Geol. Bl. NO-Bayern	47 (1997)	Heft 1-4	Seite 99-116	Erlangen Juli 1997

Festschrift für Prof. Dr. J. Th. Groiß

Biostratigraphische und biogeographische Beziehungen der süddeutschen Oberjura-Ostracoden: Parallelen zu paläogeographischen und paläoklimatischen Entwicklungen

Von Michael E. **Schudack** und Ulla **Schudack**

Mit 5 Abbildungen im Text

Zusammenfassung

Im süddeutschen Oberjura nehmen vom Oxfordium (17 Arten) über das Kimmeridgium (20 Arten) bis zum Tithonium (23 Arten) Zahl und Kurzlebigkeit flachmariner Ostracodenarten zu. Diese Trends verlaufen parallel zu einer in Mitteleuropa zu beobachtenden Differenzierung der Ostracoden-Biogeographie und einer Südwanderung zahlreicher Arten (vor allem der Warmwasseranzeiger), welche durch paläogeographische Differenzierungen und Vordringen kälterer Wassermassen von Norden bedingt sind. Reichweitenverschiebungen der meisten Arten zwischen Norddeutschland (Kimmeridgium) und Süddeutschland (Tithonium) verhindern eine gemeinsame Ostracodenstratigraphie.

Summary

In the Upper Jurassic of Southern Germany, simple species diversity and shortness of stratigraphical ranges of shallow marine ostracods are increased from the Oxfordian (17 species) to the Kimmeridgian (20 species) and Tithonian (23 species). These trends parallel a general differentiation of ostracod biogeography and southward migration of numerous species (mainly warm water taxa) in Central Europe, both caused by increased paleogeographical

Anschriften der Verfasser: Dr. M. E. Schudack, Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Domstraße 5, D-06108 Halle (Saale). Dr. U. Schudack, Freie Universität Berlin, Institut für Paläontologie, Malteserstraße 74-100, Haus D, D-12249 Berlin

differentiations and cold-water influxes from the north. Different stratigraphical ranges of most taxa in Northern (Kimmeridgian) and Southern Germany (Tithonian) hinder ostracod-based correlations between these two areas.

Einleitung

Im Verlaufe des Oberjura fanden in Europa einschneidende Veränderungen der Paläogeographie, der Paläoklimate und der ozeanographischen Strömungssysteme statt. Diese miteinander gekoppelten Vorgänge finden ihre plattentektonische Ursache zum Teil in der nun allmählich einsetzenden Öffnung des Proto-Nordatlantik, welche durch erste ozeanische Sedimente im Biskaya-Graben und seinen nordwärtigen Verlängerungen (Abb.1) nachgewiesen ist (u.a. ZIEGLER 1988). Die hiermit in Verbindung stehenden Entwicklungen in der Biogeographie flachmariner Ostracodenfaunen in Mittel- und Westeuropa (Kernarbeitsgebiet in Abb.1) sind seit einigen Jahren ein Hauptuntersuchungsthema unserer Arbeitsgruppe (SCHUDACK & SCHUDACK 1995a,b,1996). Als Anwendungen unserer biogeographischen Analysen werden Rückschlüsse auf die obengenannten geologischen Fragestellungen angestrebt.

Obwohl schon GLASHOFF (1964) sich mit der Ostracoden-Biogeographie des Oxfordium und CHRISTENSEN & KILENYI (1970) mit jener des Kimmeridgian sensu anglico (also des Kimmeridgium und Tithonium p.p.) befaßt haben, sind unsere Ergebnisse vor allem in Details nur teilweise mit denen dieser Arbeiten vergleichbar, da sich sowohl Datenbasis als auch Analysemethodik z.T. erheblich von diesen unterscheiden. Eine erste Gesamtanalyse wurde mit Hilfe einer umfassenden Datenbank, vor allem auf Basis der Arbeit von SCHUDACK,U. (1994) und den damit verbundenen Synonymielisten und Vergleichsuntersuchungen, erstellt (SCHUDACK & SCHUDACK 1995a). Hierbei bestätigte sich der bereits früher vermutete generelle Trend einer zunehmenden Differenzierung der Biogeographie marin-brackischer Flachwasserostracoden in Mittel- und Nordwesteuropa von einer relativ einheitlichen Fauna im Oxfordium über eine beginnende Differenzierung in zwei Subprovinzen im Kimmeridgium bis hin zum Tithonium mit seinen drei bis vier Subprovinzen. Die Faunenbeziehungen zwischen diesen Einzelgebieten nahmen im Verlaufe des Oberjura ab, die Endemismen generell zu. Als Erklärung für diese Vorgänge wurde eine Kombination aus verschiedensten Faktoren wie Klimaentwicklung, Meeresspiegelrückzug, Entstehung physikalischer Barrieren und Änderungen im ozeanischen Strömungssystem angenommen (op.cit.). Auf diese Faktoren wird im Folgenden noch einzugehen sein.

