

BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN  
MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

ABHANDLUNGEN · NEUE FOLGE, HEFT 171

---

Rudisten-Assoziationen der  
keltiberischen Oberkreide SE-Spaniens:  
Paläontologie, Palökologie und  
Sediment-Organismus-Wechselwirkungen

von

STEFAN GÖTZ

Vorgelegt von Herrn Dietrich Herm  
am 12. Januar 2001

MÜNCHEN 2001

VERLAG DER BAYERISCHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN  
IN KOMMISSION BEIM VERLAG C. H. BECK MÜNCHEN

Mit 42 Abbildungen im Text  
und 17 Tafeln

Inaugural – Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
der Fakultät für Geowissenschaften  
der Ludwig-Maximilians-Universität  
in München

vorgelegt von  
Stefan Götz

München, den 6. 9. 1999

ISSN 0005-6995

(Abhandlungen – Bayerische Akademie der Wissenschaften,  
Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse)

ISBN 3 7696 2561 7

© Bayerische Akademie der Wissenschaften München 1999  
Druck: Druckerei C. H. Beck Nördlingen  
Gedruckt auf säurefreiem, alterungsbeständigem Papier  
(hergestellt aus chlorfrei gebleichtem Zellstoff)  
Printed in Germany

## Vorwort

Mein herzlicher und aufrichtiger Dank gilt meinem akademischen Lehrer Herrn Prof. Dr. R. Höfling (Erlangen) für die Betreuung dieser Arbeit, für die gemeinsamen Stunden im Gelände und vieles mehr.

Sr. Fernando Bueno Biosca und seiner Familie danke ich für ihre Gastfreundschaft in Mogenete. Dieser Dank geht auch nach Valencia in das *Cafe en Bou* an Rafa und sein Team. Spanien ist durch euch ein Stück Heimat geworden.

Für wertvolle Hinweise und Diskussionen während der Entstehung dieser Arbeit danke ich Herbert Plischke (München), Thomas Schmidt (München), Florian Luderer (Kiel), Peter Neumann (München), Peter Skelton (London), Josep Maria Pons (Barcelona), Eulalia Gili (Barcelona), Rosemarie Baron-Szabo (Berlin), Wyn Hughes (Bahrain), Dietrich Schumann (Darmstadt), Diethard Sanders (Innsbruck), Erle G. Kauffman und Claudia Johnson (Bloomington).

Brigitte Thümmeler und Kai Zoßeder fertigten die zahllosen Dünnschliffe an, für ihre hervorragende Arbeit sei ihnen besonders gedankt. Franz Höck danke ich für seine ausgezeichneten Fotoarbeiten an den Makrofossilien.

Robert Huber (Bremen) und Sylke Draschba (Bremen) bin ich für ihre geduldige Korrekturarbeit am frühen Manuskript und vor allem für ihre moralische Unterstützung zu tiefstem Dank verpflichtet. Thomas Steuber (Erlangen) überprüfte die Kapitel zu Geochemie und Taxonomie der Rudisten, Hannes Löser (Dresden) die Korallenbestimmungen. Renate Matzke-Karasz (München) und Wolfgang Schmid (München) korrigierten die Endfassung dieser Arbeit. Euch allen herzlichen Dank!

Meiner geliebten Freundin danke ich für ihre Geduld mit mir, vor allem als ich in der „autistischen Phase“ war.

Prof. D. Herm war mir in der Schlußphase ein wertvoller Antreiber: „Abschnüren, die Wurst!“.

Herrn Prof. Dr. R. Leinfelder und all meinen Münchner Kollegen danke ich herzlich für ihre Geduld mit einem vor allem in der Schlußphase dieser Arbeit chronisch übermüdeten Mitarbeiter.

Dem Wissenschaftlichen Rat der Dudenredaktion danke ich für zahlreiche neue Schreibungen, die in der Schlussphase dieser Arbeit für Abwechslung sorgten und denen ich schließlich, wo es mir logisch erschien, gefolgt bin.

Finanzielle Unterstützung wurde im Rahmen des DFG-Schwerpunktprogrammes „Steuerungsfaktoren biogener Sedimentation: Riff-Evolution und Kreide-Sedimentation“ gewährt (Projekt Ho 1198/2–4).

## Abstract

In the southeastern region of the Celtiberian Range (Sierra de la Murta, Southeastern Spain), bioconstructions of the Late Cretaceous (Campanian and Maastrichtian) were investigated with respect to their paleontology, paleoecology, and sedimentology.

Specifically, these bioconstructions consist of highly conical and erect (elevator) rudists (predominantly *Vaccinites*, *Hippurites*, *Hippuritella*, *Pironaea*) partly associated with colonial corals (mainly *Actinacis*, *Agathelia*, *Microsolena*). Special attention was dedicated to the controlling or regulating factors governing the development of different rudist and coral-rudist associations. Dependent on their paleogeographical location, these associations showed typical characteristics with respect to their faunal assembly and colonization strategies, which were driven mainly through abiotic factors such as sedimentation rates, water energy, and resuspension rates.

Special rudist (mudsticker) associations developed on protected carbonate platform regions. By changing their colony density (packing rate), the rudists exhibited self-regulating mechanisms in their sedimentological development. This allowed them to regulate the sediment accumulation rate between individuals until it was fitted accordingly to the growth rate of the individual rudistids. These ecosystem stabilizing processes have been modeled and portrayed both mathematically and by using a standard regulation circuit (feedback loop). Coral-rudist associations, in contrast to mudsticker associations, were capable of establishing themselves on moderate-energy platform regions. The possibility of the development of such mixed associations, however, was limited to a certain ecological window, which, in essence, was defined by the significance of the water energy and sedimentation rate. Rudists reached this window through adaptive colonization strategies whereas corals utilized intraspecific morphological variability.

The search for fossil-documented, synecological interactions between corals and rudists resulted in the first proof of such processes. Presumably as a defense mechanism to the corals' cnidocytes, rudists constructed balcony-like shell products upon soft body contact with corals.

In a skeletal chronology of a rudist shells outer ridge (*Vaccinites ultimus*), the measurement of stable oxygen and carbon isotope ratios was found to yield two cycles, which are being interpreted as seasonal fluctuations. The conversion to paleotemperature produced an average annual temperature of the Late Cretaceous shallow sea water of approximately 33°C. The annual growth rate of the individual rudist therefore amounted to two centimeters per year.

Upon further analysis of rudist associations, the main regulating factors of their development were collectively represented and the effects limiting the growth of the two main reef builders (rudists and corals) defined. The level of water energy appears to have regulated the construction type of rudist associations; in higher water energy systems, rudists associated themselves into clusters whereas solitary individuals (or mudsticker associations) developed only within protected regions or in deeper water.

The sedimentation rate was a limiting factor for the investigated coral faunas. Coral associations developed only in regions with low to moderate sedimentation rates. Rudist-free and rudist-populated biotopes were considered equally.

The paleontological part of this work describes eight species and four genera of the rudist families Plagiopychidae, Hippuritidae, and Radiolitidae.

## Kurzfassung

Im südöstlichen Bereich des Keltiberikums (Sierra de la Murta, Südost-Spanien) wurden oberkretazische Biokonstruktionen des Campan und Maastricht unter paläontologischen, palökologischen und sedimentologischen Gesichtspunkten bearbeitet. Besonderes Augenmerk wurde den steuernden bzw. regelnden Faktoren bei der Entwicklung unterschiedlicher Rudisten- und Korallen-Rudisten-Assoziationen gewidmet. Die bearbeiteten Biokonstruktionen bestehen aus hochkonischen, aufrecht wachsenden (Elevator) Rudisten (überwiegend *Vaccinites*, *Hippurites*, *Hippuritella*, *Pironaea*) teilweise vergesellschaftet mit kolonialen Korallen (überwiegend *Actinacis*, *Agathelia*, *Microsolena*). Die Biokonstruktionen zeigten in Abhängigkeit ihrer paläogeographischen Lage typische Charakteristika bezüglich ihrer faunistischen Zusammensetzung und der Besiedlungsstrategie der beteiligten Organismen, gesteuert hauptsächlich durch abiotische Faktoren wie Sedimentationsrate, Wasserenergie und Resuspensionsrate.

Auf geschützten Karbonatplattform-Bereichen entwickelten sich spezielle Rudisten-Mudsticker-Assoziationen, welche in ihrer sedimentären Entwicklung selbstregulierende Mechanismen aufwiesen. Durch sich verändernde Besiedlungsdichten regelten Mudsticker-Ökosysteme die Akkumulationsrate ihres Systems und passten diese an die Wachstumsgeschwindigkeit der Rudistenindividuen an. Ein Modell dieser Vorgänge wurde erstellt, und mathematisch sowie anhand eines Standardregelkreises dargestellt.

Auf höherenergetischen Plattformbereichen konnten sich komplexe Korallen-Rudisten-Assoziationen etablieren. Die Möglichkeit der Entwicklung solcher gemischter Assoziationen war nur innerhalb eines bestimmten ökologischen Fensters gegeben, das im Wesentlichen durch die Größen „Wasserenergie“ und „Sedimentationsrate“ definiert war. Rudisten erreichten dieses Fenster durch angepasste Besiedlungsstrategien, Korallen durch intraspezifische morphologische Variabilität.

Die Suche nach fossil dokumentierten synökologischen Wechselwirkungen zwischen Korallen und Rudisten ergab den erstmaligen Nachweis solcher Vorgänge. Rudisten bildeten bei Weichkörperkontakt zu Korallen balkonartige Schalenverdickungen am Kontaktpunkt, vermutlich als Abwehrreaktion gegen Korallennidien.

Die Messungen der stabilen Sauerstoff- und Kohlenstoffisotopenverhältnisse einer Probenreihe aus der äußeren Schale eines Rudisten (*Vaccinites ultimus*) ergab zwei Zyklen, die als saisonale Klimaschwankungen interpretiert wurden. Die Umrechnung in Paläotemperaturen ergab eine durchschnittliche Jahrestemperatur des flachmarinen oberkretazischen Meerwassers von ca. 33 °C. Die aus der Meßreihe abgeleitete Wachstumsrate des Rudistenindividuum betrug zwei Zentimeter pro Jahr.

Nach Analyse weiterer Rudistenassoziationen wurden die Hauptsteuerungsfaktoren bei der Entwicklung von Rudistenassoziationen zusammenfassend dargestellt und deren eventuell limitierende Wirkung auf die zwei Haupttriffbildner (Rudisten, Korallen) definiert.

Die Höhe der Wasserenergie steuerte bei Rudistenassoziationen den Konstruktionstypus; mit zunehmender Wasserenergie assoziierten sich Rudistenindividuen zu Clustern. Solitäre Individuen oder Mudsticker-Assoziationen entwickelten sich nur innerhalb geschützter Bereiche oder im tieferen Subtidal. Die Höhe der Sedimentationsrate war für die bearbeitete Korallenfauna ein stark limitierender Faktor. Korallenassoziationen entwickelten sich lediglich in Berei-

chen mit niedrigen bis moderaten Sedimentationsraten. Rudistenfreie Biotope wurden dabei in gleichem Maße wie bereits von Rudisten besiedelte Biotope akzeptiert.

Der paläontologische Teil vorliegender Arbeit beschreibt acht Arten und vier Gattungen der Rudistenfamilien Plagioptychidae, Hippuritidae und Radiolitidae.

