagerung bewirkt eine Schwankung der monatlichen Sonneneinstrahlung um bis zu 12 % für eine bestimmte geographische Breite. Diese Schwankungen wirken unmittelbar auf die Atmosphäre und ihre Zirkulationssysteme (mit einer gewissen Verzögerung auch auf die obersten Schichten der Hydrosphäre) und werden rasch in Klimaänderungen umgesetzt. Die Klimaänderungen koppeln mit Veränderungen der Primärproduktionsraten im Oberflächenwasser, oder auch mit Veränderungen der Zirkulationsmuster in den Ozeanen. Auf diese Weise wird relativ rasch die ganze Hydrosphäre und Biosphäre mit in die Veränderungen einbezogen.

Diese unmittelbare Kopplung von MILANKOVITICH-Zyklen und dem komplex vernetzten, aber rasch reagierenden System Atmosphäre-Hydrosphäre-Biosphäre ist die Voraussetzung, um das Zyklennmuster als klares Signal überhaupt zu überliefern. Eine Kopplung vorwiegend über die Temperatur (wie z. B. im Pleistozän) wird normalerweise in einem trägen System wie der Hydrosphäre, das über eine sehr hohe Wärmekapazität verfügt, gut gegen Veränderungen "gepuffert". In einem generell warmen Klima, wie es im Mesozoikum überwiegend herrschte, wären durch nur schwache Erwärmungen und Abkühlungen der Hydrosphäre die MILANKOVITICH-Zyklen bestenfalls als sehr unscharfe, zeitlich verschmierte Signale im Sediment überliefert.

Die strenge Temperaturkopplung im Pleistozän und heute ist nur deshalb im Sedimentationsgeschehen so deutlich erkennbar, weil die globale Temperatur weit unter der mesozoischen in einem sensiblen Bereich liegt. Schon geringe Veränderungen können zur Bildung oder auch zum Abschmelzen großer Eismassen führen (z. B. CROWLEY & NORTH 1988).

Das gut ausgeprägte Zyklennmuster im Kimmeridge Clay von Yorkshire (und andernorts) favorisiert folglich ein klimagesteuertes Entstehungsmodell in einer generell warmen und ausgeglichenen Epoche.

## 7 Überregionales Ablagerungsmodell

OSCHMANN (1985, 1988b) hat ein ozeanographisches Zirkulationssystem im Nordatlantischen Schelfmeer postuliert und paläoklimatologisch untermauert (1990), um damit die weite Verbreitung des Kimmeridge Clay im Nordatlantischen Schelfmeer und

die Faziesvariabilität, sowie die zyklischen Muster zu erklären. In diesem Modell wechselt eine bevorzugt monsunale atmosphärische Zirkulation im Sommer mit einer verstärkt meridionalen Zirkulation im Winter (Abb. 71 und 72).

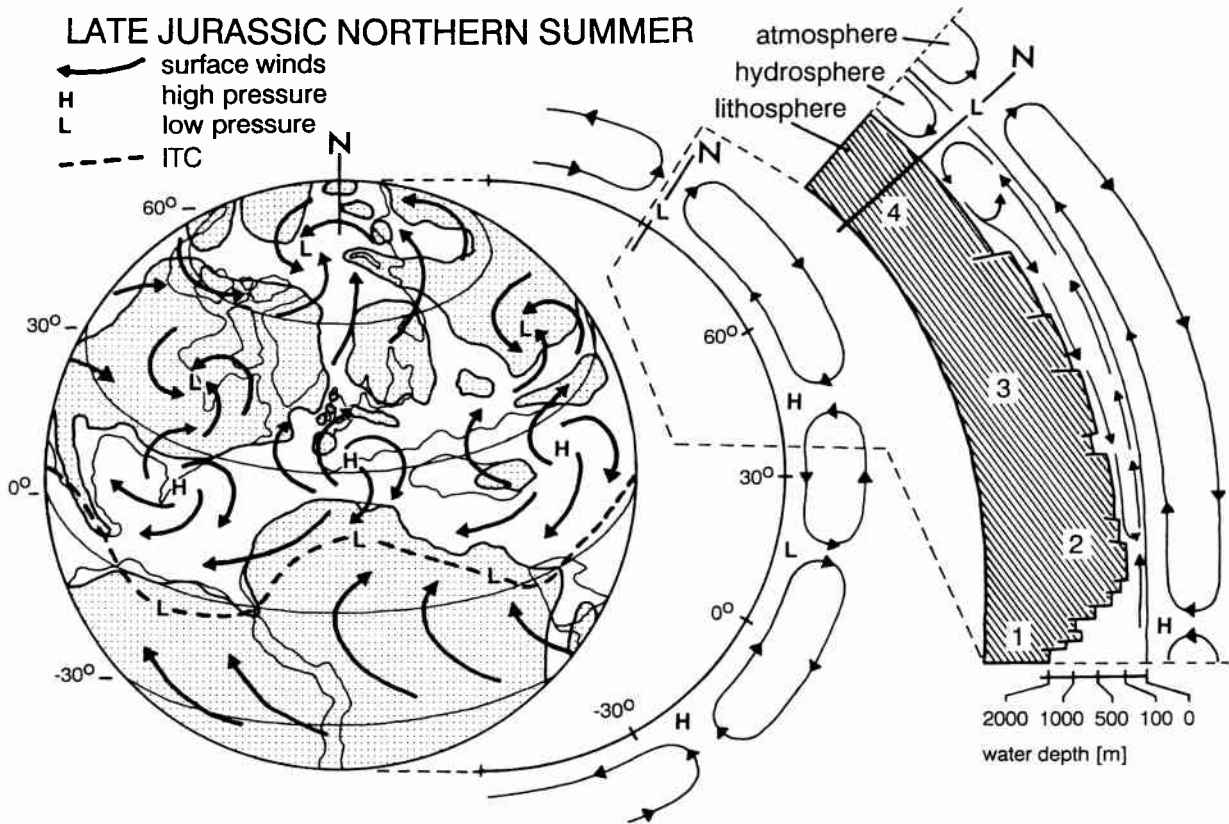


Abb. 71. Globale Zirkulationsmuster für Oberflächenwinde des oberjurassischen Nord-Sommers (nach OSCHMANN 1990). Die starken Hitze-Tiefdrucksysteme über Asien und Nordamerika und der Hochdruckgürtel im Zentralatlantik und der Tethys bewirken zusammen mit dem Tiefdrucksystem am Nordpol eine Monsun-Zirkulation, die über den europäischen Archipel und das Nordatlantische Schelfmeer streicht. Die nordwärts gerichtete Windzirkulation treibt im Nordatlantischen Schelfmeer einen warmen Oberflächenstrom nach Norden, mit dem ein kalter Tiefenstrom korrespondiert. Die Temperaturdifferenz führte zu einer stabilen Wasserschichtung. Sommerliche Planktonblüten verursachen eine starke Sauerstoffzehrung im Bodenwasser, die bis zu anoxischen Bedingungen im Benthosmilieu führen. ITC = Inter-Tropische Konvergenzzone; 1 = Tethys; 2 = Europäischer Archipel; 3 = Nordatlantisches Schelfmeer; 4 = Arktisches Schelfmeer.

Fig. 71. Global surface circulation pattern of the Late Jurassic northern summer (after OSCHMANN 1990). The strong heat-lows over Asia and North America, the high-pressure belt over the Central Atlantic, western Tethys and eastern Tethys correspond together with the low pressure at the North Pole to a monsoonal-type circulation, which flows across the European Archipelago and the North Atlantic Shelf Sea. The northward-going wind circulation induced a current/counter-current system in the North Atlantic Shelf Sea. The warm low-latitude waters and the relatively cold high-latitude waters formed a stable water stratification. The associated plankton blooms caused oxygen consumption and anoxic conditions in the benthic environments in summer. ITC = Inter-Tropical Convergence; 1 = Tethys; 2 = European Archipelago; 3 = North Atlantic Shelf Sea; 4 = Barents Sea.



Angeregt durch die Monsun-Zirkulation fließt während der Sommermonate im Nordatlantischen Schelfmeer eine warme Oberflächenströmung aus der Tethys und dem Zentralatlantik nach Norden. Als Ausgleich stellt sich ein kühler Tiefenstrom aus dem Arktischen Schelfmeer ein. Die beiden Wasserkörper sind durch eine Sprungschicht getrennt, die das Tiefenwasser von der Sauerstoffversorgung abschneidet. Das

aus dem Oberflächenwasser herabregnende Zoo- und vor allem Phytoplankton verbraucht unterhalb der Sprungschicht den Restsauerstoff durch Verwesungsprozesse. Dabei akkumuliert viel organisches Material am Meeresboden. Die Folge sind gravierender Sauerstoffmangel oder gar anoxische Bedingungen und in deren Folge auch Faunenzusammenbrüche am Meeresboden.

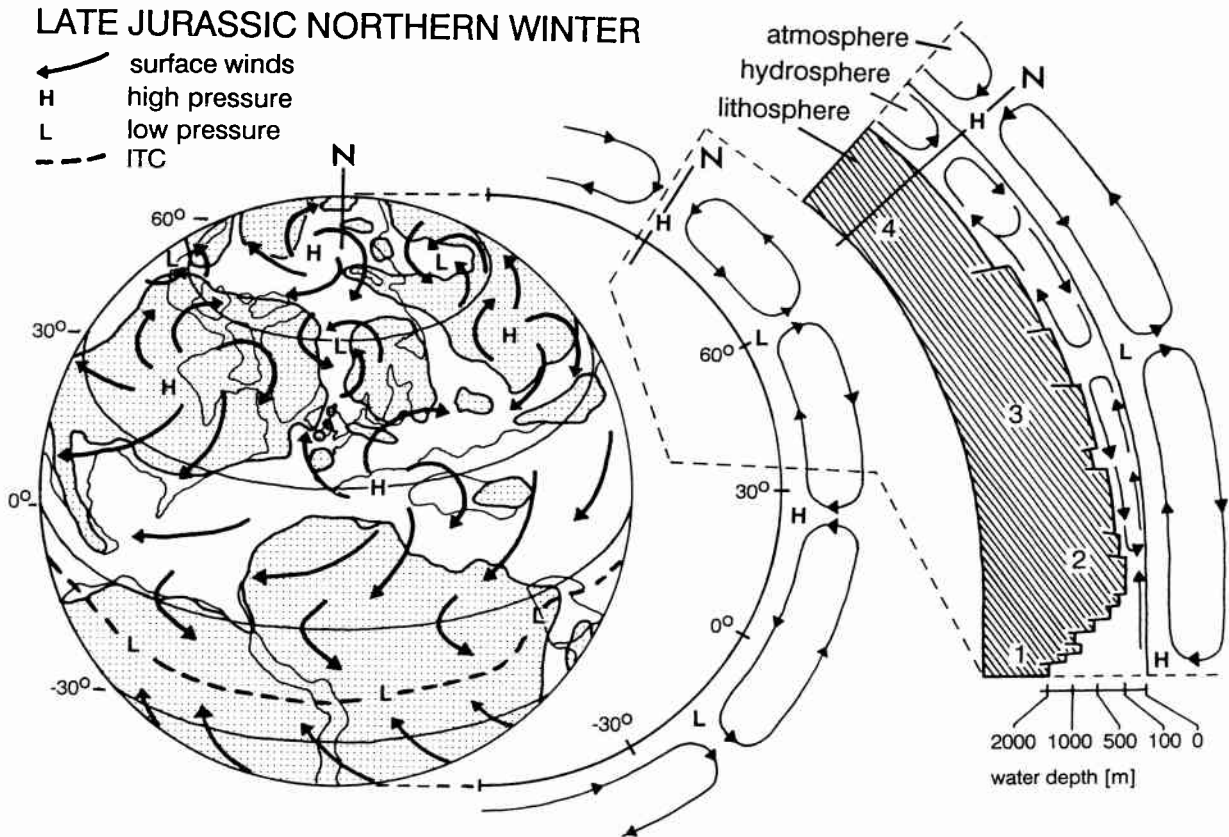


Abb. 72. Globale Zirkulationsmuster für Oberflächenwinde des oberjurassischen Nord-Winters (nach OSCHMANN 1990). Die Hochdrucksysteme über Asien und Nordamerika, das typische ozeanische Tief bei 60° N und das Kältehoch am Nordpol unterbinden die Monsun-Zirkulation und heben die Wasserschichtung auf. Sauerstoff gelangt wieder in das Benthosmilieu, das somit neu besiedelt werden kann. ITC = Intertropische Konvergenzzone; 1 = Tethys; 2 = Europäischer Archipel; 3 = Nordatlantisches Schelfmeer; 4 = Arktisches Schelfmeer.

Fig. 72. Late Jurassic northern winter global surface circulation pattern (after OSCHMANN 1990). The high-pressure cells over Asia and North America, the typical low pressures over the oceanic areas at 60° latitude, and a cold high over the Arctic Sea disrupted the monsoonal circulation and the stratified waters. The benthic environment became oxygenated so that re-colonization could take place. ITC = Inter-Tropical Convergence; 1 = Tethys; 2 = European Archipelago; 3 = North Atlantic Shelf Sea; 4 = Barents Sea.

Die meridionale Zirkulation der Atmosphäre im Winter unterbindet die nach Norden gerichtete Meeresströmung, und führt stattdessen zu Verwirbelungen und zur Auflösung der Sprungschicht. Sauerstoff

gelangt wieder zum Meeresboden, der dann von planktischen Larven erneut besiedelt werden kann.

Das empirisch ermittelte atmosphärische Zirkulationsmodell von OSCHMANN (1990) wird durch die

numerischen Modelle für das Klima zur Zeit des Kimmeridge von VALDES & SELLWOOD (1992; S. 69) und von MOORE et al. (1992; Abb. 12) bestätigt.

Die Variabilität, die das Modell von OSCHMANN (1990) zuläßt, liegt in der Stärke und Dauer der sommerlichen Monsun-Zirkulation. Dadurch wird die Intensität des Sauerstoffmangels im Benthosmilieu gesteuert. Auch die Position quasistationärer Luftdrucksysteme, wie das Hoch in der Westethys und das Tief im Arktischen Schelfmeer während der Sommermonate, bzw. das Tief am Nordausgang des Nordatlantischen Schelfmeeres im Winter (Abb. 71 und 72) gehen in diese Variationsmöglichkeiten mit ein und lassen Veränderungen, die vom saisonalen Zyklus bis in das MILANKOVITCH-Spektrum reichen, zu. Die TOC-Anreicherungen und die Verteilung der Benthosfaunen lassen sich mit diesem Modell befriedigend erklären.

Ein von OSCHMANN (1988b, 1990) vermuteter Zusammenhang mit den Meeresspiegelschwankungen dritter Ordnung von HAQ et al. (1987, 1988) an der Typlokalität in Dorset, läßt sich in Yorkshire nicht bestätigen (siehe auch: Sequenzstratigraphie im Kimmeridge Clay von Yorkshire). Das Zyklusmuster in Dorset erschien zu unregelmäßig, um dem MILANKOVITCH-Typ zu entsprechen. Das Profil in Dorset zieht sich über viele km die Küste entlang. Seine Mächtigkeit ist zum Teil schwierig zu messen und mußte in einigen Abschnitten geschätzt werden. Darin liegt eine mögliche Fehlerquelle bei der zeitlichen Abschätzung der Zyklen. Die Mächtigkeitsangaben der Bohrung Eberston sind dagegen unzweifelhaft, weshalb den Werten für die Zyklendauer in Yorkshire eine größere Zuverlässigkeit zukommt. Obwohl die zeitliche Abschätzung problematisch war, vermutete bereits HOUSE (1985, 1986) ein MILANKOVITCH-Muster in der Zyklenfolge von Dorset.

Neben dem Modell von OSCHMANN (1990) gibt es noch zwei weitere Modelle; das von WIGNALL & HALLAM (1991) und das von MILLER (1991). Das Modell von WIGNALL & HALLAM (1991), das "expanding puddle model" stellt eine Erweiterung des "irregular bottom topography model" von HALLAM & BRADSHAW (1979) dar. Das "irregular bottom

topography model" wurde von OSCHMANN (1988b) ausführlich diskutiert und ist nicht auf den Kimmeridge Clay anwendbar. Die modifizierte Version, das "expanding puddle model", postuliert die Entstehung und Ausbreitung von Schwarzschiefern mit hohen TOC-Gehalten während Perioden mit ansteigendem Meeresspiegel ("transgressive-systems tract"; HAQ et al. 1987, 1988), während sie bei Meeresspiegelhochstand ("high-stand systems tract") und bei einem Rückgang des Meeresspiegels ("low-stand wedge") normale Sedimente ohne hohe TOC-Anreicherungen abgelagert werden sollen. Genau das stimmt für den Kimmeridge Clay in Yorkshire nicht (siehe 6.7 Sequenzstratigraphie im Kimmeridge von Yorkshire). Hohe TOC-Anreicherungen fallen mit allen Abschnitten der eustatischen Meeresspiegelkurven von HAQ et al. (1987, 1988) zusammen und machen das Modell von WIGNALL & HALLAM (1991) hinfällig.

Das Modell von MILLER (1991) geht ebenfalls von einem Wasseraustausch zwischen dem Borealen Meer und der Tethys aus und ist angelehnt an das Modell von OSCHMANN (1988a, 1990). Um einen geschichteten Wasserkörper zu erhalten, postuliert MILLER (1991) aber eine Salinitätsschichtung. Diese soll durch einen kühlen ( $6^{\circ}$  C), normalmarinen Wasserstrom von Norden, der sich über eine etwas dichtere, warme ( $30^{\circ}$  C), aber hypersaline ( $42$  ‰) Wasserströmung aus Süden schichtet.

Dieses Modell ist in mehrerer Hinsicht problematisch. Das hypersaline Wasser muß als Oberflächenwasser durch Evaporation auf den Französischen Karbonatplattformen oder in der Westethys entstanden sein. Die postulierte Salinität ist so hoch, daß stenohaline Organismen (z. B. Ammoniten) dort nicht gelebt hätten. Sowohl aus dem Französischen Jura wie aus der Westethys sind Ammoniten reichlich belegt und schließen eine so hohe Salinität aus.

Auch aus ozeanographischer Sicht macht das Modell wenig Sinn, da es einen viel zu großen Salinitätsgradienten im offen marinen Bereich fordert. Der Hinweis auf eine ähnlich hohe Salinität im heutigen Roten Meer ( $40,6$  ‰) ist irreführend, da das Rote Meer fast ohne Verbindung zum offenen Meer ist. Der gemittelte Salzgehalt des Meerwassers beträgt heute

34,72 ‰ (DIETRICH et al. 1975). Geringe Salzgehalte, 33,5-34 ‰, kennzeichnen das äquatoriale Oberflächenwasser. Dort wird der Salzgehalt durch die großen Niederschlagsmengen der innertropischen Konvergenzzone (ITC) herabgesetzt. Höhere Werte sind im subtropischen Bereich mit hoher Evaporation anzutreffen und erreichen dort mit etwa 36,5 ‰ die Maximalwerte für den offenen Ozean (salinity maximum water). Ein weiterer Anstieg der Salinität unter heutigen Verhältnissen findet nur noch in weitgehend abgeschlossenen Meeresbecken statt (z. B. WILD & BERRY 1984, 1986; HAY 1983).

Die maximale Salinitätsdifferenz im offenen marinen Bereich beträgt somit nur 3 ‰. Der Dichteunterschied von 3 ‰ Salinitätsdifferenz ist etwa äquivalent einer Temperaturdifferenz von 10 bis 12°C. Eine Überschichtung von "niedrigsalinarem" borealen Wasser mit 6° C über "hochsalinarem" Tethyswasser von 30° C ist somit in offenen marinen Bereichen nicht möglich.

Bei Abwägung der drei Modelle ist das von OSCHMANN (1988b, 1990) realistischer und variabler als die anderen und damit besser geeignet, die fazielle Variabilität und Zyklenhierarchie zu erklären.

## 8 Schlußfolgerungen und Ausblick

### 8. 1 Schlußfolgerungen

1. Der Kimmeridge Clay von Yorkshire repräsentiert einen küstenfernen, mittleren bis tiefen Schelfbereich mit stark fluktuierenden Sauerstoffwerten im Benthosmilieu.
2. Im Ablagerungsraum wurden überwiegend Stillwasserfaziestypen abgelagert, die sich in Mudstones, bituminöse Mudstones, Ölschiefer, Coccolithenkalke und Algenite untergliedern lassen. Sie sind in der Aufzählungsreihenfolge durch steigende TOC-Gehalte und durch zusehens schlechtere Lebensbedingungen im Benthosmilieu gekennzeichnet, die sich bis in den anoxischen Bereich erstrecken.
3. Bewegtwasserfaziestypen, nämlich Larvialschalenkonzentrationen, Schill- und Bruchschillkonzentrationen sowie Tempestite, treten als geringmächtige Einschaltungen in den Stillwasserfaziestypen auf. Sie belegen episodisch auftretende schwache bis sehr starke Strömungen am Meeresboden. Im mittleren bis tieferen Schelf kommen bei der großen Dichte der Ereignisse nur Stürme als Verursacher in Frage. Aus der Paläogeographie des Oberjura und aus dem Verteilungsmuster der Sturmsedimente in Süd- und Westeuropa lassen sich tropische Wirbelstürme, aus der Westtethys kommend, postulieren.
4. Durch die Analyse der Benthosfauna, bei der 28 Assoziationen und vier Vergesellschaftungen ausgeschieden werden, läßt sich die Interpretation

des Benthosmilieus noch verfeinern und ein differenzierter Sauerstoffgradient ermitteln. Der längerfristige O<sub>2</sub>-Mittelwert kann aus der Diversität, der trophischen Struktur und der Larvalentwicklung der Fauna der Assoziationen und Vergesellschaftungen abgeleitet werden. Daneben ist auch eine ausgeprägte saisonale Fluktuation bei den meisten Assoziationen anhand der Einbettung der Infauna und der Larvialschalen erkennbar.

5. Aus der zeitlichen Verteilung der Einzelproben und vor allem der Assoziationen im Profil läßt sich die zeitliche Entwicklung der Sauerstoffversorgung im Kimmeridge Clay von Yorkshire rekonstruieren und als zyklische Abfolge darstellen. Analogien zu rezenten Sauerstoffmangelsystemen erlauben eine Quantifizierung der Sauerstoffwerte in oxische, schwach poikilo-oxische, streng poikilo-oxische, extrem poikilo-oxische und anoxische Verhältnisse.
6. Der faunistische Vergleich mit anderen Lokalitäten des Kimmeridge Clay zeigt ein hohes Maß an Ähnlichkeiten, was einen ungehinderten und regen Faunenaustausch vor allem mit dem südenschen Bereich dokumentiert.
7. Im Kimmeridge Clay von Yorkshire sind drei verschiedene Zyklentypen entwickelt. Der Zyklus der Bewegtwasserfaziestypen, der Sauerstoffzyklus und der TOC-Zyklus zeigen in Abschnitten, in denen sie gemeinsam auftreten, eine erstaunlich gute Übereinstimmung ihrer Maxima. Zudem sind

die Abstände der Maxima auffällig regelmäßig. Deutliche Maxima treten oft in Abständen von 3,5 bis 4 m, schwache bis zum Teil auch deutliche Maxima oft in Abständen von etwa 0,8 m auf. Abschätzungen der Sedimentationsraten ergeben für die Abstände Zeitintervalle von etwa 20 000 und 100 000 Jahren. Sie lassen sich somit als MILANKOVITICH-Zyklen interpretieren, die gekoppelt über das Klima im Ablagerungsraum auffällige Schwankungen in der Sauerstoffversorgung und damit verknüpft in der TOC-Anreicherung verursachen. Die Dynamik im Ablagerungsraum läßt sich folglich am besten mit einem klimagesteuerten Modell erklären.

8. In dem Modell wird durch das globale Zirkulationsmuster der Oberflächenwinde des oberjurassischen Nord-Sommers eine Monsun-Zirkulation über den europäischen Archipel und das Nordatlantische Schelfmeer postuliert. Die nordwärts gerichtete Windzirkulation treibt einen warmen Oberflächenstrom nach Norden, mit dem ein kalter südlich gerichteter Tiefenstrom korrespondiert. Die Temperaturdifferenz führte zu einer stabilen Wasserschichtung. Sommerliche Planktonblüten verursachten eine starke Sauerstoffzehrung im Bodenwasser, die bis zu anoxischen Bedingungen im Benthosmilieu führten. Im Winter wird die Monsun-Zirkulation unterbunden und damit die Wasserschichtung aufgehoben. Sauerstoff gelangt wieder in das Benthosmilieu, das dann neu besiedelt werden kann. Das Modell erklärt damit die saisonalen Variationen aber auch die längerfristigen MILANKOVITICH-Zyklen durch Verlagerungen von Windzirkulationszellen.

## 8.2 Ausblick

Wie im Abschnitt Datengewinnung dargelegt, ist mit der in der vorliegenden Arbeit praktizierten

Probennahme und Probenverarbeitung die Grenze der derzeit möglichen Auflösungsgenauigkeit im Fossilbericht mit einigen 1 000 bis 10 000 Jahren erreicht. Methodisch ist hier kaum noch eine Verbesserung erreichbar, außer es bestünde die Möglichkeit, unter idealen Aufschlußverhältnissen große Flächen mmweise abzubauen. Von Ausnahmen abgesehen, ist dieses Verfahren sicher nicht praktikabel, denn der finanzielle und zeitliche Aufwand überschreiten den Rahmen des machbaren.

Neue Erkenntnisse über physiko-chemische Limitierungen und die zeitliche Dynamik fossiler Milieus lassen sich nur gewinnen, wenn die in dieser Arbeit verwendeten methodischen Ansätze zur Biostratonomie, zur (Paläo-) Physiologie und zu den Lebenszyklen der Benthosorganismen ausgebaut und vertieft werden. Die doppelklappige Erhaltung infaunaler Muscheln in der Schichtfläche als Indiz für dynamische Fluktuationen der Redoxgrenze ist sicher nur ein Beispiel, wie aus der Art der Einbettung auf spezifische Reaktionen der Fauna auf variierende Umweltparameter geschlossen werden kann.

Ein weiteres Beispiel ist die physiologische Leistungsfähigkeit der Organismen. Der biologische Wissensstand ist für viele marine Organismengruppen, insbesondere für benthische Mollusken, bereits weit fortgeschritten. Es liegt nun an den Paläontologen, die Verwertbarkeit der Ergebnisse und ihre Übertragbarkeit auf fossile Verhältnisse zu prüfen (vergleiche OSCHMANN 1994).

Ähnlich verhält es sich auch bei Lebenszyklen mariner Organismen die unmittelbar an Milieuzyklen gekoppelt sind (vergleiche OSCHMANN 1994) und z. B. ihre Larvalstrategien danach ausrichten. Auch hier existiert ein sehr weites Feld, in dem neue Erkenntnisse erzielt werden können, das von paläontologischer Seite bislang weitgehend unbeachtet geblieben ist.

## Dank

Dr. J.-P. HERBIN (Institut Français du Pétrole) gab den Anstoß zu dieser Arbeit, indem er das Probenmaterial zur Bearbeitung anbot. Dafür und für die Gastfreundschaft bei den mehrwöchigen Aufenthalten am Institut Français du Pétrole in Rueil-Malmaison

(Frankreich) bin ich zu großem Dank verpflichtet. Mein geschätzter Lehrer Prof. Dr. F. T. FÜRSTICH (Würzburg) stand mir auch bei dieser Arbeit, wie schon bei vielen vorher, stets diskussionsbereit zur Seite. Meine Würzburger Kollegen Dr. M. ABERHAN

und Dr. M. HEINZE haben die Arbeit Korrektur gelesen und viele hilfreiche Hinweise gegeben. Frau H. Muster (Würzburg) war behilflich bei Software-Problemen. Prof. J. CALLOMON (London) und Frau Dr. J. R. GEYSSANT (Paris) halfen bei der Bestimmung einiger Ammoniten und gaben wertvolle Hinweise zur Paläobiologie dieser Gruppe. Meine Helfer M. HASCHKE, C. MEIRITZ, U. TEIPEL, A. SCHMID und C. LIU (alle Würzburg) unterstützten mich bei der schwierigen Dünnschliffherstellung und bei der com-

putergestützten Verarbeitung der Faunendaten. Herr H. SCHIRM (Würzburg) verfertigte die Photo- und Reproaufnahmen, Herr HANDREJK (Würzburg) und Herr HÜTTEMANN (Tübingen) waren am Raster-elektronenmikroskop behilflich. Finanziell war die Arbeit durch eine großzügige Förderung der DFG (Vorhaben Os 85/4-1) abgesichert. Meiner Frau Christine danke ich für ihre Geduld und für die moralische Unterstützung. Zusätzlich hat sie die Arbeit Korrektur gelesen.