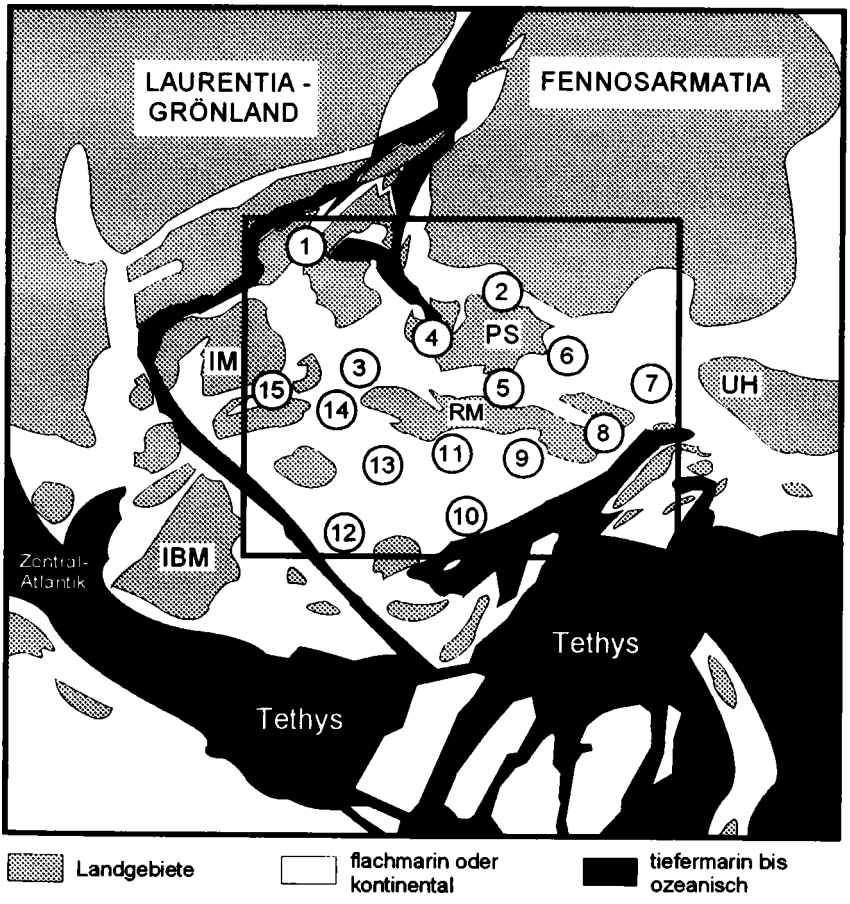


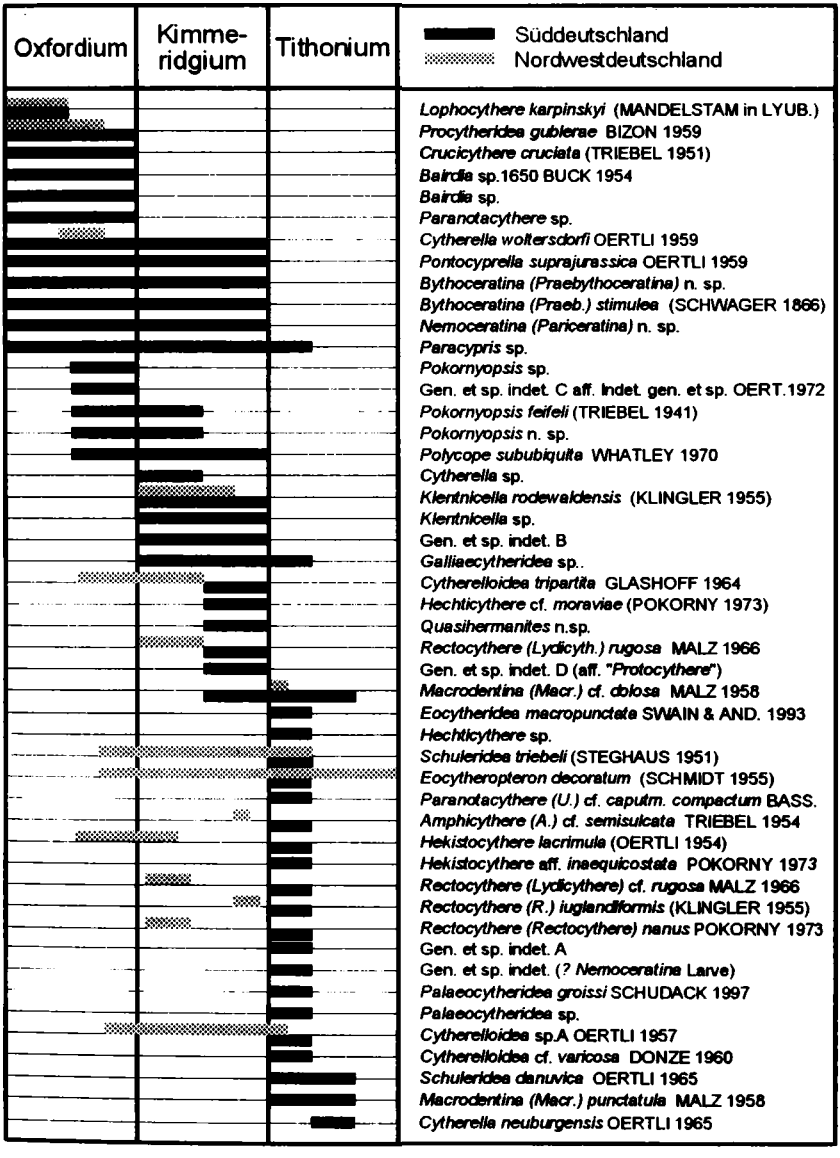
Abb. 1: Paläogeographische und plattentektonische Situation Europas im Oberjura, vereinfacht nach ZIEGLER (1988), mit Lage des Untersuchungsgebietes (9) und der biogeographischen Vergleichsregionen (1-8,10-15) im Kerngebiet der Arbeitsgruppe (Rechteck). 1 = Schottland, 2 = Dänische Straße, 3 = Ostengland, 4 = Holland-Graben, 5 = Niedersächsisches Becken, 6 = Ostseebecken, 7 = Zentralpolen, 8 = Mähren, 9 = Süddeutschland, 10 = Schweizer Jura, 11 = Lothringen, 12 = Aquitanisches Becken, 13 = Pariser Becken, 14 = Südengland, 15 = Keltisches und Fastnet-Becken. IM = Irisches Massiv, IBM = Iberische Meseta, PS = Pompeckjsche Schwelle, RM = Rheinische Masse, UH = Ukrainisches Hoch.

Allerdings wurde bei unseren Analysen auch bald der äußerst unterschiedliche Kenntnisstand über die Oberjura-Ostracodenfaunen in den einzelnen biogeographischen Vergleichsgebieten (Abb.1) deutlich. Eine der größten Kenntnislücken betraf hierbei erstaunlicherweise den süddeutschen Oberjura (Nr.9 in Abb.1), dessen Ostracodenfaunen mit wenigen Ausnahmen (GLASHOFF 1964, OERTLI 1965) bisher nicht detailliert bearbeitet wurden. Der Grund hierfür ist sicherlich in der im Gegensatz etwa zum Niedersächsischen Becken ausreichenden Verfügbarkeit von Ammoniten für stratigraphische Zwecke zu suchen. Diese Kenntnislücke konnte nun zumindest ansatzweise durch einen von uns geschlossen werden (SCHUDACK,U. 1997a). In die hier vorgestellten biostratigraphischen und biogeographischen Vergleiche und Rückschlüsse gehen darüberhinaus noch unveröffentlichte systematische Detailuntersuchungen an Oberjura-Ostracoden aus Mähren und Nordostdeutschland ein (SCHUDACK,U. 1997b).

Durch die erstmalige Erfassung der süddeutschen Oberjura-Ostracoden und ihrer grobstratigraphischen Verbreitung konnten Antworten auf folgende Fragen erhofft werden: (1) Wie sind die biogeographischen Beziehungen zwischen Süddeutschland und den Vergleichsgebieten in Mittel- und Nordwesteuropa (siehe Abb.1) für die drei Stufen des Oberjura ? (2) Wie passen sich die Faunen in die von SCHUDACK & SCHUDACK (1995a) erarbeiteten biogeographischen Muster (Subprovinzen) ein ? (3) Läßt sich eine von Zentralpolen über Mähren und Süddeutschland bis in den Schweizer Jura verlaufende subtethyale Subprovinz für das Tithonium bestätigen ? (4) Lassen sich einige oder mehrere der von KLINGLER et al. (1962) und SCHUDACK,U. (1994) für Nordwestdeutschland erarbeiteten Lokalzonen durch gemeinsames Vorkommen kennzeichnender Ostracodenarten mit Hilfe der reichhaltigen süddeutschen Ammonitenfauna kalibrieren ? (5) Welche Aussagen sind zum noch umstrittenen Alter der unteren Klentnice-Formation in dem sich an biogeographischer Schlüsselposi-

>>>

Abb. 2: Verbreitung der untersuchten Ostracoden im Oberjura von Süddeutschland (schwarze Balken), verändert und erweitert nach SCHUDACK,U. (i.Vb.). Das stratigraphische Raster ist dem Arbeitsziel und der Materialherkunft entsprechend nur sehr grob gewählt. Zum Vergleich sind die nordwestdeutschen Reichweiten auch dort vorkommender Arten nach SCHUDACK,U. (1994) dargestellt (graue Balken). Zur Auswahl der für diese Tabelle herangezogenen Datenbasis siehe Erläuterungen im Text.