## Inhalt

1	<i>Einführung</i> .....	9
1.1	Zielsetzung .....	11
1.2	Methodik und Material .....	11
1.2.1	Feldmethoden .....	12
1.2.2	Labormethoden .....	13
1.2.3	Auswertung und Profildarstellung .....	13
1.3	Bisherige Arbeiten .....	15
1.4	Geologischer Überblick .....	15
2	<i>Gesamtprofil</i> .....	21
2.1	Lage .....	21
2.2	Beschreibung .....	22
3	<i>Biokonstruktionen</i> .....	25
3.1	Rudisten-Mudsticker-Assoziation (D1) .....	25
3.1.1	Einführung .....	25
3.1.2	Sedimentäre Entwicklung im Detailprofil .....	26
3.1.3	Stratigraphie .....	28
3.1.4	Fauneninhalt .....	28
3.1.5	Internsedimente .....	28
3.1.6	Faziesbeschreibung .....	29
3.1.7	Sediment-Organismus-Wechselwirkungen .....	30
3.1.8	Autoregulatives System, Dynamik, Toleranz .....	32
3.2	Korallen-Rudisten-Assoziation (D2) .....	37
3.2.1	Einführung .....	37
3.2.2	Sedimentäre Entwicklung im Detailprofil .....	37
3.2.3	Faziesbeschreibung .....	39
3.2.4	Stratigraphie .....	40
3.2.5	Faunen/Floreninhalt .....	40
3.2.6	Biofazies .....	44
3.2.7	Sediment-Organismus-Wechselwirkungen .....	45
3.2.8	Korallen-Rudisten-Synökologie .....	47
3.2.9	Messungen der stabilen Sauerstoff- und Kohlenstoffisotopenverhältnisse .....	51
3.3	Konstruktive Rudisten-Assoziationen (D3) .....	54
3.3.1	Einführung .....	54
3.3.2	Sedimentäre Entwicklung im Detailprofil .....	55
3.3.3	Stratigraphie .....	57
3.3.4	Fauneninhalt .....	57
3.3.5	Faziesbeschreibung .....	57
3.3.6	Biofazies/Palökologie .....	58
3.3.7	Sediment-Organismus-Wechselwirkungen .....	59

3.4	Nichtkonstruktive Rudisten-Korallen-Assoziation (D4) .....	59
3.4.1	Sedimentäre Entwicklung im Detailprofil .....	59
3.4.2	Stratigraphie .....	60
3.4.3	Fauneninhalt .....	61
3.4.4	Biofazies, Palökologie .....	61
4	<i>Paläontologischer Teil</i> .....	62
	Familie: Plagioptychidae DOUVILLÉ 1888 .....	62
	Gattung: <i>Mitrocaprina</i> .....	62
	Familie: Hippuritidae GRAY 1848 .....	62
	Gattung: <i>Hippurites</i> .....	62
	<i>Hippurites colliciatus</i> WOODWARD 1855 .....	63
	<i>Hippurites</i> sp. ex gr. <i>canaliculatus</i> ROLLAN DU ROQUAN 1841 .....	63
	Gattung: <i>Hippuritella</i> .....	64
	<i>Hippuritella lapeirousei</i> (GOLDFUSS 1840) .....	64
	<i>Hippuritella heritschi</i> (KÜHN 1947) .....	64
	Gattung: <i>Pironaea</i> .....	65
	<i>Pironaea milovanovici</i> KÜHN 1935 .....	65
	Gattung: <i>Vaccinites</i> .....	66
	<i>Vaccinites ultimus</i> (MILOVANOVIĆ 1935) .....	66
	<i>Vaccinites lofusi</i> (WOODWARD 1855) .....	67
	Familie: Radiolitidae GRAY 1848 .....	68
	Gattung: <i>Radiolites</i> .....	69
	Gattung: <i>Praeradiolites</i> .....	69
	<i>Praeradiolites</i> cf. <i>subtoucasi</i> TOUCAS 1907 .....	69
	Gattung: <i>Biradiolites</i> .....	69
	Gattung: <i>Lapeirousia</i> .....	69
5	<i>Zusammenfassende Übersicht, Ausblick</i> .....	71
5.1	Steuernde/regelnde Einflußgrößen auf Biokonstruktionen .....	71
5.1.1	Abiotische Steuerungsfaktoren .....	71
5.1.2	Biotische Faktoren .....	73
5.2	Faziesabhängige Position typischer Assoziationen .....	74
5.3	Ausblick .....	76
6	<i>Schriftenverzeichnis</i> .....	78
7	<i>Tafeln 1–17</i> .....	89

## 1 Einführung

Riffe sind überaus komplexe und faszinierende marine Ökosysteme, die, abgesehen von ihrem hohen ökologischen und sozioökonomischen Wert, eine wichtige Rolle im globalen Kohlenstoffkreislauf einnehmen (BERGER 1991). Das Ökosystem Riff ist allerdings höchst anfällig für Störungen von Umweltbedingungen wie etwa Temperatur, Salinität oder Nährstoffangebot. Die aktuell beobachtete globale Krise in den tropischen und subtropischen Korallengärten, die sich durch ein massives Ausbleichen (bleaching) und anschließendes Absterben weiter Korallenriffareale ausdrückt (BERKELMANS et al. 1999), verdeutlicht einmal mehr, wie sensibel das Ökosystem Riff auf veränderte Rahmenbedingungen reagiert.

Innerhalb der Erdgeschichte sind verschiedene Organismen bekannt, die ihre kollektive Organisation auf die Bildung von Riffstrukturen verlegten. Während früherer erdgeschichtlicher Abschnitte waren z. B. Cyanobakterien im Präkambrium, Schwämme u. a. im Jura oder Bivalven in der Kreide maßgeblich an der Riffbildung beteiligt. Die rezenten Korallenriffe der Tropen haben sich dagegen erst im Laufe des Quartärs entwickelt. Diese Veränderungen von Riffotypen und Rifforganismen in geologischen Zeiten dokumentiert sich in der „Riff-Evolution“.

Ungeachtet der sehr unterschiedlichen faunistischen Zusammensetzung und spezifischen ökologischen Anforderungen der Riffbaumeister im Laufe der Erdgeschichte, dürften alle Riffe eines gemeinsam gehabt haben: ihre sehr spezifische Abhängigkeit von den jeweils vorherrschenden physiochemischen Rahmenbedingungen. Die enge Anpassung der Rifforganismen an diese Bedingungen bildet die Grundlage dafür, Riffe als Zeugen vergangener Umweltveränderungen zu betrachten.

Zu den entscheidenden Umweltfaktoren gehören die klimatischen Verhältnisse, wie saisonal und langfristig sich verändernde Wassertemperaturen, die Niederschlagsverteilung oder großräumige Windsysteme. Daneben spielen das Nährstoffangebot, die Dynamik des hydrologischen Milieus und das Ausmaß des Sedimenteintrages im Flachwasser für Riffbildner eine wichtige Rolle. Hierbei sind insbesondere das Relief des Hinterlandes, die Morphologie sowie die Ausdehnung der Schelfe wichtige Rahmenbedingungen.

Dies verdeutlicht, wie vielfältig die potenziellen Einflussparameter sind. Hinzu kommt, dass sich die Umweltfaktoren durch weitverzweigte Wechselwirkungen auszeichnen und, wie insbesondere das komplexe Klimasystem, interne Rückkopplungsmechanismen aufweisen. Aus diesem Grund ist die Rekonstruktion von Paläo-Umweltbedingungen anhand fossiler Riffgemeinschaften eine anspruchsvolle Aufgabe, die eine möglichst detaillierte Analyse aller beteiligter Steuerungsfaktoren voraussetzt.

Auch in der Kreidezeit kam es unter paläogeographisch günstigen Voraussetzungen mehrfach zur Entwicklung großräumiger Riffsysteme (Riffblüten). Unterbrochen wurden diese Blütezeiten durch, für geologische Zeitskalen kurze, Absterbeereignisse von globalem Ausmaß (Riffkrisen) (SCOTT 1988, SCOTT et al. 1990). Diese massiven Einschnitte schufen vermutlich die Grundlage für den starken räumlichen und zeitlichen Wandel in der Zusammensetzung und Wichtung der riffbildenden Organismen, bzw. einzelner Taxa.

Insbesondere die schnelle Veränderung der faunistischen Zusammensetzung kretazischer Riffe macht diese, durch globale paläogeographische und paläoozeanologische Umwälzungen

geprägte erdgeschichtliche Epoche zu einem interessanten Untersuchungszeitraum. Gerade der Wandel der Vergesellschaftungen und die enge Anpassung der jeweiligen Riffbildner an die externen Bedingungen ermöglicht einen Einblick in die evolutiven und geologischen Steuerungs- und Regelmechanismen der Riffentwicklung während der Kreidezeit und liefert Hinweise für die Bildung und Entwicklung besonderer Riffotypen.

Darüber hinaus liegen Kreidesedimente in Form Riff-führender Karbonatplattformen lateral weit verbreitet unter oftmals guten Aufschlußverhältnissen und Fossilerhaltung vor.

**Rudisten:** Vertreter der Bivalven-Superfamilie Hippuritacea, die unter dem Sammelbegriff „Rudisten“ bekannt sind, wurden im Verlauf der Kreide zu den wichtigsten Riffbildnern und Karbonatproduzenten der tropischen und subtropischen Flachmeere (ROSS & SKELTON 1993). Sie entwickelten während der höheren Unterkreide spezialisierte Formen mit innenliegendem oder zurückgebildetem Ligament, was eine Entrollung der Schale ermöglichte (SKELTON 1976) und damit eine korallenähnliche Wuchsform. Zu den auffälligsten Merkmalen der Rudisten gehören die stark ungleich großen Klappen, die Entwicklung kegelförmiger oder aufragender, sehr schnell wachsender Gehäuse und ein Trend zur Großwüchsigkeit (SCHUMANN & STEUBER 1997). Wahrscheinlich stellte diese Entwicklung eine Adaption an hohe Sedimentationsraten dar (GILI et al. 1995 a). Diese Anpassung konnte, durch das sich stark verschiebende Verhältnis von Schale zu Weichkörper, nur auf Kosten der Mobilität vonstatten gehen. Sämtliche höherentwickelte Rudisten waren sessil, lebten also entweder an Hartsubstrat festzementiert, darauf liegend, oder im Weichsubstrat steckend.

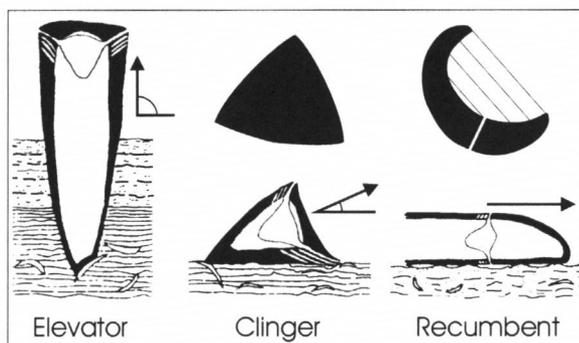


Abb. 1: Die palökologischen Morphotypen der Rudisten, vereinfacht nach SKELTON & GILI (1991). Die Pfeile markieren die Wachstumsrichtungen relativ zur Sedimentoberfläche. Bei Clinger und Recumbent-Typ sind die Liegeflächen in der Aufsicht geschwärzt dargestellt. Statisch wirksame Flächen sind durch Linien markiert.

Diese für Bivalven bislang neuen Kriterien der Morphologie und Organisation ebneten den Weg für neue und überaus erfolgreiche Strategien bei der Besiedelung der warmen Flachmeere. Rudisten konnten so weite Bereiche kretazischer Karbonatplattformen mit hoher Individuendichte besiedeln und die kretazische Riffentwicklung entscheidend prägen.

Die Rudisten begannen ihre Verbreitung im Oberen Jura und bevorzugten während der Kreide insbesondere tropische und subtropische Flachwasserbereiche, die sich durch eine erhöhte Hydrodynamik und hohen Sedimentationsdruck auszeichneten. Fossil überliefert sind Rudisten überwiegend als mono- bis paucispezifische Assoziationen, die weite, dichte Rasen bildeten. Seltener sind sie auch in Vergesellschaftung mit anderen Rifforganismen, z. B. Korallen anzutreffen (CESTARI & SARTORIO 1995).

Die Tatsache, dass Rudisten auch aus Faziesbereichen bekannt sind, die außerhalb des Toleranzbereiches anderer Organismen lagen, verdeutlicht ihre effektive Anpassung an extreme Habitate (SCHUMANN & STEUBER 1997). Teil dieser erfolgreichen Verbreitung der Rudisten ist sicherlich die rasche evolutive Entwicklung der Gruppe, die bis zu ihrem Aussterben an der Kreide-Tertiär-Grenze über eintausend Arten hervorbrachte.