## 9 Literatur

- ABERHAN, M. 1992. Palökologie und zeitliche Verbreitung benthischer Faungemeinschaften im Unterjura von Chile.- *Beringeria*, 5: 1-174; Würzburg.
- AGER, D. V. 1974. Storm deposits in the Moroccan High Atlas.- *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 15: 83-93; Amsterdam.
- AIGNER, T. 1980. Biofabrics and stratinomy of the Lower Kimmeridge Clay (U. Jurassic, Dorset, England).- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 159: 324-338 ; Stuttgart.
- AIGNER, T. 1985 . Storm depositional systems.- *Lecture Notes in Earth Sciences*, 3: 1-174; Berlin .
- AIGNER, T. & REINECK, H. E. 1982. Proximality trends in modern storm sands from the Helgoland Bight (North Sea) and their implications for basin analysis.- *Senckenbergiana maritima*, 14: 183-215 ; Frankfurt.
- ALLEN, J. A. & SANDERS, H. L. 1969. *Nucinella serrei* LAMY (Bivalvia: Protobranchia) a monomyarian solemyid and possibly living actinodont.- *Malacologia*, 7: 381-396; Ann Arbor.
- ALLEN, J. R. L. 1982. Sedimentary structures: their character and physical basis.- *Developments in Sedimentology*, 30 (A und B): A 593 S., B 663 S.; Amsterdam (Elsevier).
- ALLEN, J. R. L. 1985. Principles of physical sedimentology.- 272 S.; London ( Allen & Unwill).
- ARNTZ, W. E. & FAHRBACH, E. 1991. El Niño. Klimaexperiment der Natur. Die physikalischen Ursachen und biologischen Folgen.- 264 S.; Basel (Birkhäuser).
- ARNTZ, W. E., TARAZONE, J., GALLARDO, V. A., FLORES, L. A. & SALZWEDEL, H. 1991. Benthos communities in oxygen deficient shelf and upper slope areas of Peruvian and Chilean Pacific coast, and changes caused by El Niño.- In: TYSON, R. V. & PEARSON, T. H. (Hrsg.). Modern and ancient continental shelf anoxia.- *Geological Society Special Publication*, 58: 131-154; London.
- ASHLEY, G. M., (Symposion chairperson) 1990. Classification of large-scale subaqueous bedforms: a new look at an old problem.- *Journal of Sedimentary Petrology*, 60: 1-17; Tulsa.
- BARRON, E. J. 1989. Severe storms during earth history.- *Geological Society of America Bulletin*, 101: 601-512 Boulder.
- BARRY, R. G. & CHORLEY, R. J. 1987. Atmosphere, weather & climate.- 460 S.; London (Methuen).
- BARTHEL, K. W., SWINBURNE, N. H. M. & CONWAY MORRIS, S. 1990. Solnhofen - A study in Mesozoic palaeontology.- 236 S.; Cambridge (University Press).
- BEHRENSMEYER, A. K. & KIDWELL, S. M. (Hrsg.) 1988. Ecological and evolutionary implications of taphonomic processes.- *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63: 1-372; Amsterdam.
- BERGER, A., LOUTRE, M., F. & LASKAR, J. 1992. Stability of the astronomical frequencies over the Earths history for paleoclimate studies.- *Science*, 255: 560-566; New York.
- BERZ, G. 1994. Die Zeichen stehen auf Sturm. Das zunehmende Sturmrisiko, seine Ursachen und Konsequenzen.- *Naturwissenschaften*, 81: 1-6; Berlin.
- BOGUCHWAL, L. A. & SOUTHARD, J. B. 1990. Bedconfigurations in steady unidirectional water flows. Part 1. Scale model study using fine sands.- *Journal of Sedimentary Petrology*, 60: 649-657; Tulsa.
- BOND, G., C., DEVLIN, W. J., KOMINZ, M., A., BEAVAN, J. & MCMANUS, J. 1993. Evidence of the astronomical forcing of the Earths climate in the Cretaceous and Cambrian times.- *Tectonophysics*, 222: 295-315; Amsterdam.
- BROMLEY, R. 1990. Trace fossils.- 280 S.; London (Unwin Hyman).
- BROOKS, J. & FLEET, A. J. (Hrsg.)1987. Marine petroleum source rocks.- *Geological Society Special Publications*, 26: 738 ; London.
- BROOKS, J. & GLENNIE, K. W. (Hrsg.)1987. Petroleum geology of North West Europe.- 1514 S.; London (Graham & Trotham).
- BROWN, S. 1990. Jurassic.- In: GLENNIE, K. W. (Hrsg.). Introduction to the Petroleum Geology of the North Sea.- 219-254; Oxford (Blackwell).
- BYERS, C. W. 1977. Biofacies pattern in euxinic basins: a general model. In: COOK, H. E. & ENOS, P. (Hrsg.). Deep-water carbonate environments.- *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication*, 25: 5-17; Tulsa.
- CALLOMON, J. H. & BIRKELUND, T. 1982. The ammonite zones of the boreal Volgian (Upper Jurassic) in East Greenland.- *Arctic Geology and Geophysics, Canadian Society of Petroleum Geologists*, 8: 349-369; Montreal.
- CALVERT, S. E., BUSTIN, R. M. & PEDERSEN, T. F. 1992. Lack of evidence for enhanced preservation of sedimentary

- organic matter in the oxygen minimum of the Gulf of California.- *Geology*, 20: 757-760; Boulder.
- CALVERT, S. E., KARLIN, R. E., TOOLIN, L. J., DONAHUE, D. J., SOUTHON, J. R. & VOGEL, J. S. 1991. Low organic carbon accumulation rates in Black Sea sediments.- *Nature*, 350: 692-695; London.
- CARTER, R. M. 1972. Adaptations of British Chalk bivalvia.- *Journal Paleontology*, 46: 325-340; Chicago.
- CASE, T. J. & CASTEN, R. G. 1979. Global stability and multiple domains of attraction in ecological systems.- *American Naturalist*, 113: 705-714; Chicago.
- CLAUSEN, C. K. & WIGNALL, P. B. 1990. Early Kimmeridgian bivalves of southern England.- *Mesozoic Research*, 2: 89-149; Leiden.
- CLAUSING, A. 1992. Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen an Seesedimenten des Saar-Nahe-Beckens (Oberkarbon - Unter-Perm; SW-Deutschland).- *Leica, Mitteilung für Wissenschaft und Technik*, 10: 72-79; Wetzlar.
- CLIMAP Project Members 1976. The surface of the ice-age earth.- *Science*, 191: 1131-1137; New York.
- COLEMAN, P. J. 1978. Tsunami deposits.- In: FAIRBRIDGE, R. W. & BOURGEOIS, J. (Hrsg.). *Encyclopedia of Sedimentology. Encyclopedia Earth Science VI*, 828-831; Stroudsburg (Dowden, Hutchinson & Ross).
- COOPER, B. S. & BARNARD, P. C. 1984. Source rocks and oils of the Central and Northern North Sea.- *American Association of Petroleum Geologists Memoir*, 35: 303-314; Tulsa.
- COPE, J. C. W. 1968. Epizoic oysters on Kimmeridgian ammonites.- *Palaeontology*, 11: 19-29; London.
- COPE, J. C. W. 1980. A correlation of the Jurassic rocks of the British Isles. Part two: Middle and Upper Jurassic.- *Geological Society London Special Reports*, 15: 109 S.; London.
- COX, B. M. & GALLOIS, R. W. 1981. The stratigraphy of the Kimmeridge Clay of the Dorset type area and its correlation with some other Kimmeridgian sequences.- *Report of the Institute of Geological Science of London*, 80: 44 S.; London.
- CROWLEY, T. J. & NORTH, G. T. 1988. Abrupt climate change and extinction events in earth history.- *Science*, 240: 996-1002; New York.
- DAMTOFT, K., NIELSEN, L. H.; JOHANNESSEN, P. N.; THOMSEN, E. & ANDERSEN, P. R. 1992. Hydrocarbon plays of the Danish Central Trough.- In: SPENCER, A. M. (Hrsg.). *Generation, accumulation and production of European Hydrocarbons II*.- Special Publication of the European Association of Petroleum Geoscientists 2, 35-58; Springer, Berlin.
- DEANGELIS, D. L. & WATERHOUSE, J. C. 1987. Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models.- *Ecological Monographs*, 57: 1-21; Durham, North Carolina.
- DIETRICH, G., KALLE, K., KRAUSS, W. & SIEDLER, G. 1975. *Allgemeine Meereskunde*.- 593 S.; Berlin (Borntraeger).
- DODD, J. R. & STANTON, R. J., JR. 1981. Paleocology, concepts and applications.- 559 S.; New York (John Wiley and Sons).
- DORÉ, A. G. & GAGE, M. S. 1987. Crustal alignments and sedimentary domains in the evolution of the North Sea, North-east Atlantic margin and Barents Shelf.- In: BROOKS, J. & GLENNIE, K. (Hrsg.): *Petroleum geology of North West Europe*, 1131-1148; London (Graham & Trotman).
- DOYLE, P. & WHITHAM, A. G. 1991. Palaeoenvironments of the Nordenskjöld Formation: an Antarctic Late Jurassic-Early Cretaceous black shale-tuff sequence.- In: TYSON, R. V. & PEARSON, T. H. (Hrsg.). *Modern and ancient continental shelf anoxia*.- Geological Society Special Publication, 58: 397-414; London.
- DUFF, K. L. 1975. Palaeoecology of a bituminous shale - the lower Oxford Clay of Central England.- *Palaeontology*, 18: 443-483; London.
- DUFF, K. L. 1978. Bivalvia from the English Lower Oxford Clay (Middle Jurassic).- *Palaeontographical Society Monographs*.- 137 S.; London.
- DUKE, W. L. 1985. Hummocky cross-stratification, tropical hurricanes, and intense winter storms.- *Sedimentology*, 32: 167-194; Oxford.
- DUNN, C. E. 1974. Identification of sedimentary cycles through Fourier analysis of geochemical data. - *Chemical Geology*, 13: 217-232; Amsterdam.
- DURINGER, P.H. 1984. Tempêtes et tsunamis: des dépôts de vagues de haute énergie intermittente de la Muschelkalk supérieur (Trias germanique de l'Est de la France).- *Bulletin de la Société de Géologie de France*, 26: 1177-1185; Paris.
- EINSELE, G. & RICKEN, W. 1991. Limestone-Marl alternation - an overview.- In: EINSELE, G., RICKEN, W. & SEILACHER, A. (Hrsg.). *Events and cycles in stratigraphy*, 23-47; Heidelberg (Springer Verlag).
- ETTER, W. 1990. Paläontologische Untersuchungen im Unteren Opalinuston der Nordschweiz.- *Inaugural-Dissertation der Universität Zürich, Institut für Paläontologie*. 151 S.; Zürich.
- FEISTNER, K. W. A. 1989. Petrographic examination and re-interpretation of concretionary carbonate horizons from the Kimmeridge Clay, Dorset.- *Journal of Geological Society*, 146: 345-350; London.
- FELBECK, H., CHILDRESS, J. J. & SOMERO, G. N. 1981. CALVIN-BENSON cycle and sulphide oxidation enzymes in animals from sulphide-rich habitats.- *Nature*, 293: 291-293; London.
- FISCHER, A. G. & BOTTJER, D. J. 1991. Orbital forcing and sedimentary sequences.- *Journal of Sedimentary Petrology*, 61: 1063-1069; Tulsa.
- FÖRSTER, R. 1971. Die Mecociridea, eine spezialisierte Familie der mesozoischen Glypheoidea (Crustacea, Decapoda).- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 137: 396-421; Stuttgart.
- FRAKES, L. A. 1979. Climate throughout geological time.- 310 S.; Amsterdam (Elsevier).
- FRAKES, L. A. 1986. Mesozoic-Cenozoic climatic history and causes of the glaciation.- *Geodynamics Series*, 15: 33-48; Washington, D.C..
- FRENEIX, S. & QUESNE, H. 1985. Une espèce du Kimmeridgien du Portugal (Estremadura). *Aulacomyella abadiensis* nov. sp. (Bivalvia, Posidoniidae).- *Geobios*, 18: 371-376; Lyon.
- FRETTER, V. 1984. Prosobranchs.- In: TOMPA, A. S., VERDONK, N. H. & VAN DEN BIGGELAAR, J. A. M. (Hrsg.). *The Mollusca 7 - Reproduction*.- 1-45; Orlando (Academic Press).

- FÜCHTBAUER, H. 1988. Sedimente und Sedimentgesteine.-1141 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- FÜRSICH, F. T. 1977. Corallian (Upper Jurassic) marine benthic associations from England and Normandy.- *Palaeontology*, **20**: 337-385; London.
- FÜRSICH, F. T. 1980. Preserved life positions of some Jurassic bivalves.- *Paläontologische Zeitschrift*, **54**: 289-300; Stuttgart.
- FÜRSICH, F. T. 1984a. Upper Jurassic bivalves from Milne Land, East Greenland.- *Bulletin Grønlands geologiske Undersøgelse*, **144**: 1-126; København.
- FÜRSICH, F. T. 1984b. Benthic macroinvertebrate associations from boreal Upper Jurassic of Milne Land, central East Greenland.-*Bulletin Grønlands geologiske Undersøgelse*, **149**, 1-72; København.
- FÜRSICH, F. T. 1984c. Distribution pattern of benthic associations in offshore shelf deposits (Upper Jurassic, Central East Greenland).- In: GALL, J. C. (Hrsg.). *Paléocéologie, Congrès international, Géobios, Memorial special*, **8**: 75-84; Lyon.
- FÜRSICH, F. T. 1990. Fossil concentrations and life and death assemblages.- In: BRIGGS, D. E. & CROWTHER, P. R. (Hrsg.). *Palaeobiology, a synthesis*. 235-239 ; Oxford (Blackwell).
- FÜRSICH, F. T. & ABERHAN, M. 1990. Significance of time-averaging for palaeocommunity analysis.- *Lethaia*, **23**: 143-152, Oslo.
- FÜRSICH, F. T. & FLESSA, K. W. (Hrsg.). 1991. Ecology, taphonomy, and paleoecology of Recent and Pleistocene molluscan faunas of Bahia la Choya, northern Gulf of California.- *Zitteliana*, **18**: 180 S.; München.
- FÜRSICH, F. T. & OSCHMANN, W. 1986a. Storm shell beds of *Nanogyra virgula* in the Upper Jurassic of France.- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **172**: 141-161; Stuttgart.
- FÜRSICH, F. T. & OSCHMANN, W. 1986b. Autecology of the Upper Jurassic oyster *Nanogyra virgula* (DEFRANCE).- *Paläontologische Zeitschrift*, **60**: 65-74; Stuttgart.
- FÜRSICH, F. T. & WERNER, W. 1986. Benthic associations and their environmental significance in the Lusitanian Basin (Upper Jurassic, Portugal).- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **172**: 271-329; Stuttgart.
- GAGAN, M. K., CHIVAS, A. R. & HERCZEG, A. L. 1990. Shelf-wide erosion, deposition, and suspended sediment transport during cyclone Winifred, central Great Barrier Reef, Australia.- *Journal of Sedimentary Petrology*, **60**: 456-470 ; Tulsa.
- GAGAN, M. K., JOHNSON, D. P. & CARTER, R. M. 1988. The cyclone Winifred storm bed, central Great Barrier Reef shelf, Australia. *Journal of Sedimentary Petrology*, **58**: 845-856, Tulsa.
- GAGE, M. S. & DORÉ, A. G. 1986. A regional geological perspective of the Norwegian offshore exploration provinces.- In: *Norwegian Petroleum Society, Habitat of Hydrocarbons on the Norwegian Continental Shelf*.- 21-38; London (Graham & Trotman).
- GALLARDO, V. A. 1977. Large benthic microbial communities in sulphide biota under Peru-Chile subsurface counter-current.- *Nature*, **268**: 331-332; London.
- GORSLINE, D. S. 1984. A review of fine-grained sediment origins, characteristics, transport and deposition.- In: STOW, D. A. & PIPER, D. J. (Hrsg.). *Fine grained sediments: Deep-water processes and facies*.- Geological Society of London, Special Publication, **15**: 17-34; Oxford (Blackwell).
- GRASSLE, J. F. & MORSE-PORTEOUS, L. S. 1987. Macrofaunal colonization of disturbed deep-sea environments and the structure of deep-sea benthic communities.- *Deep-Sea Research*, **34**: 1911-1950; Oxford.
- GRASSLE, J. F. 1989. Species diversity in deep-sea communities.- *Trends in ecology and evolution*, **4**: 12-15; Amsterdam.
- GRAY, J. S. 1984. *Ökologie mariner Sedimente*.- 193 S.; Berlin (Springer).
- GREEN, T. 1987. The importance of double diffusion to settling of suspended material.- *Sedimentology*, **34**: 319-331; Oxford.
- GREENER, P. E. 1967. Significance of rare events in geology.- *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists*, **51**: 2197-2206; Tulsa.
- GUNDERSON, J. K., JORGENSEN, B. B., LARSEN, E. & JANNASCH, W. 1992. Mats of giant sulfur bacteria on deep-sea sediments due to fluctuating hydrothermal flow.- *Nature*, **360**: 454-456; London.
- HAASE, L. 1989. Klima und Wetter des Europäischen Nordmeeres.- *Geowissenschaften*, **6**: 235-241; Weilheim.
- HALLAM, A. 1968. Morphology, palaeoecology and evolution of the genus *Gryphaea* in the British Lias.- *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **254**: 91-128; London.
- HALLAM, A. 1988. A reevaluation of the Jurassic eustasy in the light of new data and the revised EXXON curve.- In: WILGUS, C. K., HASTINGS, B. S., POSAMENTIER, H., WAGONER, J. V., ROSS, C. A. & KENDALL, C. G. S. C. (Hrsg.). *Sea-level-changes - An integrated approach*.- Society of Economic Paleontologists and Mineralists, **42**: 261-273; Tulsa.
- HALLAM, A. & BRADSHAW, M. J. 1979. Bituminous shales and oolitic ironstones as indicators of transgressions and regressions.- *Journal of Geological Society London*, **136**: 157-164; London.
- HAQ, B. U., HARDENBOL, J. & VAIL, P. R. 1987. Chronology of fluctuating sea-levels since the Triassic.- *Science*, **235**: 1156 - 1166; New York.
- HAQ, B. U., HARDENBOHL, J. & VAIL, P. R. 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level change.- In: WILGUS, C. K., HASTINGS, B. S., POSAMENTIER, H. W., VAN WAGONER, J. C., ROSS, C. A. & KENDALL, C. G. S. C. (Hrsg.). *Sea-level changes - an integrated approach*.- Society of Economic Paleontologists and Mineralists, **42**: 71-108; Tulsa.
- HARLAND, W. B., ARMSTRONG, A. V., COX, A. V., SMITH, A., G. & SMITH, D. G. 1990. *A geological time scale 1989*.- 263 S.; Cambridge (Cambridge Univ. Press).
- HAY, W. W. 1983. The global significance of regional Mediterranean Neogene paleoenvironmental studies. -In: MEULENKAMP, J. E. (Hrsg.). *Reconstruction of marine Paleoenvironments*.- *Utrecht Micropaleontological Bulletin*, **30**: 9-23; Utrecht.
- HEINZE, M. 1991. Evolution benthischer Faunengemeinschaften im subborealen Jura des Pariser Beckens und in der äthiopischen Faunenprovinz des Beckens von Kachchh (Indien) - ein Vergleich.- *Beringeria*, **4**: 3-126; Würzburg.

- HERBIN, J.-P., MULLER, C., GEYSSANT, J. R., MÉLIERES, F. & PENN, I. E. (1991). Hétérogénéité quantitative et qualitative de la matière organique dans les argiles du Kimméridgien du val de Pickering (Yorkshire, U.K.).- *Revue de l'Institut Français du Pétrole*, 46: 675-712, Rueil-Malmaison.
- HOBGOOD, J. S. & CERVENY, R. S. 1988. Ice-age hurricanes and tropical storms.- *Nature*, 333: 243-245; London .
- HOUSE, M. R. 1985. A new approach to an absolute time-scale from measurements of orbital cycles and sedimentary microrhythms.- *Nature*, 315: 721-725; London.
- HOUSE, M. R. 1986. Towards a more precise time scale for geological events.- In: WESBITT, R. W. & NICOL, J. (Hrsg.). *Geology in the Real World - The Kingsley Dunham Volume*, Institute of Mining and Metallurgy, 197-206; London.
- HÜSSNER, H. 1985. Jurassische Karbonate des westlichen Hohen Atlas (Marokko): Mikrofaziesanalyse und plattentektonischer Rahmen.- *Facies*, 12: 141-218; Erlangen.
- HUSTON, M. 1979. A General hypothesis of species diversity.- *Ecology*, 52: 81-101; Tempe.
- IMBRIE, J. 1985. A theoretical framework for Pleistocene ice ages.- *Journal of the Geological Society of London*, 142: 417-432; London.
- IMBRIE, J. & IMBRIE, K. P. 1979. *Ice ages - solving a mystery.*- Cambridge (Enslow Publishers).
- IRWIN, H., CURTIS, C. D. & COLEMAN, M. 1977. Isotopic evidence for source of diagenetic carbonates formed during burial of organic rich sediments.- *Nature*, 269: 209-213; London.
- JANKOWSKI, B. & LITCKE, R. 1986. Das organische Material der Ölschiefer von Messel.- *Geowissenschaften in unserer Zeit*, 4: 73-80; Weinheim.
- JØRGENSEN, B. B. 1980. Seasonal oxygen depletion in the bottom waters of a Danish fjord and its effect on the benthic community.- *Oikos*, 34: 68-76; Copenhagen.
- KAUFFMAN, E. G. & SCOTT, R. W. 1974. Basic concepts of community ecology and paleoecology.- In: SCOTT, R. W. & WEST, R. R. (Hrsg.). *Structure and classification of paleocommunities*, 1-28, Stroudsburg (Dowden, Hutchinson & Ross).
- KAUFFMAN, E. G. 1969. Form, function and evolution.- In: MOORE, R. C. (Hrsg.). *Treatise on invertebrate Paleontology*, Part N: Mollusca 6, 1: 129-205; Lawrence.
- KEEN, A. M. 1971. *Sea shells of tropical West America.*- 1064 S., Stanford (Stanford University Press).
- KELLY, S. R. A. & DOYLE, P. 1991. The bivalve *Aulacomyella* from the Early Tithonian (Late Jurassic) of Antarctica.- *Antarctic Science*, 3: 97-107; Oxford.
- KIDWELL, S. M. & JABLONSKI, D. 1983. Taphonomic feedback. Ecological consequences of shell accumulation.- In: TEVESZ, M. J. S. & MCCALL, P. L. (Hrsg.). *Biotic interactions in Recent and fossil benthic communities.*- 195-248; New York (Plenum Press).
- KLEIN, G., DE & MARSAGLIA, K. M. 1987. Hummocky cross-stratification, tropical hurricanes and intense winter storms.- *Sedimentology*, 34: 333-337; Oxford.
- LAWRENCE, D. R. 1968. Taphonomy and information losses in fossil communities.- *Geological Society of America Bulletin*, 79: 1315-1330; Boulder.
- LEHMANN, U. 1990. *Ammonoideen.*- 257 S.; Stuttgart (Enke).
- LIEBEZEIT, G. 1992. Pyrolysis of recent marine sediments. - II. The Black Sea.- *Senckenbergiana maritima*, 22: 153-170; Frankfurt.
- LITCKE, R. & RULLKÖTTER, J. 1987. Mikroskopische und makroskopische Unterschiede zwischen Profilen unreifen und reifen Posidonienschiefers aus der Hillsmulde.- *Facies*, 17: 171-180; Erlangen.
- LOTTMANN, J. 1990. Die pumilio-Events (Mittel-Devon).- *Göttinger Arbeiten zur Geologie und Paläontologie*, 44: 1-98; Göttingen.
- MACKIE, G. L. 1984. Prosobranchs.- In: TOMPA, A. S., VERDONK, N. H. & VAN DEN BIGGELAAR, J. A. M. (Hrsg.). *The Mollusca 7 - Reproduction.*- 351-418; Orlando (Academic Press).
- MACQUAKER, J. H. S. & GAWTHORPE, R. L. 1993. Mudstone lithofacies in the Kimmeridge Clay Formation, Wessex Basin, Southern England: implications for the origin and controls of the distribution of mudstones.- *Journal of Sedimentary Petrology*, 63: 1129-1143; Lawrence.
- MARGULIS, L. & SCHWARTZ, K. V. 1989. *Die fünf Reiche der Organismen.*- 330 S.; Heidelberg (Spektrum).
- MARSAGLIA, K. M. & KLEIN, G. D. V. 1983. The paleogeography of Paleozoic and Mesozoic storm depositional systems.- *Journal of Geology*, 91: 117-142; Chicago.
- MAY, R. M. 1976. Patterns in multi-species communities.- In: MAY, R. M. (Hrsg.). *Theoretical ecology. Principles and applications.*- 142-162; Oxford (Blackwell).
- MAYER, C. A. 1988. Paléocéologie d'une communauté d'ophiures du Kimméridgien supérieur de la région Havraise (Seine-Maritime).- *Bulletin trimestriel de la Société Géologique de Normandie et des Amis du Muséum du Havre* 75: 25-35; Le Havre.
- MCCAVE, I. N. 1984. Erosion, transport, and deposition of fine-grained marine sediments.- In: STOW, D. A. V. & PIPER, D. J. W. (Hrsg.). *Fine grained sediments: Deep-water processes and facies.*- Geological Society of London, Special publication 15: 35-69; Oxford (Blackwell).
- MILLER, R. G. 1991. A Paleooceanographic Approach to the Kimmeridge Clay Formation.- In: HUC, A. Y. (Hrsg.). *Deposition of organic facies.*- American Association of Petroleum Geologists, *Studies in Geology*, 30: 13-26; Tulsa.
- MOORE, G. T., HAYASHIDA, D. N., ROSS, C. A. & JACOBSON, S. R. 1992. Paleoclimate of the Kimmeridgian/Tithonian (Late Jurassic) world: I. Results using a general circulation model.- *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 93: 113-150; Amsterdam.
- MOORE, R. C. 1969 (Hrsg.). *Treatise on invertebrate paleontology.*- Part N Mollusca 6, 1-3; 1224 S.; Lawrence.
- MORRIS, K. A. 1980. Comparison of major sequences of organic-rich mud deposition in the British Jurassic.- *Journal of the Geological Society of London*, 137: 157-170. London.
- MORTON, B. 1983. Feeding and digestion in bivalvia.- In: SALEUDDIN, A. S. M. & WILBUR, K. M. (Hrsg.). *The mollusca*, 5: Physiology, 2, 65-147; New York (Academic Press).
- MURRAY, J. W., JANNASCH, H. W., HONJO, S., ANDERSON, R. F., REEBURGH, W. S., TOP, Z., FRIEDERICH, G. E., CODISPOTTI, L. A. & IZADAR, E. 1989. Unexpected