Oxfordium
Kimme-
ridgium
Tithonium
Süddeutschland
Nordwestdeutschland
Lophocythere karpinskyi (MANDELSTAM in LYUB.)
Procytheridea gubler ae BIZON 1959
Crucicythere cruciata (TRIEBEL 1951)
Bairdia sp.1650 BUCK 1954
Bairdia sp.
Paranotacythere sp.
Cytherella woltersdorfi OERTLI 1959
Pontocyprella suprajurassica OERTLI 1959
Bythoceratina (Praebythoceratina) n. sp.
Bythoceratina (Praeb.) stimulea (SCHWAGER 1866)
Nemoceratina (Pariceratina) n. sp.
Paracypris sp.
Pokornyopsis sp.
Gen. et sp. indet. C aff. indet. gen. et sp. OERT.1972
Pokornyopsis feifeli (TRIEBEL 1941)
Pokornyopsis n. sp.
Polycope sububiquita WHATLEY 1970
Cytherella sp.
Klentnicella rodewaldensis (KLINGLER 1955)
Klentnicella sp.
Gen. et sp. indet. B
Galliaecytheridea sp..
Cytherelloidea tripartita GLASHOFF 1964
Hechticythere cf. moraviae (POKORNY 1973)
Quasihermanites n.sp.
Rectocythere (Lydicyth.) rugosa MALZ 1966
Gen. et sp. indet. D (aff. "Protocythere")
Macrodentina (Macr.) cf. dolosa MALZ 1958
Eocytheridea macropunctata SWAIN & AND. 1993
Hechticythere sp.
Schuleridea triebeli (STEGHAUS 1951)
Eocytheropteron decoratum (SCHMIDT 1955)
Paranotacythere (U.) cf. caputm. compactum BASS.
Amphicythere (A.) cf. semisulcata TRIEBEL 1954
Hekistocythere lacrimula (OERTLI 1954)
Hekistocythere aff. inaequicostata POKORNY 1973
Rectocythere (Lydicythere) cf. rugosa MALZ 1966
Rectocythere (R.) iuglandiformis (KLINGLER 1955)
Rectocythere (Rectocythere) nanus POKORNY 1973
Gen. et sp. indet. A
Gen. et sp. indet. (? Nemoceratina Larve)
Palaeocytheridea groissi SCHUDACK 1997
Palaeocytheridea sp.
Cytherelloidea sp.A OERTLI 1957
Cytherelloidea cf. varicosa DONZE 1960
Schuleridea danuvica OERTLI 1965
Macrodentina (Macr.) punctatula MALZ 1958
Cytherella neuburgensis OERTLI 1965

tion befindendenmährischen Jura möglich ? Antworten auf diese Fragen und ihre Interpretation im überregionalen paläogeographischen und paläoklimatischen Zusammenhang sollen im Folgenden kurz skizziert werden.

Die süddeutschen Oberjura-Ostracoden: Bestandsaufname und Stratigraphie

Die hier vorgelegte erste Bestandsaufnahme der süddeutschen Oberjura-Ostracoden ergibt 48 Arten aus 19 Gattungen, darunter 22 Arten in offener Nomenklatur. Die Arten sind in ihrer zeitlichen Verbreitung auf Abb. 2 in einer Tabelle zusammengefaßt, wobei das stratigraphische Raster dem Arbeitsziel und der Materialherkunft entsprechend nur sehr grob gewählt ist. Die Tabelle beinhaltet nur die selbst untersuchten Taxa sowie wenige zusätzliche, aufgrund ausreichender Bebilderung und Beschreibung nachvollziehbare und im Belegmaterial überprüfte, aber noch nicht selbst angetroffene Vorkommen aus LUTZE (1960) und OERTLI (1965), nicht jedoch nicht nachprüfbare Artnennungen aus Faunenlisten bei KLINGLER et al. (1962) und vor allem GLASHOFF (1964). Die in letztgenannter Arbeit aufgeführten und hier nicht berücksichtigten Arten fanden sich auch nicht GLASHOFFS Belegmaterial, so daß ihr tatsächliches Vorkommen in Süddeutschland sehr in Zweifel gezogen werden muß und entsprechend hier nicht berücksichtigt wird. Abbildungen und Beschreibungen (mit fünf neuen Arten) sowie Angaben zu Herkunft und Verbleib des Materials finden sich bei SCHUDACK,U. (1997a, b).

Die vorgelegte Faunenliste ist sicherlich noch nicht vollständig und wird in naher Zukunft bei unseren weiter laufenden Materialbearbeitungen (neue Probennahmen im Gelände sowie Bearbeitung von Bohrmaterial des Geologischen Landesamtes von Baden-Württemberg) weiter zu vervollständigen sein. Dennoch läßt auch schon der jetzige Bearbeitungsstand eine Vielzahl von über die reine Taxonomie hinausgehenden Aussagen zu. So nimmt z.B. die derzeit bekannte Artenzahl pro Stufe im Verlaufe des Oberjura deutlich zu (Abb.2): von 17 Arten (einschließlich derer in offener Nomenklatur) im Oxfordium über 20 Arten im Kimmeridigium bis hin zu 23 Arten im Tithonium. Diese Zahlen sind nicht zu verwechseln mit den jeweils für Süddeutschland aufgeführten Artenzahlen auf den Abb.3-5, denn auf diesen sind nur die sicher artlich zu bestimmenden Funde sowie diesen ähnliche cf.- und aff.-Formen berücksichtigt (Erläuterungen siehe dort). Auch auf dieser Basis ergibt sich jedoch eine Artenzunahme mit der Zeit (Oxfordium 11, Kimmeridgium 14, Tithonium 16), so daß als genereller Trend auch für spätere biogeographische Interpretationen

eine im Verlaufe des Oberjura steigende Artenzahl der Ostracoden in Süddeutschland festzuhalten ist. Über diese 'simple species diversity' hinausgehende Diversitätsberechnungen ('eveness' usw.) waren aufgrund der dafür ungeeigneten Probengrundlage (zumeist bereits ausgelesene und vorsortierte Faunen in Franke-Zellen) nicht möglich.

Als zweiter Trend läßt sich eine generelle Zunahme der Kurzlebigkeit der Arten im Zeitverlauf feststellen (Abb. 2), wobei besonders diese Aussage aufgrund des möglicherweise noch lückenhaften Forschungsstandes vorsichtig formuliert werden muß. Es wird jedoch immer deutlicher, daß unter den in Süddeutschland im Oxfordium angetroffenen Arten die meisten hier entweder auch schon im Dogger oder noch im Kimmeridgium vorkommen, also sehr langlebig sind. Für die süddeutschen Kimmeridgium-Arten gilt dies nur noch in eingeschränktem Maße, es sind bereits 9 von 20 Arten auf diese Stufe beschränkt. Die Arten des Tithonium hingegen sind eher kurzlebig: Fast alle Arten (20 von 23) kommen zumindest in Süddeutschland nur in dieser relativ engen Zeitscheibe (Unter- bis Mittel-Tithonium, zumeist nur Unter-Tithonium) vor, wobei allerdings ihre jeweilige stratigraphische Obergrenze (LAD) sicherlich auch faziell bzw. durch das generelle Aussetzen der erhaltenen marinen Ablagerungen im Mittel-Tithonium bedingt ist.