Rudisten lassen sich, stark vereinfacht, nach SKELTON & GILI (1991) in drei palökologische Morphotypen einteilen (Abb. 1). Die Gruppe der Elevator-Rudisten konnte auch in ökologischen Nischen mit hoher Sedimentationsrate existieren, da ihre Wachstumsrichtung senkrecht zur Sedimentoberfläche verläuft. Es konnten also auch Gebiete besiedelt werden, deren Sedimentationsraten fast die Wachstumsgeschwindigkeiten der Rudistenindividuen (2–6 cm/Jahr je nach Gattung, STEUBER 1999) erreichten. Gleichzeitig nutzten Sie damit aber auch die stabilisierende Eigenschaft des Sedimentes, die ihnen eine aufrechte Wuchsform ermöglichte. Die Rudisten vom Clinger-Typus wuchsen schräg zur Sedimentoberfläche, so dass ihre Toleranz gegenüber hohen Sedimentationsraten deutlich geringer war. Recumbent-Rudisten waren aufgrund ihrer Wuchsform nicht auf die Stabilisation durch das sie umgebende Sediment angewiesen, sondern zeichneten sich vielmehr durch geringe Toleranz gegenüber Sedimentation aus; nicht selten siedelten sie in Erosionszonen.

So zeigt sich, warum gerade Rudistenassoziationen hervorragend geeignet sind, Umweltfaktoren in Kreideriffen zu dokumentieren. Rudisten waren sessil, besaßen im Riffverband überwiegend eine einzige Wachstumsrichtung, wuchsen sehr schnell, und bildeten eine äußere Schalenschicht aus Niedrig-Magnesium-Kalzit (LMC) (AL-AASM & VEIZER 1986 a, 1986 b). Diese eignet sich gut zur Analyse ihrer Isotopenverhältnisse (vgl. Kap. 3.2.9). Die in Rudisten gespeicherten Umweltproxys sind dadurch räumlich lokalisierbar, lateral gut korrelierbar und in ihrer Veränderung entlang der Zeitachse hoch auflösbar.

### 1.1 Zielsetzung

Ziel dieser Arbeit ist es, erstmals auch im hochauflösenden zeitlichen und räumlichen Maßstab Einflussgrößen auf und innerhalb biokonstruktiver Ökosysteme der Kreide zu untersuchen. Die Schwerpunkte liegen dabei im Bereich von Wechselwirkungen zwischen Sediment und Organismus, da sowohl die taxonomische Zusammensetzung der Riffbildner (Korallen, Bivalven) (BARON-SZABO 1997), die Morphologie einzelner Taxa (SEILACHER 1984), als auch Morphologie und Internstruktur der Biokonstruktionen von diesen Wechselwirkungen beeinflusst werden (GÖTZ & HÖFLING 1996, GÖTZ 1998 b). Der wechselseitige Einfluß von sedimentologischen Parametern (Sedimentationsrate, Resuspensionsrate) auf die Besiedlungsstrategien speziell angepaßter Rudistenassoziationen einerseits, und deren Rückwirkung auf die Sedimentologie andererseits, soll an einem Beispiel aus dem Maastricht SE-Spaniens bei Tabernes de Valldigna untersucht und modellhaft dargestellt werden.

Einen weiteren Schwerpunkt dieser Arbeit stellt die Bearbeitung einer gemischten Korallen-Rudisten-Assoziation aus dem oberen Campan der gleichen Lokalität dar. An diesem Riffotyp soll die Möglichkeit untersucht werden, ob unterschiedliche palökologische Toleranzen beider Organismengruppen festzustellen sind und inwieweit das ökologische Fenster für solche gemischten Assoziationen zu definieren ist. Mögliche synökologische Wechselwirkungen sollen dabei ebenfalls erfaßt werden.

Anhand ausgewählter Fallbeispiele werden unterschiedliche Biokonstruktionen des Keltiberikums Ost-Spaniens nach steuerungsrelevanten Merkmalen unter Verwendung paläontologischer, sedimentologischer und geochemischer Methoden (Kap. 1.2) untersucht.

### 1.2 Methodik und Material

Sämtliches Material dieser Arbeit stammt aus eigener Probennahme. Generell wurden bei vorliegender Arbeit alle kretazischen rezifalen Bildungen (Biokonstruktionen *sensu* HÖFLING

1997) verwendet, da bei der Untersuchung der Wechselwirkungen zwischen physikalischen und biologischen Faktoren eine Reduzierung der Datenmenge auf allgemein anerkannte „echte“ Riffbeispiele weder sinnvoll noch wünschenswert ist, und die Diskussion über eine „korrekte“ Anwendung des Terminus Riff anhält (vgl. hierzu auch die ausführliche Diskussion in HÖFLING 1997, S. 12–44).

Im folgenden wird der Terminus „Riff“ als Synonym für „Biokonstruktion“ (HÖFLING 1997) verwendet.

Die Methoden der vorliegenden Arbeit fußen auf den grundlegenden Verfahren der Mikrofaziesanalyse von Karbonatgesteinen (FLÜGEL 1982) und der Sklerochronologie an Mollusken (EPSTEIN et al. 1953, KRANTZ et al. 1987, JONES & JACOBS 1992). Im Folgenden werden Feldmethoden, Labormethoden und die Methoden der Auswertung und Profildarstellung beschrieben.

### 1.2.1 Feldmethoden

Die in dieser Arbeit bearbeiteten Profile zeichnen sich durch gute bis sehr gute Aufschlußverhältnisse aus. Sie wurden feinstratigraphisch Bank für Bank aufgenommen. Mächtigere Bänke > 1 m wurden an der Basis, in der Bankmitte und am Top beprobt. Bänke > 2 m wurden zusätzlich im 1 m Intervall vertikal beprobt. Sämtliche Proben wurden orientiert entnommen.

Die innerhalb der bearbeiteten Profile auftretenden Riffhorizonte wurden zusätzlich durch insgesamt vier Detailprofile erfaßt. Dies ermöglichte eine sehr hohe Auflösung im dm- bis cm-Bereich, so konnten sedimentäre Veränderungen zu Beginn und am Ende des Riffwachstums erfaßt und beprobt werden. Innerhalb der Riffhorizonte erfolgte die Probennahme überwiegend direkt aus dem Anstehenden. Leseproben wurden nur dann ergänzend genommen wenn ihre Herkunft eindeutig bestimmten Riffhorizonten zugeordnet werden konnte, um das vorhandene taxonomische Spektrum möglichst vollständig zu erfassen.

Ferner wurden Bereiche der Riff-Horizonte großräumig (km-Maßstab) kartiert um mögliche laterale Veränderungen zu erfassen. Ausgewählte Teilbereiche mit Referenz-Charakter des jeweiligen Riffes wurden hochauflösend aufgenommen. Hierzu wurden im Aufschluß auf Flächen von 1–5 m<sup>2</sup> sämtliche Organismen markiert und vermessen. Der ausgewählte Bereich wurde zusätzlich fotodokumentiert. Auf Basis der so gewonnenen Geländedaten wurden die Verhältnisse biogen belegter Fläche (Rudisten, Korallen) zu Depositfläche (Sediment) bestimmt.

Zur Orientierung im Gelände dienten topographische Karten im Maßstab 1:50 000 (Mapa General Serie L (Cartografía Militar de España) Hoja 31–21 (546) [Ulldeconda], Hoja 27–27 (694) [Chulilla], Hoja 29–30; 30–30 (770) [Alcira]), sowie geologische Karten im Maßstab 1:50 000 (IGME, Hoja 546 [Ulldeconda], Hoja 694 [Chulilla], Hoja 770 [Alcira]). Diese Karten konnten oftmals die erforderlichen Ansprüche bezüglich Genauigkeit, Litho- und Biostratigraphie nicht erfüllen.

So wurden bereits im Vorfeld wichtige Bereiche des Arbeitsgebietes im Rahmen von Diplomkartierungen im Maßstab 1:10 000 aufgenommen (ECKSTALLER 1993, MOSER 1997). Diese Befunde wurden im Rahmen der Geländeaufnahme zu dieser Arbeit ergänzt und erweitert.

Das spanische Kartenmaterial ist nicht mit dem in Deutschland üblichen Gauss-Krüger-Koordinatensystem ausgestattet, sondern folgt dem internationalen UTM Standard. Deshalb sind die im weiteren Text angegebenen Rechts- und Hochwerte generell als UTM-Werte angegeben.

Gefügemessungen wurden mit dem Freiburger Gefügekompas vorgenommen. Sämtliche in dieser Arbeit dargestellten Werte sind Freiburger Werte.

### 1.2.2 Labormethoden

Für die Mikrofaziesanalyse von Rifffarbonaten ist die Herstellung groß- und mittelformatiger Dünnschliffe unerlässlich. Diese Schliffe wurden in den Formaten 18 cm × 11 cm, 11 cm × 9 cm angefertigt. Nur so konnten die innerhalb von Biokonstruktionen sehr heterogenen Kleinfaziesbereiche (cm-Bereich) in ihrem Kontext erkannt werden. Detailschliffe und Profilschliffe wurden überwiegend im Format 6 cm × 4 cm hergestellt. Insgesamt wurden zur Mikrofaziesanalyse ca. 700 Dünnschliffe gefertigt, des weiteren etwa 80 Schlammproben und zahlreiche orientierte Anschliffe (Rudisten, Korallen).

Eine Probenserie mit insgesamt 33 Einzelproben aus einem Rudistenindividuum wurde isotopegeochemisch untersucht. Die Proben wurden der äußeren (kalzitischen) Schale eines Vertreters von *Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ 1935) entnommen und auf die Verhältnisse der stabilen Isotope  $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$  und  $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$  untersucht. Ziel dieser sklerochronologischen Messungen war es, Aussagen zu Saisonalitäten von Paläotemperaturen treffen zu können und die Wachstumsrate des Rudisten zu messen. Schließlich sollten Vergleiche mit publizierten Daten von Rudisten aus Griechenland und der Türkei (STEUER 1995, 1996, STEUER et al. 1998) ermöglicht werden (vgl. Kap. 3.2.9).

### 1.2.3 Auswertung und Profildarstellung

Die Klassifikation der Karbonatgesteine erfolgte nach dem sedimentären Gefüge und den Hauptkomponenten. Verwendet wurde hierbei das Klassifikationsschema nach DUNHAM (1962). In manchen Fällen erwies sich eine zusätzliche Klassifikation nach FOLK (1959) als leichter verständlich, so dass beide Klassifikationen stellenweise kombiniert wurden. Siliziklastische Gesteine wurden im Gelände semiquantitativ klassifiziert (Ton, Silt, Sand, Kies). Häufigkeiten von Fossilien sind entweder prozentual angegeben oder nach PHLEGER (1960) in Intervallen (massenhaft: > 20%, häufig: 5–20%, gemein: 1–5%, selten: < 1%).

#### Computergestützte Verfahren

Die quantitative Bewertung einiger mikrofazialer Merkmale wurde mit Hilfe der Bildanalyse-Software <sup>UT</sup>ImageTool<sub>1,27</sub> (Universität Texas) durchgeführt. Digitalisierte Fotos von Dünnschliffen und Gesteinsanschliffen lieferten Graustufenbilder, die sowohl automatisch als auch manuell mittels Schwellenwertanpassung (thresholding) in Schwarz-Weiß-Dateien umgewandelt wurden. Das Ergebnis der rechnergestützten Auszählung der Pixel wurde prozentual und absolut in einem Tabellenkalkulations-Arbeitsblatt angezeigt. Das Verfahren wurde anhand definierter Schätztabelle (BACCILLE & BOSELLINI 1965) geeicht. Die Abweichungen schwankten zwischen 0,1% und 0,8%.

Mit dieser Methode konnten beispielsweise der freie Porenraumanteil oder das Verhältnis Mikrit/Sparit anhand von Dünnschliff-Fotos bestimmt werden.

Aber auch großmaßstäbliche Merkmale, wie das Verhältnis von durch Rudisten biogen belegter Fläche zum freien Sedimentationsraum wurde anhand von Aufschlußfotos nach oben beschriebener Methode ausgewertet.