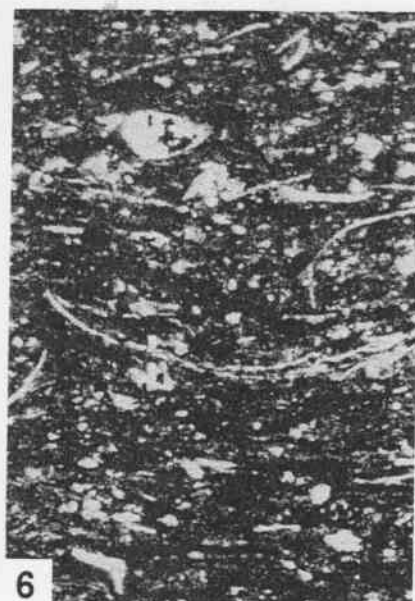
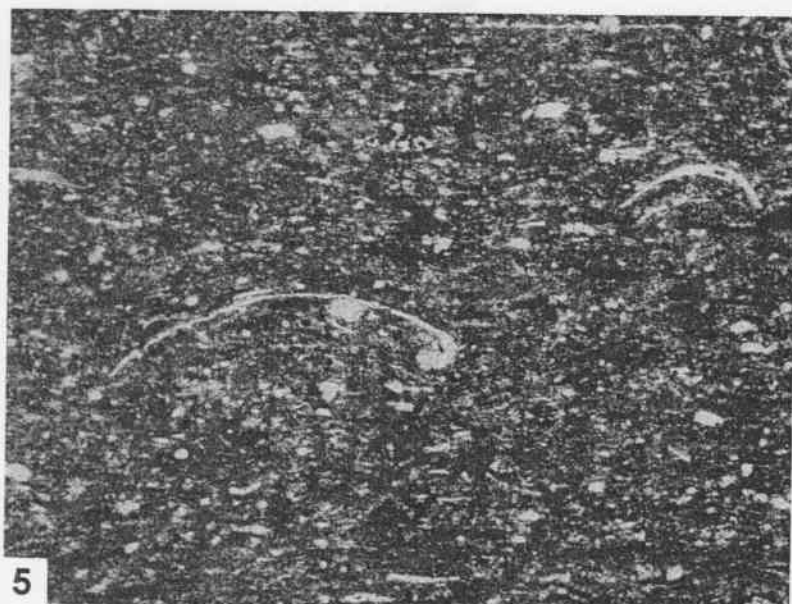
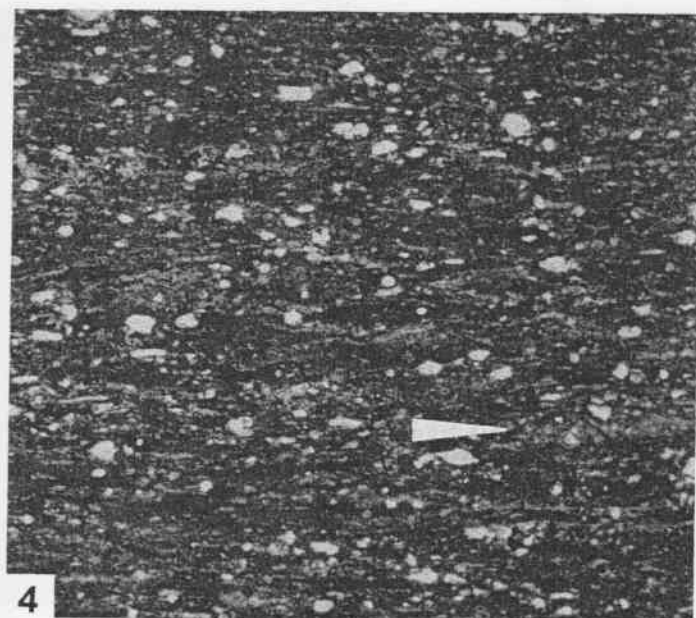
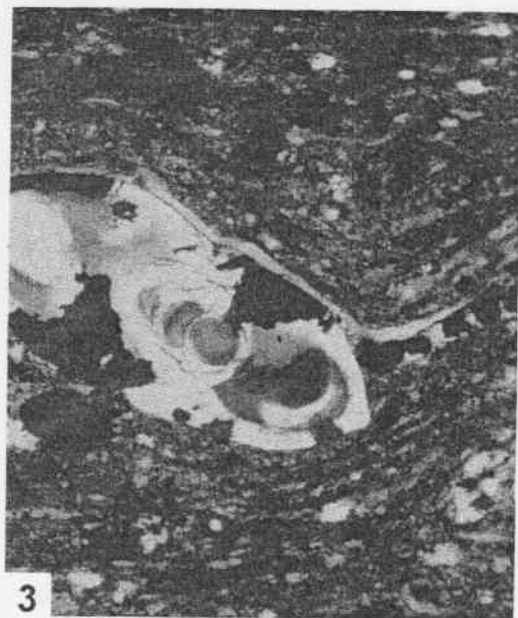
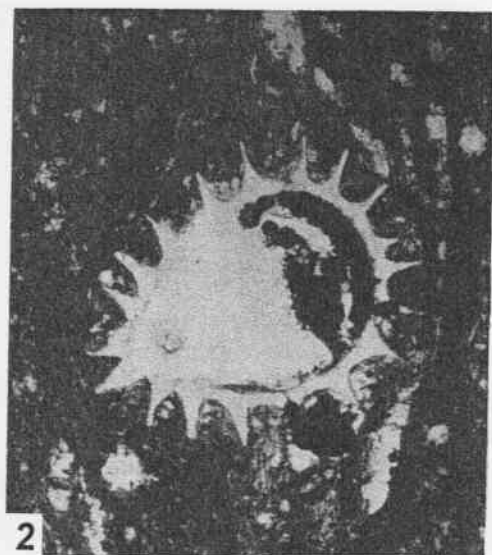
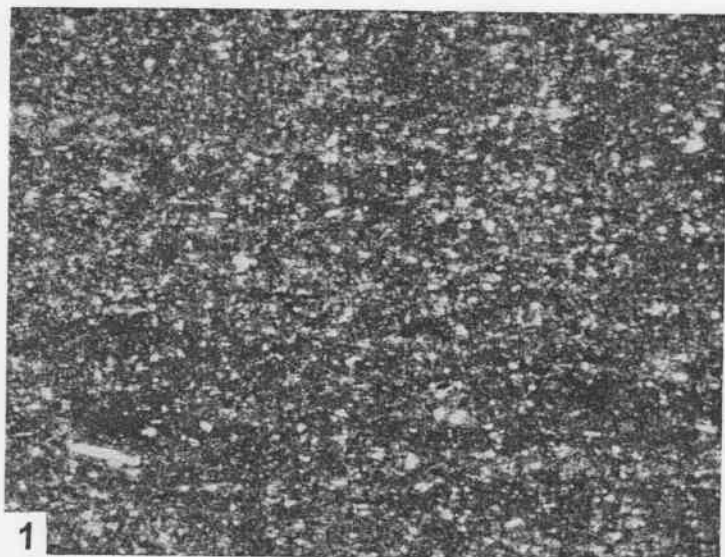
- changes in the oxic / anoxic interface in the Black Sea.- *Nature*, **338**: 411-413; London.
- NEWELL, N. D., IMBRIE, J., PURDY, E. G. & THURBER, D. T. 1959. Organism communities and bottom facies, Great Bahama Bank.- *American Museum of Natural History Bulletin*, **117**: 177-228; New York.
- NIEDERMEYER, R. O. 1991. Dichteströme und Suspensionsfinger als Formen gravitativen Sedimenttransports in der Ostsee.- *Wissenschaftliche Zeitschrift der Ernst-Moritz-Amdt-Universität Greifswald*, **48**: 9-14; Greifswald.
- NIEDERMEYER, R. O. & LANGE, D. 1989. Die rezente Schlicksedimentation in der westlichen Ostsee - eine Synthese.- *Wissenschaftliche Zeitschrift der Ernst-Moritz-Amdt-Universität Greifswald*, **38**: 90-98; Greifswald.
- NIEDERMEYER, R. O. & LANGE, D. 1990. An actualistic model of mud deposition and diagenesis for western Baltic Sea.- *Limnologica*, **20**: 9-14; Berlin.
- NØTTVEDT, A. & KREISA, R. D. 1987. Model for the combined-flow origin of hummocky cross-stratification.- *Geology*, **15**: 357-361; Boulder.
- OERTSEN, J. A. & SCHLUNGBAUM, G. 1972. Experimentell-ökologische Untersuchungen über O<sub>2</sub>-Mangel und H<sub>2</sub>S-Resistenz an marinen Evertebraten der westlichen Ostsee.- *Beiträge zur Meereskunde*, **29**: 79-91; Berlin.
- OSCHMANN, W. 1985. Faziesentwicklung und Provinzialismus in Nordfrankreich und Südengland zur Zeit des obersten Jura (Oberkimmeridge - Portland).- *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A*; **2**: 119 S.; München.
- OSCHMANN, W. 1988a. Upper Kimmeridgian and Portlandian marine macrobenthic associations from Southern England and Northern France.- *Facies*, **18**: 49-82; Erlangen.
- OSCHMANN, W. 1988b. Kimmeridge Clay sedimentation - A new cyclic model.- *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **65**: 217-251; Amsterdam.
- OSCHMANN, W. 1990. Environmental cycles in the late Jurassic northwestern European epeiric basin: interaction with atmospheric and hydrospheric circulations.- In: AIGNER, T. & DOTT, R. H. (Hrsg.): *Sedimentary Geology*, **69**: 217-251; Amsterdam.
- OSCHMANN, W. 1991a. Anaerobic-poikiloaerobic-aerobic: a new zonation for modern and ancient neritic redox facies.- In: EINSELE, G., RICKEN, W. & SEILACHER, A. (Hrsg.). *Cycles and events in stratigraphy*, 565-571; Heidelberg (Springer Verlag).
- OSCHMANN, W. 1991b. Distribution, dynamics and palaeoecology of Kimmeridgian (Upper Jurassic) shelf anoxia in Western Europe.- In: PEARSON, T. & TYSON, R. (Hrsg.). *Modern and ancient continental shelf anoxia*.- *Geological Society Special Publications*, **58**: 381-399; London.
- OSCHMANN, W. 1991c. Ecology and bathymetry of the late Quaternary shelly macrobenthos from bathyal and abyssal areas of the Norwegian Sea.- *Senckenbergiana maritima*, **21**: 155-189; Frankfurt.
- OSCHMANN, W. 1993. Environmental oxygen fluctuations and adaptive response of marine benthic organisms.- *Journal of the Geological Society*, **150**: 187-191; London.
- OSCHMANN, W. 1994. (in Druck). Adaptive pathways of benthic organisms in marine oxygen-controlled environments.- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*; Stuttgart.
- OSMAN, R. W. 1977. The establishment and development of a marine epifaunal community.- *Ecological Monographs*, **47**: 37-63; Durham.
- OSMAN, R. W. 1978. The influence of seasonality and stability on the species equilibrium.- *Ecology*, **59**: 383-399; Tempe.
- PEARSON, T. H. & ROSENBERG, R. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment.- *Oceanography and marine biology annual review*, **16**: 229-311; Aberdeen.
- PEDERSEN, T. F. & CALVERT, S. E. 1990. Anoxia vs. productivity, reply.- *The American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, **75**: 500-501, Tulsa.
- PETERSEN, C. G. 1924. A brief survey of the animal communities in Danish waters, based upon quantitative samples taken with the bottom samples.- *American Journal of Sciences*, **7**: 343 - 354, New Haven.
- PICKERING, K. T. 1983. Small scale syn-sedimentary faults in the Upper Jurassic "Boulder Beds".- *Scottish Journal of Geology*, **19**: 168-181; Edinburgh.
- PICKERING, K. T. 1984. The Upper Jurassic "Boulder Beds" and related deposits: a fault-controlled submarine slope, NE Scotland.- *Journal of the Geological Society of London*, **141**: 357-374; London.
- PICKERING, K. T., SOH, W. & TAIRA, A. 1991. Scale of tsunami-generated sedimentary structures in deep water.- *Journal of the Geological Society of London*, **148**: 211-214; London.
- PURCHON, R. D. 1968. *The biology of the mollusca*.- 560 S.; Oxford (Pergamon Press).
- RACHOR, E. 1980. The inner German Bight - an ecological sensitive area as indicated by the bottom fauna.- *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **33**: 522-530; Kiel.
- RACHOR, E. 1982. Indikatorkarten für die Umweltbelastung im Meer.- *Decheniana Beihefte*, **26**: 128-137; Bonn.
- RACHOR, E., SALZWEDEL, H., GERDES, D. & KRAUSE, H. 1981. Bodentier-Gemeinschaften im Sublitoral der Deutschen Bucht und ihre zeitliche Variabilität.- *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, **1981**: 257; Stuttgart.
- REQUEJO, A. G., HOLLYWOOD, J. & HALPERN, H. I. 1989. Recognition and source correlation of migrated hydrocarbons in Upper Jurassic Hareelv Formation, Jameson Land, East Greenland.- *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, **73**: 1065-1088; Tulsa.
- RHOADS, D. C. 1970. Mass properties, stability, and ecology of marine muds related to burrowing activity.- In: CRIMES, T. C. & HARPER, J. C. (Hrsg.). *Trace fossils*.- 391-406; Liverpool (Seel House Press).
- RHOADS, D. C. & MORSE, I. W. 1971. Evolutionary and ecologic significance of oxygen-deficient marine basin.- *Lethaia*, **4**: 414-428; Oslo.
- RHOADS, D. C. & YOUNG, D. K. 1970. The influence of deposit feeding organisms on bottom-sediment stability and trophic-structure.- *Journal of Marine Research*, **28**: 150-178; New Haven.
- RICKEN, W. 1985. Epicontinental marl-limestone alternations: Event deposition and diagenetic bedding (Upper Jurassic, southwestern Germany).- In: BAYER, U. & SEILACHER, A. (Hrsg.). *Sedimentary and evolutionary cycles*.- *Lecture Notes in Earth Sciences* **1**: 127-162; Berlin.

- RUDDIMAN, W. F., KIDD, R. B. & THOMAS, E. 1987. Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project 94.- 1261 S.; Washington (U. S. Government Printing Office).
- SAVRDA, C. E. & BOTTJER, D. J. 1986. Trace-fossil model for reconstruction of paleo-oxygenation in bottom waters.- *Geology*, **14**: 3-6; Boulder.
- SAVRDA, C. E. & BOTTJER, D. J. 1987. The exaerobic zone, a new oxygen deficient marine biofacies. - *Nature*, **327**: 54-56; London.
- SAVRDA, C. E., BOTTJER, D. J. & SEILACHER, A. 1991. Redox-related benthic events.- In: EINSELE, G., RICKEN, W. & SEILACHER, A. (Hrsg.). *Cycles and Events in Stratigraphy*.- 524-541; Berlin (Springer).
- SCHÄFER, W. 1972. *Ecology and paleoecology of marine environments*.- 568 S.; Chicago (University Press).
- SCHMITZ, U. 1994. The British and Norwegian North Sea.- In: KULKE, H. (Hrsg.). *Regionale Erdöl- und Erdgasgeologie der Erde*. 76 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- SCHUMANN, D. 1988. Environment and post-mortem history of Upper Jurassic ammonites in Nuevo León, NE Mexico.- In: WIEDMANN, J. & KULLMANN, J. (Hrsg.). *Cephalopods present and past*.- 731-736; Stuttgart (Schweizerbart).
- SCOTCHMAN, I. C. 1989. Diagenesis of the Kimmeridge Clay Formation, onshore U. K.. - *Journal of the Geological Society of London*, **146**: 285-303; London.
- SCOTESE, C. R. & SUMMERHAYS, C. P. 1986. Computer model of paleoclimatic predicts castel upwelling in the Mesozoic and Cenozoic.- *Geobyte*, Summer **86**: 28-42, Tulsa.
- SEILACHER, A. 1982a. Ammonite shells as habitats in the Posidonia Shales of Holzmaden - floats or benthic islands?- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1982**: 98-114; Stuttgart.
- SEILACHER, A. 1982b. *Posidonia* shales (Toarcian, S. Germany)-stagnant basin model revalidated.- In: GALITELLI, E. M. (Hrsg.). *Proceeding 1st International Meeting on Palaeontology, Essential of Historical Geology, Venice 1981*, 25-55; Modena.
- SEILACHER, A. 1984a. Constructional morphology of bivalves: evolutionary pathways in primary versus secondary soft-bottom dwellers.- *Palaeontology*, **27**: 207-237; London.
- SEILACHER, A. 1984b. Sedimentary structures tentatively attributed to seismic events.- *Marine Geology*, **55**: 1-12; Amsterdam.
- SEILACHER, A. 1985. Bivalve morphology and function.- In: BOTTJER, D. J., HICKMAN, C. S. & WARD, P. D. (Hrsg.). *Mollusks.- Notes of a short course, Studies in Geology*, **13**: 88-101; Orlando (Knoxville publication).
- SEILACHER, A. 1990. Abberations in bivalve evolution related to photo- and chemosymbiosis.- *Historical Biology*, **3**: 289-311; London.
- SEILACHER, A. 1992. Feature article.- *Europal*, **1**: 11-13; Strasbourg.
- SEILACHER, A., MATYJA, B. A. & WIERZBOWSKI, A. 1985. Oyster beds: Morphologic response to changing substrate conditions.- In: BAYER, U. & SEILACHER, A. (Hrsg.). *Sedimentary and evolutionary cycles.- Lecture Notes in Earth Sciences*, **1**: 421-435; Berlin.
- SHERMAN, D. J. & GREENWOOD, B. 1989. Hummocky cross-stratification and post-vortex ripples: length scales and hydraulic analysis.- *Sedimentology*, **36**: 981-986; London.
- SLOBODKIN, L. B. & SANDERS, H. L. 1969. On the contribution of environmental predictability to species diversity.- In: SLOBODKIN, L. B. (Hrsg.). *Diversity and stability in ecological systems.- Brookhaven Symposium of Biology*, **22**: 82-95; New York (Upton).
- SNEDDEN, J. W., NUMMEDAL, D. & AMOS, A. F. 1988. Storm- and fairweather combined flow on the central Texas continental shelf.- *Journal of Sedimentary Petrology*, **58**: 580-595; Lawrence.
- SOUTHARD, J. B., & BOGUCHWAL, L. A. 1990. Bed configurations in steady unidirectional water flows. Part 2. Syntheses of flume data.- *Journal of Sedimentary Petrology*, **60**: 658-679; Tulsa.
- STACHOWITZ, M. 1991. Anoxia in the northern Adriatic Sea: rapid death, slow recovery.- In: TYSON, R. V. & PEARSON, T. H. (Hrsg.). *Modern and ancient continental shelf anoxia.- Geological Society Special Publication*, **58**: 119-129; London.
- STAFF, G. M. & POWELL, E. N. 1988. The paleoecological significance of diversity: the effect of time averaging and differential preservation on macroinvertebrate species richness in death assemblages.- *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **63**: 73-89; Amsterdam.
- STANLEY, S. M. 1968. Post-Paleozoic adaptive radiation of infaunal bivalve molluscs - a consequence of mantle fusion and siphon formation.- *Journal of Paleontology* **42**: 214-229; Lawrence.
- STANLEY, S. M. 1970. Relation of shell form to life habits in the Bivalvia (Mollusca).- *Geological Society of America Memoires*, **125**: 296 S.; Boulder, Colorado.
- STANLEY, S. M. 1972. Functional morphology and evolution of byssally attached bivalve molluscs.- *Journal of Paleontology*, **46**: 165-212; Lawrence.
- STANTON, R. J. 1976. Relationship of fossil communities to original communities of living organisms.- In: SCOTT, R. W. & WEST, R. R. (Hrsg.): *Structure and classification of paleocommunities*, 107-142; Stroudsburg (Dowden, Hutchinson & Ross).
- STANTON, R. J., JR. & DODD, J. R. 1976. The application of trophic structure of fossil communities in palaeoenvironmental reconstruction.- *Lethaia*, **9**: 327-342; Oslo.
- STEIMLE, F. W. & SINDERMANN, C. J. 1978. Review of oxygen depletion and associated mass mortalities of shellfish in the Middle Atlantic Bight in 1976.- *Marine Fisheries Review*, **40**: 17-26.; Seattle.
- STENZEL, H. S. 1971. Oysters.- In: MOORE, R. C. (Hrsg.). *Treatise on invertebrate paleontology, Part N: Mollusca*, **6**, 3: 953-1224; Lawrence.
- SUTHERLAND, J. P. 1974. Multiple stable points in natural communities.- *American Naturalist*, **108**: 859-873; Chicago.
- SWIFT, D. J. P. & NUMMEDAL, D. 1987. Hummocky cross-stratification, tropical hurricanes and intense winter storms.- *Sedimentology*, **34**: 338-344; Oxford.
- TAPPAN, H. 1980. *The paleobiology of plant protists*.- 1028 S.; San Francisco (Freeman & Company).
- THAYER, C. W. 1975. Morphological adaptations of benthic invertebrates to soft substrata.- *Journal of marine Research*, **33**: 177-189; Chicago.
- THEEDE, H. 1973. Comparative studies on the influence of oxygen deficiency and hydrogen sulphide on marine

- invertebrates.- Netherlands Journal of Sea Research, 7: 244-252; Amsterdam.
- THEEDE, H., PONAT, A., HIROKI, K. & SCHLIEPER, C. 1968. Studies on the resistance of marine invertebrates to oxygen deficiency and hydrogen sulphide.- Marine Biology, 2: 325-337; Berlin.
- THOMAS, B. M. (Hrsg.) 1985. Petroleum geochemistry in exploration of the Norwegian Shelf.- 784 S.; London (Graham & Trotham).
- TIPPER, J. C. 1979. Rarefaction and rarefaction - the use and abuse of a method in paleoecology.- Paleobiology, 5: 423-434; Chicago.
- TYSON, R. V. & PEARSON, T. H. 1991. Modern and ancient continental shelf anoxia: an overview.- In: TYSON, R. V. & PEARSON, T. H. (Hrsg.). Modern and ancient continental shelf anoxia.- Geological Society Special Publication, 58: 1-24; London.
- TYSON, R. V., WILSON, R. C. L. & DOWNIE, C. 1979. A stratified water column environmental model for the type Kimmeridge Clay.- Nature, 277: 377-380; London.
- VALDES, P. J. & SELLWOOD, B. W. 1992. A palaeoclimate model for the Kimmeridgian.- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 95: 47-72; Amsterdam.
- VALENZUELA, M., GARCIA-RAMOS, J. C. & SUAREZ, C. 1986. The Jurassic sedimentation in Asturias (N-Spain).- Trabajos de Geología, 16: 121-132; Oviedo.
- VALENZUELA, M., GARCIA-RAMOS, J. C., GONZALEZ LASTRA, J. & SUAREZ DE CENTI, C. 1985. Sedimentación cíclica margo-calcárea de plataforma en el Lías de Asturias.- Trabajos de Geología, 15: 45-52; Oviedo.
- VAN WAGONER, J. C., POSAMENTIER, H. W., MITCHUM, R. M. JR., VAIL, P. R., SARG, J. F., LOUTIT, T. S. & HARDENBOHL, J. 1988. An overview of the fundamentals of sequence stratigraphy and key definitions.- In: WILGUS, C. K., HASTINGS, B. S., KENDALL, C. G. S. C., POSAMENTIER, H. W., ROSS, C. A. & VAN WAGONER, J. C. (Hrsg.). Sea-level changes - an integrated approach.- Society of Economic Paleontologists and Mineralists, 42: 39-45; Tulsa.
- VETTER, R. D., POWELL, M. A. & SOMERO, G. N. 1991. Metazoan adaptations to hydrogen sulphide.- In: BRYANT, C. (Hrsg.). Metazoan life without oxygen.- 109-128; London (Chapman and Hall).
- VOKES, H. E. 1980. Genera of the bivalvia: A systematic and bibliographic catalogue (revised and updated).- 307 S.; Ithaca, N.Y.:
- WALKER, K. R. 1972. Trophic analysis: a method for studying the function of ancient communities.- Journal of Palaeontology, 46: 82-93; Lawrence.
- WALKER, K. R. & BAMBACH, K. R. 1974. Feeding by benthic invertebrates: classification and terminology for the paleoecological analysis.- Lethaia, 7: 67-78; Oslo.
- WANLESS, H. R., TEDESCO, L. P. & TYRRELL, K. M. 1988. Production of subtidal tubular and surficial tempestites by hurricane Kate, Caicos platform, British West Indies.- Journal Sedimentary Petrology, 58: 739-750; Tulsa.
- WEFER, G. 1991. Stofftransport zum Meeresboden. Naturwissenschaften, 78: 1-6; Berlin.
- WERNER, W. 1986. Palökologische und biofazielle Analyse des Kimmeridge (Oberjura) von Consolação, Mittelportugal.- Zitteliana, 13: 1-109; München.
- WIGNALL, P. B. 1989. Sedimentary dynamics of the Kimmeridge Clay: tempestites and earthquakes. - Journal of the Geological Society of London, 146: 273-284; London.
- WIGNALL, P. B. 1990a. Benthic palaeoecology of the late Jurassic Kimmeridge Clay of England.- Special Papers in Palaeontology, 43: 1-74; London.
- WIGNALL, P. B. 1990b. Depositional history and palaeoecology of the Oxfordian/Kimmeridgian boundary beds at South Ferriby, South Humberside.- Proceedings of the Yorkshire Geological Society, 48: 197-208; Hull.
- WIGNALL, P. B. 1991. Test of the concepts of sequence stratigraphy in the Kimmeridgian (Late Jurassic) of England and northern France.- Marine and Petroleum Geology, 8: 430-441; London.
- WIGNALL, P. B. & HALLAM, A. 1991. Biofacies, stratigraphic distribution and depositional models of British onshore Jurassic black shales.- In: TYSON, R. V. & PEARSON, T. H. (Hrsg.). Modern and ancient continental shelf anoxia.- Geological Society Special Publication, 58: 291-309; London.
- WIGNALL, P. B. & MYERS, K. J. 1988. Interpreting benthic oxygen levels in mudrocks: A new approach.- Geology, 16: 452-455; Boulder.
- WIGNALL, P. B. & SIMMS, M. 1990. Pseudoplankton.- Palaeontology, 33: 359-378; London.
- WILDE, P. & BERRY, W. B. N. 1984. Destabilisation of the oceanic density structure and its significance to marine "extinction" events.- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 48: 143-162; Amsterdam.
- WILDE, P. & BERRY, W. B. N. 1986. The role of oceanographic factors in the generation of global bio-events.- In: WALLISER, O. (Hrsg.). Global Bio-Events.- Lecture Notes in Earth Sciences, 8: 75-91; Berlin.
- WILSON, R. C. L. 1980. Changing sea-levels: A Jurassic case study.- 49-65; Milton Keynes (Open University Press).
- YONGE, C. M. 1937a. The biology of *Aporrhais pes pelicani* (L.) and *A. serresiana* (MICH.).- Journal of marine Biology Association of the United Kingdom, 21: 687-703; Plymouth.
- YONGE, C. M. 1937b. The formation of siphonal openings of the *Thracia pubescens*.- Proceedings of the malacological Society of London, 22: 337-338; London.
- YONGE, C. M. 1953. The monomyarian condition in the lamellibranchia.- Transaction of the Royal Society of Edinburgh, 62: 443-478; Edinburgh.
- YONGE, C. M. & TOMPSON, T. E. 1976. Living marine molluscs.- 288 S., London (Collins).
- ZIEGLER, A. M., SCOTese, C. R. & BARRETT, S. F. 1983. Mesozoic and Cenozoic paleogeographic maps.- In: BROSCHE, P. & SÜNDERMANN, J. (Hrsg.). Tidal friction and the earths rotation II.- 140-152, Springer, Berlin.
- ZIEGLER, P. A. 1982. Geological atlas of Western and Central Europe.- 130 S.; Amsterdam (Elsevier).
- ZIEGLER, P. A. 1988. Evolution of the Arctic-North Atlantic and the Western Tethys.- American Association of Petroleum Geologists Memoires, 43: VIII +197 S.; Tulsa.

## Tafel 1

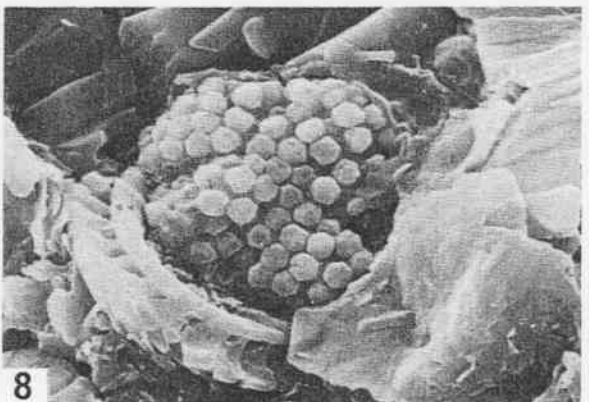
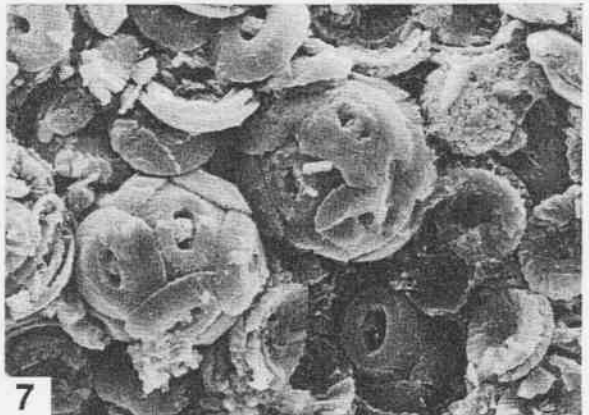
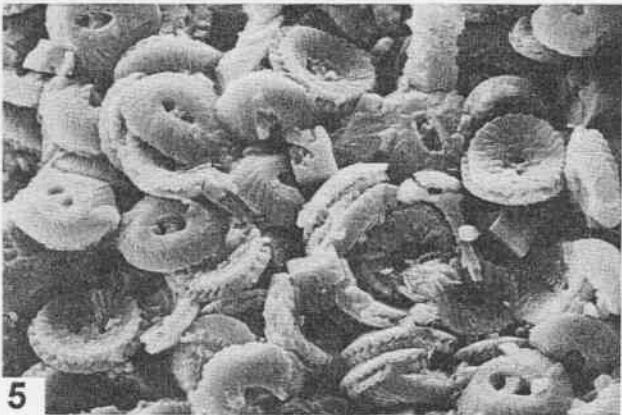
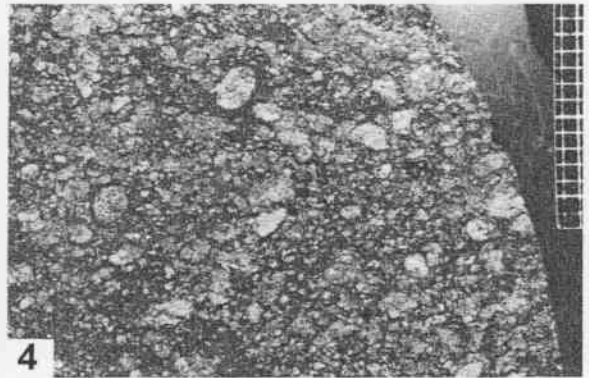
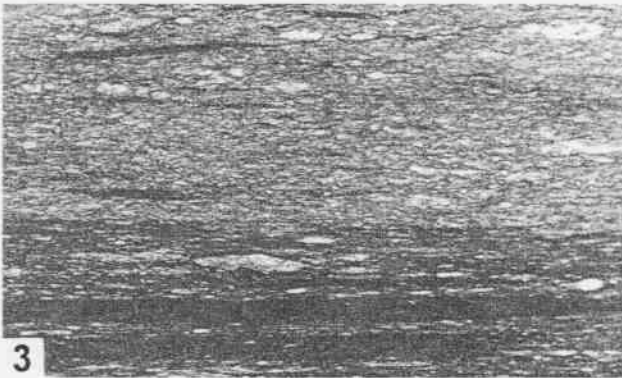
- Fig. 1. Mudstone mit Quarzkörnern im Feinsiltbereich, Algenit-Mazeralen und Pyritaggregaten. Ebberston 189,10 m; x 70, Dünnschliff.  
Mudstones with silty quartz grains, macerals of algenite and aggregates of pyrite. Ebberston 189.10 m; x 70, thin section.
- Fig. 2. Schräger Schnitt durch eine syringocapsid? Radiolarie. Kammerlumen teilweise mit Pyrit gefüllt. Ebberston 111,30 m; x 170, Dünnschliff.  
Oblique cross section through a syringocapsid? Radiolaria, lumen partly filled with pyrite. Calcispheres occur commonly within the mudstones. Ebberston 111.30 m; x 170, thin section.
- Fig. 3. *Lenticulina* mit teilweise pyritisierter Schale und phosphatisch gefüllten Kammerlumina. Ebberston 111,00 m; x 170, Dünnschliff.  
*Lenticulina*, shell partly replaced by pyrite, lumina filled with phosphate. Ebberston 111.00 m; x 170, thin section.
- Fig. 4. Angedeutete Mikrolaminierung durch in der Schichtfläche ausgerichtete Algenitmazerale bei den bituminösen Mudstones und Ölschiefern. Gelegentlich treten auch rundliche, kapselförmige Verdickungen in Aggregaten auf (Pfeil). Ebberston 111,30 m; x 70, Dünnschliff.  
Macerals of algenite are more or less arranged parallel to bedding plane and cause an indistinct microlamination within the bituminous mudstones and oil shales. Occasionally thickened aggregates of rounded capsular algenites (arrow) occur. Ebberston 111.30 m; x 70; thin section.
- Fig. 5-6. In den bituminösen Mudstones sind häufig Larvalschalen von Muscheln anzutreffen. Ebberston 192,96 m; x 70, Dünnschliff.  
Larval shells of bivalves are common within the bituminous mudstones. Ebberston 192.96 m; x 70; thin section.