Zur Frage der stratigraphischen Vergleichbarkeit der süddeutschen Ostracodenfaunen mit denen in Nordwestdeutschland ergab sich leider eine äußerst negative Übereinstimmung: Es fanden sich nur jeweils drei gemeinsame Arten im Oxfordium und Kimmeridgium und vier gleiche Arten im Tithonium (Abb. 2), einschließlich der Gleichsetzung einer cf.-Form mit ihrer Nominalart (*Macrodentina dolosa*). Die Ursache für diese geringe Übereinstimmung liegt sicherlich nicht hauptsächlich in faziellen Unterschieden, die in vielen Fällen für die fossilen Lebensräume vieler der angetroffenen Ostracodenarten weniger evident sind, als es der erste Eindruck der Gesteine vermuten lassen mag. Man bedenke in diesem Zusammenhang auch die enorme absolute Dauer der jeweils für die Vergleiche herangezogenen Zeitscheiben (Stufen) und die damit verbundene jeweilige Faziesvielfalt, die sicherlich in jeder Stufe und in jedem der beiden verglichenen Gebiete die meisten grundsätzlichen Biotoptypen zur Verfügung stellt. In dieser fakultativen (und größtenteils verwirklichten) Biotopvielfalt ist zweifellos, bei allen sonst zu akzeptierenden Nachteilen, auch ein großer Vorteil sehr grob gefaßter Zeitscheiben und ihres 'time averaging'-Effektes für eine kleine Zahl bestimmter biogeographischer, paläoklimatologischer und anderer übergeordneter Fragestellungen zu sehen. Stattdessen werden diese Faunenunterschiede von uns in

größerem biogeographischen Rahmen gedeutet, vor allem auch im Zusammenhang mit unterschiedlichen Wassertemperaturen (siehe nächstes Kapitel).

Somit ist es unmöglich, für Nordwestdeutschland erarbeitete Lokalzonen, wie erhofft, durch gemeinsames Vorkommen kennzeichnender Ostracodenarten mit Hilfe der süddeutschen Ammonitenfauna zu kalibrieren. Vielmehr ist eine Reichweitenverschiebung zahlreicher Arten festzustellen (Abb.2): Von den 15 im Oberjura beider Gebiete gemeinsam auftretenden Arten zeigen allein 12 (selbst unter Berücksichtigung der in dieser Arbeit für Süddeutschland gewählten gröberen stratigraphischen Untergliederung mindestens 10) einen in Norddeutschland früheren Ersteinsatz (FAD) und/oder ein früheres regionales Aussterben (LAD). Besonders deutlich und auf Abb.2 sehr augenfällig ist dieses Phänomen bei den Arten des süddeutschen Tithonium, die fast alle bei gemeinsamem Vorkommen auch in Nordwestdeutschland dort schon oder sogar ausschließlich im Kimmeridgium anzutreffen sind (SCHUDACK,U. 1994). Trotz der großen Armut an Ammoniten im dortigen Oberjura sind deren wenige Funde ja immerhin kennzeichnend genug, um zumindest in groben Zügen deren Korrelation mit der internationalen Stufengliederung zuzulassen (GRAMANN et al. 1997) und somit diese stratigraphischen Vergleiche abzusichern.

Ähnliche Tendenzen, aus Platzgründen hier nicht dargestellt, ergeben sich bei direkten Vergleichen z.B. mit dem Pariser Becken oder mit Nordostdeutschland. Als dritter aus der stratigraphischen Verbreitung der Arten abzuleitender und biogeographisch zu interpretierender Trend (siehe unten) hat also offenbar vom Kimmeridgium in das Tithonium, in schwächerer Form auch schon vom Oxfordium in das Kimmeridgium hinein eine Südwanderung vieler mariner Flachwasserostracoden in Mitteleuropa stattgefunden.

Auch zur angesprochenen Frage des noch umstrittenen Alters der unteren Klentnice-Formation im mährischen Jura (Nr.8 in Abb.1, sehr wichtig für die biogeographische Gesamtinterpretation, siehe nächstes Kapitel) lassen die neuen Daten über die süddeutschen Ostracoden-Reichweiten im Zusammenhang mit bereits bekannten Daten aus Nordwestdeutschland und aktuellen, noch unpublizierten Ergebnissen aus Nordostdeutschland (SCHUDACK,U. 1997b) recht eindeutige Aussagen zu. Von POKORNY (1973) wurde den reichen Ostracodenfaunen dieser Schichten ein Tithonium-Alter zugesprochen. Diese Faunen sind, obwohl den süddeutschen biogeographisch eng benachbart, offenbar recht eigenständig. Durch Ammoniten ist zwar ein Tithonium-Alter der höheren Klentnice-Formation eindeutig belegt, jedoch darf dieses nicht einfach auf die ostracodenführenden, aber amonitenfreien Schichten ihres unteren Abschnittes übertragen werden.

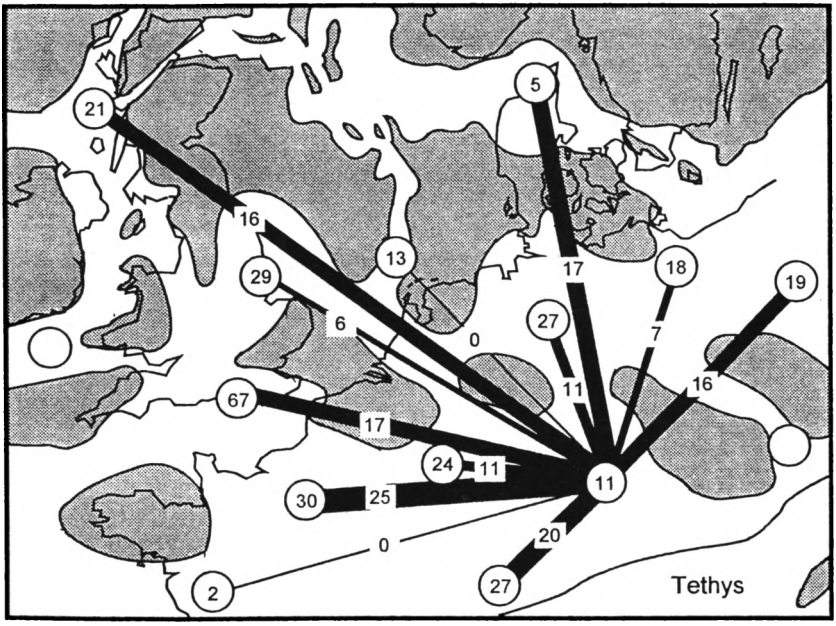


Abb. 3: Faunenbeziehungen zwischen Süddeutschland und Vergleichsgebieten im Oxfordium. Ziffern in Kreisen = Artenzahlen in Einzelgebieten. Ziffern auf Linien = Durchschnittswerte aus je fünf errechneten Ähnlichkeitsindizes. Detaillierte Erläuterungen hierzu und zur Datenbasis im Text. Landgebiete grau. Paläogeographie vereinfacht nach ZIEGLER (1990).