#### Profildarstellung

Alle in der vorliegenden Promotionsarbeit untersuchten Profile sind grafisch als schematisierte Verwitterungsprofile ausgeführt, um eine bessere Nachvollziehbarkeit des Geländebefundes zu ermöglichen. Die Profildarstellungen beinhalten von links nach rechts folgende Spalten:

- Stufe
- Unterstufe (falls möglich)
- Lithostratigraphische Einheit (IGME)
- Maßstab
- Lithologie
- Bemerkungen (Faziesentwicklung, Events, Riff-Konstruktionstypen, Wasserenergie, Fossilinhalt etc.)
- Mikrofazies
- Kurzlegende

Eine zusammenfassende Legende zu den Profilen und Abbildungen zeigt die Abb. 2, die Profilinterpretationen werden im Text gegeben. Die detaillierte Profilabfolge an Riffhorizonten wurde in Form von Detailprofilen aufgenommen und separat dargestellt, sie sind der jeweiligen Riffbeschreibung (Kapitel 3) vorangestellt. Diese Profilabbildungen beinhalten zusätzlich eine Probennummerierung. Das Übersichtsprofil wird in Kapitel 2 ausführlich behandelt. Bei Text-

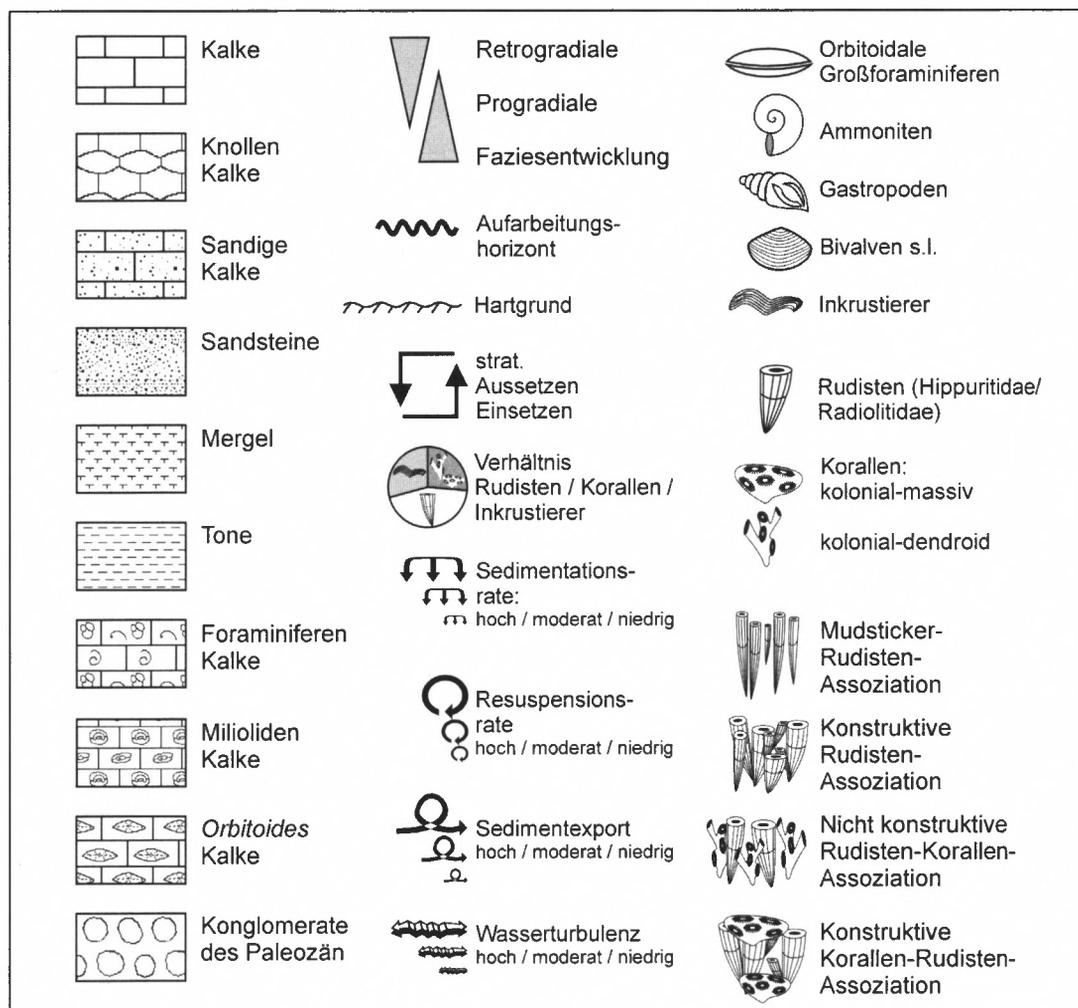


Abb. 2: Legende für alle Profildarstellungen und Abbildungen dieser Arbeit.

verweisen auf bestimmte Fossilien oder Proben werden die letzten Ziffern der jeweiligen Inventarnummer in eckigen Klammern angegeben (z. B. „... dekapode Krebse sind durch Scheren belegt [238] ...“). Alle Belegstücke sind unter der Nummer BSP1999 IX [xxx] in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie München hinterlegt.

### 1.3 Bisherige Arbeiten

Es ist bis jetzt eine Fülle von Arbeiten erschienen, die sich mit Riffen der Kreide beschäftigen. Wichtige Bibliographien sind mit FLÜGEL et al. (1992) zur phanerozoischen Riffentwicklung, sowie mit STEUBER & LÖSER (1996) zu jurassisch-kretazischen Rudisten publiziert.

Bis zum Beginn der siebziger Jahre wurden nur von wenigen Autoren Arbeiten zu kretazischen Riffen publiziert. KLINGHARDT (1921, 1939, 1944) veröffentlichte zahlreiche Publikationen über Rudisten und Rudistenriffe und bearbeitete bereits gemischte Rudisten-Korallen-Assoziationen. HENSON (1950) untersuchte kretazische und triassische Riffe des Mittleren Ostens, eine interessante Arbeit erschien von GRIFFITH et al. (1969), die anhand eines Unterkreide-Riffkomplexes auch quantitative Methoden zur Paläoenvironment-Rekonstruktion einsetzten.

In den siebziger Jahren wurde eine Vielzahl von teils deskriptiven Arbeiten zu Vorkommen und Verbreitung von Kreideriffen publiziert, die bis heute einen wichtigen Datensatz darstellen. Genannt seien hier stellvertretend COOGAN et al. (1972), COOGAN (1973), COATES (1973), NELSON (1973), KAUFFMAN & SOHL (1973), PERKINS (1974), HECKEL (1974), SCOTT (1979) für Untersuchungen aus dem Amerikanisch-Karibischen Raum und PHILIP (1972), FREYTET (1973), MASSE (1976, 1979), PONS (1977) für Europa.

Die achtziger Jahre bedeuteten einen vorläufigen Höhepunkt, was die Zahl der publizierten Arbeiten anbelangt. Vor allem europäische Forschungsarbeiten haben hieran großen Anteil. Getragen vom internationalen Interesse an Evolution und Dynamik von Karbonatplattformen entstanden zahlreiche wichtige Publikationen, welche bis heute als Standardwerke Beachtung finden. Ein Großteil der heute existierenden Lehrmeinungen zu Evolution, Struktur und Ökologie von kretazischen Biokonstruktionen fußen auf Forschungen dieser Zeit. Genannt seien hier vor allem WILSON (1986), FAGERSTROM (1987, 1988), BILOTTE (1985), CAMOIN (1983), SCOTT (1984, 1986), SCHUMANN (1984), HÖFLING (1985), KAUFFMAN & JOHNSON (1988), REITNER (1987), HARTSHORNE (1989).

Die Arbeiten der letzten Jahre beschäftigen sich zunehmend auch kritisch mit den Erkenntnissen der 70er und 80er Jahre. Lehrmeinungen, wie zum Beispiel die Ablösung der Korallen als Hauptriffbildner durch Rudisten im Verlauf der Oberkreide durch „ökologischen Wettbewerb“ (competitive displacement – Theorie) (KAUFFMAN & SOHL 1973, FAGERSTROM 1987, KAUFFMAN & JOHNSON 1988, CAMOIN et al. 1988, BOSELLINI 1991) erfahren zunehmend Kritik (GILI et al. 1995 b, SKELTON et al. 1997, SANDERS 1998). Auch allgemeingültige Riffdefinitionen sowie Klassifikationsschemata rezifaler Bildungen werden noch immer kontrovers diskutiert (CUMINGS 1932, WILSON 1950, CLOUD 1952, HECKEL 1974, WILSON 1974, JAMES & GELDSETZER 1988, FLÜGEL 1989) und fanden mit einer erweiterten Rifftypologie (HÖFLING 1997) ihren vorläufigen Abschluß.

### 1.4 Geologischer Überblick

Die bearbeiteten Horizonte befinden sich im Bereich der Keltiberischen Ketten SE-Spaniens. Diese sind im Norden begrenzt durch das Ebro Becken und reichen im Süden bis direkt an das

externe Präbetikum, den nördlichsten Ausläufer des alpinotypen Betikums. Im Westen bilden der alte Kraton der Spanischen Meseta und im Osten das Mittelmeer die geologischen und geographischen Grenzen des Iberikums.

Die geologischen Einheiten des Keltiberikums bestehen aus überwiegend karbonatischen Abfolgen des Mesozoikums und Känozoikums.

Tektonisches Hauptmerkmal des Keltiberikums ist ein generalisiertes NW-SE Streichen der Faltenachsen und Lineamente.

Das Iberikum selbst ist in fünf Sektoren (Abb. 3) mit unterschiedlichen tektono-sedimentären Charakteristika unterteilt: „Sector Aragones“ und der im Osten anschließende „Sector del Maestrazgo“ bilden zusammen das nordöstliche Iberikum (Ibérica Nororiental).

Markiert durch eine Serie von kleinräumigen Senken, welche der Linie Soria-Almazan-Teruel folgen, schließt sich das südwestliche Iberikum an (Ibérica Suroccidental). Dieses beinhaltet im westlichen Teil den „Sector Castellano“, südöstlich anschließend den „Sector Valenciano“ und südlich des „Sector Castellano“ den „Sector Manchego“ (MAS 1981). Er grenzt direkt an das externe Präbetikum, trifft aber im Osten auf die südlichsten Ausläufer des „Sector Valenciano“.

#### *Entwicklungsgeschichte während des Mesozoikums*

Die geologische Entwicklung des Keltiberikums basiert im wesentlichen auf der Entstehung eines NW-SE streichenden Grabensystems (ALVARO et al. 1979), was zur Bildung eines intrakratonalen Sedimentationsbeckens führte. Dieses Iberische Becken wurde im Verlauf des Mesozoikums infolge weiterer extensionaler Bewegungen mit überwiegend Flachwasserkarbonaten gefüllt. Beeinflusst wurde dieser Sedimentationsraum vor allem durch den Eintrag terrigener Klastika aus der westlich gelegenen Meseta und die Meeresspiegelschwankungen der östlich gelegenen Tethys.

Mit der unteren **Trias** beginnt, nach einer langen erosiven Phase des paläozoischen Sockels, die Grabenbildung infolge des beginnenden Abbrechens Europas von Rest-Pangäa und damit der Öffnung der Tethys. Vermutlich war ein „mantle plume“ in der Region um Valencia ein direkter Auslöser (ALVARO et al. 1979). Die Sedimentationsabfolge beginnt mit der Ablagerung kon-

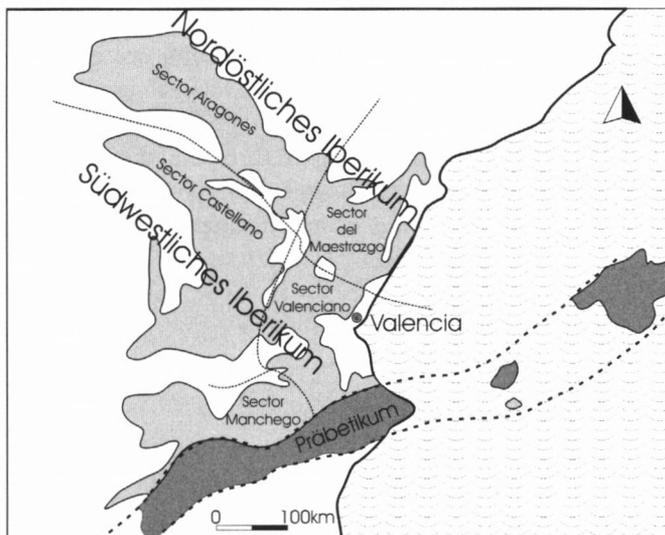


Abb. 3: Einteilung der Iberischen Ketten, vereinfacht und umgezeichnet nach MAS (1981). Die dünn gestrichelten Linien markieren Sektorengrenzen.

tinental terrestrischer Sedimente (fluviatile „red beds“ (SALAS & CASAS 1993), Gipse, Salze). Nach transgressiven Vorstößen des Muschelkalkmeeres entwickeln sich germanotypische, evaporitische Lithofaziestypen (Keuperfazies), welche die große Regression am Ende der Trias anzeigen (AURELL et al. 1992).