## Tafel 2

- Fig. 1, 2. Waagrechte, schräg und selten auch senkrecht verlaufende Grabgänge vom *Planolites*-Typ treten nur bei den Mudstones auf. Der Gangdurchmesser beträgt 1 bis 3 mm, die Gänge sind meist mit Pyrit verfüllt. Eberston 132,95 m; 1: x 2, 2: x 7, Blick auf die Schichtflächen.
- Horizontal, oblique and rarely also vertical burrows of *Planolites* occur only within the Mudstones. The burrows are usually filled with pyrite and reach diameters between 1 and 3 mm. Eberston 132.95 m; 1: x 2, 2: x 7, bedding plane view.
- Fig. 3. Übergang von einem Ölschiefer (schwarze Partien) zu einem Coccolithenkalk. Die Coccolithen wurden überwiegend in Form von Peloiden sedimentiert und durch Kompaktion flach gedrückt. Eberston 46,44 m; x 4, Anschliff.
- Transition from oil shale (black lower part) to coccolith limestone. Deposition of coccoliths took place as pellets, which have been flattened by compaction. Eberston 46.44 m; x 4, polished section.
- Fig. 4. Blick auf die Schichtfläche eines Coccolithenkalkes. Das Karbonatmaterial wurde als Peloiden sedimentiert, die zum Teil 2 bis 3 mm Größe erreichen. Eberston 46,44 m; x 2.
- Bedding plane view of a coccolith limestone. Deposition of carbonate took place as pellets, which reach 2 to 3 mm in size. Eberston 46.44 m; x 2.
- Fig. 5. Monotypische Coccolithenvergesellschaftung aus *Ellipsagelosphaera* cf. *fossacincta* MEED. Eberston 39,29 m; x 3 000, REM-Aufnahme.
- Monotypic coccolith assemblage consisting of *Ellipsagelosphaera* cf. *fossacincta* MEED. Eberston 39.29 m; x 3 000, SEM-view.
- Fig. 6. *Stradnerlithus* sp. kommt nur gelegentlich zwischen *Ellipsagelosphaera* vor. Eberston 46,40 m; x 10 000, REM-Aufnahme.
- Stradnerlithus* sp. occurs occasionally within the coccolith limestone. Eberston 46.40 m; x 10 000; SEM-view.
- Fig. 7. Häufig treten vollständig erhaltene Sphären von *Ellipsagelosphaera* cf. *fossacincta* auf. Pyritframboide (Pfeil) sind selten. Eberston 158,31 m; x 4 000, REM-Aufnahme.
- In many cases complete spheres of *Ellipsagelosphaera* cf. *fossacincta* occur. Eberston 158,31 m; x 4 000, SEM-view.
- Fig. 8. Pyritramboid aus pentagondodekaedrischen Mikrokristallen, wahrscheinlich als Stoffwechselprodukt von Bakterien entstanden. Eberston 158,31 m; x 7 500, REM-Aufnahme.
- Framboid of pyrite consisting of pyritohedral microcrystals, probably as a waste product of bacteria. Eberston 158.31 m; x 7 500, SEM-view.





## Tafel 3

Fig. 1. *Vekshinella quadriarcula* (NOEL) tritt nur sehr selten in den Coccolithenkalken auf. Ebberston 158,13 m; x 5 000, REM-Aufnahme.

*Vekshinella quadriarcula* (NOEL) is very rare within the coccolith limestone. Ebberston 158.13 m; x 5 000, SEM-view.

Fig. 2. Die Pfeile markieren die Grenze eines Coccolithenkalk-Peloids. Rechts davon tritt dicht gepackt und monospezifisch *Ellipsagelosphaera* cf. *fossacincta* MEDD, zum Teil als Spären erhalten, auf; links davon nur das Hintergrundsediment. Ebberston 38,80 m; x 3 000, REM-Aufnahme.

Margin of a pellet within a coccolith limestone (arrows). On the right side densely packed monospecific *Ellipsagelosphaera* cf. *fossacincta* MEDD occur, partly preserved as spheres; on the left side only background sediment is visible. Ebberston 38.80 m; x 3 000, SEM-view.

Fig. 3. Einwandige ?Calcisphäre mit einer Wand aus relativ groben Kristalliten; Ebberston 38,80 m; x 3 000, REM-Aufnahme.

Single-walled calcisphere, the wall consisting of relatively coarse crystallites. Ebberston 38.80 m; x 3 000, SEM-view.

Fig. 4. Doppelwandige Calcisphäre, die äußere Wand wird aus etwas größeren Kristalliten aufgebaut, die innere Wand mit einer dünnen Innenschicht ausgekleidet. Ebberston 38,80 m; x 1 000, REM-Aufnahme.

Double-walled calcisphere. The outer wall consists of somewhat coarser crystallites, the inner wall is coated by a thin additional layer. Ebberston 38.80 m; x 1 000, SEM-view.

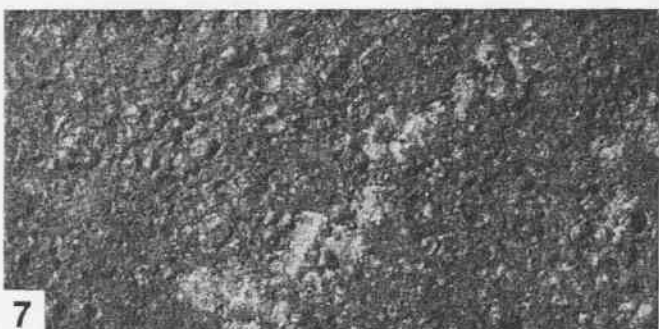
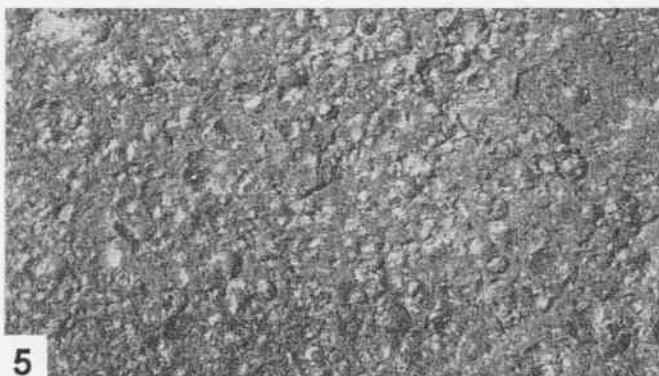
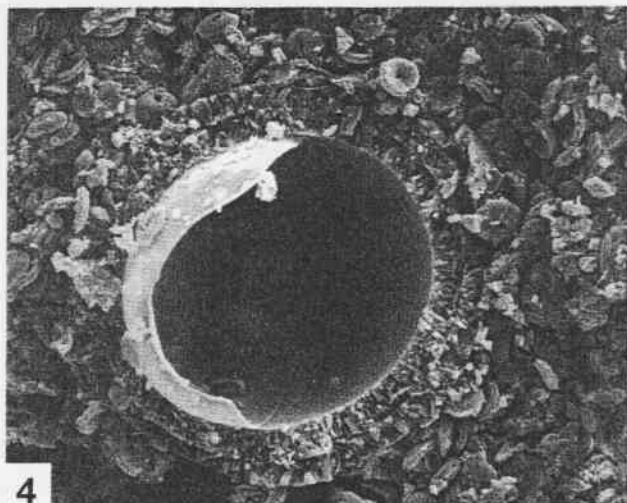
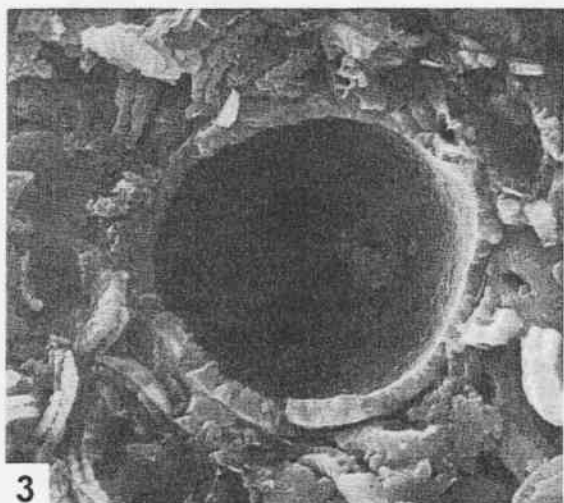
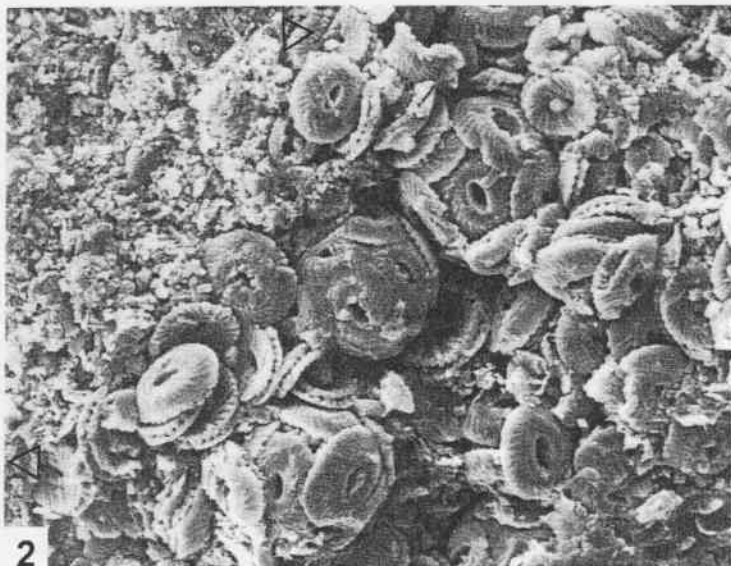
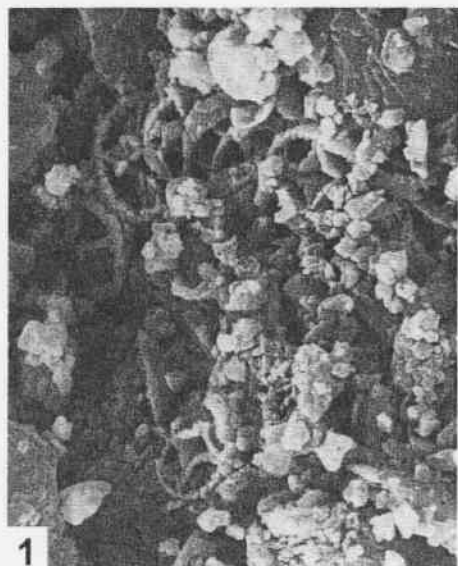
Fig. 5 - 7. Larvalschalenkonzentrationen von zum Teil extremer Dichte belegen gelegentliche, schwache Strömungen. 5: Ebberston 218,25 m, x 6; 6: Ebberston 183,06 m, x 6; 7: Ebberston 187,40 m, x 8; Schichtflächen.

Dense accumulations of larval shells were produced by intermittent gentle currents. 5: Ebberston 218.25 m, x 6; 6: Ebberston 183.06 m, x 6; 7: Ebberston 187.40 m, x 8; bedding planes.

Fig. 8. Die konzentrische Berippung der Larvalschalen charakterisiert sie als Prodissoconche II von planktischen Larven. Ebberston 180,20 m; x 20, REM-Aufnahme.

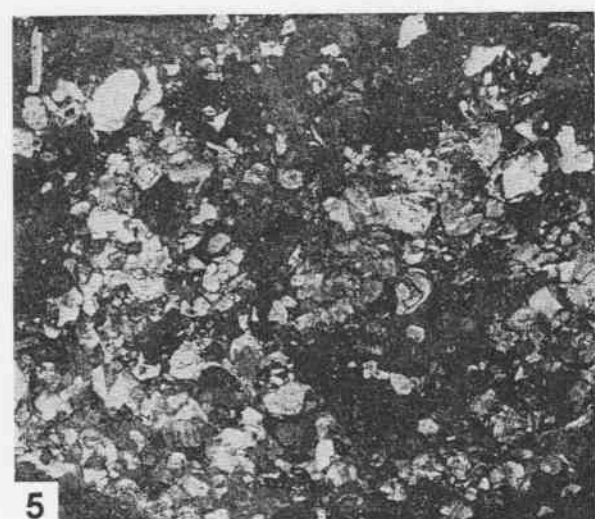
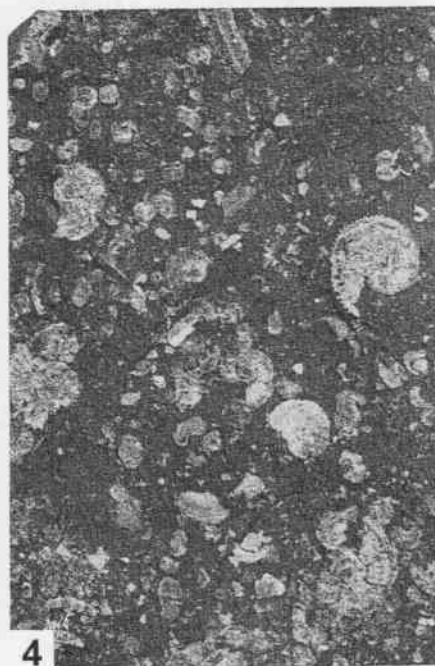
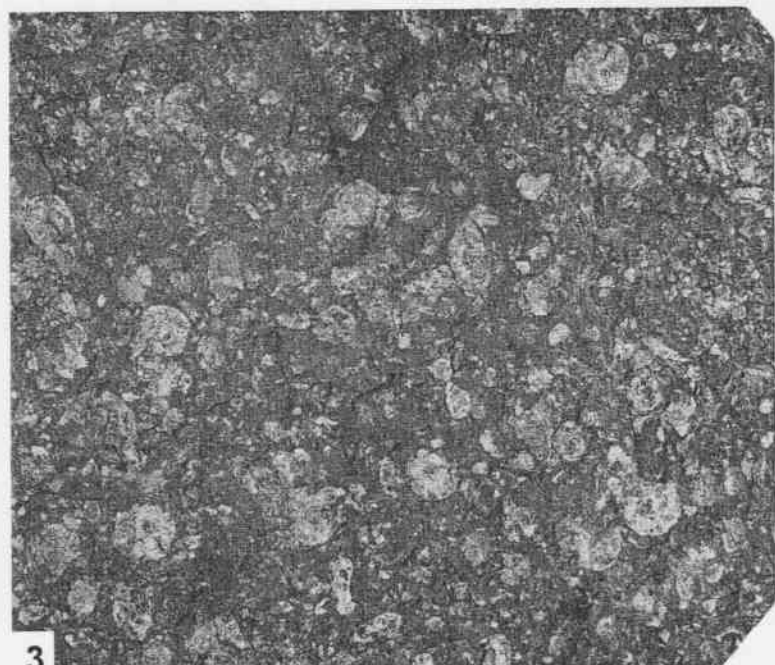
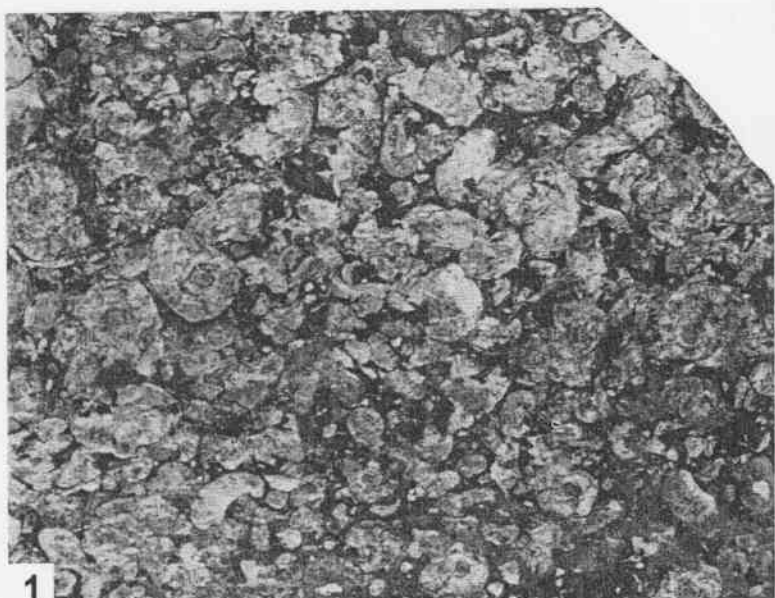
Prodissoconchs II, characterized by fine concentric ribs, are larval shells of planktotrophic larvae. Ebberston 180.20 m; x 20, SEM-view.





## Tafel 4

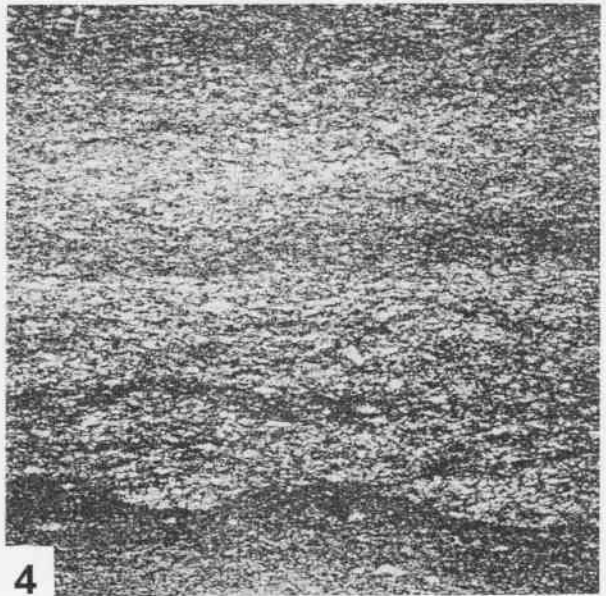
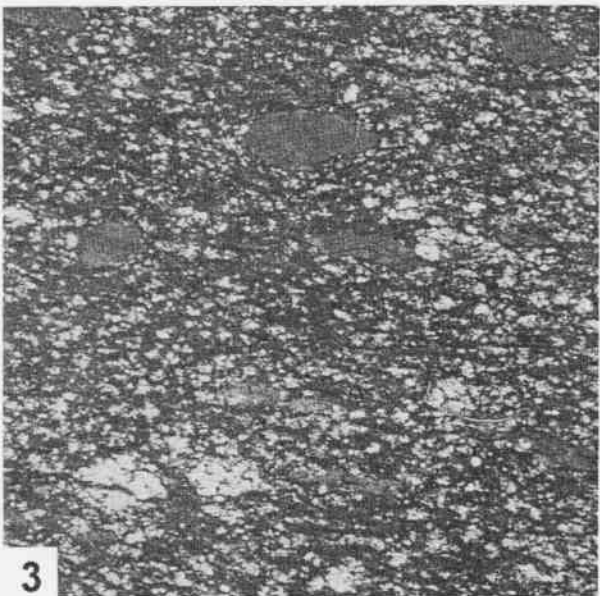
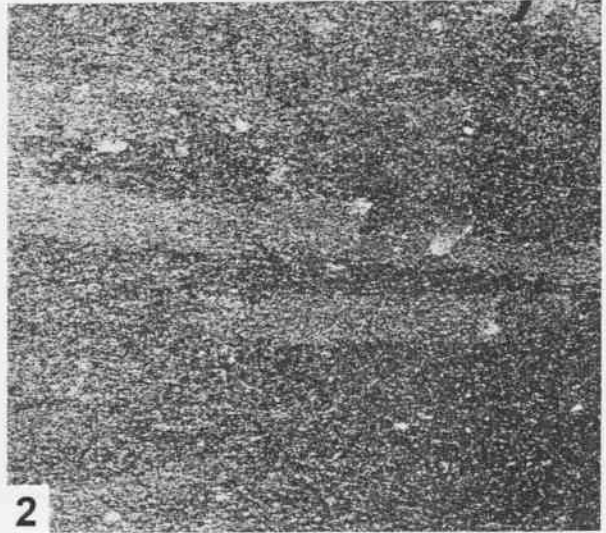
- Fig. 1. "*Ammonitella*"-Konzentrationen; die unskulptierten, nur etwa 1 bis 3 mm großen Gehäuse repräsentieren frühontogenetische Stadien von Ammoniten. Eberston 162,62 m; x 3, Schichtfläche.  
Accumulations of "*Ammonitella*"; the smooth and small (1 to 3 mm) tests represent early ontogenetic stages of ammonites. Eberston 162.62 m; x 3, bedding plane view.
- Fig. 2. Rinnenfüllung mit Ammoniten und Bruchstücken. Eberston 179,20 m; x 1,5, Schichtfläche.  
Gutter cast, densely packed with ammonites and shell fragments. Eberston 179.20 m; x 1.5, bedding plane view.
- Figs. 3, 4. Gelegentlich treten Konzentrationen von *Nanocardioceras* auf, die auch als Adultformen nur etwa 1 bis 2 cm Größe erreichen. 3: Eberston 132,92 m; x 1,5, 4: 180,50 m; x 1,2, Schichtflächen.  
Occasional accumulations of *Nanocardioceras*; even adults reach only 1 to 2 cm in size. 3: Eberston 132.92 m; x 1.5, 4: 180.50 m; x 1.2, bedding plane view.
- Fig. 5. Bruchstücke größerer Ammoniten, Muschelschalen und Larvalschalen bilden ebenfalls Konzentrationen. Eberston 141,33 m; x 1,5, Schichtfläche.  
Skeletal concentration consisting of fragments of larger ammonites, bivalves, and bivalve larval shells. Eberston 141.33 m; x 1.5, bedding plane view.
- Fig. 6. Extrem dichte Konzentration, überwiegend von Ammonitenschalen. Die schlechte Erhaltung ist durch die primäre Fragmentierung, durch Kompaktionsfragmentierung und durch diagenetische Lösungserscheinungen verursacht. Eberston 164,69 m; x 1, Schichtfläche.  
Very dense accumulation of ammonite shells and fragments. The very poor preservation is the result of hydrodynamic fragmentation, fragmentation by compaction, and partial diagenetic solution. Eberston 164.69 m; x 1, bedding plane view.



## Tafel 5

- Fig. 1. Tempestit mit erosiver Basis und Gradierung, der als Cementstone vorliegt; Quarzkörner, aufgearbeitete Pyrit- und Karbonatkomponenten im Grobsand- bis Feinkonglomeratbereich belegen eine beträchtliche Wasserenergie. Ebberston 153,30-153,25 m; x 5, Dünnschliff.  
Graded tempestite with erosive base, diagenetically altered to Cementstone. Quartz grains, reworked pyrite and carbonate components of coarse sand to fine gravel size indicate a remarkably high water energy. Ebberston 153.30-153.25 m; x 5, thin section.
- Fig. 2. Die Langschwefazies eines Tempestits ist gelegentlich von *Planolites* bioturbiert. Ebberston 100,25-100,23 m; x 5, Dünnschliff.  
Fine-grained top layers of tempestites are occasionally bioturbated by *Planolites*. Ebberston 100.25-100.23 m; x 5, thin section.
- Fig. 3. Cementstone, in dem noch Peloiden und sparitisch sammelkristallisierte Grabgänge erkennbar sind. Ebberston 153,25-153,20 m; x 25, Dünnschliff.  
Cementstone with relicts of pellets and recrystallized burrow fills. Ebberston 153.25-153.20 m; x 25, thin section.
- Fig. 4. Stark sammelkristallisierter Cementstone, der aber noch die erosive Basis und andeutete Gradierung eines Tempestits erkennen läßt. Ebberston 100,28-100,25 m; x 5, Dünnschliff.  
Cementstone strongly altered by recrystallization. The erosive base and graded bedding is still visible. Ebberston 100.28-100.25 m; x 5, thin section.
- Fig. 5. Schichtfläche mit dichter Besiedlung von *Isocyprina minuscula* und einer großen *Liostrea multiformis*. Ebberston 112.73; x 1,3.  
Bedding plane densely colonized by *Isocyprina minuscula* and a large *Liostrea multiformis*. Ebberston 112.73; x 1,3.





## Tafel 6

Fig. 1-2. *Palaeonucula menkii* (ROEMER)

1. Rechte Klappe, Internseite; Ebberston 167,60 m; x 4.

1. Right valve interior; Ebberston 167.60 m; x 4.

2. Rechte Klappe, Externseite; Ebberston 167,60 m; x 4.

2. Right valve exterior; Ebberston 167.60 m; x 4.

Fig. 3. *Solemya* sp.; zweiklappiges Exemplar; Ebberston 91,80 m; x 1,5.

Articulated *Solemya* sp.; Ebberston 91.80 m; x 1,5.

Fig. 4. *Nucinella birkelundi*; zweiklappig, Blick auf die rechte Klappe; Reighton 203,15 m; x 4.

Articulated *Nucinella birkelundi*; right valve view; Reighton 203.15 m; x 4.

Fig. 5-7. *Grammatodon schourovskii* (D'ORBIGNY)

5. Linke Klappe, Externseite; Ebberston 115,40 m; x 5.

5. Left valve exterior; Ebberston 115. 40 m; x 5.

6. Zweiklappiges Exemplar; Ebberston 226,35 m; x 5.

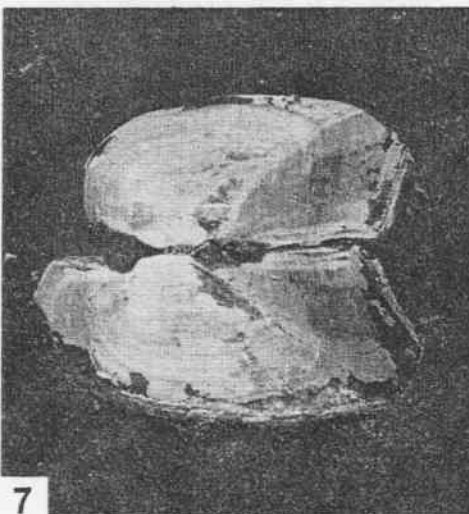
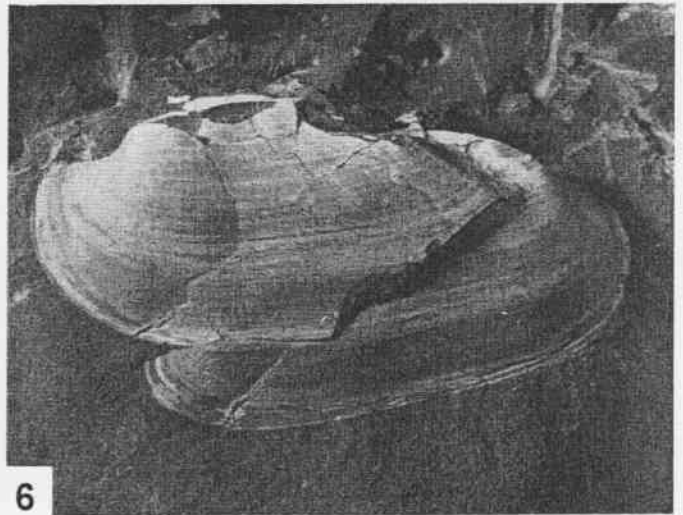
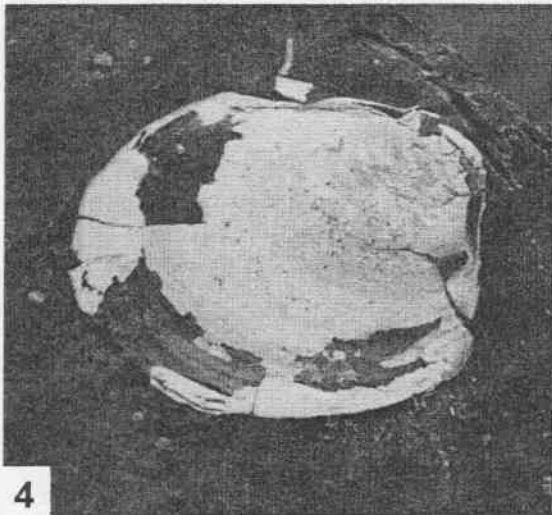
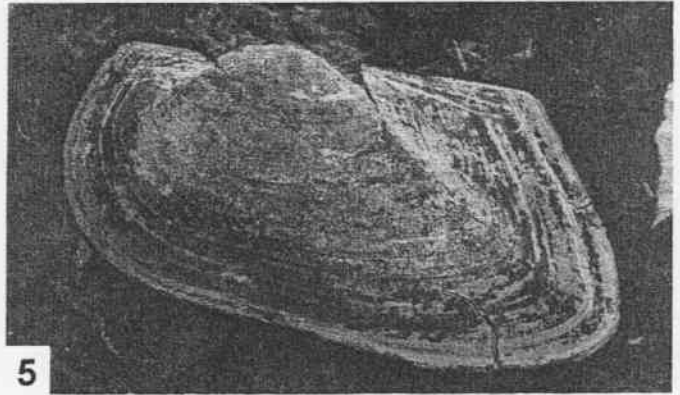
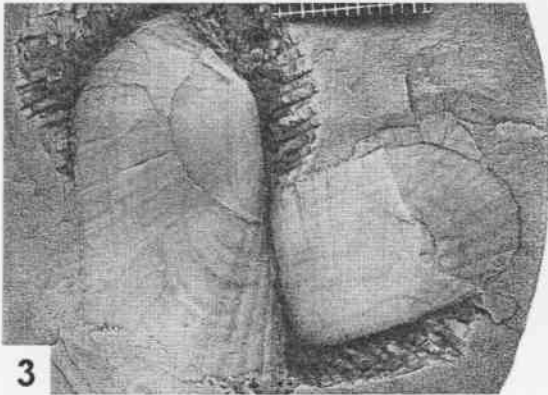
6. Articulated specimen; Ebberston 226.35 m; x 5.