So nahmen andere Autoren (z.B. GRAMANN & LUPPOLD 1991), analog zu früheren Vermutungen seitens der Foraminiferenstratigraphie, stattdessen ein Kimmeridgium-Alter für diese Faunen an. Diese Einstufung gewinnt nunmehr an Wahrscheinlichkeit: Fast alle Ostracodenarten, die sowohl in Mähren (Nr. 8 in Abb.1) als auch in einem der stratigraphisch besser eingestuften Nachbargebiete (Nr.5,6,9 in Abb.1) gemeinsam vorkommen, treten dort im Kimmeridgium, nicht aber im Tithonium auf. Liesse sich dieses Phänomen im Vergleich mit Norddeutschland noch durch die oben geschilderte Südwanderung der Faunen erklären, so gilt dies doch nicht für den direkten Vergleich mit dem ebenfalls der Tethys unmittelbar benachbarten Süddeutschland: Die hier vorgestellte Liste (Abb.2) zeigt eine deutlich größere Verwandtschaft der Kimmeridgium- als der

Tithonium-Faunen mit denen von Klentnice an. Entsprechend wird den Ostracoden der unteren Klentnice-Formation, im Detail beschrieben von POKORNY (1973) und revidiert von SCHUDACK,U. (1997b), hier ein Kimmeridgium-Alter zugesprochen (vgl. auch Abb.4).

Biogeographie der süddeutschen Oberjura-Ostracoden

Die biogeographischen Beziehungen zwischen Süddeutschland und 14 Vergleichsgebieten in Mittel- und Nordwesteuropa (Abb.1) sind in Abb.3-5 für die drei Stufen des Oberjura in Form von Ähnlichkeitsdiagrammen dargestellt. Die hierfür zugrundegelegte biogeographische Analyse beruht auf dem Prinzip der Errechnung von phänetischen Ähnlichkeiten zwischen den Gesamtfaunen von Einzelgebieten in definierten Zeitebenen (Methode der 'overall phenetic similarity'). Einzelne Indextaxa, deren Vergleich bei einigen anderen biogeographischen Methoden die Hauptrolle spielt, gehen hierin nur als Teile dieser Gesamtfaunen ein und werden bei den Berechnungen selbst nicht höher bewertet als alle anderen Taxa. Diese Berechnungen basieren auf einer ständig wachsenden Datenbank über Taxonomie und Vorkommen aller Oberjura-Ostracoden Europas und Nordamerikas, welche automatisierte Abfrage- und Rechenmodule für jeweils aktualisierte Versionen ermöglicht. Nähere Erläuterungen zur Datenbasis finden sich bei SCHUDACK & SCHUDACK (1995a).

Die auf den Diagrammen zwischen Süddeutschland und den Vergleichsgebieten jeweils gezogenen Verbindungslinien demonstrieren in ihrer abgestuften Breite den Grad der Faunenverwandtschaft. Zusätzlich sind die Linien mit Zahlen versehen, welche als Durchschnittswerte aus den fünf folgenden Ähnlichkeitsindizes auch die Basis für die gewählte Liniendicke darstellen: Jaccard C/(N1+N2-C), Simpson C/N1, Sörenson C/(N1+N2), Johnson C/2*E1 und Neuindex (C*(N2/N1))/(2*N2-C*(N2/N1)), alle zur besseren Handhabung mit 100 multipliziert. Hierbei entspricht C der Anzahl von zwei Gebieten gemeinsamen Arten, N1 der Gesamtzahl der Arten im geringer diversen Gebiet, N2 der Gesamtzahl der Arten im höher diversen Gebiet und E1 der Anzahl endemischer (nur auf diesen Direktvergleich bezogen) Arten in dem geringer diversen Gebiet. Als Neudindex wird eine Berechnungsmethode bezeichet, welche durch standardisiertes Aufwerten der Artenzahlen in geringer diversen Gebieten eine bessere Vergleichbarkeit mit höher diversen Gebieten ermöglicht. Da alle genannten fünf Indizes je nach Konstellation und Datenbasis in den verglichenen Gebieten Vor- und Nachteile sowie gewisse Gefahren bieten, könnte die hier bevorzugte Durchschnittsbildung zwischen diesen fünf Werten

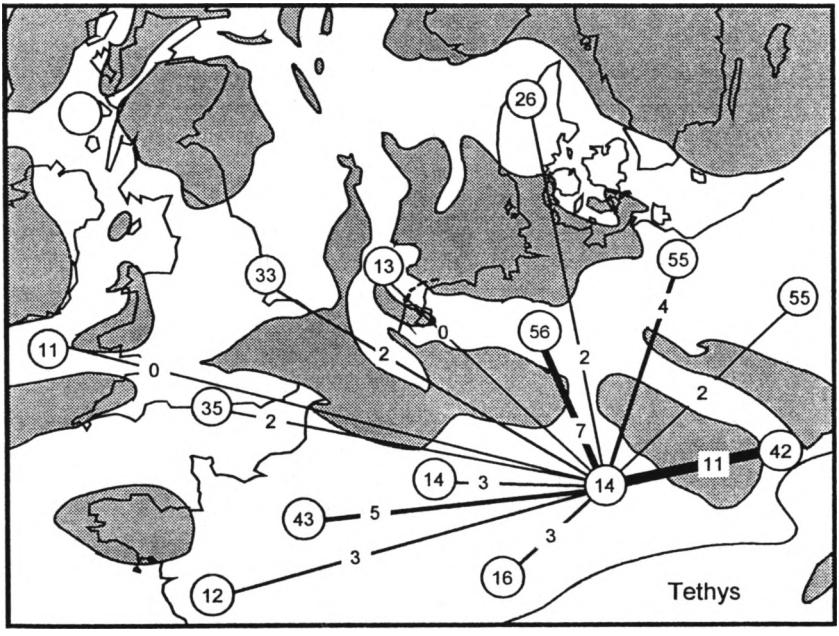


Abb. 4: Faunenbeziehungen zwischen Süddeutschland und Vergleichsgebieten im Kimmeridgium. Ziffern in Kreisen = Artenzahlen in Einzelgebieten. Ziffern auf Linien = Durchschnittswerte aus je fünf errechneten Ähnlichkeitsindizes. Detaillierte Erläuterungen hierzu und zur Datenbasis im Text. Landgebiete grau. Paläogeographie vereinfacht nach ZIEGLER (1990).

die auf die meisten Fälle bezogen sichersten Ergebnisse liefern (Details bei SCHUDACK,U. 1997b).