Im **Jura** beginnt im Keltiberikum mit einer Transgression während des **Lias**, bei gleichzeitig hohen Subsidenzraten, ein neuer sedimentärer Zyklus (SEYFRIED 1978). Vulkanische Aktivitäten sind deutlich (ORTI-CABO & VAQUER 1980). Das Sedimentationsbecken des Iberikums gewinnt an Ausdehnung und verbindet zeitweise das kantabrische Meer im Norden mit den tethyalen Becken des Betikums im Süden. Es kommt zur wiederholten Ausbildung weitläufiger Karbonatplattformen (Pliensbach-Toarc, Aalen-Bajoc, Oxford). Zwischengeschaltet sind hierbei regressive Phasen, die speziell im Callov zur Sedimentation eisenreicher Oolithe führen. Das letzte Regressionsereignis erfolgt im Kimmeridge (BAUMGÄRTNER & REYLE 1995) durch Hebungen im Zuge der Einengungstektonik der „neokimmerischen Phase“ (CAPOTE 1983).

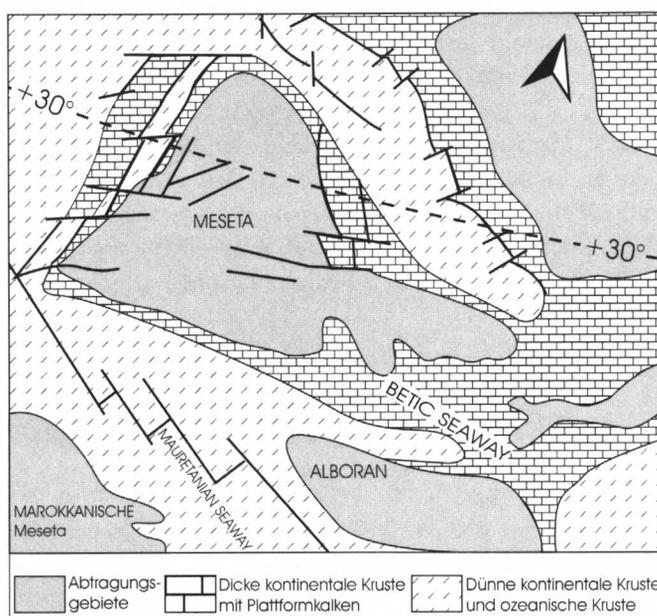


Abb. 4: Paläogeographie (Apt) vereinfacht und ergänzt nach DER COURT et al. (1984).

Aus der **Kreidezeit** ist ein weniger einheitliches Bild des Keltiberischen Ablagerungsraumes überliefert. Erneute, unterschiedlich stark ausgeprägte Subsidenzen einzelner Blöcke zergliedern das Iberikum in Domänen mit eigenständigen paläogeographischen Entwicklungen (VILAS et al. 1982a). Nachfolgend sei, entsprechend des Arbeitsgebietes vorliegender Arbeit, nur auf zwei Bereiche des Iberikums eingegangen.

**Ibérica Suroccidental** oder das südwestliche Iberikum zeigt eine nur sehr lückenhafte Überlieferung des Zeitraumes Berrias-Valangin. Im überwiegenden Teil des SW Iberikums transgredieren terrestrisch-lakustrine, später lagunär bis vollmarine Karbonate des Hauterive diskordant auf oberjurassischen Einheiten. In diesem Zeitraum beginnen sich bereits in kleinem Umfang Scleractinia-Riffe zu etablieren. Zentrum der vollmarinen Verhältnisse ist eine Grabenstruktur, deren Lage die Ortschaften Jumilla und Jecla (**Zona Jumilla-Jecla**, VILAS et al. 1982 b), sowie der Golf von Albacete markieren.

Im Bereich des **Sector Valenciano** dominieren dagegen terrestrische Klastika. An der Grenze oberes Barrême – Apt beginnt nunmehr, durch weiträumige Transgressionen, die Ent-

wicklung einer ausgedehnten internen Karbonatplattform mit Schwerpunkt im SE. Ausgedehnte Areale sind hier bereits von Rudisten besiedelt (Requienidae, Monopleuridae). Mit Beginn des Gargas gewinnen regressiv Tendenzen an Einfluß und es kommt, durch ergiebige Schüttungen terrigener Klastika von der Meseta, zur Ausbildung weiträumiger alluvialer Küstenbereiche. Durch eine kleinere Transgression des oberen Gargas-Clansay kann sich erneut eine kleinräumige Karbonatplattform etablieren, die jedoch durch regressiv induzierte, klastisch dominierte Abfolgen der „Utrillas- Fazies“ abgelöst wird (unteres Alb –Vracon) (SEGURA et al. 1994).

Mit Beginn des Cenoman homogenisiert die „Große Kreidetransgression“ die differenzierten Ablagerungsbereiche zu einer stabilen, epikontinentalen Karbonatplattform. Kleinere transgressiv-regressive Wechselfolgen tragen zu dieser Homogenisierung bei. Ein erneuter transgressiver Impuls setzt im unteren Turon ein, nachfolgende regressiv Impulse begünstigen die Ausbildung von Karbonatrampen, die häufig von Rudisten-Patchreefs besiedelt werden. Die Zeit des oberen Turons und Coniacs ist durch eine weiträumige Sedimentationsunterbrechung gekennzeichnet, erst mit dem Santon etabliert sich erneut eine ausgedehnte, interne Karbonatplattform. Sie erreicht ihre maximale Ausdehnung im oberen Santon. Im Laufe von Campan und Maastricht setzen sich allmählich regressiv Tendenzen durch und verflachen den Sedimentationsbereich zu einem küstennahen, flachlagunär bis randmarinen Ablagerungsraum. Zu dieser Zeit besiedeln Rudisten (Hippuritidae) nahezu alle flachmarinen Bereiche mit hoher Intensität. Mit zunehmender Landferne und damit einhergehenden vollmarinen Verhältnissen gewinnen auch Scleractinia-Riffe an Bedeutung. Im Verlauf des oberen Maastricht obsiegen schließlich regressiv Tendenzen und es werden terrestrisch kontinentale Serien der „Facies Garumniense“ (GUTIÉRREZ & ROBLES 1979) abgelagert, die das Bindeglied zwischen mesozoischer und känozoischer Sedimentationsgeschichte darstellen.

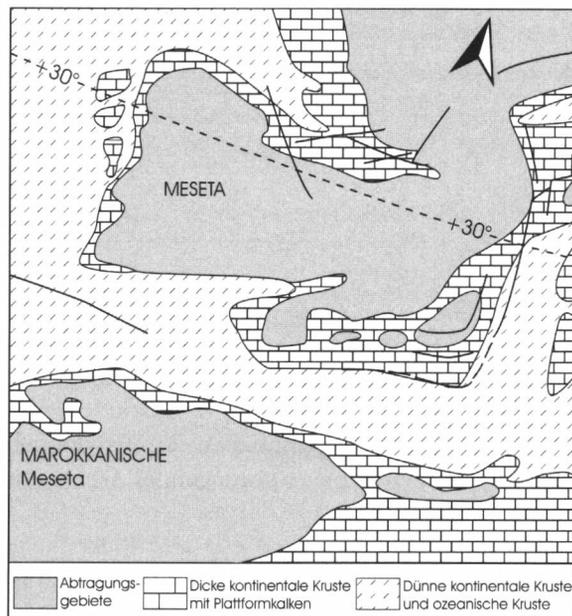


Abb. 5: Paläogeographie (Maastricht) vereinfacht und ergänzt nach DERCOURT et al. (1984).

Im **Sector del Maestrazgo** bildet sich bereits mit Beginn des Berrias eine nach Osten offene, flachmarine Plattform, die nach einer untergeordneten regressiven Phase im oberen Berrias, im unteren Valangin ihre größte Ausdehnung erreichte (CANÉROT et al. 1982). Im Verlauf des Valangin zog sich das Meer in das Beckenzentrum zurück und terrigene Sedimente kamen, progredierend von Westen, zur Ablagerung.

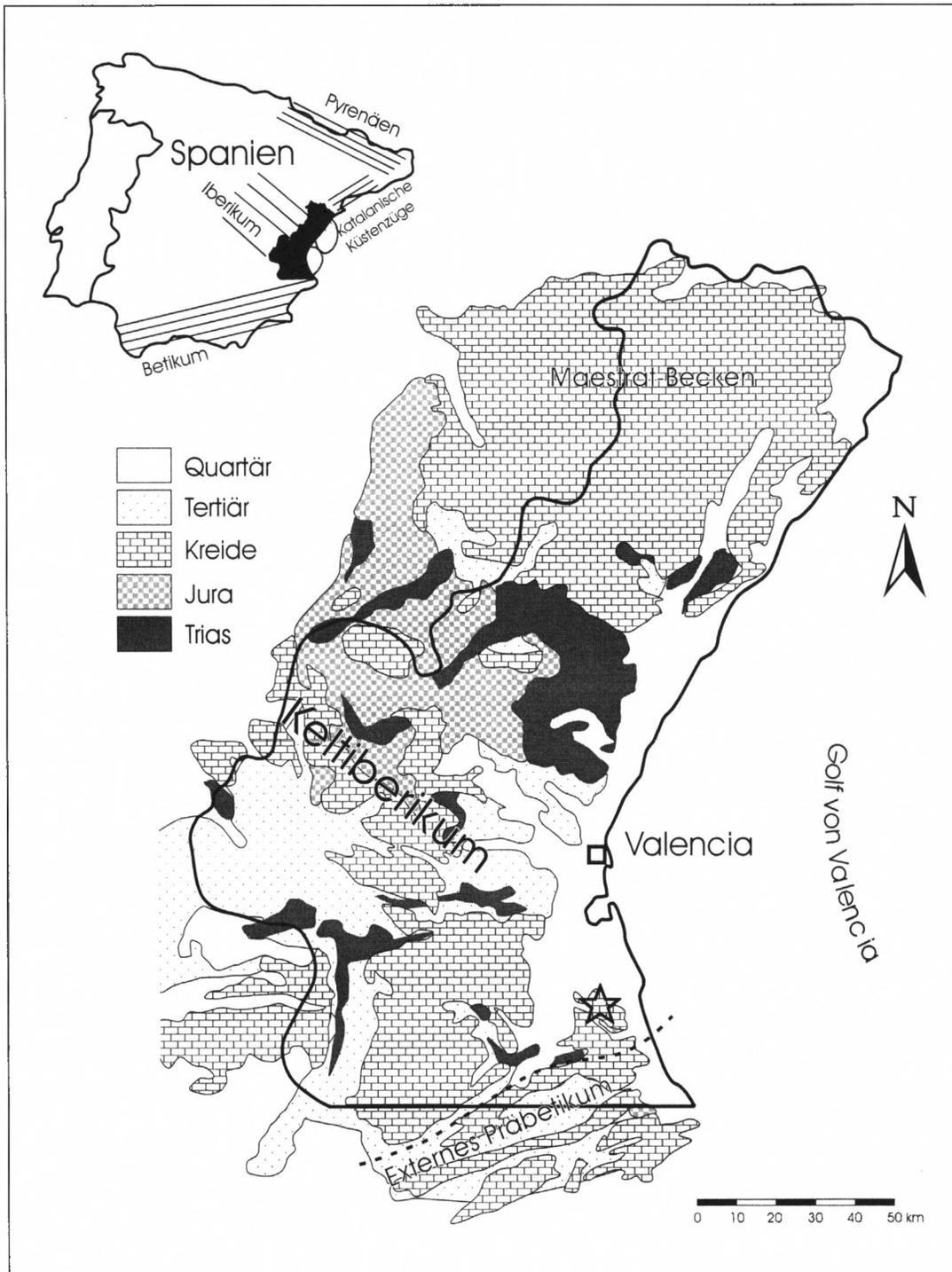


Abb. 6: Geologische Übersichtskarte der Provinzen Valencia und Cullera (Umrandung zeigt die politischen Grenzen, in der Übersichtskarte von Spanien ist dieser Bereich geschwärzt). Ein Stern markiert das Arbeitsgebiet. Die gestrichelte Linie zeigt die Grenze Keltiberikum-Präbetikum an. Im Spanien-Überblick bezeichnen dünne Linien die vorherrschende Richtung der tektonischen Lineamente und Faltenachsen der großen spanischen Gebirgszüge. Vereinfacht nach IGME (1966).