7. Zweiklappiges Exemplar; Ebberston 176,42 m; x 7.

7. Articulated specimen; Ebberston 176.42 m; x 7.

Fig. 8. *Parainoceramus* sp.; zweiklappiges Exemplar, vergesellschaftet mit Kümmerformen von *Isocyprina minuscula*; Ebberston 153,64 m; x 1,5.

*Parainoceramus* sp.; articulated specimen, occurring with stunted forms of *Isocyprina minuscula*; Ebberston 153.64 m; x 1,5.



## Tafel 7

Fig. 1-4. *Aulacomyella abadiensis* FRENEIX & QUESNE

1. Schalenpflaster von Adultformen; Ebberston 210,40 m; x 3.
1. Pavement of adults; Ebberston 210.40 m; x 3.
2. Schalenpflaster von Adultformen; Ebberston 183,25 m; x 3.
2. Pavement of adults; Ebberston 183.25 m; x 3.
3. Schalenpflaster von Adultformen; Ebberston 191,27 m; x 3.
3. Pavement of adults; Ebberston 191.27 m; x 3.
4. Schalenpflaster von Juvenilformen bzw. Larvalschalen; Ebberston 183,45 m; x 3.
4. Pavement of juvenile and larval shells; Ebberston 183.45 m; x 3.

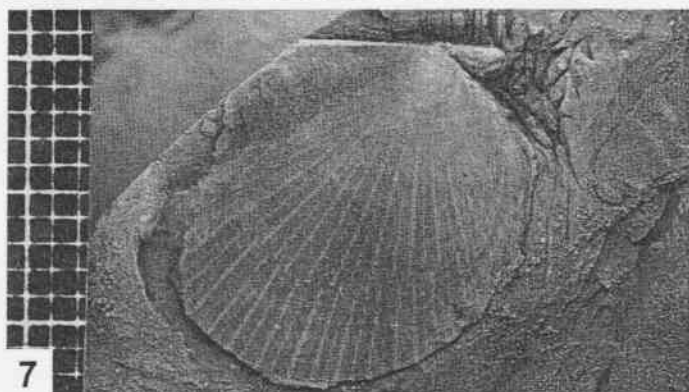
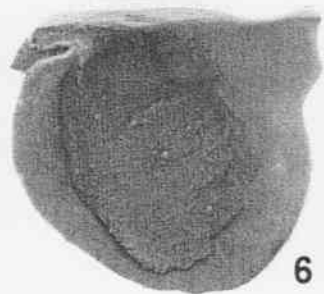
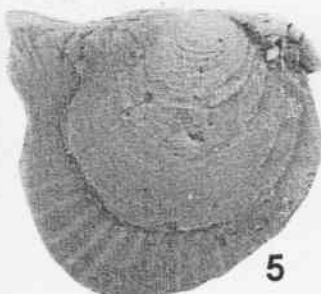
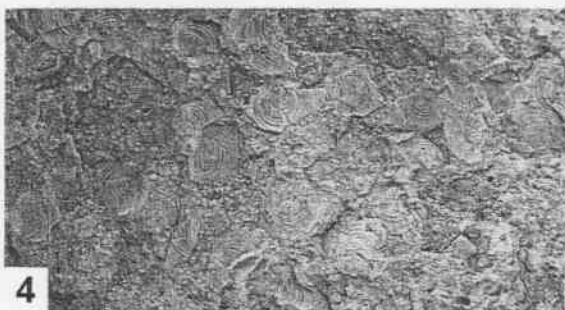
Fig. 5-8. *Oxytoma inequivalve* (SOWERBY)

5. Rechte Klappe, Externseite mit Prodissoconch und deutlicher Wachstumszäsur, an der die radiale Berippung beginnt; Ebberston 120,74 m; x 8.
5. External view of right valve with prodissoconch and a distinct growth-cessation. The faint ribs start after the cessation. Ebberston 120.74 m; x 8.
6. Rechte Klappe, Internseite mit Byssus-Kerbe unter dem vorderen Ohr; Ebberston 120,74 m; x 8.
6. Right valve interior with byssal notch below anterior auricle; Ebberston 120.74 m; x 8.
7. Rechte Klappe, Externseite mit deutlicher Wachstumszäsur; Ebberston 137,71 m; x 3,5.
7. Right valve exterior with a distinct growth-cessation; Ebberston 137.71 m; x 3,5.
8. Rechte Klappe, Externseite mit zwei unscharfen Wachstumszäsuren; Ebberston 137,71 m; x 3,5.
8. Right valve exterior with two faint growth-cessations; Ebberston 137.71 m; x 3,5.

Fig. 9-10. *Entolium corneolum* (YOUNG & BIRD)

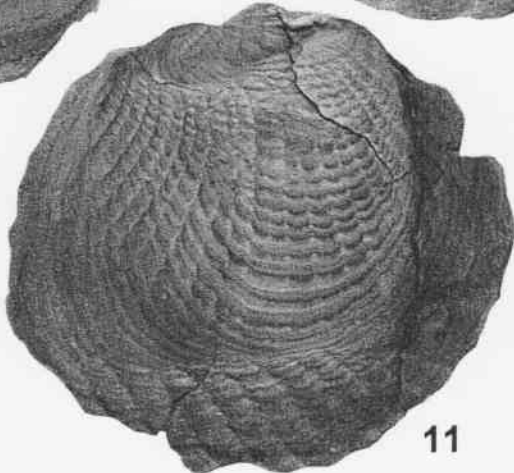
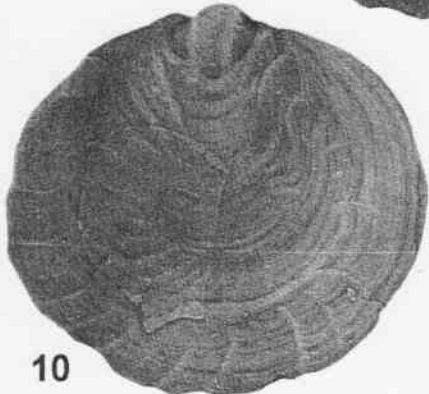
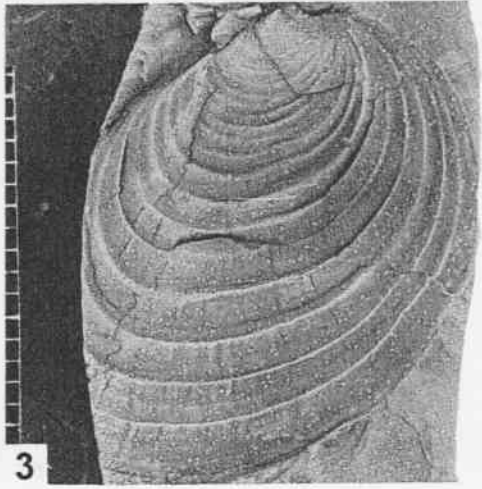
9. Externseite; Reighton 194,30 m; x 3,5.
9. Exterior; Reighton 194.30 m; x 3.5.
10. Rechte Klappe, Innenseite, mit schwachem Schließmuskelabdruck; Reighton 194,30 m; x 3,5.
10. Right valve interior with faint impression of adductor muscle scar; Reighton 194.30 m; x 3.5.





## Tafel 8

- Fig. 1. *Camptonectes auritus* (SCHLOTHEIM), rechte Klappe, Innenseite; Reighton 171,80 m; x 3,5.  
*Camptonectes auritus* (SCHLOTHEIM), right valve interior; Reighton 171.80 m; x 3.5.
- Fig. 2-3. *Buchia mosquensis* (BUCH)
2. Abdruck einer linken Klappe (Externseite) mit Resten des Wirbels; Ebberston 178,51 m; x 2.
  2. External mould of left valve with relicts of the umbo; Ebberston 178.51 m; x 2.
  3. Rechte Klappe, Externseite; Ebberston 61,65 m; x 3.
  3. Right valve exterior; Ebberston 61.65 m; x 3.
- Fig. 4-6. *Placunopsis radiata*
1. Linke Klappe, Externseite; Ebberston 235,65 m; x 2.
  1. Left valve exterior; Ebberston 235.65 m; x 2.
  2. Linke Klappe, Internseite; Ebberston 235,65 m; x 2.
  2. Left valve interior; Ebberston 235.65 m; x 2.
  3. Linke Klappe, Internseite mit großem Muskelabdruck; Ebberston 122,52 m; x 2.
  1. Left valve interior with large adductor muscle scar; Ebberston 122.52 m; x 2.
- Fig. 7-11. *Liostrea multiformis*; rechte Klappen, Externseiten mit ausgeprägter Ammoniten-Xenomorphie;  
 External views of right valves of *Liostrea multiformis*, showing pronounced xenomorphism after ammonite sculptures.
- 7: Ebberston 111,50 m; x 6; 8: Ebberston 91,10 m; x 5; 9: Ebberston 112,85 m; x 4;  
 10: Ebberston 136,16 m; x 3; 11: Ebberston 148,03 m; x 5.



## Tafel 9

Fig. 1-8. *Liostrea multiformis* (KOCH)

1-3. Linke Klappe, Externseite mit Ammoniten-Xenomorphie.

1-3. Left valve exterior with xenomorphism after ammonite sculptures.

1: Ebberston 54,45 m; x 1,6; 2: Ebberston 89,30 m; x 1,5; 3: Ebberston 117,42 m; x 1,4.

4-5. Juvenilformen inkrustieren einen Ammoniten von beiden Seiten. Der Bewuchs erfolgte vermutlich am leeren, driftenden Gehäuse, das bald zum lebensfeindlichen Bodenmilieu abgesunken ist. Ebberston 56,75 m; x 1,5.

4-5. Juveniles encrusting both sides of an ammonite. Incrustation probably took place on the empty, drifting shell, which was slowly sinking to the oxygen-depleted sea floor. Ebberston 56.75 m; x 1.5.

6. *Liostrea multiformis*, aufgewachsen im Nabel eines *Aulacostephanoides*. Der Bewuchs fand möglicherweise schon zu Lebzeiten des Ammoniten statt; Ebberston 233,05 m; x 2.

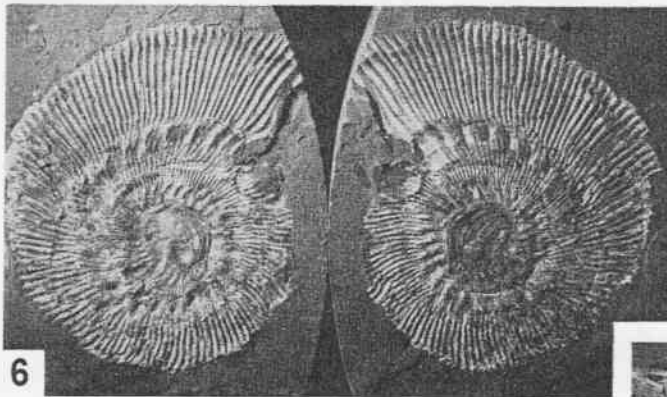
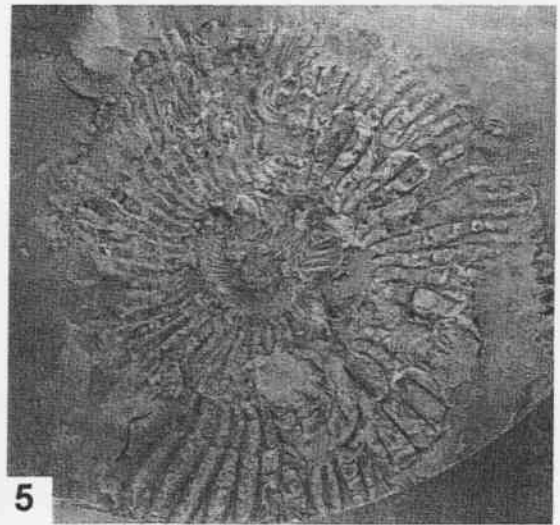
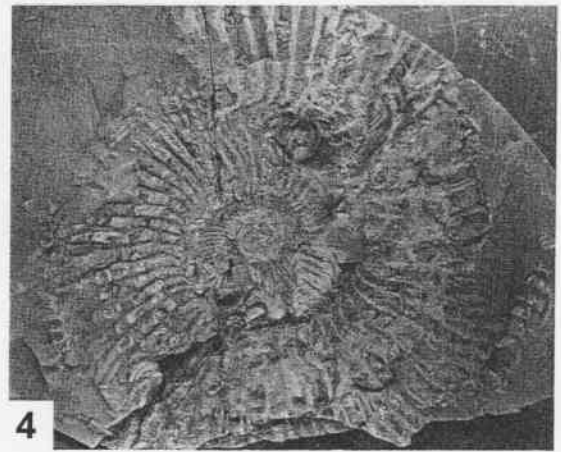
6. Small specimen of *Liostrea multiformis* which was growing in the umbiculus of *Aulacostephanoides*. Presumably encrustation took place while the ammonite was alive. Ebberston 233.05 m; x 2.

7. *Liostrea multiformis*, aufgewachsen im Nabel eines Ammoniten. Auster und Ammonit haben etwa die gleiche Größe, was für eine Inkrustierung am Meeresboden spricht; Ebberston 175,48 m; x 1,15.

7. *Liostrea multiformis* encrusting the umbilical region of an ammonite. Oyster and ammonite are of comparable size, and clearly indicate encrustation on the sea floor. Ebberston 175.48 m; x 1.15.

8. Clusterbildung von *Liostrea* durch Bewuchs von Artgenossen. Wegen der hohen innerartlichen Konkurrenz auf engstem Raum, möglicherweise auch wegen eingeschränkter Sauerstoffversorgung, erreichten die meisten Individuen nur das Juvenilstadium. Ebberston 57,10 m; x 2.

8. Scarcity of hard substrate probably favoured formation of small clusters. Due to reduced oxygen levels most specimen died during the juvenile stage. Ebberston 57.10 m; x 2.





## Tafel 10

### Fig. 1-8. *Liostrea multiformis* (KOCH)

1. Dichter Bewuchs in mehreren Generationen auf der Oberseite eines Ammoniten. Die Inkrustierung erfolgte am Meeresboden. Ebberston 116,90 m; x 1,2.

Dense encrustation by several generations on the upper surface of an ammonite took place on the sea floor. Ebberston 116.90 m; x 1.2.

2-3. Nepionische Stadien mit Prodissoconchen. Vermutlich sind diese Formen aus Mangel an Hartsubstrat zugrunde gegangen. 2: Ebberston 140,16 m; 3: Ebberston 132,50 m; beide x 10.

2-3. Nepionic stages with prodissoconchs presumably died due to lack of hard substrates. 2: Ebberston 140.16 m; 3: Ebberston 132.50 m; both x 10.

4-5. Nepionische Stadien von *Liostrea* auf einem Ammonitengehäuse. Die Larven siedelten immer in den Vertiefungen zwischen den Rippen. 4: Positiv; 5: Negativ; Ebberston 64,34 m; beide x 2,8.

4-5. Nepionic stages of *Liostrea* on ammonite shell. In general, the larvae settled in depressions between the ribs. Corresponding surfaces, 4: positive; 5: negative; Ebberston 64.34 m; x 2.8.

6. Ausschnitt aus 5; x 5.

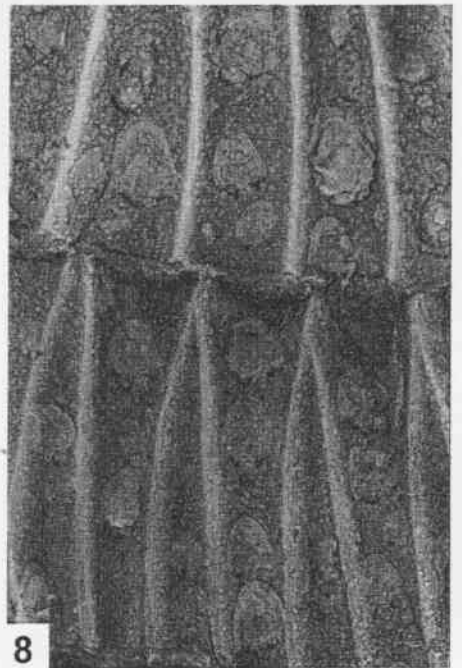
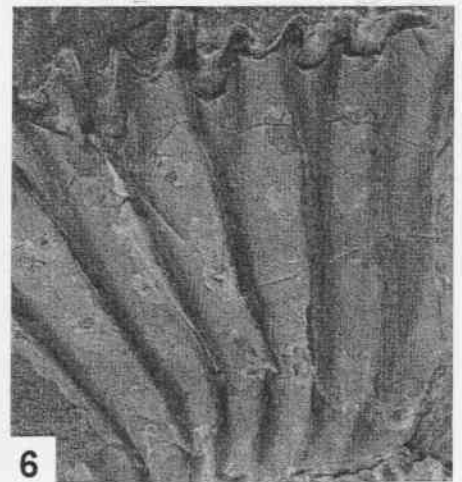
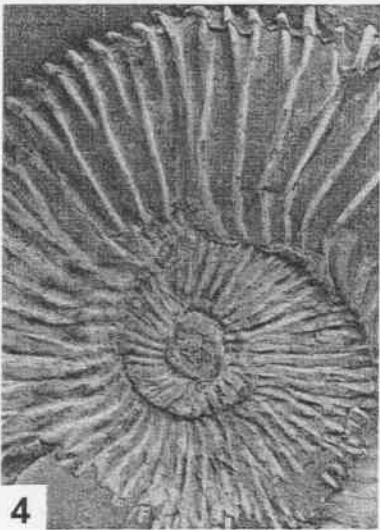
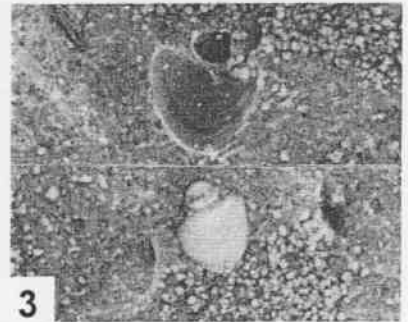
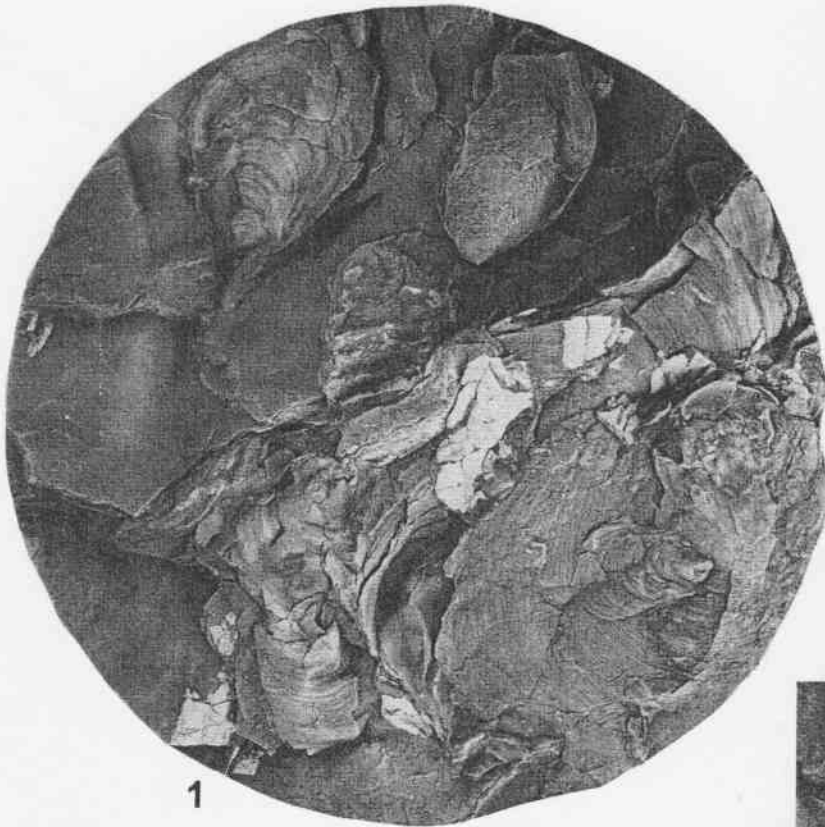
6. Detail of 5; x 5.

7. Extrem dichte Inkrustierung nepionischer Stadien auf der Oberseite eines Ammoniten. Die Dichte der Besiedlung belegt die Knappheit an besiedelbaren Hartsubstraten; Ebberston 48,50 m; x 1,7.

7. Extremely dense encrustation of nepionic stages on the upper surface of an ammonite indicates scarcity of hard substrates. Ebberston 48.50 m; x 1.7.

8. Ausschnitt aus 7; x 6.

8. Detail of 7; x 6.



## Tafel 11

Fig. 1-3. *Mesomiltha concinna* (DAMON)

1. Zweiklappiges Exemplar in Lebendstellung, Blick auf Externseite der rechten Klappe; Ebberston 43,71 m; x 2,5.

1. Articulated specimen in life position; left valve exterior. Ebberston 43.71 m; x 2.5.

2. Zweiklappiges Exemplar in der Schichtfläche liegend, die Klappen sind gegeneinander verschoben. Ebberston 134,71 m; x 2,5.

2. Articulated specimen in bedding plane preservation with rotated valves. Ebberston 134.71 m; x 2.5.

3. Zweiklappiges Exemplar, mit geöffneten Klappen in der Schichtfläche liegend; Blick auf Externseite; Ebberston 119,25 m; x 3.

3. Articulated specimen in bedding plane "butterfly"-preservation. External view; Ebberston 119.25 m; x 3.

Fig. 4. *Nicaniella extensa* (PHILLIPS), rechte Klappe, Externseite; Ebberston 209,65 m; x 3,5.

*Nicaniella extensa* (PHILLIPS), right valve exterior; Ebberston 209.65 m; x 3.5.

Fig. 5. *Protocardia morinica* (SOWERBY), linke Klappe, Externseite; Ebberston 97,25 m; x 10.

*Protocardia morinica* (SOWERBY), left valve exterior; Ebberston 97.25 m; x 10.

Fig. 6. *Neocrassina* sp., rechte Klappe, Externseite; Reighton 178,20 m; x 4,3.

*Neocrassina* sp., right valve exterior; Reighton 178.20 m; x 4.3.

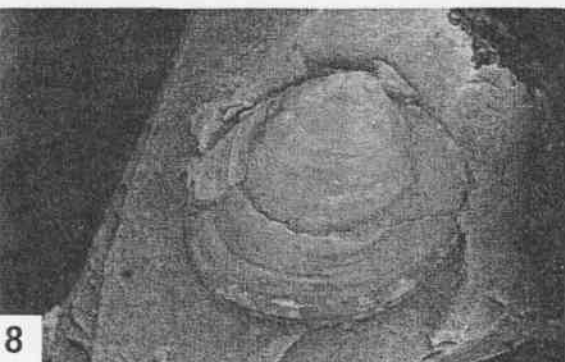
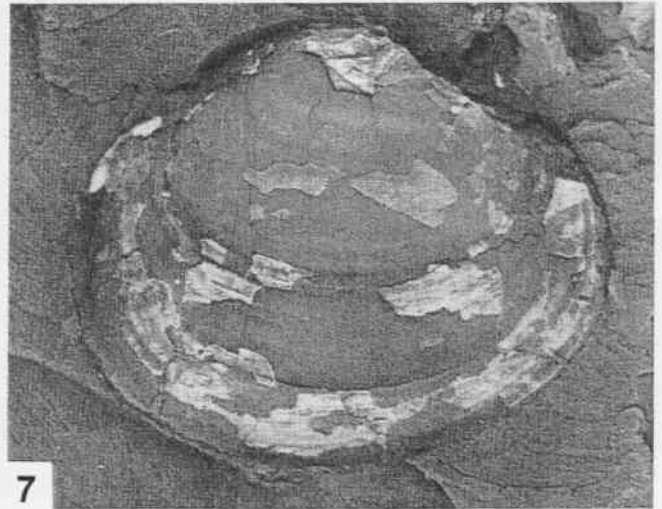
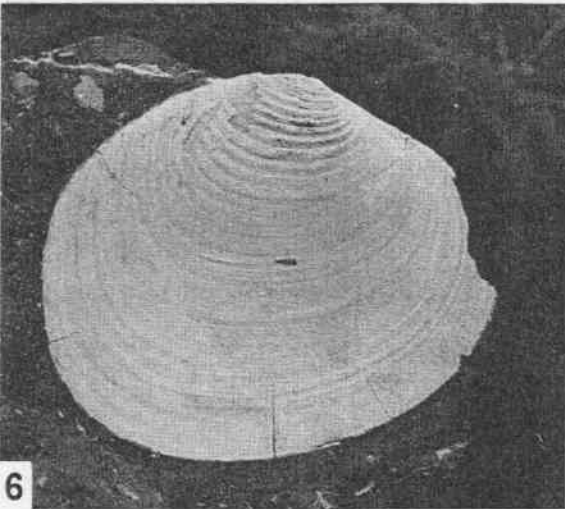
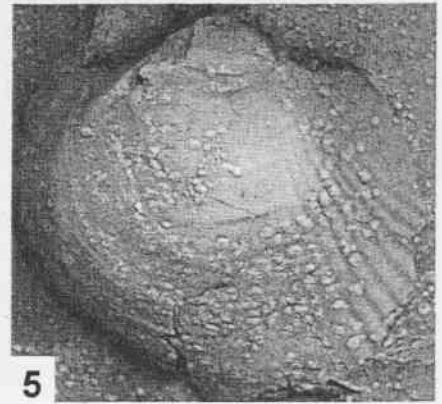
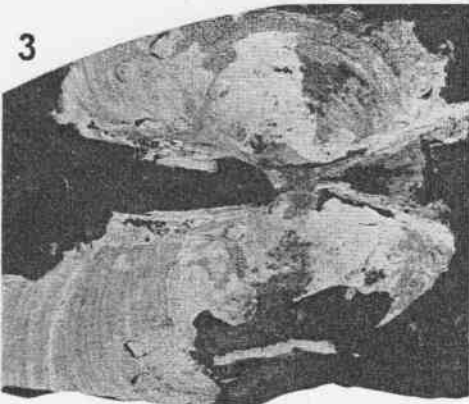
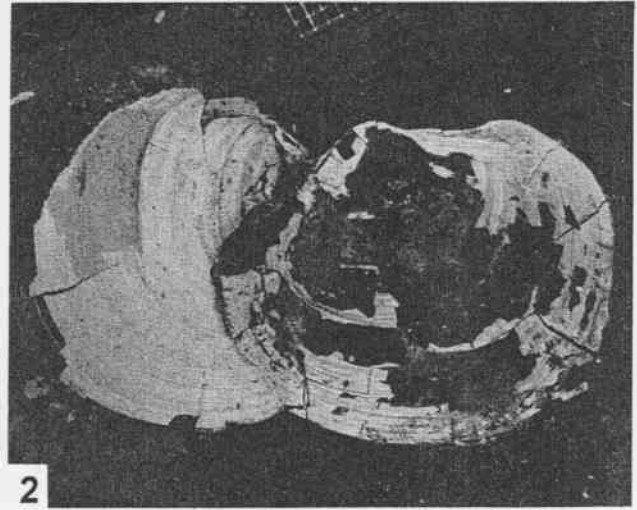
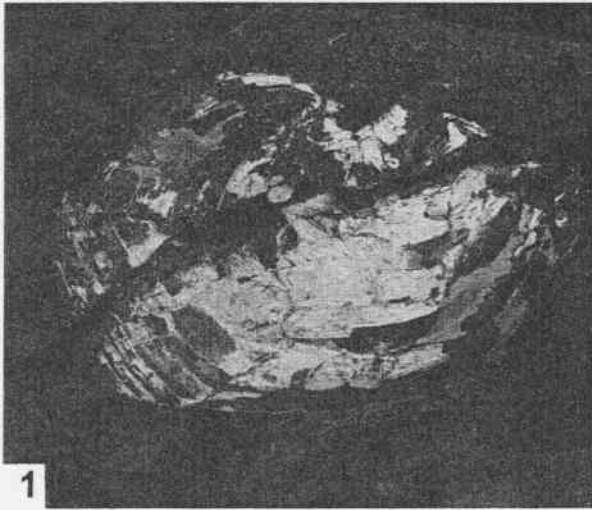
Fig. 7. *Isocyprina implicata* (DE LORIO), rechte Klappe Externseite; Reighton 168,70 m; x 6.