Beim Vergleich mit bisher publizierten Ähnlichkeitsdiagrammen (SCHUDACK & SCHUDACK 1995a) ist zusätzlich zu beachten, daß nicht nur eine durch die seitdem durchgeführten Untersuchungen veränderte (zumeist erweiterte) Datenbasis und ein anderer Vergleichsindex (s.o.) verwendet, sondern auch ein anderes Artkonzept den Berechnungen zugrundegelegt wurde. Entsprechend den taxonomischen Ansprüchen an biogeographische Vergleiche wurden für diese Analyse alle aff.- und cf.-Formen mit ihren Nominalarten gleichgesetzt, um statistisch besser untermauerte Faunen-Gesamtähnlichkeiten herausarbeiten zu können. Auf dieser Grundlage ergibt sich folgendes Bild:

Im **Oxfordium** (Abb.3) herrschte in Mittel- und Nordwesteuropa noch eine recht einheitliche Ostracodenfauna vor. Die Faunenähnlichkeiten sind zumeist sehr hoch, vor allem im Dreieck Nordwestdeutschland, Pariser Becken, Schweizer Jura (vgl. SCHUDACK & SCHUDACK 1995a). Die süddeutschen Faunen gliedern sich recht gut in dieses einheitliche Bild ein, sind in ihrer Zusammensetzung jedoch etwas eigenständiger, aber noch nicht ausgesprochen endemisch. Die engsten Beziehungen bestehen zum Pariser Becken, zum Schweizer Jura sowie, in etwas geringerem Maße, zu Südengland, Zentralpolen und - erstaunlicherweise - zu subborealen Gebieten wie Schottland und Norddänemark. Demgegenüber sind die Faunenverwandtschaften zu Nordwestdeutschland und zum Ostseebecken (mit Nordostdeutschland) schon deutlich geringer und fehlen zu Ostengland, dem Nordseegraben und dem Aquitanischen Becken fast oder ganz. Auffallend ist bei den süddeutschen Formen ein hoher Anteil an Faunenelementen, deren nähere Verwandte im Dogger noch weitere Gebiete Mitteleuropas, vor allem auch Norddeutschland, besiedelten.

Im **Kimmeridgium** (Abb.4) kam es zu einer beginnenden Differenzierung in eine subboreale Nordwestfauna im Nordseeraum und England, mit verstärktem borealem Einfluß, und eine mitteleuropäische, besonders einheitliche Fauna (SCHUDACK & SCHUDACK 1995a). Zwischen diesen beiden Subprovinzen gibt es aber immer noch fast 40 % gemeinsame Arten, was eine relativ geringe Differenzierung ausdrückt. Der Grund dafür ist, daß die beiden SW-NE-streichenden Bereiche durch zwei SE-NW-streichende Meeresstraßen über Polen und Südengland mit jeweils abgestuften Faunenverwandtschaften verbunden waren und ein reger Austausch möglich blieb. Darüberhinaus unterstützt die relativ einförmige zentraleuropäische Fauna mit ihren großen Ähnlichkeiten auch in NE-SW-Richtung über die zentraleuropäischen Landmassen hinweg die Vermutung, daß es zumindest im Kimmeridgium noch eine Meeresverbindung zwischen der Rheinischen und der Böhmischen Masse gab. Unsere ursprüngliche Vermutung jedoch, daß auch die süddeutschen Kimmeridigum-Ostracoden Bestandteil der einheitlichen mitteleuropäischen Fauna sind, bestätigte sich nicht, denn diese trägt im Gegensatz zum Oxfordium nun äußerst endemische Züge. Die im Oxfordium noch so engen Faunenbeziehungen zu Gebieten wie dem Pariser Becken, dem Schweizer Jura usw. (Abb.3) sind völlig eingebrochen (Abb.4). Gewisse Faunenähnlichkeiten, in viel geringerem Ausmaß jedoch als bei den meisten Fällen im Oxfordium, bestehen lediglich noch zu Nordwestdeutschland (über die Hessische Straße) und vor allem zu Südmähren mit seiner nunmehr (i.G. zu SCHUDACK & SCHUDACK 1995a) in das Kimmeridgium eingestuften Klentnice-Fauna (s.o.). Die letztgenannte

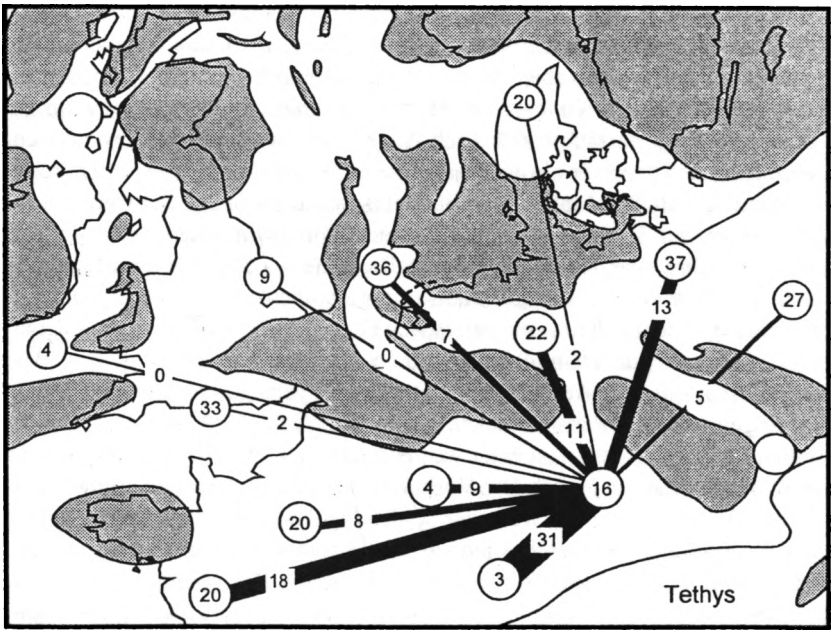


Abb. 5: Faunenbeziehungen zwischen Süddeutschland und Vergleichsgebieten im Tithonium. Ziffern in Kreisen = Artenzahlen in Einzelgebieten. Ziffern auf Linien = Durchschnittswerte aus je fünf errechneten Ähnlichkeitsindizes. Detaillierte Erläuterungen hierzu und zur Datenbasis im Text. Landgebiete grau. Paläogeographie vereinfacht nach ZIEGLER (1990).

Faunenbeziehung stellt die engste Verwandtschaft der süddeutschen Kimmeridgium-Fauna mit der eines Nachbargebietes dar und zeigt deutlich, daß schon für diese Stufe eine dritte, subtethyale Ostracoden-Subprovinz unter Einschluß dieser beiden Gebiete auf dem Nordschelf der Tethys ausgegliedert werden muß.