Mit Beginn des Hauterive existierte nach tektonisch verstärkten Transgressionen bereits ein großräumiges Epikontinentalmeer. Hierin entwickelte sich wiederum eine ausgedehnte Karbonatplattform, auf der es zur Bildung erster Korallen-Spongien-*Lithocodium* dominierter Riffe kam (mündl. Mitt. MOUSSAVIAN 1996). Im weiteren Verlauf des Hauterive dominieren regressive Tendenzen, die erst mit Beginn des Barrême von einer neuerlichen Transgression abgelöst werden.

Dies markiert einen neuen sedimentären Großzyklus, der bis in das untere Alb anhält und von wiederholten Meeresspiegelfluktuationen geprägt ist. Zu Beginn geraten weite Bereiche des Maestrat-Beckens unter lakustrinen Einfluß. Eine weitere Transgression ab dem oberen Barrême etabliert im gesamten Becken von Maestrat eine infralitorale Karbonatplattform, die in wechselnder Ausprägung bis an das obere Alb besteht. Besonders der stärker marin geprägte Zeitraum Apt-Unteralb zeichnet sich durch eine starke Entwicklung benthischer Organismenassoziationen aus. Hierbei sind deutliche Zonierungen von interner Plattform zum Plattformrand (Requienidae → Monopleuridae/Caprotinidae → Korallenriffe) zu erkennen (MALCHUS et al. 1995).

Zu Beginn des oberen Alb beendet eine vor allem im Osten nur kurzzeitige terrigene Episode auch diesen Zyklus (CANÉROT et al. 1982, SOLÉ DE PORTA et al. 1994). Rasch folgende transgressive Impulse sorgen für eine erneute, von Kalk-Mergel-Wechselfolgen geprägte marine Sedimentationsphase im östlichen Bereich des Beckens. Die westlichen, Meseta-nahen Gebiete verbleiben im Einflußbereich der terrigenen „Utrilla-Fazies“. Erst mit den großen Transgressionen (Alb-Cenoman-Grenze, Cenoman) etablieren sich im gesamten Beckenbereich stabile, vollmarine Verhältnisse. Im Verlauf des oberen Turons beginnen sich nunmehr schwache, aber beständige regressive Tendenzen auszuwirken. Offenmarine Ammonitenkalken werden von Rudistenkalken der inneren Plattform überlagert, die schließlich mit dem weiteren Rückzug des Iberischen Meeres in weiten Bereichen trockenfallen.

Erst im Santon kommen wieder marine Karbonate zur Ablagerung. Weite Plattformbereiche werden von Rudisten besiedelt, besonders Radiolitidae haben mit der Entwicklung von Biostromen hieran Anteil (CANÉROT et al. 1982). Beginnend ab dem oberen Santon, ist auch das gesamte Campan stark regressiv entwickelt. Bereits ab dem mittleren Campan ist der gesamte Bereich des Maestrazgo landfest.

Den Abschluß der mesozoischen Sedimentationsgeschichte markieren limnische Karbonate, die im Maastricht noch zur Ablagerung kommen. Die paläogeographische Verbreitung dieser Einheiten zeichnet das Bild einer weitgehend homogenisierten, kaum morphologisch geformten Landschaft (CANÉROT et al. 1982).

## 2 Gesamtprofil

### 2.1 Lage

Das Profil befindet sich im Bereich der keltiberischen Ketten E-Spaniens. Die bearbeiteten Detailprofile und Riffhorizonte konzentrieren sich auf den südöstlichsten Teil des Keltiberikums (Ibérica Suroccidental/Sector Valenciano) bei Tabernes de Valldigna (*Sierra de la Murta*) mit dem Profil **P1** ( $r: 891,5/h: 504,5$ ) (Kap. 2.2) und den Detailprofilen **D1** (Kap. 3.1.2), **D2** (Kap. 3.2.2), **D3** (Kap. 3.3.2), **D4** (Kap. 3.4.1).

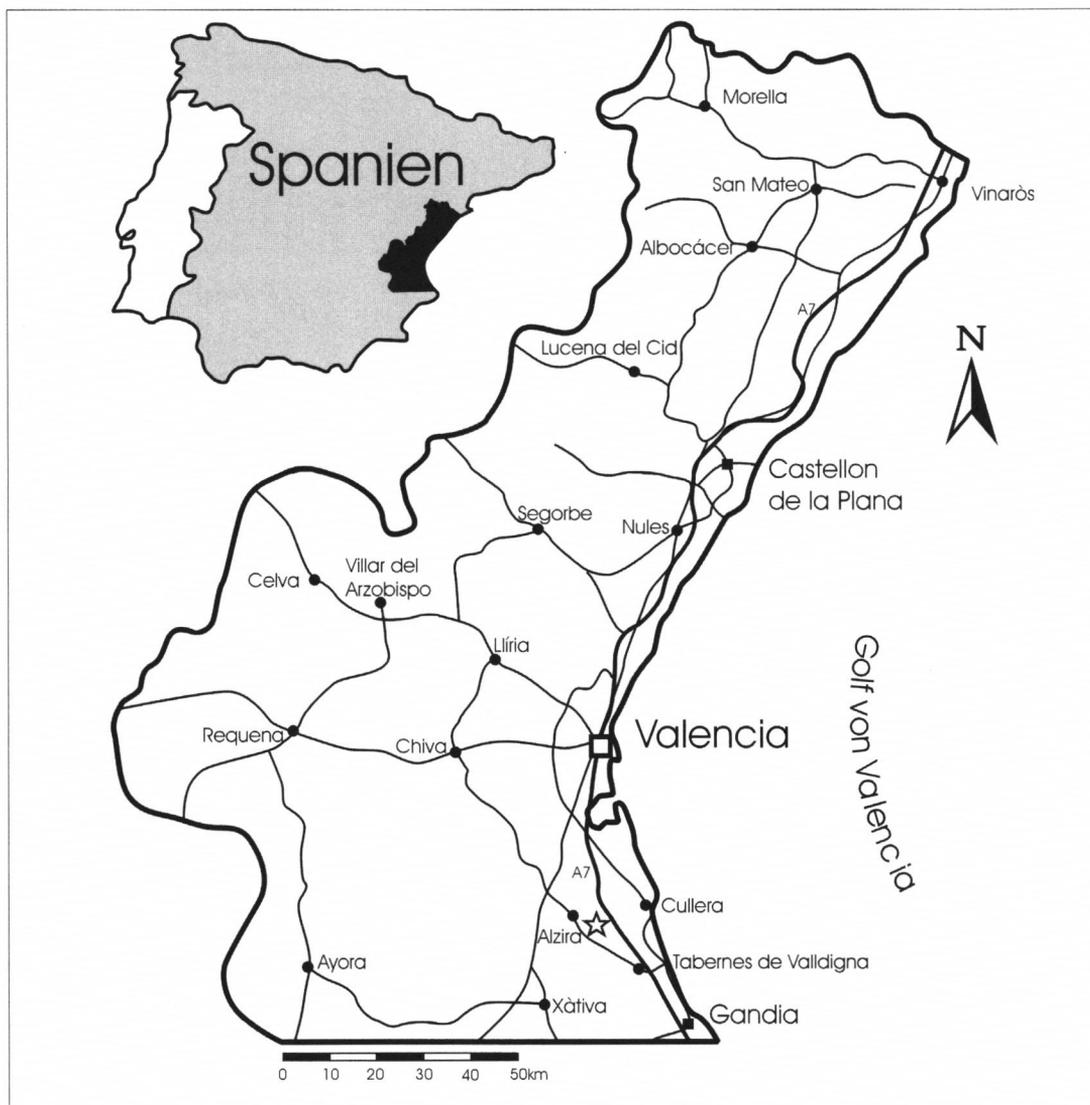


Abb. 7: Geographische Lage des Arbeitsgebietes. Die Linienbegrenzung markiert die politische Grenze der Provinzen Valencia und Castellon (in der Übersichtskarte von Spanien eingeschwärzt). Der Stern markiert den Ort der Profilaufnahme, an Infrastruktur sind Hauptverkehrsverbindungen und größere Ortschaften berücksichtigt.

## 2.2 Beschreibung

**Sierra de la Murta, P1.**

<b>Geographische Lage:</b>	Blatt Alcira, Hoja 770 (IGME).
<b>Profilbasis:</b>	r: 891,5 h: 504,5
<b>Profiltop:</b>	r: 892,2 h: 504,6
<b>Alter:</b>	Campan-Maastricht.

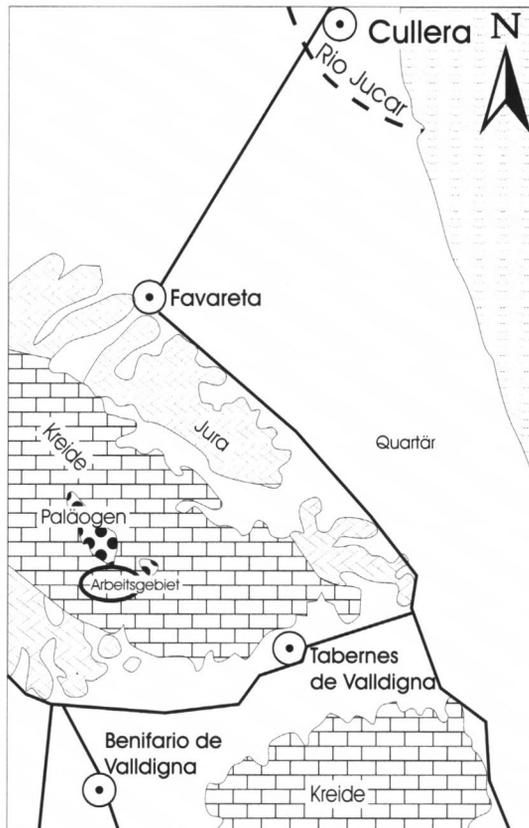


Abb. 8: Geographische Lage des Profils **P1** mit Hauptzufahrtswegen in das Arbeitsgebiet.

*Wegbeschreibung*

Von *Tabernes de Valldigna* folgt man der Straße nach *Alcira*. Bei km 6,5 biegt man nach Norden in den *Barranco de Perepuig* und folgt den Serpentinien bis zum aufgelassenen Steinbruch bei Höhenmeter 400. Auf beiden Seiten des Weges stehen, durch eine N-S verlaufende Störung getrennt, die Kalke der Einheit „Calizas con Hippurites“ (C<sub>26</sub>, IGME 1982) an, sie fallen 330/20. Das Profil beginnt 50 m unterhalb der Steinbruchsohle und reicht bis zum „*Puntal de la Paella*“.

*Profilbeschreibung*

Das Profil erfasst eine Gesamtmächtigkeit von 90 m und beginnt im Liegenden mit einer im dm-Bereich gebankten, 10 m mächtigen Wechselfolge von quarzreichen Rud-, Grain- und Floatstones mit wechselnden Anteilen angulärer Quarze. Sie beinhalten eine reiche Fauna orbitoidaler Großforaminiferen, welche an einigen Horizonten in gesteinsbildender Häufigkeit

vorkommen. Als Beifauna treten teilweise pyritisierte, agglutinierende benthische Foraminiferen, Echinodermatenschutt und nicht determinierbare Bioklasten auf. Im oberen Teil dieses Abschnittes finden sich zusätzlich Rotalgenfragmente (Corallinaceae).