*Isocyprina implicata* (DE LORIO), right valve exterior; Reighton 168.70 m; x 6.

Fig. 8-9. *Isocyprina minuscula* (BLAKE), Externansichten der rechten Klappen; 8: Ebberston 122,14 m; x 8; 9: Ebberston 117,65 m; x 8.

*Isocyprina minuscula* (BLAKE), right valves exterior; 8: Ebberston 122.14 m, x 8; 9: Ebberston 117.65 m; x 8.





## Tafel 12

Fig. 1-5, 7. *Isocyprina minuscula* (BLAKE)

1-2. Linke Klappen, Externansichten; 1: Ebberston 116,40 m; x 8; 2: Ebberston 109,65 m; x 8.

1-2. Left valves exteriors 1: Ebberston 116.40 m; x 8, 2: Ebberston 109.65 m; x 8.

4. Zweiklappige Exemplare in der Schichtfläche, die Klappen sind zusammengepreßt; Ebberston 130,90 m; x 4.

4. Articulated specimens in bedding plane preservation; the two valves are compressed. Ebberston 130.90 m; x 4.

3, 5, 7. Zweiklappige Exemplare in der Schichtfläche mit geöffneten Klappen. 3: Ebberston 80,05 m; x 15, 5: Ebberston 96,98 m; x 7, 7: Ebberston 156,65 m; x 7.

3, 5, 7. Articulated specimens in bedding plane "butterfly"-preservation. 3: Ebberston 80.05 m; x 15, 5: Ebberston 96.98 m; x 7, 7: Ebberston 156.65 m; x 7.

Fig. 6. *Corbulomima suprajurensis* (D'ORBIGNY), linke Klappe. Reighton 190,50 m; x 7.

*Corbulomima suprajurensis* (D'ORBIGNY), left valve. Reighton 190.50 m; x 7.

Fig. 8. *Myopholas* sp.; Abdruck der linken Klappe; Reighton 222,55 m; x 10.

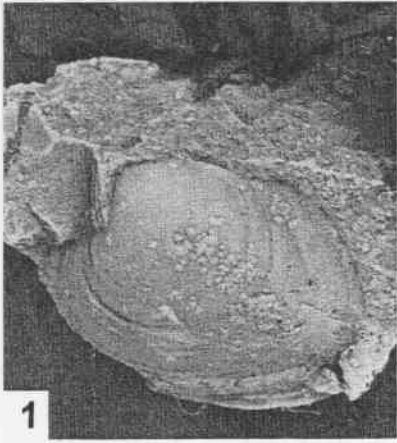
*Myopholas* sp.; external mould of left valve; Reighton 222.55 m; x 10.

Fig. 9. *Pholadomya aequalis* (SOWERBY); zweiklappiges, vollständig zusammengedrücktes Exemplar in Lebendstellung, Blick auf die Schichtoberseite; Reighton 168,70 m; x 1,7.

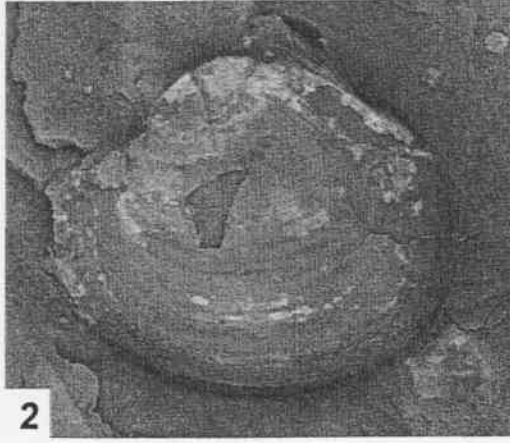
*Pholadomya aequalis* (SOWERBY); completely compressed articulated specimen in life position, bedding plane view; Reighton 168.70 m; x 1,7.

Fig. 10. *Thracia depressa* (SOWERBY), zweiklappiges Exemplar in der Schichtfläche liegend (Lebendstellung); Blick auf die linke Klappe; Reighton 192,47; x 2,2.

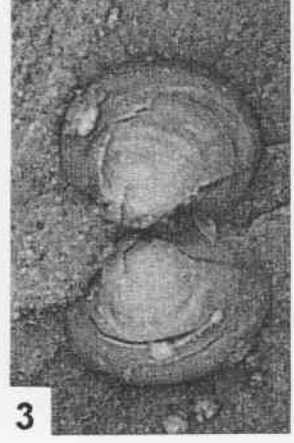
*Thracia depressa* (SOWERBY), articulated specimen in bedding plane preservation (presumed life position), left valve view; Reighton 192.47; x 2,2.



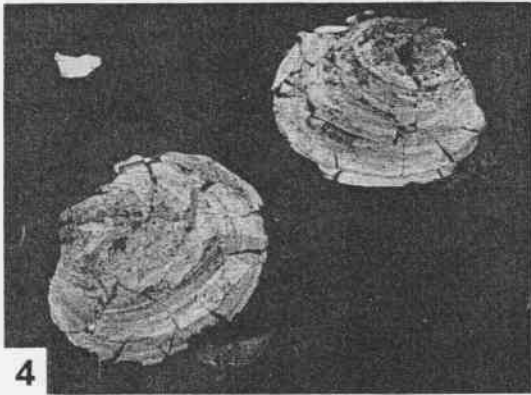
1



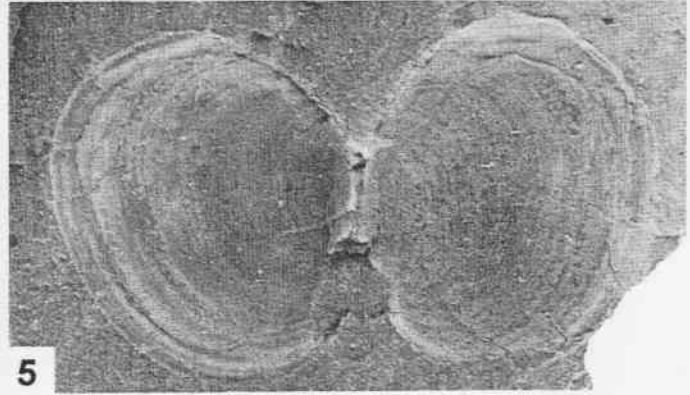
2



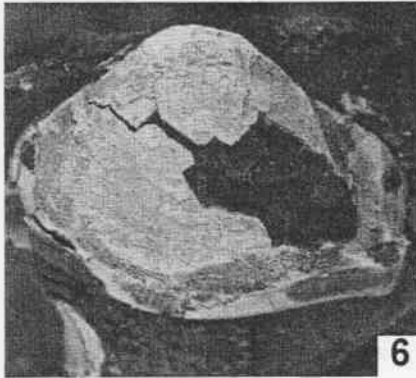
3



4



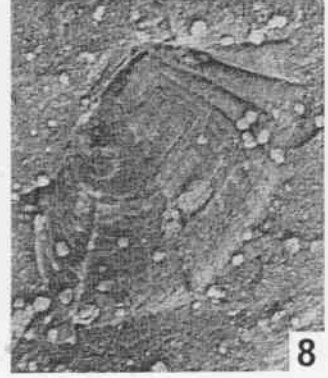
5



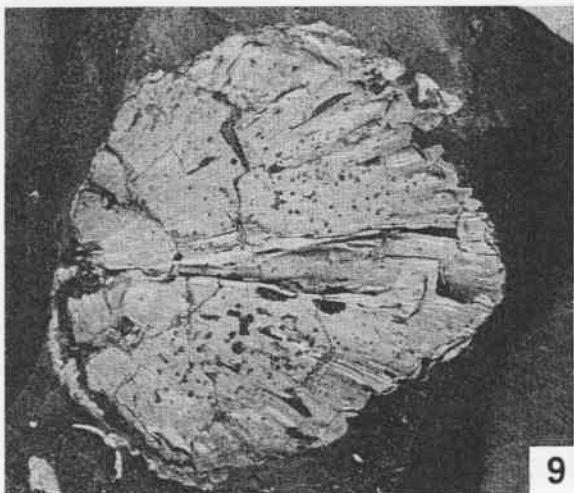
6



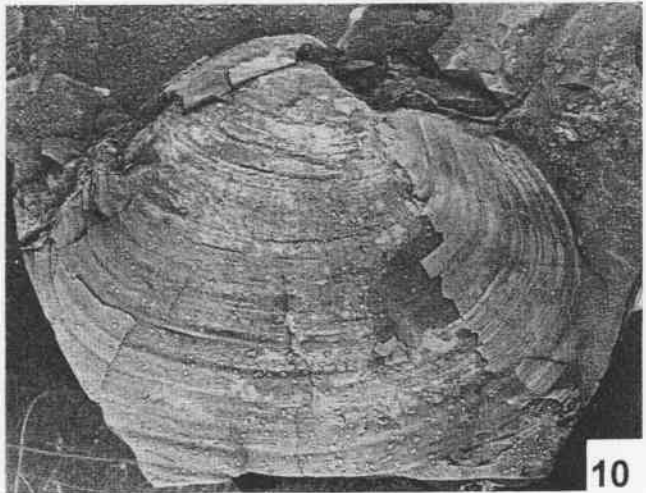
7



8



9



10

## Tafel 13

Fig. 1-2. *Isocyprina minuscula* (BLAKE), dichte Besiedlung von kleinwüchsigen, häufig zweiklappigen Exemplaren, 1: Ebberston 112,50 m; x 2,3, 2: Reighton 198,45 m; x 4,5.

Dense population of small, commonly articulated *Isocyprina minuscula*. (BLAKE). Ebberston 112.50 m; x 2,3, 2: Reighton 198.45 m; x 4,5.

Fig. 3. *Pseudorhytidopilus latissimus* (SOWERBY) mit Larvalschale. Reighton 152,27 m; x 10.

*Pseudorhytidopilus latissimus* (SOWERBY) with larval shell. Reighton 152.27 m; x 10.

Fig. 4-6. *Quadrinervus mosensis* (BUVIGNIER)

3-4. Adultformen; 4: Ebberston 162,73 m; 5: Ebberston 209,55 m; beide x 3.

3-4. Adults; 4: Ebberston 162.73 m; 5: Ebberston 209.55 m; both x 3.

5. Übergang von schwach skulptiertem Protoconch II zum Teleoconch mit deutlicher Ornamentierung. Ebberston 114,10 m; x 10.

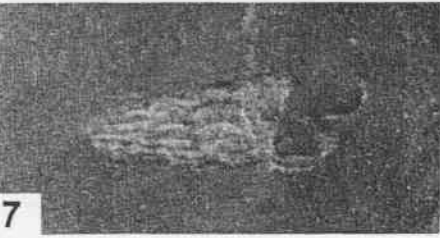
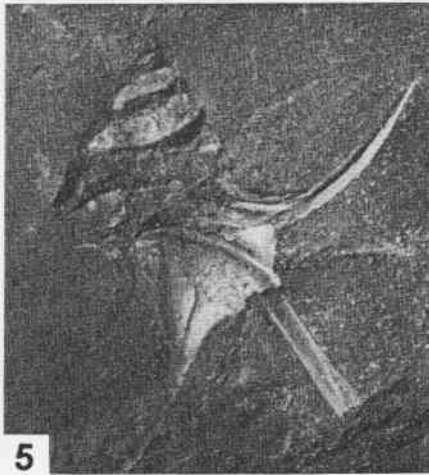
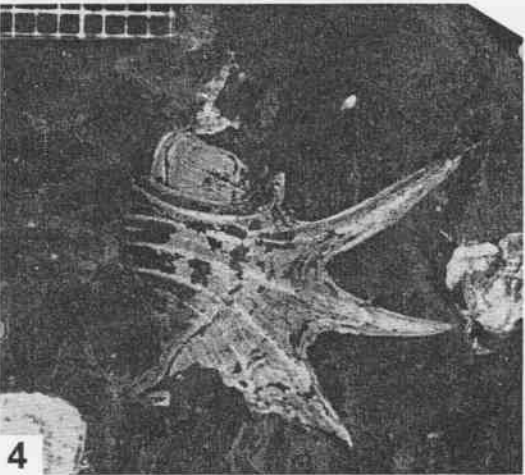
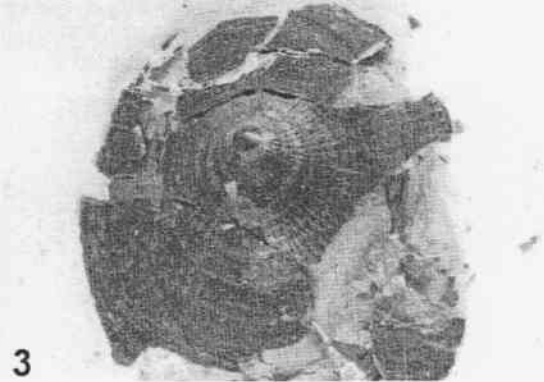
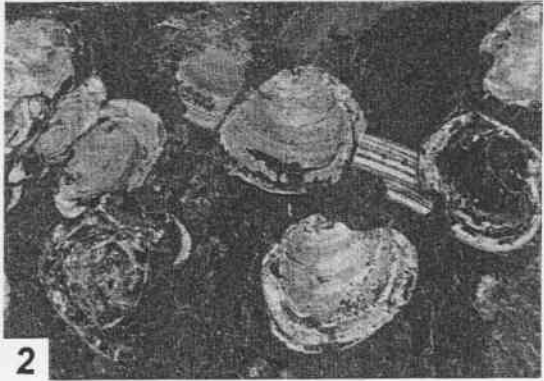
5. Transition from faintly ornamented protoconch II to teleoconch with distinct spiral ornamentation. Ebberston 114,10 m; x 10.

Fig. 7-8. '*Procerithium*' sp.; 7: Ebberston 230,12 m; x 8; 8: Reighton 186,10 m; x 4,5.

Fig. 9-10. *Lingula ovalis* (SOWERBY), zweiklappige Exemplare in der Schichtfläche; 7: Ebberston 232,35 m; 8: 233,25 m; beide x 4.

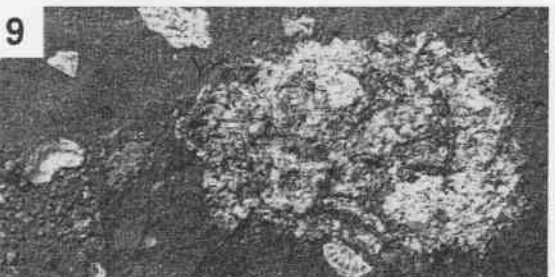
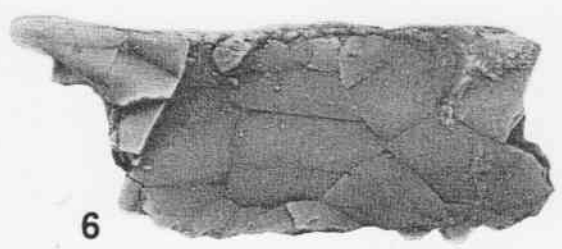
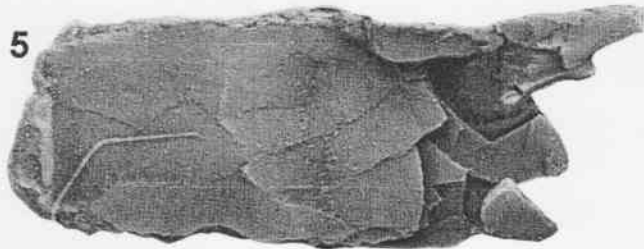
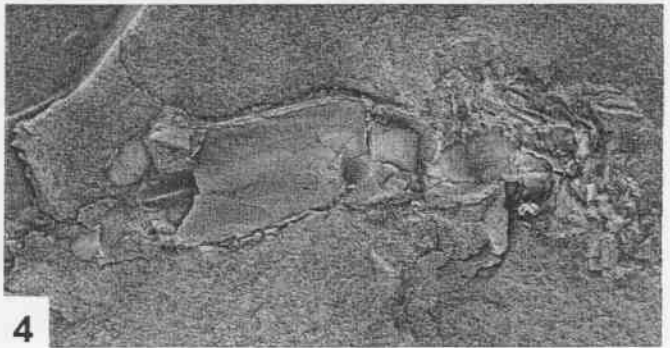
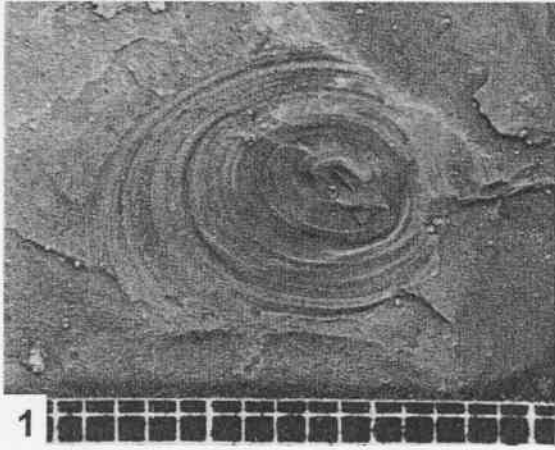
*Lingula ovalis* (SOWERBY), articulated specimens in bedding plane preservation; 7: Ebberston 232.35 m, x 4; 8: 233.25 m; both x 4.





## Tafel 14

- Fig. 1, 2. *Discinisca* sp., Armklappe; 1: Ebberston 37,35 m; 2: Ebberston 83,65 m; beide x 4.  
Brachial valve of *Discinisca* sp.; 1: Ebberston 37.35 m; 2: Ebberston 83.65 m; both x 4.
- Fig. 3-6. *Mecochirus* cf. *peytoni* (WOODWARD)
- 3-4. Hinterer Teil des Cephalothorax und einige Abdominalsegmente. Ebberston 143,43 m; beide x 3.  
3-4. Posterior part of cephalothorax with some abdominal segments. Ebberston 143.43 m; both x 3.
- 5-6. Bruchstücke (Vorderende) des Propodus des ersten Pereiopodenpaares. 5: Ebberston 140,55 m; 6: Ebberston 140,30 m; beide x 8.  
5-6. Fragments (anterior part) of the propodus of the first pair of pereiopods. 5: Ebberston 140.55 m; 6: Ebberston 140.30 m; both x 8.
- Fig. 7. *Serpula intestinalis* (PHILLIPS) auf Ammonitenschale; Ebberston 184,83 m; x 1,5.  
*Serpula intestinalis* (PHILLIPS) on ammonite shell; Ebberston 184.83 m; x 1.5.
- Fig. 8. Ansammlung von Fischknochen; Ebberston 117,40 m; x 1,5.  
Accumulation of fish bones; Ebberston 117.40 m; x 1.5.
- Fig. 9. Kotballen, hauptsächlich aus Schalenfragmenten zusammengesetzt; Ebberston 160,83 m; x 2,5.  
Gastric eject, mainly composed of shell fragments; Ebberston 160.83 m; x 2.5.
- Fig. 10. Unterkieferfragment (Dentale?) mit Zähnen, möglicherweise von einem kleinen Reptil; Ebberston 84,83 m; x 7.  
Fragment of lower jaw (dentale?) with teeth, probably of reptile origin; Ebberston 84.83 m; x 7.



## Tafel 15

- Fig. 1. Autochthones *Tetraserpula tetragona* (SOWERBY) Massenvorkommen. Die Serpeln bilden ein sich stützendes Gerüst, verwachsen aber nur in frühontogenetischen Stadien. Reighton 223,15 m; x 1,2.  
Autochthonous mass occurrence of *Tetraserpula tetragona* (SOWERBY). The serpulids form a thicket, but encrust each other only during early ontogenetic stages. Reighton 223.15 m; x 1.2.
- Fig. 2. Die Basis eines *Tetraserpula tetragona* (SOWERBY) Massenvorkommens bilden Schalenpflaster, die in der Regel von *Oxytoma inequivalve* (SOWERBY) dominiert werden. Reighton 214,60 m; x 1,2.  
The base of *Tetraserpula tetragona* (SOWERBY) thickets are formed by shell pavements, generally dominated by *Oxytoma inequivalve* (SOWERBY). Reighton 214.60 m; x 1.2.
- Fig. 3. Schnitt senkrecht zur Schichtfläche durch ein *Tetraserpula tetragona* (SOWERBY) Massenvorkommen. Die Röhren sind zum Teil durch Kompaktion zerbrochen, liegen aber in der Regel unzementiert aufeinander. Reighton 223,25 m; x 3.  
Vertical view of a *Tetraserpula tetragona* (SOWERBY) thicket. The serpulid tubes are partly compressed by compaction, but generally did not encrust each other. Reighton 223.25 m; x 3.





1



2

3



## Tafel 16

Fig. 1, 2. Laminierte Gefüge aus Algeniten mit unregelmäßigen (Fig. 1) bis lagig (Fig. 2) angeordneten Peloiden. Die Peloiden zeigen eine deutliche Internstruktur aus Coccolithen (Vergleiche Taf. 3, Fig. 5, 6; Taf. 4, Fig. 2). 1: Eberston 158,30 m, 2: 158,31 m; x 70, Dünnschliff.

Algenites and pellets are arranged either somewhat irregular (Fig. 1) or parallel to bedding plane (Fig. 2) and cause a laminated fabric. The pellets show a distinct internal pattern and were formed out of coccoliths and coccospheres (see Taf. 3, Fig. 5, 6; Taf. 4, Fig. 2). 1: Eberston 158.30 m, 2: 158.31 m; x 70, thin section.

Fig. 3. Mikrolaminierte Algenite werden wahrscheinlich aus einem filamentären Geflecht von Bakterien aufgebaut. Eberston 178,51 m; x 70, Dünnschliff.

Micro laminated algenites were probably formed by filamentous microbial mats of bacteria. Eberston 178.51 m; x 70, thin section.

Fig. 4. Zwischen den Algenit-Filamenten sind Quarzkörner im Feinsiltbereich, Pyrit und Calcisphären eingelagert. Die fein dispersen Pyritaggregate (Größe etwa 5 µm) stellen vermutlich ein Stoffwechselprodukt der filamentären Organismen dar (cf. Taf. 3, Fig. 8). Eberston 178,53 m; x 170, Dünnschliff.

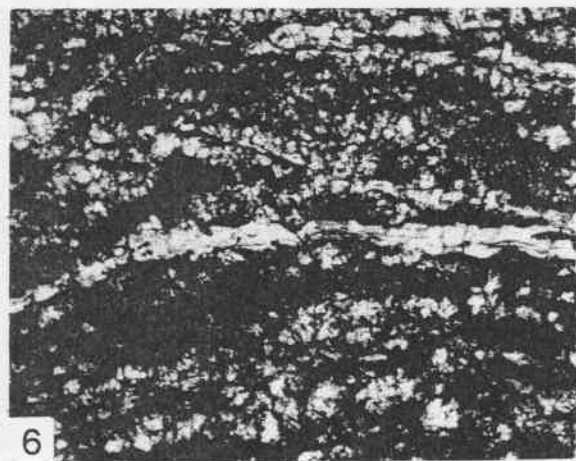
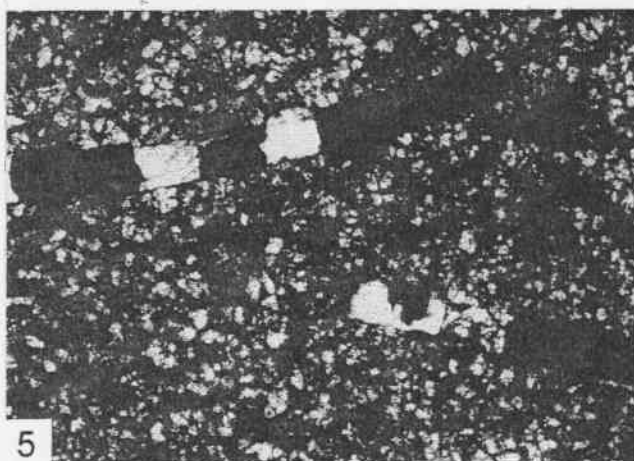
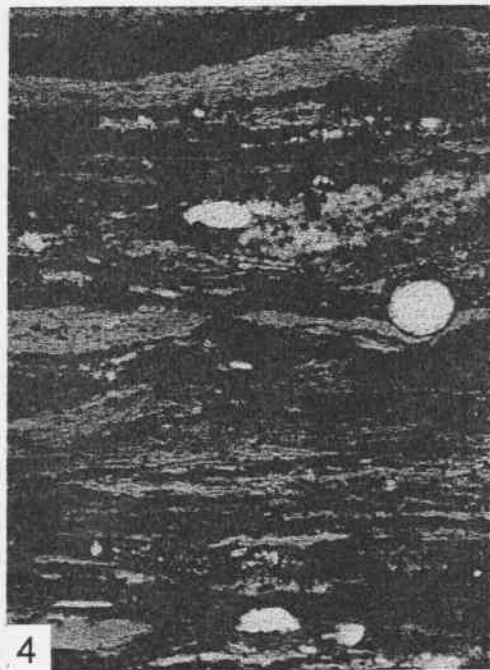
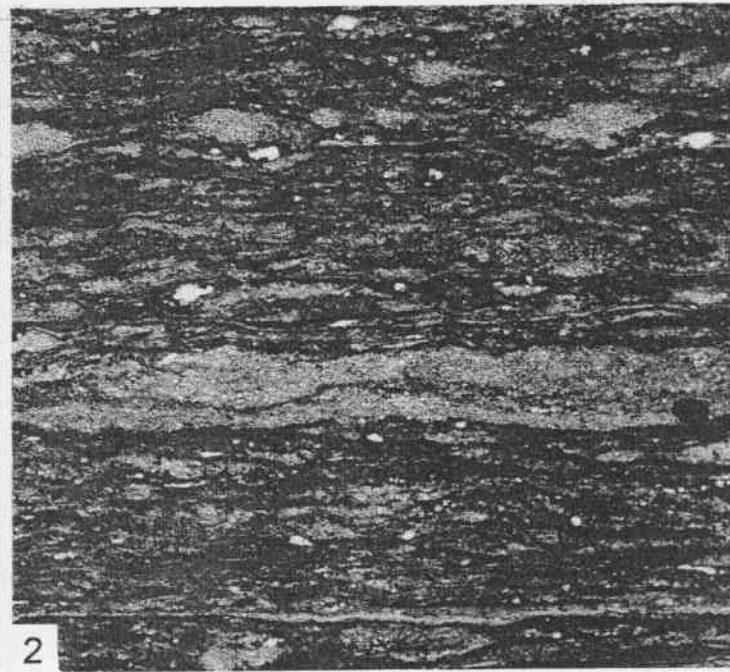
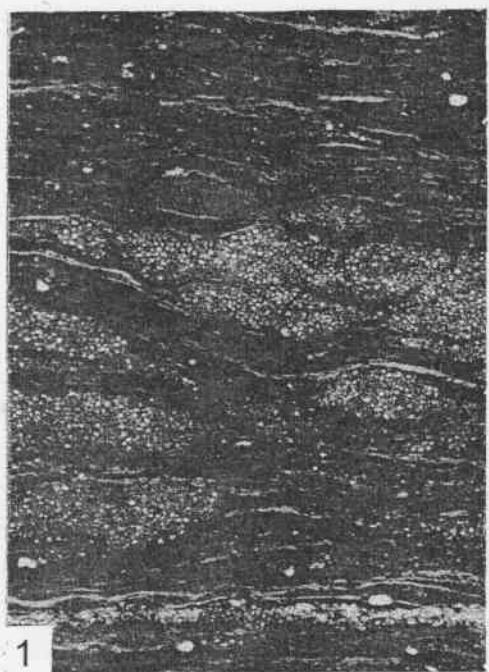
Silty quartz grains, pyrite and calcispheres occur within the filamentous algenites. The very small dispersed pyritic aggregates (size cir. 5 µm) presumably are metabolic waste products of the filamentous bacteria (cf. Taf. 3, Fig. 8). Eberston 178.53 m; x 170, thin section.

Fig. 5. Sammelkristallisierter Cementstone mit zum Teil pyritiserten Schalenresten. An Korngrenzen und in Kornzwischenräumen treten Algenit-Mazerale auf. Eberston 159,84 m; x 170, Dünnschliff.