Im **Tithonium** (Abb.5) verstärkte sich die Differenzierung dann erheblich. So konnten SCHUDACK & SCHUDACK (1995a) mit einer subborealen, einer westeuropäischen, einer mitteleuropäischen und einer subtethyalen Subprovinz vier biogeographische Regionen ausscheiden. Die im Kimmeridgium noch so engen Faunenbeziehungen von Norddeutschland über die mitteleuropäischen Landgebiete hinweg nach SW haben ein Minimum erreicht. Vermutlich war der marine Korridor zwischen Rheinischer und Böhmischer Masse nun geschlos-

sen, zumindest jedoch nach der weitreichenden Transgression im Unter-Tithonium (*gigas*-Schichten in Nordwestdeutschland). Die Faunenähnlichkeiten zwischen diesen Einzelgebieten sind, rein numerisch betrachtet, wiederum etwas geringer als im Kimmeridgium, mit maximal ca. 20 % gemeinsamen Arten. Allerdings bestätigte sich nach Analyse der süddeutschen Ostracoden die subtethyale Subprovinz in der von uns vermuteten Form in ihrer Erstreckung von Zentralpolen über Mähren und Süddeutschland bis in den Schweizer Jura nicht. Neben der Tatsache, daß die Klentnice-Fauna von Südmähren von uns nun nicht mehr in das Tithonium eingestuft wird (s.o.), liegt der Grund hierfür vor allem in dem äußerst geringen und so nicht erwarteten Verwandtschaftsgrad der süddeutschen mit der zentralpolnischen Fauna (Abb.5). Stattdessen zeigten sich viel höhere Faunenähnlichkeiten mit dem Schweizer Jura und noch weiter nach Westen mit dem Aquitanischen Becken, in geringerem Maße auch mit Lothringen und dem Pariser Becken. Diese fünf Gebiete (Nr.9-13 in Abb.1) können für das Tithonium zu einer westeuropäischen Subprovinz zusammengefaßt werden, die - auch nach dem Vorkommen bestimmter tethyaler Indextaxa - bis zum Pariser Becken nach Norden stark tethyal beeinflußt ist. Letzteres gilt auch für Zentralpolen, welches jedoch im Ganzen sehr eigenständig ist und sogar zum nahen Ostseebecken hin äußerst geringe Beziehungen zeigt. Der gegenüber dem Kimmeridgium insgesamt etwas geringere Grad an Endemismen drückt sich bei den süddeutschen Ostracodenfaunen auch durch einige Gemeinsamkeiten mit Norddeutschland und dem Ostseebecken aus. Da sich diese aber bei allen Vergleichen zwischen süd- und norddeutschem Material aus faziellen Gründen zumeist nur auf das Unter-Tithonium (*gigas*-Transgression), maximal auf das Mittel-Tithonium beziehen, können diese vergleichsweise engen Beziehungen nicht generalisiert werden. Die Faunenbeziehungen zwischen Nordwestdeutschland und dem Ostseebecken einerseits und zwischen Süddeutschland, dem Schweizer Jura und dem Aquitanischen Becken andererseits sind um so viel enger als in Nord-Süd-Richtung über die Rheinisch-Böhmische Masse hinweg bzw. durch die Hessische Pforte hindurch zwischen Süd- und Norddeutschland, daß die Trennung in westeuropäische (mit Süddeutschland) und zentraleuropäische (mit Norddeutschland) Subprovinz beibehalten werden sollte.

Zusammenfassung und Interpretation der zeitlichen Entwicklungen

Im Verlaufe des Oberjura sind in der Entwicklung der stratigraphischen und biogeographischen Beziehungen der marinen Flachwasserostracoden, ausge-

hend von Süddeutschland, überregional aber auch im gesamten mittel- bis nordwesteuropäischen Raum, folgende Trends zu beobachten: (1) Zunahme der Artenzahl in Süddeutschland, (2) Zunahme der Kurzlebigkeit der Arten in Süddeutschland, (3) Südwanderung zahlreicher Arten, mit zunehmender Tendenz im Übergang vom Kimmeridgium zum Tithonium, und (4) steigende Differenzierung der Biogeographie mit einer Subprovinz im Oxfordium, drei Subprovinzen im Kimmeridgium und vier Subprovinzen im Tithonium. Diese Trends verlaufen parallel nicht nur zu regionalen, sondern vor allem auch zu übergeordneten Entwicklungen, unter deren Aspekten sie interpretiert werden müssen. Mögliche externe Faktoren zur Beeinflussung der festgestellten biogeographischen Differenzierungen und Faunenwanderungen während des Oberjura sind vor allem (1) Klimawechsel und -differenzierung, (2) eustatische Meeresspiegelschwankungen, (3) Regionaltektonik (Entstehung physikalischer Barrieren, Schließen mariner Korridore), (4) plattentektonische Prozesse und (5) Veränderungen im ozeanischen Strömungssystem. Keiner hat natürlich die Entwicklung des biogeographischen Musters allein bewirkt, sondern es haben vielmehr mehrere Faktoren gemeinsam gewirkt.

(1) Das Klima hat sich während des Oberjura in Mittel- und Nordwesteuropa tatsächlich gewandelt: Im Oxfordium, im Kimmeridgium und zu Beginn des Tithonium war es auf den Landmassen eher humid und später dann, im Mittel- bis Ober-Tithonium und Berriasium, eher arid (siehe u.a. Ruffel & Rawson 1994). Das korreliert vermutlich mit der Wassertemperatur der diese Länder umfließenden Flachmeere, die zu Anfang eher wärmer waren und später eher kühler. Diese Korrelation erklärt sich problemlos durch die geringere Verdunstungsrate kälteren Meerwassers und entsprechend geringere Niederschläge auf den benachbarten Kontinenten. Dieser Trend ist offenbar gleichzeitig auch verbunden mit einer Differenzierung, einem stärkeren Nord-Süd-Temperaturgradienten im Tithonium und auch noch zu Beginn der Kreide (Berriasium).

(2) Die eustatische Meeresspiegelkurve (siehe Haq et al. 1988) verläuft, auf das Gesamtgebiet bezogen, allerdings ziemlich gegensätzlich zur lokalen und ist somit hier zu vernachlässigen. Eine Differenzierung der Biogeographie flachmariner Formen bei steigender Überflutung wäre auch wenig plausibel. Die lokale Meeresspiegelkurve in vielen Einzelgebieten hingegen, gesteuert durch regionaltektonische Entwicklungen, paßt viel besser zur Erklärung. Im mittleren Tithonium fand eine starke Regression statt (Ruffel & Rawson 1994), und entsprechend erklärt sich die Aufsplittung in vier Subprovinzen.

(3) Schon der einfache Blick auf die Entwicklung der Land-Meer-Vertei-

lung im Verlaufe des Oberjura bis hin zum Berriasium bestätigt die Trends: Der sukzessive Verschluß mariner Korridore und das Zurückweichen der Flachmeere ist sicherlich mit für die gesteigerte Provinzialität verantwortlich (vgl. hierzu Abb.3-5 und ZIEGLER 1990).