Hierauf folgt eine 50–80 cm mächtige Bank (Profilmeter 10) aus inkrustierenden Korallen und großen, liegenden Rudistenindividuen der Gattung *Pironaea*. Korallen und Rudisten sind *in situ* erhalten und bilden den ersten biokonstruktiven Abschnitt des Profils (D2).

Die folgenden 2 Profilmeter stellen wiederum eine Abfolge von Grain- und Packstones dar, vergleichbar denen der ersten Profilmeter. Zwischengeschaltet sind nun aber auch geringmächtige (cm-Bereich), mergelige Horizonte, die ebenfalls Orbitoidae führen.

Den Beginn des zweiten biokonstruktiven Abschnitts markiert ein Horizont aus massiven, meandroiden Korallenkolonien der Gattung *Meandroria* sp. Die Einzelkolonien bildeten Oberflächen im Quadratmeter-Bereich. Hierauf folgt ein 4–6 m mächtiges Biostrom aus überwiegend inkrustierenden Korallen (*Actinacis*, *Actinaraea*, *Neocoenia*, *Meandroria*, *Microsolena*) und Rudisten (*Hippurites*, *Vaccinites*, *Pironaea*, *Hippuritella*), vergesellschaftet mit inkrustierenden Algen und Foraminiferen. Als Top dieses zweiten biokonstruktiven Komplexes (D2) fungiert ein 1–2 m mächtiger Sandsteinkörper (Profilmeter 20,5).

Darüber folgen dickbankige Wackestones, die vereinzelt gerundete Quarzkörner führen und fossilarm sind. Im Laufe der folgenden 6 Profilmeter geht diese Einheit allmählich in Rudistenschutt-führende Floatstones über. Schließlich entwickelt sich eine dichte Besiedelung von Rudisten (Hippuritidae) und dendroiden Korallen, die zur Ausbildung eines weniger als 1 m mächtigen Bafflestone-Horizontes führt (Profilmeter 29). Ein 1,5 m mächtiger Sandsteinkörper überlagert auch diesen dritten biokonstruktiven Abschnitt (D4).

Im weiteren Profilverlauf folgen zwei weitere, jeweils 10 m mächtige Abfolgen aus Wackestones, übergehend in rudistenführende Floatstones, mit Sandsteinen oder sandigen Kalken im Hangenden. Die obere Abfolge beinhaltet darüberhinaus einen weiteren biokonstruktiven Horizont aus Rudisten (Profilmeter 48–56), welcher untergeordnet auch massive Korallenkolonien enthält. Dieser Horizont ist etwa 8–10 m mächtig und stellt das Abbauniveau des ehemaligen Steinbruches „Nicolasa Quarry“ dar (D3). Dieser vierte biokonstruktive Abschnitt wird ebenfalls von Sandsteinen überlagert, die allmählich in gastropodenführende (*Trochactaeon*) Sandsteine übergehen.

Den weiteren Profilverlauf (Profilmeter 57–68) repräsentiert eine Wechselfolge von sandigen Kalken, Wackestones und Float-Rudstones, die häufig orbitoidale Großforaminiferen (*Orbitoides*, *Lepidorbitoides*, *Siderolites*) führen. Hierauf folgen 8 m mächtige helle Kalke, welche dicht mit Rudisten der Gattung *Hippuritella* besiedelt sind. Dieser fünfte biokonstruktive Horizont (D1) (Profilmeter 69–75) ist im oberen Teil verkarstet und zeigt eine Aufarbeitung der obersten Sedimentschichten. Sande schließen auch diesen Profilabschnitt ab. Es folgen nun ca. 10 m mächtige Bioschuttkalke (Float-Rudstones) die nur noch vereinzelt komplette Rudistenindividuen führen (*Agriopleura*) und erosionsdiskordant überlagert werden von Konglomeraten der klastischen Serien des Garumniums.

#### *Kurzinterpretation*

Innerhalb der Gesamtprofilentwicklung wechseln mehrmalig flachmarine Wackestones der tieferen Lagune mit Rudistenkalken der flachen Lagune, die im Zuge weiterer regressiver Tendenzen, teils nach Paläokarstbildung, von terrigen-siliziklastischen Einheiten überlagert werden. Das Profil dokumentiert insgesamt acht Zyklen dieser Art. Sie können wohl auf relative Meeresspiegelschwankungen, teilweise verstärkt durch hohe Nettoakkumulation in flachlagunären Hochproduktionsbereichen, zurückgeführt werden. Die generelle Tendenz über das Gesamtprofil (übergeordneter Zyklus) ist ebenfalls regressiv und zeigt eine progradiale Faziesentwicklung.

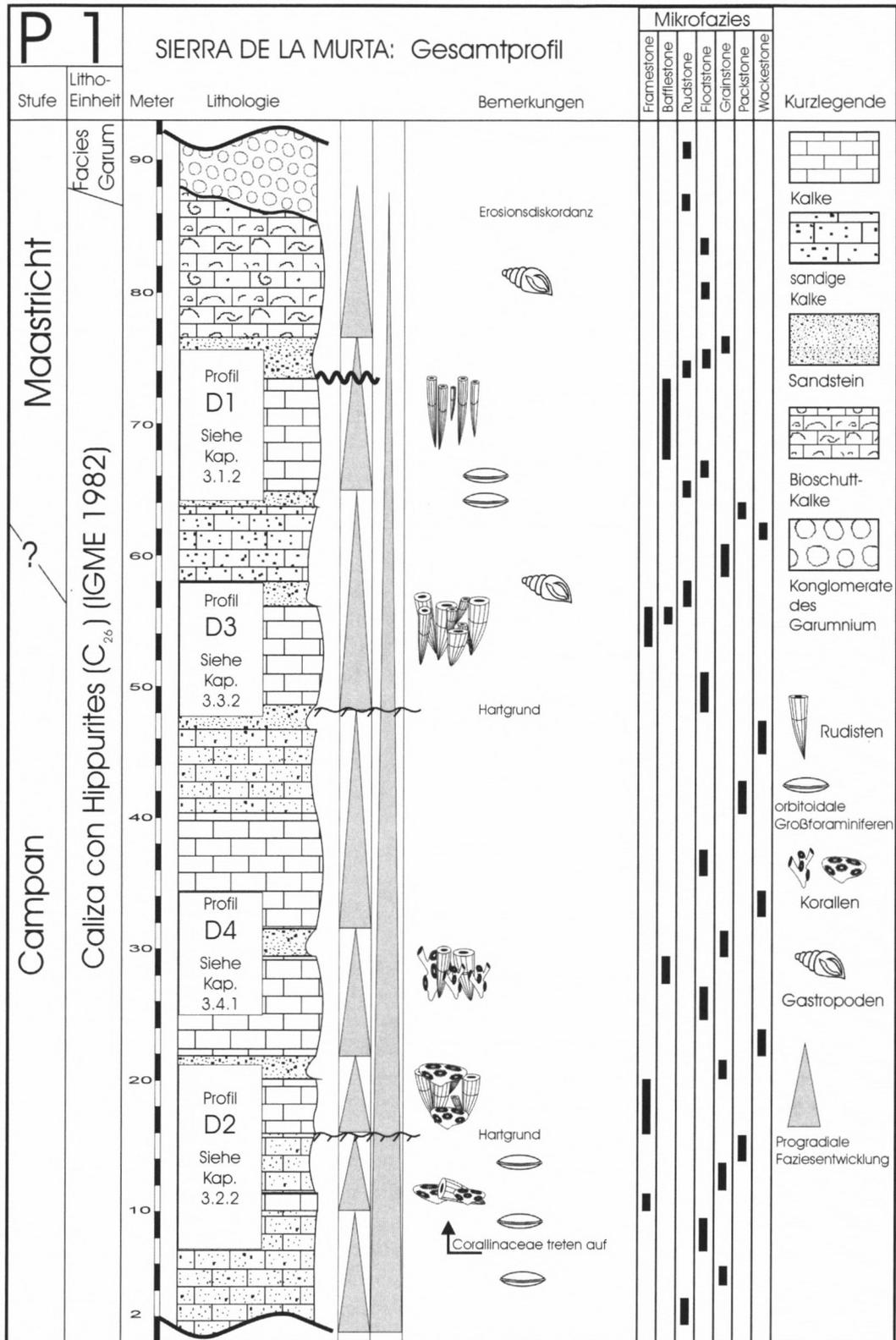


Abb. 9: Profil P1, Sierra de la Murta.

### 3 Biokonstruktionen

Im Folgenden werden vier Biokonstruktionen beschrieben, wobei der Begriff Biokonstruktion im Sinne von HÖFLING (1997) verwendet wird. Er umfaßt alle „... **marinen wie nicht-marinen**, durch **gerüstbildende** (karbonatische und silikatische) und/oder **sediment-einfangende** bzw. **-stabilisierende Organismen** erzeugte, morphologisch mehr oder weniger deutlich erkennbare, mehr oder weniger **in situ überlieferte Strukturen** ...“ (HÖFLING 1997, S. 23).

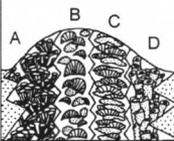
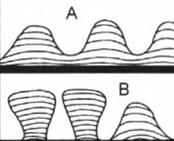
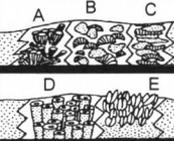
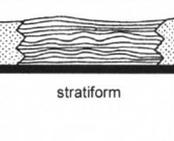
BIOKONSTRUKTIONEN					
Echte Riffe	Microbialite (PARS)	"Riffrasen"	Microbialite (PARS)	Reef Mounds	Mud Mounds
Skelettale Bioherme	Non-Skelettale Bioherme Stromatolith-Bioherme	Skelettale Biostrome Einfach/Komplex	Non-Skelettale Biostrome Stromatolith-Biostrome	A B	
					
A: dendriform B: massiv-knollig C: crustos D: agglutiniert	A: LLH-Typ B: SH-Typ	A: dendriform B: massiv-knollig C: crustos D: agglutiniert E: Substratsticker	stratiform	A: dendriform B: massiv-knollig	

Abb. 10: Tabellarische Darstellung der verschiedenen Biokonstruktionstypen, leicht verändert nach HÖFLING (1997).

Es werden also auch Assoziationen, die im architektonischen Sinne keine Gerüste „konstruieren“, als Biokonstruktionen bezeichnet.

#### 3.1 Rudisten-Mudsticker-Assoziation (D1)

##### 3.1.1 Einführung

Als Mudsticker (Substratsticker)-Assoziationen (Mudsticker-Communities SEILACHER (1984), Substratsticker-Biostrome HÖFLING (1997)) bezeichnet man Biostrome, die von dichtstehenden, sessilen, semi-infaunal lebenden Organismen (z. B. Bivalven) erzeugt wurden. Die Einzelorganismen sind dabei weder direkt noch mittelbar zu übergeordneten Konstruktionen (Gerüsten) assoziiert.

Spezielle Untersuchungen über Rudisten-Assoziationen vom Mudsticker-Typus stehen bis jetzt aus oder werden lediglich im Rahmen allgemeinerer lithologischer und sedimentologischer Fragestellungen untergeordnet behandelt. Der Einfluß sessiler, semi-infaunal lebender, nicht konstruktiver Rudisten-Assoziationen auf das Sedimentationsgeschehen ist bis jetzt nicht eingehend untersucht worden.

Erste Annäherungen an diese Thematik lieferten u. a. SKELTON (1979 b), der Paradigmen der Rudisten-Funktionsmorphologie formulierte, und SEILACHER (1984) mit funktionsmorphologischen Untersuchungen an Bivalven, STEUBER (1995) mit sklerochronologischen Untersu-

chungen über Wachstumsraten von Rudisten, sowie GILI et al. (1995 a), die Elevator-Rudisten-Assoziationen nicht als riffbildend sondern sedimentbewohnend definierten. PHILIP (1972) beschrieb dichtstehende, nicht konstruktive Rudisten-Assoziationen als „groupement tabulaire“ und bezeichnete Caprinidae-Assoziationen als typisch für diese Kolonialisierungs-Strategie.