Recrystallized cementstone with shell fragments. Carbonate is partly replaced by pyrite. Macerals of algenite occur at grain boundaries and in intergranular pores. Eberston 159.84 m; x 170, thin section.

Fig. 6. Fortgeschrittene Sammelkristallisation zerstört Muschelschalen (waagrecht in der Bildmitte) bis zur Unkenntlichkeit. Eberston 159,61 m; x 170, Dünnschliff.

Advanced recrystallization destroys bivalve shells (horizontal in the center) almost completely. Eberston 159.61 m; x 170, thin section.



## 11 Anhang I: Assoziationen

## Assoziationen der Bohrung Ebberston (\* Taxa der trophischen Kerne)

Assoziation 1			Assoziation 3		
	N	%		N	%
<i>*Isocyprina minuscula</i>	706	41,0	<i>*Liostrea multiformis</i>	453	35,8
<i>*Liostrea multiformis</i>	290	16,8	<i>*Oxytoma inequivalve</i>	228	18,0
<i>*Nuciniella birkelundi</i>	142	8,2	<i>*Lingula ovalis</i>	160	12,6
<i>*Oxytoma inequivalve</i>	124	7,2	<i>*Palaeonucula menkii</i>	142	11,2
<i>*Lingula ovalis</i>	124	7,2	<i>*Grammatodon schourovskii</i>	50	3,9
<i>*Grammatodon schourovskii</i>	106	6,2	<i>Corbulomima suprajurensis</i>	44	3,5
<i>Mesomiltha concinna</i>	66	3,8	<i>Quadrinervus mosensis</i>	38	3,0
<i>Quadrinervus mosensis</i>	56	3,3	<i>Isocyprina minuscula</i>	37	2,9
<i>Protocardia morinica</i>	34	2,0	<i>Placunopsis radiata</i>	33	2,6
<i>Nicaniella extensa</i>	24	1,4	<i>Nicaniella extensa</i>	30	2,4
<i>Thracia depressa</i>	18	1,0	<i>Parainoceramus sp.</i>	13	1,0
<i>Placunopsis radiata</i>	8	0,5	<i>Protocardia morinica</i>	7	0,6
<i>Cycloserpula gordialis</i>	6	0,3	<i>Procerithium sp.</i>	8	0,6
<i>Palaeonucula menkii</i>	4	0,2	<i>Zeugmatolepas sp.</i>	6	0,5
<i>Corbulomima suprajurensis</i>	4	0,2	<i>Thracia depressa</i>	6	0,5
<i>Parainoceramus sp.</i>	3	0,2	<i>Pteria sp.</i>	4	0,3
<i>Procerithium sp.</i>	4	0,2	<i>Neocrassina sp.</i>	2	0,2
<i>Pseudorhytidopilus latissimus</i>	1	0,1	<i>Pseudorhytidopilus latissimus</i>	2	0,2
<i>Rhabdocidaris sp.</i>	1	0,1	<i>Entolium corneolum</i>	2	0,2
<i>Zeugmatolepas sp.</i>	1	0,1	<i>Entolium sp.</i>	1	0,1
<i>Mesosacella sp.</i>	1	0,1	----	----	----
	1722	100,0		1266	100,1

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	25,5	Suspensionsfiltrierer	84,1
Semi-In- und Infauna	74,5	Detritusfresser	12,1
		Chemosymbionten	3,8

Assoziation 2		
	N	%
<i>*Nicaniella extensa</i>	227	25,9
<i>*Aulacomyella abadiensis</i>	160	18,3
<i>*Lingula ovalis</i>	149	17,0
<i>*Quadrinervus mosensis</i>	113	12,9
<i>*Liostrea multiformis</i>	83	9,5
<i>Isocyprina minuscula</i>	37	4,2
<i>Grammatodon schourovskii</i>	37	4,2
<i>Oxytoma inequivalve</i>	30	3,4
<i>Palaeonucula menkii</i>	14	1,6
<i>Corbulomima suprajurensis</i>	12	1,4
<i>Placunopsis radiata</i>	6	0,7
<i>Procerithium sp.</i>	3	0,3
<i>Thracia depressa</i>	2	0,2
<i>Pseudorhytidopilus latissimus</i>	1	0,1
<i>Protocardia morinica</i>	1	0,1
	875	99,8

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	32,3	Suspensionsfiltrierer	84,9
Semi-In- und Infauna	67,5	Detritusfresser	14,9

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	59,3	Suspensionsfiltrierer	85,1
Semi-In- und Infauna	40,8	Detritusfresser	15,0

Assoziation 4		
	N	%
<i>*Liostrea multiformis</i>	558	29,3
<i>*Quadrinervus mosensis</i>	428	22,4
<i>*Isocyprina minuscula</i>	315	16,5
<i>*Nicaniella extensa</i>	168	8,7
<i>*Palaeonucula menkii</i>	96	5,2
<i>Grammatodon schourovskii</i>	82	4,3
<i>Entolium corneolum</i>	70	3,7
<i>Corbulomima suprajurensis</i>	48	2,6
<i>Ampulospira sp.</i>	31	1,6
<i>Lingula ovalis</i>	24	1,3
<i>Protocardia morinica</i>	20	1,0
<i>Oxytoma inequivalve</i>	19	1,0
<i>Aulacomyella abadiensis</i>	18	0,9
<i>Placunopsis radiata</i>	9	0,5
<i>Parainoceramus sp.</i>	9	0,5
<i>Thracia depressa</i>	8	0,4
<i>Nuciniella birkelundi</i>	4	0,2
<i>Procerithium sp.</i>	3	0,2
diadematider Seeigel	2	0,1
<i>Zeugmatolepas sp.</i>	2	0,1
<i>Pseudorhytidopilus latissimus</i>	1	0,1
	1915	99,8

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%				
Epifauna	36,2	Suspensionsfiltrierer	70,5	<i>*Grammatodon schourovskii</i>	96		5,3
Semi-In- und Infauna	63,8	Detritusfresser	29,5	<i>Protocardia morinica</i>	57		3,1
				<i>Oxytoma inequivalve</i>	46		2,5
				<i>Nucinella birkelundi</i>	36		2,0
<b>Assoziation 5</b>		<b>N</b>	<b>%</b>	<i>Mesomiltha concinna</i>	36		2,0
<i>*Palaeonucula menkii</i>		425	34,7	<i>Corbulomima suprajurensis</i>	26		1,4
<i>*Liostrea multiformis</i>		206	16,8	<i>Lingula ovalis</i>	18		1,0
<i>*Isocyprina minuscula</i>		167	13,6	<i>Entolium corneolum</i>	10		0,5
<i>*Quadrinervus mosensis</i>		132	10,8	<i>Palaeonucula menkii</i>	10		0,5
<i>*Grammatodon schourovskii</i>		72	5,9	<i>Parainoceramus</i> sp.	6		0,3
<i>Lingula ovalis</i>		46	3,8	<i>Cycloserpula gordialis</i>	4		0,2
<i>Corbulomima suprajurensis</i>		42	3,4	<i>Zeugmatolepas</i> sp.	4		0,2
<i>Oxytoma inequivalve</i>		34	2,8	<i>Aguilerella</i> sp.	4		0,2
<i>Mesomiltha concinna</i>		26	2,1	<i>Solemya</i> sp.	4		0,2
<i>Nicaniella extensa</i>		25	2,0	<i>Nicaniella extensa</i>	2		0,1
<i>Protocardia morinica</i>		20	1,6	<i>Discinisca</i> sp.	2		0,1
<i>Aulacomyella abadiensis</i>		13	1,1	<i>Camptonectes auritus</i>	2		0,1
<i>Entolium corneolum</i>		6	0,5	<i>Buchia mosquensis</i>	2		0,1
<i>Placunopsis radiata</i>		6	0,5				
<i>Procerithium</i> sp.		4	0,3				
<i>Gervillella</i> sp.		1	0,1				
<i>Grammatodon longipunctata</i>		1	0,1				
		---	---				
		1226	100,0				
					1821		99,7

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	22,0	Suspensionsfiltrierer	45,8
Semi-In- und Infauna	78,0	Detritusfresser	52,1
		Chemosymbionten	2,1

Assoziation 6	N	%
<i>*Lingula ovalis</i>	196	36,2
<i>*Isocyprina minuscula</i>	120	22,1
<i>*Mesomiltha concinna</i>	92	17,0
<i>*Discinisca</i> sp.	42	7,8
<i>Liostrea multiformis</i>	32	5,9
<i>Mecochirus</i> cf. <i>peytoni</i>	14	2,6
<i>Oxytoma inequivalve</i>	14	2,6
<i>Nucinella birkelundi</i>	12	2,2
<i>Buchia mosquensis</i>	8	1,5
<i>Grammatodon schourovskii</i>	6	1,1
<i>Parainoceramus</i> sp.	2	0,3
<i>Quadrinervus mosensis</i>	2	0,3
<i>Zeugmatolepas</i> sp.	1	0,2
	---	---
	541	99,8

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	20,9	Suspensionsfiltrierer	77,9
Semi-In- und Infauna	79,1	Chemosymbionten	17,0
		Karnivora	2,6
		Detritusfresser	2,5

Assoziation 7	N	%
<i>*Isocyprina minuscula</i>	1088	59,7
<i>*Liostrea multiformis</i>	228	12,5
<i>*Quadrinervus mosensis</i>	140	7,7

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	16,7	Suspensionsfiltrierer	87,3
Semi-In- und Infauna	83,0	Detritusfresser	10,2
		Chemosymbionten	2,2

Assoziation 8	N	%
<i>*Isocyprina minuscula</i>	236	38,5
<i>*Grammatodon schourovskii</i>	154	25,1
<i>*Liostrea multiformis</i>	82	13,4
<i>*Quadrinervus mosensis</i>	52	8,5
<i>Parainoceramus</i> sp.	31	5,1
<i>Procerithium</i> sp.	30	4,9
<i>Protocardia morinica</i>	8	1,3
<i>Oxytoma inequivalve</i>	4	0,7
<i>Palaeonucula menkii</i>	4	0,7
<i>Mesomiltha concinna</i>	4	0,7
<i>Entolium corneolum</i>	4	0,7
<i>Ampullospira</i> sp.	2	0,3
<i>Nicaniella extensa</i>	2	0,3
	---	---
	613	100,2

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	24,8	Suspensionsfiltrierer	85,1
Semi-In- und Infauna	75,4	Detritusfresser	14,4
		Chemosymbionten	0,7

Assoziation 9	N	%
<i>*Liostrea multiformis</i>	784	43,9
<i>*Isocyprina minuscula</i>	552	31,0
<i>*Quadrinervus mosensis</i>	109	6,1
<i>Grammatodon schourovskii</i>	55	3,2
<i>Corbulomima suprajurensis</i>	39	2,3
<i>Palaeonucula menki</i>	40	2,3
<i>Nucinella birkelundi</i>	34	2,0

<i>Nicaniella extensa</i>	31	1,8
<i>Oxytoma inequivalve</i>	28	1,6
<i>Protocardia morinica</i>	20	1,2
<i>Parainoceramus</i>	20	1,2
<i>Lingula ovalis</i>	18	1,1
<i>Ampullospira</i> sp.	12	0,7
<i>Mesomiltha concinna</i>	10	0,6
<i>Placunopsis radiata</i>	10	0,6
<i>Oxytoma</i> sp.	6	0,4
<i>Zeugmatolepas</i> sp.	3	0,2
<i>Cycloserpula gordialis</i>	3	0,2
<i>Procerithium</i> sp.	2	0,1
diadematischer Seeigel	1	0,1
<i>Tetraserpula tetragona</i>	1	0,1
<i>Pseudorhytidopilus latissimus</i>	1	0,1
----	----	----
	1779	100,2

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	48,5	Suspensionsfiltrierer	88,2
Semi-In- und Infauna	51,7	Detritusfresser	11,4
		Chemosymbionten	0,6

Assoziation 10	N	%
* <i>Isocyprina minuscula</i>	1076	51,8
* <i>Quadrinervus mosensis</i>	442	21,3
* <i>Liostrea multiformis</i>	236	11,4
<i>Nicaniella extensa</i>	102	4,9
<i>Oxytoma inequivalve</i>	54	2,6
<i>Palaeonucula menkii</i>	42	2,0
<i>Grammatodon schourovskii</i>	27	1,3
<i>Protocardia morinica</i>	25	1,2
<i>Lingula ovalis</i>	25	1,2
<i>Mecochirus</i> cf. <i>peytoni</i>	17	0,8
<i>Corbulomima suprajurensis</i>	11	0,5
<i>Entolium corneolum</i>	8	0,4
<i>Cycloserpula gordialis</i>	4	0,2
<i>Zeugmatolepas</i> sp.	3	0,2
<i>Buchia mosquensis</i>	2	0,1
<i>Camptonectes auritus</i>	2	0,1
<i>Deltiodesium delta</i>	1	0,1
----	----	----
	2077	100,1

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	15,0	Suspensionsfiltrierer	75,9
Semi-In- und Infauna	85,0	Detritusfresser	23,3
		Karnivora	0,8

Assoziation 11	N	%
* <i>Quadrinervus mosensis</i>	780	55,6
* <i>Isocyprina minuscula</i>	333	23,7
* <i>Liostrea multiformis</i>	84	6,0
<i>Oxytoma inequivalve</i>	56	4,0
<i>Nucinella birkelundi</i>	50	3,6
<i>Lingula ovalis</i>	32	2,3
<i>Protocardia morinica</i>	25	1,8

<i>Nicaniella extensa</i>	17	1,2
<i>Grammatodon schourovskii</i>	15	1,0
<i>Mesomiltha concinna</i>	4	0,3
<i>Corbulomima suprajurensis</i>	4	0,3
<i>Placunopsis radiata</i>	3	0,2
<i>Palaeonucula menkii</i>	2	0,1
<i>Ampullospira</i> sp.	2	0,1
----	----	----
	1407	100,2

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	10,2	Suspensionsfiltrierer	41,4
Semi-In- und Infauna	89,8	Detritusfresser	58,3
		Chemosymbionten	0,3

Assoziation 12	N	%
* <i>Liostrea multiformis</i>	261	49,7
* <i>Grammatodon schourovskii</i>	122	23,0
* <i>Isocyprina minuscula</i>	58	11,1
<i>Nicaniella extensa</i>	24	4,5
<i>Aulacomyella abadiensis</i>	22	4,1
<i>Protocardia morinica</i>	11	2,1
<i>Corbulomima suprajurensis</i>	10	1,8
<i>Quadrinervus mosensis</i>	7	1,2
<i>Procerithium</i> sp.	4	0,8
<i>Entolium corneolum</i>	2	0,4
<i>Ampullospira</i> sp.	2	0,4
<i>Parainoceramus</i> sp.	2	0,4
<i>Zeugmatolepas</i> sp.	1	0,2
<i>Lingula ovalis</i>	1	0,2
----	----	----
	527	99,9

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	55,6	Suspensionsfiltrierer	97,5
Semi-In- und Infauna	44,3	Detritusfresser	2,4

Assoziation 13	N	%
* <i>Nucinella birkelundi</i>	142	59,9
* <i>Isocyprina minuscula</i>	58	24,8
<i>Quadrinervus mosensis</i>	22	9,3
<i>Liostrea multiformis</i>	3	1,3
<i>Corbulomima suprajurensis</i>	3	1,3
<i>Placunopsis radiata</i>	2	0,8
<i>Palaeonucula menkii</i>	2	0,8
<i>Thracia depressa</i>	2	0,8
<i>Mesomiltha concinna</i>	2	0,8
<i>Grammatodon schourovskii</i>	1	0,4
----	----	----
	237	100,2

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	2,1	Suspensionsfiltrierer	29,4
Semi-In- und Infauna	98,1	Detritusfresser	70,0
		Chemosymbionten	0,8

Assoziation 14		N	%	Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
* <i>Isocyprina minuscula</i>	1988	62,3		Epifauna	7,4	Suspensionsfiltrierer	95,7
* <i>Liostrea multiformis</i>	902	28,2		Semi-In- und Infauna	92,6	Detritusfresser	3,3
<i>Lingula ovalis</i>	75	2,4				Chemosymbionten	1,0
<i>Isocyprina</i> sp.	48	1,5				Karnivora	0,1
<i>Grammatodon schourovskii</i>	24	0,8					
<i>Parainoceramus</i> sp.	24	0,8					
<i>Ampullospira</i> sp.	20	0,6					
<i>Oxytoma inequivalve</i>	18	0,6					
<i>Discinisca</i> sp.	15	0,5					
<i>Protocardia morinica</i>	12	0,4					
<i>Quadrinervus mosensis</i>	12	0,4					
<i>Nicaniella extensa</i>	10	0,3					
<i>Palaeonucula menkii</i>	9	0,3					
<i>Zeugmatolepas</i> sp.	9	0,3					
<i>Corbulomima suprajurensis</i>	6	0,2					
<i>Nucinella birkelundi</i>	4	0,1					
<i>Cycloserpula gordialis</i>	2	0,1					
<i>Lopha</i> sp.	2	0,1					
<i>Buchia mosquensis</i>	2	0,1					
<i>Protocardia morinica</i>	2	0,1					
<i>Mesomiltha concinna</i>	2	0,1					
	---	---					
	3186	100,2					

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	31,9	Suspensionsfiltrierer	98,8
Semi-In- und Infauna	68,1	Detritusfresser	1,1
		Chemosymbionten	0,1

Assoziation 15		N	%
* <i>Isocyprina minuscula</i>	6239	81,9	
<i>Liostrea multiformis</i>	474	6,1	
<i>Quadrinervus mosensis</i>	206	2,4	
<i>Lingula ovalis</i>	147	1,7	
<i>Protocardia morinica</i>	129	1,5	
<i>Isocyprina</i> sp.	106	1,3	
<i>Grammatodon schourovskii</i>	88	1,1	
<i>Mesomiltha concinna</i>	86	1,0	
<i>Nucinella birkelundi</i>	58	0,8	
<i>Oxytoma inequivalve</i>	48	0,6	
<i>Corbulomima suprajurensis</i>	24	0,3	
<i>Parainoceramus</i> sp.	14	0,2	
<i>Palaeonucula menkii</i>	14	0,2	
<i>Ampullospira</i> sp.	9	0,1	
<i>Zeugmatolepas</i> sp.	8	0,1	
<i>Discinisca</i> sp.	8	0,1	
<i>Buchia mosquensis</i>	8	0,1	
<i>Cycloserpula gordialis</i>	6	0,1	
<i>Nicaniella extensa</i>	4	0,1	
<i>Procerithium</i> sp.	3	0,1	
<i>Camptonectes auritus</i>	2	0,1	
<i>Thracia depressa</i>	2	0,1	
<i>Mecochirus cf. peytonis</i>	2	0,1	
	---	---	
	7685	100,1	

Assoziation 16		N	%
* <i>Liostrea multiformis</i>	196	88,5	
<i>Lingula ovalis</i>	10	4,6	
<i>Quadrinervus mosensis</i>	4	1,7	
<i>Parainoceramus</i> sp.	2	1,1	
<i>Buchia mosquensis</i>	2	1,1	
<i>Mesomiltha concinna</i>	2	1,1	
<i>Corbulomima suprajurensis</i>	2	1,1	
<i>Pseudorhytidopilus latissimus</i>	1	0,6	
	---	---	
	219	99,8	

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	90,2	Suspensionsfiltrierer	96,6
Semi-In- und Infauna	9,8	Detritusfresser	2,3
		Chemosymbionten	1,1

Assoziation 17		N	%
* <i>Aulacomyella abadiensis</i>	1251	93,2	
<i>Liostrea multiformis</i>	32	2,4	
<i>Lingula ovalis</i>	31	2,3	
<i>Nicaniella extensa</i>	9	0,7	
<i>Isocyprina minuscula</i>	9	0,7	
<i>Corbulomima suprajurensis</i>	5	0,4	
<i>Protocardia morinica</i>	2	0,1	
<i>Quadrinervus mosensis</i>	2	0,1	
<i>Ampullospira</i> sp.	1	0,1	
	---	---	
	1342	100,0	

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epif./Pseudoplank.	95,6	Suspensionsfiltrierer	99,8
Semi-In- und Infauna	4,4	Detritusfresser	0,2

Vergesellschaftung A		N	%
* <i>Isocyprina minuscula</i>	36	34,6	
* <i>Liostrea multiformis</i>	32	30,7	
* <i>Lingula ovalis</i>	22	21,2	
<i>Oxytoma inequivalve</i>	4	3,8	
<i>Parainoceramus</i> sp.	4	3,8	
<i>Camptonectes auritus</i>	4	3,8	
<i>Meleagrinnella douvillai</i>	2	1,9	
	---	---	
	104	99,8	

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	44,0	Suspensionsfiltrierer	99,8
Semi-In- und Infauna	55,8		



Vergesellschaftung B		N	%			N	%
* <i>Lingula ovalis</i>		120	60,3	* <i>Liostrea multiformis</i>		24	20,8
* <i>Liostrea multiformis</i>		56	28,1	* <i>Buchia mosquensis</i>		16	13,7
<i>Buchia mosquensis</i>		20	10,0	* <i>Pleuromya uniformis</i>		14	12,1
<i>Zeugmatolepas</i> sp.		2	1,0	* <i>Grammatodon longipunctatus</i>		12	10,3
<i>Parainoceramus</i> sp.		1	0,5	<i>Meleagrinnella douvillei</i>		10	8,6
		---	---	<i>Nucinella birkelundi</i>		8	6,8
		199	99,9	<i>Isocyprina minuscula</i>		2	1,8
				<i>Zeugmatolepas</i> sp.		1	0,9
						---	---
						116	99,9
Lebensweise	%	Ernährungsweise	%	Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	39,7	Suspensionsfiltrierer	99,9	Epifauna	44,0	Suspensionsfiltrierer	93,2
Semi-In- und Infauna	60,3			Semi-In- und Infauna	55,9	Detritusfresser	6,8
<b>Vergesellschaftung C</b>							
* <i>Lingula ovalis</i>		29	24,9				

## Assoziationen der Bohrung Reighton

Assoziation 18		N	%			N	%
* <i>Tetraserpula tetragona</i>		1000	100	<i>Pinna</i> sp.		1	0,1
				<i>Inoperna</i> sp.		1	0,1
						---	---
						1502	100,0
Lebensweise	%	Ernährungsweise	%	Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	100	Suspensionsfiltrierer	100	Epifauna	16,6	Suspensionsfiltrierer	83,6
				Semi-In- und Infauna	83,4	Detritusfresser	16,1
						Chemosymbionten	0,3
<b>Assoziation 19</b>				<b>Assoziation 20</b>			
* <i>Thracia depressa</i>		308	20,5	* <i>Quadrinervus mosensis</i>		58	26,0
* <i>Grammatodon longipunctatus</i>		149	9,9	* <i>Liostrea multiformis</i>		27	12,1
* <i>Palaeonucula menkii</i>		138	9,2	* <i>Tetraserpula tetragona</i>		24	10,8
* <i>Isocyprina minuscula</i>		122	8,1	* <i>Isocyprina minuscula</i>		19	8,5
* <i>Liostrea multiformis</i>		97	6,5	* <i>Corbulomima suprajurensis</i>		16	7,2
* <i>Lingula ovalis</i>		80	5,3	* <i>Nucinella birkelundi</i>		15	6,7
* <i>Protocardia morinica</i>		76	5,1	* <i>Radulopecten fibrosus</i>		11	4,9
* <i>Corbulomima suprajurensis</i>		73	4,9	* <i>Camptonectes auritus</i>		10	4,5
* <i>Nucinella birkelundi</i>		61	4,1	<i>Deltoideum delta</i>		9	4,0
* <i>Entolium corneolum</i>		54	3,6	<i>Protocardia morinica</i>		8	3,6
* <i>Oxytoma inequivalve</i>		50	3,3	<i>Thracia depressa</i>		7	3,1
<i>Neocrassina</i> sp.		48	3,1	<i>Lingula ovalis</i>		5	2,2
<i>Isocyprina implicata</i>		45	2,9	<i>Barbatia cavata</i>		3	1,3
<i>Tetraserpula tetragona</i>		33	2,2	<i>Discinisca</i> sp.		3	1,3
<i>Nicaniella extensa</i>		28	1,9	<i>Nanogyra nana</i>		2	0,9
<i>Quadrinervus mosensis</i>		27	1,8	<i>Corbicellopsis</i> cf. <i>unioides</i>		2	0,9
<i>Radulopecten fibrosus</i>		18	1,2	<i>Palaeonucula menkii</i>		1	0,4
<i>Camptonectes auritus</i>		16	1,1	<i>Grammatodon longipunctatus</i>		1	0,4
<i>Nanogyra nana</i>		15	1,0	<i>Pinna</i> sp.		1	0,4
<i>Procerithium</i> sp.		14	0,9	<i>Inoperna</i> sp.		1	0,4
<i>Placunopsis radiata</i>		12	0,8	diadematischer Seeigel		1	0,4
<i>Parainoceramus</i> sp.		10	0,7			---	---
<i>Myopholas</i> sp.		8	0,5			223	100,0
<i>Mesomiltha concinna</i>		5	0,3				
<i>Deltoideum delta</i>		4	0,3	Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
<i>Barbatia cavata</i>		3	0,2	Epifauna	33,6	Suspensionsfiltrierer	58,4
<i>Discinisca</i> sp.		3	0,2	Semi-In- und Infauna	66,4	Detritusfresser	41,6
<i>Corbicellopsis</i> cf. <i>unioides</i>		2	0,1				
<i>Pseudorhytidopilus latissimus</i>		1	0,1				

Assoziation 21		N	%
<i>Isocyprina minuscula</i>		251	31,0
<i>Nicaniella extensa</i>		218	26,9
<i>Isocyprina implicata</i>		65	8,0
<i>Liostrea multififormis</i>		52	6,4
<i>Procerithium</i> sp.		50	6,2
<i>Grammatodon longipunctatus</i>		44	5,4
<i>Palaeonucula menkii</i>		34	4,3
<i>Neocrassina</i> sp.		29	3,7
<i>Thracia depressa</i>		18	2,3
<i>Protocardia morinica</i>		15	1,9
<i>Entolium corneolum</i>		10	1,2
<i>Lingula ovalis</i>		8	1,0
<i>Corbulomima suprajurensis</i>		5	0,6
<i>Barbatia cavata</i>		3	0,4
<i>Oxytoma inequivalve</i>		2	0,2
<i>Parainoceramus</i> sp.		1	0,1
<i>Placunopsis radiata</i>		1	0,1
<i>Corbicellopsis</i> cf. <i>unioides</i>		1	0,1
		---	---
		909	100,0

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	13,8	Suspensionsfiltrierer	86,5
Semi-In- und Infauna	86,2	Detritusfresser	13,5

Assoziation 22		N	%
<i>*Oxytoma inequivalve</i>		579	40,3
<i>*Tetraserpula tetragona</i>		207	14,4
<i>*Thracia depressa</i>		198	13,8
<i>*Grammatodon longipunctatus</i>		108	7,5
<i>*Liostrea multififormis</i>		83	5,8
<i>Quadrinervus mosensis</i>		79	5,5
<i>Protocardia morinica</i>		70	4,8
<i>Deltoideum delta</i>		29	2,0
<i>Placunopsis radiata</i>		22	1,5
<i>Corbulomima suprajurensis</i>		15	1,0
<i>Camptonectes auritus</i>		14	1,0
<i>Radulopecten fibrosus</i>		8	0,5
<i>Procerithium</i> sp.		6	0,4
<i>Isocyprina implicata</i>		5	0,4
<i>Palaeonucula menkii</i>		3	0,2
<i>Lingula ovalis</i>		2	0,1
<i>Discinisca</i> sp.		2	0,1
<i>Parainoceramus</i> sp.		2	0,1
<i>Nanogyra nana</i>		1	0,1
<i>Pentaserpula</i> sp.		1	0,1
<i>Ampullospira</i> sp.		1	0,1
<i>Entolium corneolum</i>		1	0,1
<i>Corbicellopsis</i> cf. <i>unioides</i>		1	0,1
		---	---
		1437	99,9

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	66,3	Suspensionsfiltrierer	93,9
Semi-In- und Infauna	33,7	Detritusfresser	6,1

Assoziation 23		N	%
<i>*Palaeonucula menkii</i>		354	51,8
<i>*Thracia depressa</i>		101	14,9
<i>*Corbulomima suprajurensis</i>		52	7,6
<i>*Lingula ovalis</i>		39	5,6
<i>*Liostrea multififormis</i>		35	5,3
<i>Parainoceramus</i> sp.		31	4,5
<i>Nicaniella extensa</i>		12	1,8
<i>Procerithium</i> sp.		10	1,5
<i>Isocyprina minuscula</i>		9	1,4
<i>Tetraserpula tetragona</i>		4	0,7
<i>Myopholas</i> sp.		4	0,7
<i>Entolium corneolum</i>		3	0,6
<i>Grammatodon longipunctatus</i>		3	0,6
<i>Nucinella birkelundi</i>		3	0,6
<i>Placunopsis radiata</i>		3	0,6
<i>Quadrinervus mosensis</i>		2	0,3
<i>Deltoideum delta</i>		2	0,3
<i>Camptonectes auritus</i>		2	0,3
<i>Neocrassina</i> sp.		1	0,2
<i>Gervillella</i> sp.		1	0,2
<i>Discinisca</i> sp.		1	0,2
<i>Barbatia cavata</i>		1	0,2
		---	---
		668	99,9