(4) Aber auch ein plattentektonischer Grund scheint für die geschilderte Entwicklung mit verantwortlich (Abb.1): Während des Oberjura bricht nämlich, zuerst über das Biskaya-Rift und dessen Verlängerungen bis weit hinauf nach Norden, der Nordatlantik allmählich auf (vgl. ZIEGLER 1988). Ober-Tithonische Warmwasser-Calpionellen-Kalke in der Biskaya und im Rockall-Rift westlich Schottland bestätigen dies. Hier sind offenbar zumindest spät im Oberjura schon erste tethyale Warmwassermassen weit nach Norden geflossen. Daß dies sich vielleicht bereits im Oxfordium angekündigt hat, scheint eine enge Faunenverwandtschaft zwischen Süddeutschland und ausgerechnet Schottland anzudeuten (Abb.3). Dieser Warmwasserzufluß in subboreale Regionen so weit im Norden mußte aber im Gebiet westlich des heutigen Norwegen zu einem Wassermassenproblem führen. Es erscheint wahrscheinlich, daß infolgedessen kältere Wässer zum Ausgleich von Norden her nach Mitteleuropa hineingeflossen sind und, in Konkurrenz mit dem ständigen tethyalen Einfluß auch hier von Süden her, zu einer stärkeren Differenzierung im Vergleich zu den eher ausgewogenen Verhältnissen im Oxfordium geführt haben. Die Verbreitung der (trotz jüngster Einwände) als Warmwasseranzeiger geltenden Gattung *Cytherelloidea* bestätigt diesen Trend. Ihre nördliche Grenze schiebt sie vom Kimmeridgium in das Tithonium schon deutlich und schließlich im Berriasium sehr weit nach Süden. Auch unter Berücksichtigung der Land-Meer-Entwicklung in dieser Zeit ist dieser Trend eindeutig und bestätigt das Vordringen kühlerer Wassermassen nach Süden, die indirekt auch gleichzeitig mit die Aridisierung des Klimas auf den Kontinenten bewirkten. Auch die generell zu beobachtende Südwanderung der Flachwasserfaunen, selbst wenn diese Taxa nicht ausgesprochen als Warmwasseranzeiger gelten, paßt zu diesem Bild.

Somit fügen sich die in Süddeutschland zu beobachtenden Entwicklungen in den beschriebenen geologischen Rahmen. Die zunehmende Differenzierung der überregionalen Biogeographie, mit den oben geschilderten Faktoren erklärbar, ist problemlos mit der Steigerung der Vielfalt und Kurzlebigkeit der süddeutschen Arten korrelierbar. Im Verlaufe des Oberjura stiegen durch den wachsenden Konkurrenzdruck von Norden einwandernder Arten und durch die generelle Zunahme wechselhafter Bedingungen (u.a. tethyale vs. subboreale Wassermassen, Verflachung, Steigerung der Anzahl möglicher Biotope) die Evolutionsrate (Speziation und Aussterben) und die Einwanderungs-/Aus-

wanderungsrate der marinen Flachwasserostracoden an. Erhöhte Artenzahlen und gesteigerte Kurzlebigkeit der Taxa sind die logischen Folgen.

Dank

Wir danken den Herren Prof. Groiß (Erlangen), Dr. Urlichs (Stuttgart) und Dr. Schairer (München) für die Bereitstellung von Proben- und Ostracodenmaterial, Dr. Dietl und Dr. Schweigert (Stuttgart) für Führung bei der Probennahme im Gelände (Südliche Schwäbische Alb) sowie der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Bonn) für die Unterstützung der Arbeiten durch ein Forschungsstipendium.

Literatur

CHRISTENSEN, O.B. & KILENYI, T.I. (1970): Ostracod biostratigraphy of the Kimmeridgian in northern and western Europe. - Danm. Geol. Unders., (II), **95**: 1-65; Kobenhavn.

GLASHOFF, H. (1964): Ostrakoden-Faunen und Paläogeographie im Oxford NW-Europas. - Paläont. Z., **38**: 28-65; Stuttgart.

GRAMANN, F., HEUNISCH, C., KLASSEN, H., KOCKEL, F., DULCE, G., HARMS, F.-J., KATSCHOREK, T., MÖNNIG, E., SCHUDACK, M., SCHUDACK, U., THIES, D. & WEISS, M., coord. HINZE, C. (1997): Das Niedersächsische Oberjura-Becken - Ergebnisse interdisziplinärer Zusammenarbeit. - Z. dt. geol. Ges.: MS 54 S.; Hannover (im Druck).

GRAMANN, F. & LUPPOLD, F. -W. (1991): Zur Mikropaläontologie des oberen Jura im Autobahn-Einschnitt Uppen, östlich Hildesheim, und der Grenze Korallenoolith - Kimmeridge in Niedersachsen. - Geol. Jb., A **126**: 197-233; Hannover.

HAQ, B.U., HARDENBOL, J. & VAIL, P.R. (1988): Mesozoic and Cenozoic chronostatigraphy and cycles of sea-level change. - SEPM Spec. Publ., **42**: 71-108.

KLINGLER, W., MALZ, H. & MARTIN, G.P.R. (1962): Malm Nordwestdeutschlands. - In: Arbeitskreis deutscher Mikropaläontologen: Leitfossilien der Mikropaläontologie: 159-190; Berlin.

LUTZE, G. (1960): Zur Stratigraphie und Paläontologie des Callovien und Oxfordien in Nordwestdeutschland. - Geol. Jb., 77: 391-532; Hannover.

OERTLI, H.J. (1965): Ostrakoden der Neuburger Bankkalke (Mittl. Tithon) von Neuburg an der Donau, Südbayern. - Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **5**: 127-135; München.

POKORNY,V. (1973): The Ostracoda of the Klentnice formation (Tithonian ?), Czechoslovakia. - Acad. naklad. Ces. Akad. ved., **40**: 1-107; Praha.

RUFFELL, A.H. & RAWSON, P.F. (1994): Palaeoclimate control on sequence stratigraphic patterns in the late Jurassic to mid-Cretaceous, with a case study from Eastern England. - Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol., **110**: 43-54; Amsterdam.

SCHUDACK, M.& SCHUDACK, U. (1995a): Late Jurassic and Berriasian ostracod biogeography in northwestern and Central Europe. - In: RIHA, J. (ed.): Ostracoda and biostratigraphy, Proc. 12th Intern. Symp. Ostr., Prague 1994: 99-109; Balkema, Rotterdam.

-- & -- (1995b): Differenzierung der Ostracoden-Biogeographie im Oberjura des nördlichen Mitteleuropa - Parallelen zu paläogeographischen und paläoklimatischen Entwicklungen. - Nachr. Dt. Geol. Ges., **54**: 166; Hannover.

SCHUDACK, U. (1994): Revision, Dokumentation und Stratigraphie der Ostracoden des nordwestdeutschen Oberjura und Unter - Berriasium. - Berliner geowiss. Abh., F: 193 S.; Berlin.

-- (1997a): *Palaeocytheridea groissi* n.sp. (Ostracoda) aus den Mörnsheimer Schichten (Tithonium) von Oberhartheim bei Vohburg (Donau). - Geol. Blätter Nordostbayern, **47**, (dieser Band).

-- (1997b): Paläobiogeographie der Ostracoden im Oberjura Mitteleuropas - Beispiel eines sich differenzierenden Verbreitungsmusters. - Abschlußbericht DFG-Forschungsstipendium: 185 S.; Berlin (unveröff.).

SCHUDACK, U. & SCHUDACK, M. (1996): Upper Jurassic ostracods from Southern Germany: Stratigraphical and biogeographical relationships. - Abstr. 3rd European Ostracodologists Meeting: p. 73; Paris.

ZIEGLER, P.A. (1988): Evolution of the Arctic-North Atlantic and the Western Tethys. - A.A. P.G.Mem., **43**: 198 S.; Tulsa.

-- (1990): Geological atlas of Western and Central Europe. - 239 S.; Den Haag (Shell).