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	13,9	Suspensionsfiltrierer	45,8
Semi-In- und Infauna	86,1	Detritusfresser	54,2

Assoziation 24		N	%
<i>*Neocrassina</i> sp.		158	52,3
<i>*Isocyprina minuscula</i>		46	15,2
<i>*Thracia depressa</i>		29	9,6
<i>*Palaeonucula menkii</i>		16	5,3
<i>Grammatodon longipunctatus</i>		14	4,6
<i>Procerithium</i> sp.		9	3,0
<i>Isocyprina implicata</i>		8	2,6
<i>Nucinella birkelundi</i>		7	2,3
<i>Liostrea multififormis</i>		6	2,0
<i>Lingula ovalis</i>		4	1,3
<i>Corbulomima suprajurensis</i>		2	0,7
<i>Entolium corneolum</i>		2	0,7
<i>Mesomiltha concinna</i>		1	0,3
		---	---
		302	99,9

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	5,4	Suspensionsfiltrierer	89,7
Semi-In- und Infauna	94,6	Detritusfresser	9,9
		Chemosymbionten	0,3

Assoziation 25		N	%
<i>*Isocyprina minuscula</i>		687	52,4
<i>*Neocrassina</i> sp.		132	10,1
<i>*Liostrea multififormis</i>		104	7,6
<i>*Lingula ovalis</i>		75	5,2

<i>*Isocyprina implicata</i>	62	4,8
<i>Nucinella birkelundi</i>	37	3,6
<i>Entolium corneolum</i>	32	2,4
<i>Quadrinervus mosensis</i>	29	2,3
<i>Nicaniella extensa</i>	28	2,1
<i>Grammatodon longipunctatus</i>	27	2,0
<i>Parainoceramus</i> sp.	24	1,7
<i>Protocardia morinica</i>	19	1,5
<i>Oxytoma inequivalve</i>	14	1,1
<i>Thracia depressa</i>	12	0,9
<i>Palaeonucula menkii</i>	10	0,8
<i>Corbulomima suprajurensis</i>	8	0,6
<i>Procerithium</i> sp.	4	0,3
<i>Placunopsis radiata</i>	2	0,2
<i>Corbicellopsis</i> cf. <i>unioides</i>	2	0,2
diadematider Seeigel	1	0,1
<i>Barbatia cavata</i>	1	0,1
<i>Discinisca</i> sp.	1	0,1
---	---	---
	1311	100,1

Lebensweise	%	Ernährungsweise	%
Epifauna	13,6	Suspensionsfiltrierer	93,4
Semi-In- und Infauna	86,3	Detritusfresser	6,6

Assoziation 26		N	%
<i>*Nicaniella extensa</i>	1065	50,7	
<i>*Isocyprina minuscula</i>	303	14,4	
<i>*Lingula ovalis</i>	213	10,1	
<i>*Quadrinervus mosensis</i>	165	7,8	
<i>Liostrea multiformis</i>	59	2,8	
<i>Thracia depressa</i>	56	2,7	
<i>Grammatodon longipunctatus</i>	53	2,5	
<i>Isocyprina implicata</i>	40	1,9	
<i>Palaeonucula menkii</i>	36	1,7	
<i>Neocrassina</i> sp.	33	1,6	
<i>Oxytoma inequivalve</i>	25	1,2	
<i>Tetraserpula tetragona</i>	18	0,9	
<i>Corbulomima suprajurensis</i>	11	0,5	
<i>Radulopecten fibrosus</i>	6	0,3	
<i>Deltoideum delta</i>	4	0,2	
<i>Entolium corneolum</i>	3	0,2	
<i>Procerithium</i> sp.	2	0,1	
<i>Protocardia morinica</i>	2	0,1	
<i>Discinisca</i> sp.	2	0,1	
<i>Placunopsis radiata</i>	1	0,1	
<i>Pholadomya aequalis</i>	1	0,1	
<i>Ampullospira</i> sp.	1	0,1	
---	---	---	
	2003	100,1	

Lebensweise		%	Ernährungsweise	%
Epifauna	6,7	Suspensionsfiltrierer	90,3	
Semi-In- und Infauna	93,3	Detritusfresser	9,7	

Assoziation 27		N	%
<i>*Lingula ovalis</i>	119	70,8	
<i>*Discinisca</i> sp.	29	17,9	
<i>Liostrea multiformis</i>	15	8,3	
<i>Ampullospira</i> sp.	2	1,2	
<i>Zeugmatolepas</i> sp.	1	0,6	
<i>Nicaniella extensa</i>	1	0,6	
<i>Procerithium</i> sp.	1	0,6	
---	---	---	
	168	100,0	

Lebensweise		%	Ernährungsweise	%
Epifauna	26,2	Suspensionsfiltrierer	99,2	
Semi-In- und Infauna	73,8	Detritusfresser	1,8	

Assoziation 28		N	%
<i>*Isocyprina minuscula</i>	655	81,2	
<i>Liostrea multiformis</i>	67	8,3	
<i>Isocyprina implicata</i>	26	3,2	
<i>Grammatodon longipunctatus</i>	17	2,1	
<i>Lingula ovalis</i>	12	1,5	
<i>Protocardia morinica</i>	9	1,1	
<i>Quadrinervus mosensis</i>	8	1,0	
<i>Palaeonucula menkii</i>	5	0,6	
<i>Placunopsis radiata</i>	3	0,4	
<i>Barbatia cavata</i>	2	0,2	
<i>Corbulomima suprajurensis</i>	1	0,1	
<i>Neocrassina</i> sp.	1	0,1	
diadematider Seeigel	1	0,1	
---	---	---	
	807	99,9	

Lebensweise		%	Ernährungsweise	%
Epifauna	8,8	Suspensionsfiltrierer	97,8	
Semi-In- und Infauna	91,2	Detritusfresser	2,2	

Vergesellschaftung D		N	%
<i>*Liostrea multiformis</i>	12	100	

Lebensweise		%	Ernährungsweise	%
Pseudoplankton	100	Suspensionsfiltrierer	100	

## 12 Anhang II: Verteilung der Assoziationen und Vergesellschaftungen in Yorkshire

### Verteilung der Assoziationen und Vergesellschaftungen in der Bohrung Eberston

Von - bis (m)	Assoz.	Von - bis (m)	Assoz.	Von - bis (m)	Assoz.
13,00 - 8,00	C	80,60 - 79,80	14	104,70 - 104,45	10
16,00 - 3,00	C	81,00 - 80,60	15	104,85 - 104,70	15
18,00 - 6,00	C	81,45 - 81,00	15	104,95 - 104,85	15
20,50 - 18,00	B	82,00 - 81,45	15	105,20 - 104,95	15
22,50 - 20,50	A	83,15 - 82,00	10	105,55 - 105,20	10
23,20 - 22,50	B	83,80 - 83,15	15	105,68 - 105,55	14
23,80 - 23,20	B	84,45 - 83,80	15	106,00 - 105,72	14
25,20 - 23,80	A	85,05 - 84,70	15	106,20 - 106,00	15
29,60 - 26,60	A	85,40 - 85,05	14	106,35 - 106,20	11
33,20 - 29,60	A	85,65 - 85,45	14	106,48 - 106,40	7
35,20 - 33,20	14	86,05 - 85,65	14	106,61 - 106,52	15
36,20 - 35,70	15	86,90 - 86,20	14	106,80 - 106,61	10
37,60 - 37,20	14	87,50 - 86,95	15	107,15 - 106,80	15
40,42 - 39,40	6	88,00 - 87,50	14	107,45 - 107,35	15
41,30 - 40,42	6	88,55 - 88,00	9	107,70 - 107,45	15
41,90 - 41,40	6	88,95 - 88,55	9	107,90 - 107,70	16
42,42 - 42,15	6	90,30 - 89,40	9	108,05 - 107,90	15
43,42 - 42,42	6	91,00 - 90,75	15	108,20 - 108,05	15
44,90 - 43,42	6	91,55 - 91,10	14	108,80 - 108,80	15
46,10 - 45,10	10	92,00 - 91,55	7	110,65 - 109,65	15
48,00 - 47,22	14	92,32 - 92,00	14	111,30 - 110,65	15
49,00 - 48,00	14	93,15 - 92,55	7	111,65 - 111,30	15
50,00 - 49,00	14	93,70 - 93,15	15	111,95 - 111,65	15
50,40 - 50,00	14	94,05 - 93,83	11	112,15 - 112,05	15
58,67 - 57,67	10	94,64 - 94,20	15	112,65 - 112,15	15
59,20 - 58,67	12	95,20 - 94,70	15	113,30 - 112,65	15
59,65 - 59,20	9	96,20 - 95,20	15	114,40 - 113,65	15
61,78 - 60,65	10	96,35 - 96,20	14	114,80 - 114,40	15
63,92 - 62,92	14	96,55 - 96,45	15	115,65 - 115,30	15
64,45 - 63,92	14	97,20 - 96,55	7	116,85 - 115,65	15
64,92 - 64,45	14	97,40 - 97,20	10	117,85 - 116,85	7
65,50 - 64,92	14	97,90 - 97,50	15	118,85 - 117,85	9
67,00 - 66,60	15	98,20 - 97,90	7	119,37 - 119,00	7
68,00 - 67,50	14	98,35 - 98,20	15	119,85 - 119,37	15
68,50 - 68,00	14	98,80 - 98,35	15	122,70 - 119,85	1
69,00 - 68,50	15	99,20 - 98,80	11	124,70 - 122,70	7
69,70 - 69,00	15	99,65 - 99,20	11	126,70 - 124,70	1
70,00 - 69,70	16	99,80 - 99,65	15	128,10 - 126,70	6
70,50 - 70,00	14	99,90 - 99,80	7	129,80 - 128,10	1
71,00 - 70,50	15	100,07 - 99,98	15	132,50 - 129,80	1
71,60 - 71,60	15	100,20 - 100,07	10	133,80 - 132,50	15
72,05 - 71,60	14	100,98 - 100,50	10	135,30 - 133,80	1
72,45 - 72,05	14	101,20 - 100,98	15	137,64 - 135,65	1
72,98 - 72,70	16	101,50 - 101,35	15	139,92 - 137,95	9
73,50 - 73,00	14	101,80 - 101,50	10	140,58 - 140,05	10
74,00 - 73,50	15	101,95 - 101,80	11	141,30 - 140,73	14
74,50 - 74,00	15	102,10 - 101,95	15	141,96 - 141,44	14
75,00 - 74,50	14	102,40 - 102,10	15	142,53 - 142,06	14
75,70 - 75,00	14	102,65 - 102,40	15	143,35 - 142,70	15
76,00 - 75,80	15	102,85 - 102,77	14	143,95 - 143,60	14
76,50 - 76,00	15	103,07 - 102,85	15	145,70 - 144,25	15
77,00 - 76,50	15	103,35 - 103,07	15	146,50 - 145,70	14
77,50 - 77,00	15	103,45 - 103,35	7	147,70 - 146,50	15
78,30 - 77,50	14	103,85 - 103,45	11	148,55 - 147,70	15
79,00 - 78,30	15	104,20 - 103,85	15	149,55 - 148,60	14
79,80 - 79,00	14	104,45 - 104,20	10	150,14 - 149,75	15

150,70	-	150,50	15	184,90	-	184,80	*	205,43	-	205,16	11
151,90	-	150,70	15	185,40			17	205,60	-	205,43	2
152,60	-	152,28	14	185,50	-	185,40	*	205,90	-	205,60	4
153,14	-	152,60	9	185,70			17	206,79	-	206,30	4
153,73	-	153,30	7	185,80			17	206,80			17
155,27	-	154,40	8	185,95	-	185,80	12	207,05	-	206,80	4
156,00	-	155,45	8	186,53	-	186,40	4	208,05	-	207,05	4
156,70	-	156,50	10	187,10	-	186,85	16	209,05	-	208,05	11
157,85	-	157,40	7	187,65	-	187,55	16	209,30			17
159,04	-	158,70	1	188,00	-	187,65	5	209,70			17
159,25	-	159,15	11	188,25	-	188,00	8	209,70	-	209,60	2
161,45	-	161,37	11	188,83	-	188,65	12	210,05	-	209,71	2
162,75	-	162,14	11	189,70	-	188,83	9	210,37	-	210,05	2
162,90	-	162,80	11	189,70			17	210,38			17
163,50	-	163,10	11	190,00	-	189,70	9	211,15	-	210,38	2
164,25	-	163,64	11	190,40	-	190,00	4	211,50			17
164,45	-	164,25	13	190,40			17	212,40	-	211,50	2
165,05	-	164,90	6	191,00	-	190,40	4	212,50	-	212,40	11
166,08	-	165,14	11	191,00			17	214,30	-	212,50	2
166,40	-	166,16	13	191,65	-	191,00	*	214,95	-	214,30	2
166,90	-	166,40	13	191,70			17	215,30	-	215,00	2
167,30	-	166,90	1	192,00	-	191,70	4	216,00	-	215,30	3
167,60	-	167,30	1	192,45	-	192,20	11	217,10	-	216,30	4
167,98	-	167,60	9	193,00	-	192,45	4	217,30	-	217,10	4
168,12	-	168,02	4	195,44	-	195,15	9	217,60	-	217,40	3
168,68	-	168,30	11	195,70	-	195,45	4	218,30	-	217,60	16
169,45	-	169,30	9	195,70			17	219,00	-	218,60	12
170,20	-	169,50	15	196,05	-	195,70	4	220,00	-	219,00	3
170,45	-	170,20	14	196,65			17	221,00	-	220,00	3
171,05	-	170,55	14	196,65	-	196,15	7	222,00	-	221,00	3
171,50	-	171,15	12	197,00	-	196,65	7	222,50	-	222,00	3
171,85	-	171,75	15	197,25			17	222,80	-	222,50	3
172,16	-	171,90	12	197,50	-	197,25	4	223,00	-	222,90	5
172,45	-	172,31	9	197,50			17	223,20	-	223,00	5
172,45			17	197,60	-	197,50	4	223,40	-	223,20	5
173,00	-	172,45	9	197,60			17	224,05	-	223,40	4
173,45	-	173,00	12	198,00	-	197,60	4	224,80	-	224,05	5
174,00	-	173,45	12	198,00			17	226,10	-	225,10	9
174,00			17	198,20	-	198,08	5	227,00	-	226,10	5
174,45	-	174,00	15	198,20			17	227,70	-	227,00	5
174,50			17	198,40	-	198,20	5	228,00	-	227,70	11
175,00	-	174,50	8	198,40			17	229,10	-	228,46	3
175,50	-	175,15	9	198,80	-	198,40	5	229,30	-	229,10	5
175,50	-	174,00	12	198,80			17	229,90	-	229,55	5
176,00	-	175,50	9	199,08	-	198,80	10	230,70	-	230,30	3
176,50	-	176,00	8	199,25			17	231,10	-	230,90	5
176,50			17	199,25	-	199,08	10	231,65	-	230,10	3
177,50	-	176,50	9	199,69	-	199,56	4	232,65	-	231,65	3
178,20	-	177,50	1	199,70			17	232,80	-	232,65	3
179,24	-	178,50	5	200,15	-	199,70	4	233,30	-	233,00	5
180,30	-	179,80	15	200,30			17	233,70	-	233,30	8
181,30			17	201,15	-	200,30	14	234,10	-	233,70	5
181,50	-	181,30	5	201,60	-	201,15	9	234,50	-	234,10	9
182,00			17	202,15	-	201,60	9	235,35	-	234,50	5
182,20	-	182,00	16	203,12	-	202,15	10	236,10	-	235,35	5
182,60	-	182,20	5	203,14			17	236,52	-	236,10	5
182,75	-	182,60	12	203,75	-	203,14	10	237,00	-	236,53	9
182,92			17	204,55	-	203,75	12	237,15	-	237,00	10
183,40			17	204,85	-	204,55	4	237,45	-	237,30	10
183,60	-	183,40	8	205,16	-	204,85	4				








## Verteilung der Assoziationen und Vergesellschaftungen in der Bohrung Reighton

Von - bis (m)	Assoz.	Von - bis (m)	Assoz.	Von - bis (m)	Assoz.
148,40 - 148,00	28	168,05 - 167,10	21	194,95 - 194,00	19
148,60 - 148,40	28	169,05 - 168,05	26	195,85 - 194,95	19
149,10 - 148,60	25	169,81 - 169,05	25	196,75 - 195,85	20
149,40 - 149,20	25	170,66 - 169,81	19	197,70 - 196,75	25
149,60 - 149,40	25	171,57 - 170,66	19	198,65 - 197,70	25
149,85 - 149,60	28	172,49 - 171,57	21	199,65 - 198,65	25
150,30 - 149,85	21	173,43 - 172,49	25	200,65 - 199,65	19
150,80 - 150,30	21	174,00 - 173,40	25	202,20 - 200,65	19
151,25 - 150,80	25	174,40 - 174,00	25	202,75 - 202,20	19
151,75 - 151,25	26	174,60 - 174,40	27	203,75 - 202,75	19
152,25 - 151,75	21	175,10 - 175,05	27	205,00 - 203,75	19
152,70 - 152,25	26	175,50 - 175,45	27	206,30 - 205,00	19
153,10 - 152,70	26	175,90 - 175,60	25	207,15 - 206,30	22
153,60 - 153,10	26	176,40 - 175,90	25	207,35 - 207,15	19
154,10 - 153,60	26	176,80 - 176,40	25	207,65 - 207,35	19
154,60 - 154,10	26	177,70 - 176,80	24	209,10 - 208,04	19
155,00 - 154,60	26	178,50 - 177,70	24	209,64 - 209,10	22
155,50 - 155,00	26	178,80 - 178,50	25	210,40 - 209,65	20
156,00 - 155,50	26	179,30 - 178,80	24	211,00 - 210,40	19
156,20 - 156,00	26	179,60 - 179,30	25	211,50 - 211,00	22
156,35 - 156,20	26	179,75 - 179,60	25	212,45 - 211,50	22
156,50 - 156,35	26	180,00 - 179,75	21	213,25 - 212,45	22
156,80 - 156,50	26	180,30 - 180,10	25	214,05 - 213,25	22
157,00 - 156,80	26	180,50 - 180,30	24	214,95 - 214,05	22
157,80 - 157,40	25	181,00 - 180,50	19	215,38 - 214,95	22
158,70 - 157,80	21	181,20 - 181,00	19	215,40 - 215,38	18
159,10 - 158,70	28	181,60 - 181,20	19	215,76 - 215,40	22
159,40 - 159,10	28	182,20 - 181,60	19	215,78 - 215,76	18
159,60 - 159,40	28	182,55 - 182,20	19	216,36 - 215,78	22
160,00 - 159,60	25	183,40 - 182,55	23	216,38 - 216,36	18
160,90 - 160,00	25	184,40 - 183,40	19	217,80 - 216,38	22
161,30 - 161,10	28	185,00 - 184,40	26	218,60 - 217,80	19
162,00 - 161,70	28	185,80 - 185,00	26	220,15 - 218,60	22
163,00 - 162,00	26	186,30 - 185,80	21	220,55 - 220,15	20
164,00 - 163,00	25	186,80 - 186,30	21	221,15 - 220,55	19
164,30 - 164,00	26	187,30 - 186,80	26	221,50 - 221,15	22
164,70 - 164,55	26	188,05 - 187,30	23	222,24 - 221,50	19
164,90 - 164,70	21	189,05 - 188,05	19	222,25 - 222,24	18
165,20 - 164,90	21	190,05 - 189,05	23	222,68 - 222,25	19
165,40 - 165,20	21	191,05 - 190,05	23	222,70 - 222,68	18
165,80 - 165,40	21	192,00 - 191,05	23	223,10 - 222,70	21
166,25 - 165,80	21	193,00 - 192,00	23	223,15 - 223,10	18
167,10 - 166,50	26	194,00 - 193,00	23	223,45 - 223,15	21

### 13 Anhang III: Profilgesamtübersichten der Bohrungen Eberston und Reighton

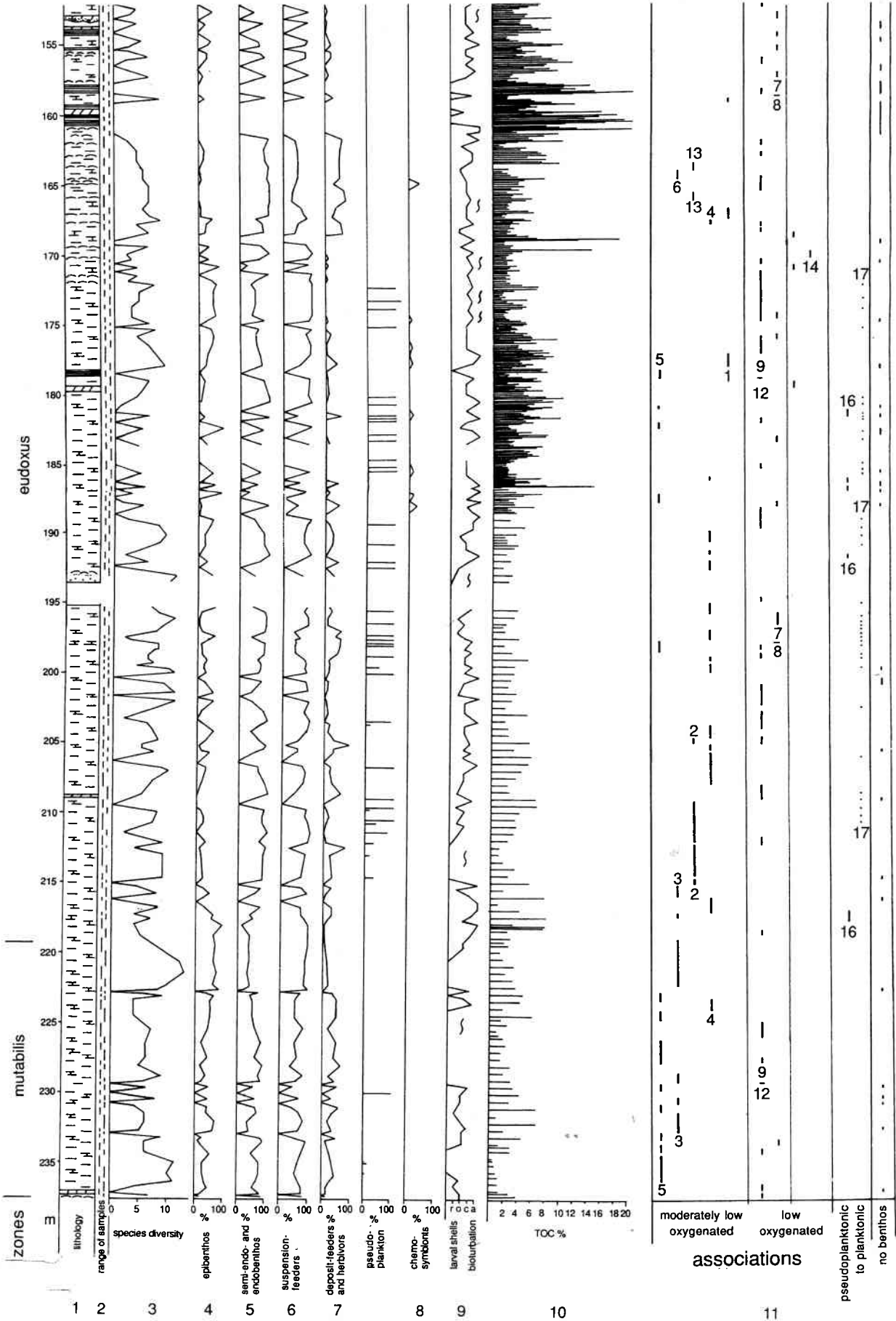
Die Profilgesamtübersicht stellt in kompakter Form die aus den Bohrungen gewonnenen Daten zusammen. Neben der Zonengliederung (nach J. R. GEYSSANT in: HERBIN et al. 1991) und der Bohrteufe sind 11 weitere Kolumnen angegeben.

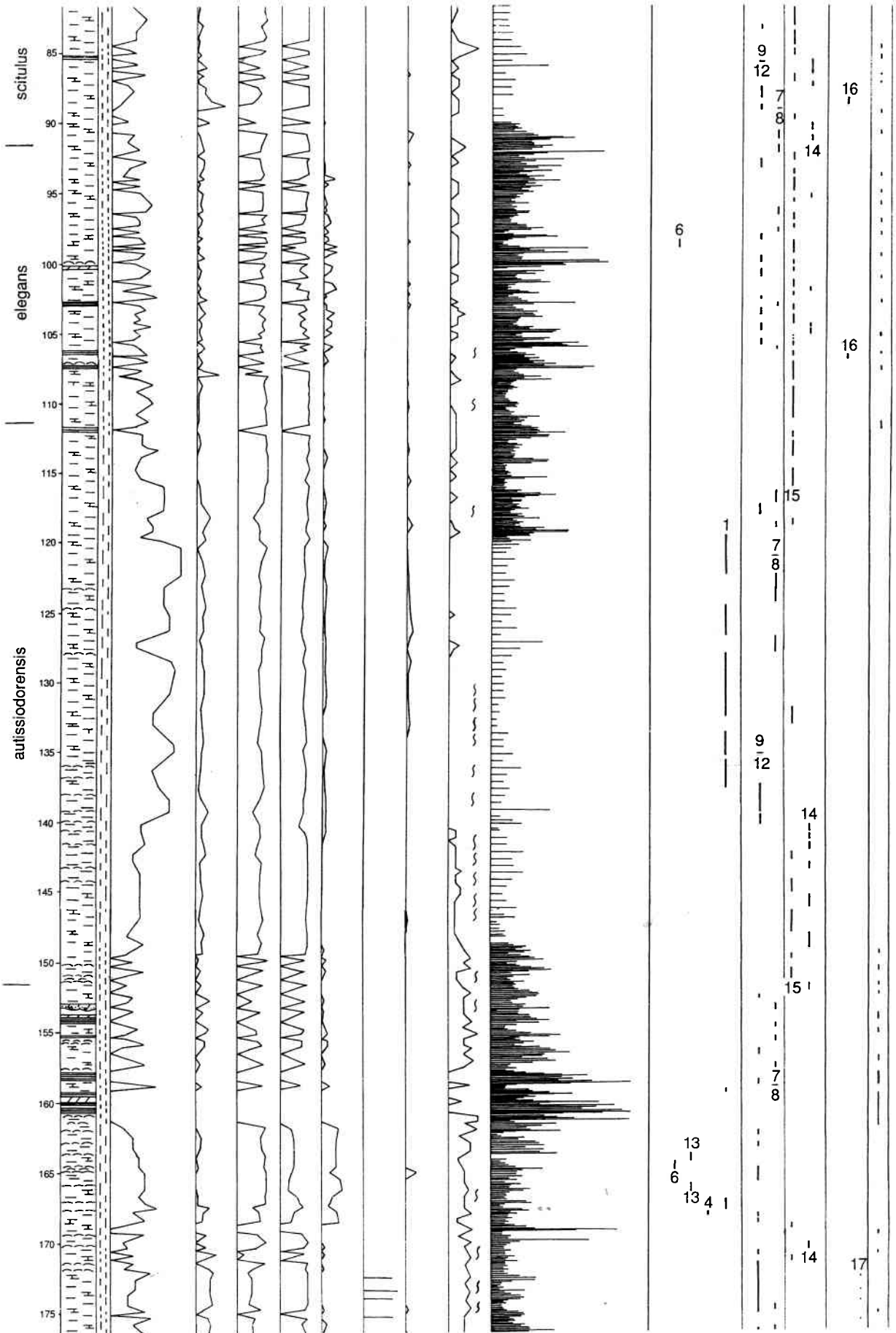
- **Kolumne 1** gibt die Lithologie wieder:

	Ton		Kalk		Dolomit/Siederit
	Tempestit		Schill- und Bruchschillkonzentrationen		
	Coccolithenkalke		Algenit		

- **Kolumne 2** gibt die Mächtigkeit der einzelnen Probenhorizonte an.
- Die **Kolumnen 3 bis 9** enthalten die Daten für die einzelnen Benthosproben:
  - Kolumne 3 die Artendiversität;
  - Kolumne 4 bis 5 die Lebensweise (4: Epibenthos; 5: Semi-Endobenthos und Endobenthos);
  - Kolumne 6 bis 8 die Ernährungsweise (6: Suspensionsfiltrierer; 7: Detritusfresser und Herbivora; 8: Chemosymbionten);
  - Kolumne 9 gibt die Verbreitung und semiquantitative Häufigkeit der Larvalschalen (r = selten; o = vorkommend; c = häufig; a = massenhaft), bzw. das Auftreten von Bioturbation an.
- **Kolumne 10** gibt die von der Gruppe YORKIM am Institut Français du Pétrole (Rueil-Malmaison) ermittelten TOC-Werte (HERBIN et al. 1991).
- In **Kolumne 11** sind die Benthosfaunenassoziationen, ihre Verteilung über das Bohrprofil und die daraus rekonstruierten Sauerstoffwerte im Benthosmilieu angegeben.







EBBERSTON BOROHOLE YORKSHIRE E-ENGLAND