SANDERS (1996) beschrieb sie als Biostrome mit „offenem Gefüge“ und ordnete sie Bereichen mit instabilem Substrat oder ökologisch ungünstigen Bedingungen zu.

Ziel dieses Kapitels ist es, Steuerungsfaktoren bzw. Regelmechanismen in nicht konstruktiven Rudisten-Assoziationen zu untersuchen, sowie deren Einfluß auf das lokale Sedimentationsgeschehen darzustellen. Insbesondere standen folgende Fragestellungen im Vordergrund:

- Inwieweit beeinflussten Mudsticker-Rudisten als „gregarious sediment-dwellers“ (GILI et al. 1995 a) das lokale Sedimentationsgeschehen?
- Weshalb wurden Mudsticker-Rudisten trotz hoher Individuenzahl und Fähigkeit zu biokonstruktiver Lebensweise (KAUFFMAN & JOHNSON 1988, vorliegende Arbeit Kap. 3.2) nicht „biokonstruktiv“?
- Warum zeigen sich Schwankungen der Besiedlungsdichte nicht als Paläoreliefunterschiede?
- Wie rasch akkumulierten Mudsticker-besiedelte Habitate? Handelte es sich hierbei um Karbonatplattform-typische Aufwuchsraten oder um stark beschleunigte Wachstumsvorgänge in Riff-typischen Größenordnungen?

Anhand der gewonnenen Ergebnisse wird ein Modell des Sedimentationsgeschehens in Mudsticker-Assoziationen vorgestellt.

Gegenstand der Untersuchungen ist ein ausgedehnter Rudistenkalkhorizont aus dem Maas-tricht der *Sierra de la Murta*.

### 3.1.2 Sedimentäre Entwicklung im Detailprofil

#### Profilabfolge

Das Profil umfaßt eine Gesamtmächtigkeit von ca. 11 m. Davon nimmt der Mudsticker-Horizont 6–8 m ein. Das Profil beginnt im Liegenden mit ca. 40 cm Grainstones, welche Kreuzschichtungen und coarsening-upward Gefüge aufweisen. Der Quarzanteil beträgt ca. 25%. Die Mikrofauna besteht aus häufig auftretenden, abgerollten *Orbitoides* sp. sowie gut sortiertem Schalenschutt. Hierauf folgen ca. 1 m mächtige Packstone-Wackestones ohne Quarzanteil, welche eine reiche Fauna an benthischen Foraminiferen beinhalten. Dominant sind die massenhaft auftretenden Miliolidae (>90%), wie *Quinqueloculina* sp. und *Idalina antiqua* (D'ORBIGNY). Vereinzelt treten biserialen Foraminiferen wie *Textularia* sp. auf.

Die folgenden 80 cm mächtigen Rudstones und Floatstones besitzen einen Quarzanteil von 10% – 25%, und zeigen Kreuzschichtungen und coarsening-upward Gefüge. Neben Schalenschutt von Inoceramen und Rudisten finden sich häufig orbitoidale Großforaminiferen wie *Lepidorbitoides minor* (DOUVILLÉ), *Siderolites calcitrapoides* LAMARCK, *Orbitoides media* (D'ARCHIAC).

Der weitere Profilverlauf zeigt ca. 1 m mächtige Rudstones bis Floatstones mit fining upward Gefüge, einem geringen Quarzanteil von ca. 10% und einer vielfältigen Mikrofauna. Neben Schalenschutt von Rudisten (Radiolitidae, Hippuritidae), Pectinidae und Molluskenschalen, finden sich *Cuneolina* sp., Miliolidae, Rotaliidae, Textulariidae, sowie vereinzelt roталиide Foraminiferen und Characeen-Gyrogonite. Aus dieser Einheit geht graduell mit zunehmender Rudistenhäufigkeit der *Hippuritella*-Mudsticker-Horizont hervor, der im oberen Bereich auch Paläoverkarstungen aufweist. Das Top des *Hippuritella*-Horizontes repräsentieren rudistenschuttreiche Float-Rudstones mit einem geringen Quarzanteil von <10% und vereinzelt orbitoidalen Großforaminiferen. Diese Bioschuttkalke stellen einen Aufarbeitungshorizont dar und werden von feinkörnigen Wackestone-Packstones abgelöst, die in reine Sandsteine übergehen.

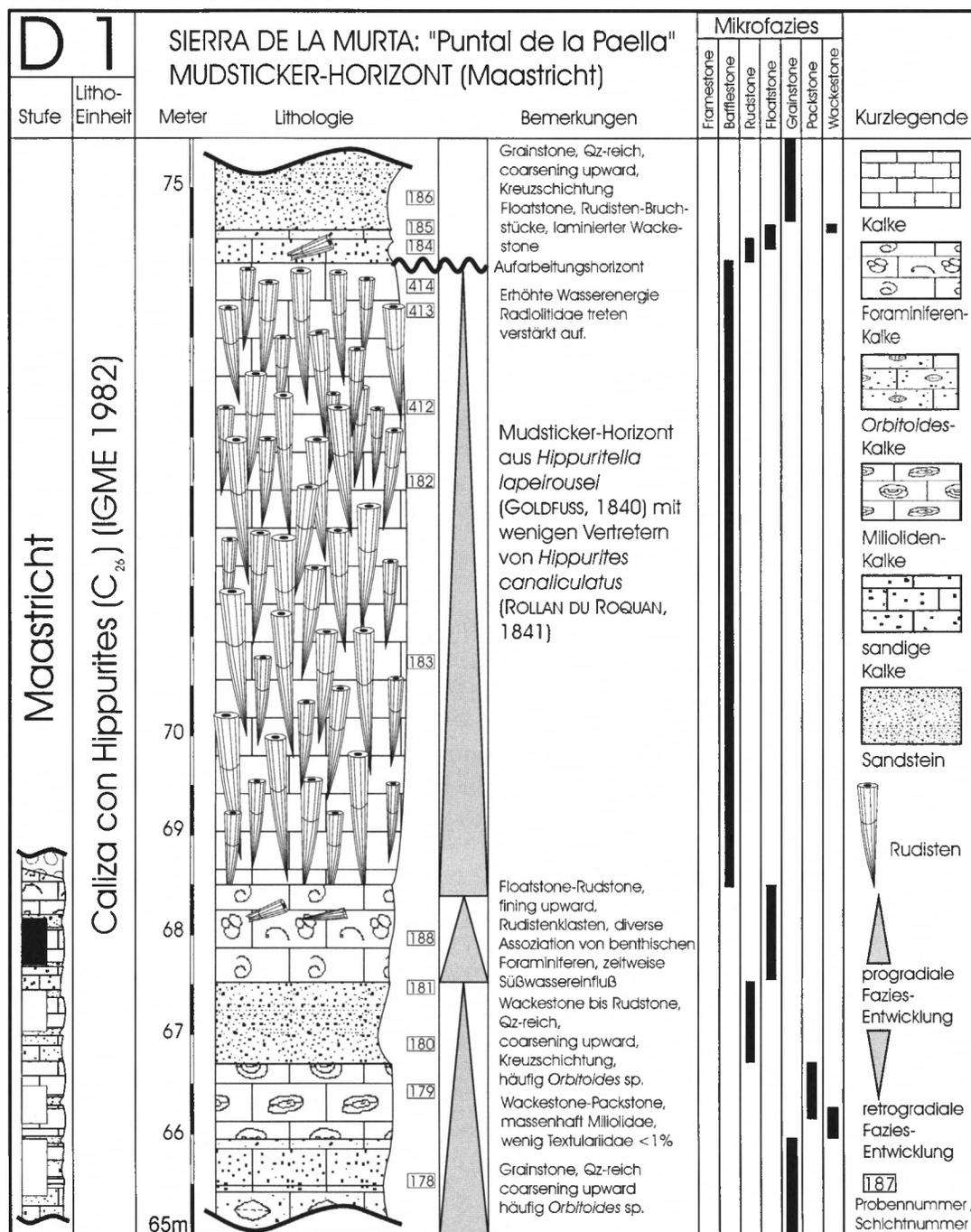


Abb. 11: Detailprofil D1: „Puntal de la Paella“, Mudsticker-Horizont.

### *Interpretation*

Der Profilverlauf zeigt mehrfache, kleinräumige Faziesübergänge, die durch leichte Meeresspiegel-Fluktuationen induziert wurden.

Die Basis des Profiles dokumentiert eine Entwicklung von hochenergetischer, normalmariner Barrenfazies mit terrigenen Einflüssen, hin zu flachstlagunären, hypersalinaren Ablagerungsverhältnissen, in denen Miliolidenkalke abgelagert wurden. Durch leicht transgressive Tendenzen folgt hierauf wiederum Sedimentation in Barrennähe unter terrigenen Einflüssen und höherenergetischen Verhältnissen.

Nachfolgend stabilisieren sich normalmarine bis leicht hypersalinare Verhältnisse, auch eine kurzzeitige Aussüßung ist durch Characeen-Gyrogonite dokumentiert. In diesem flachlagunären Faziesbereich mit eingeschränkter Wasserzirkulation und niedriger Wasserenergie siedelten erste Rudisten, die sich rasch verbreiteten und den gesamten Bereich schließlich dicht mit einer mono-paucispezifischen Rudistenpopulation bedeckten. Nach einer stabilen Wachstums- und Akkumulationsphase dieser Mudsticker-Assoziation kam es durch relative Verflachung zu einer Aufarbeitung oberster Sedimentschichten. Teilbereiche des Horizontes fielen kurzzeitig trocken und verkarsteten. Geringmächtige, terrigene Sandsteine verfüllten die Karsthohlräume und überlagerten den Gesamtkomplex.

#### *3.1.3 Stratigraphie*

Die beobachtete Rudistenfauna, hauptsächlich *Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS), gilt in den Pyrenäen als Maastricht-Indikator (PONS 1977, PONS & VICENS 1992) und ist typisch im Maastricht von Westfrankreich, Serbien, Bosnien und Holland (PLENIČAR 1975).

Die an der Profilbasis genommenen Proben mit *Siderolites calcitrapoides* LAMARCK, *Pseudosiderolites vidali* (DOUVILLÉ), *Orbitoides media* (D'ARCHIAC), und *Lepidorbitoides minor* DOUVILLÉ bestätigen diese stratigraphische Einstufung (siehe hierzu auch Taf. 2).

#### *3.1.4 Fauneninhalt*

Die Rudistenfauna des Mudsticker-Horizontes ist *in situ* erhalten und zeigt eine mono- bis paucispezifische Zusammensetzung aus überwiegend *Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS) (Taf. 2/2) mit vereinzelt Individuen von *Hippurites* sp. ex gr. *canaliculatus* ROLLAN DU ROQUAN (Taf. 1/4). Selten treten juvenile Individuen der Familie Radiolitidae auf.

Im Einzelnen sind dies:

*Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS 1840)

*Hippurites* sp. ex gr. *canaliculatus* ROLLAN DU ROQUAN 1841

*Biradiolites* sp.

*Radiolites* sp.

Als Beifauna treten im Mudsticker-Horizont selten kleine (mm-Bereich), unbestimmbare Gastropoden auf. Vereinzelt sind agglutinierende Foraminiferen zu beobachten. Die Rudistenschalen sind stark von clinoiden Bohrschwämmen befallen.

#### *3.1.5 Internsedimente*

Die Sedimentstrukturen des Mudsticker-Horizontes zeigen im Gelände und im Dünnschliff Anzeichen für relativ rasche Sedimentablagerung bzw. hohen Sedimentumsatz. Feinblättrige

Flaserschichtung im mm bis cm-Maßstab, Sortierungen und Gradierungen feinsten Komponenten zeugen von schwachenergetischen aber frachtreichen Sedimenttransporten, typisch für tidal induzierten Sedimenttransport (REINECK 1984, REINECK & SINGH 1980, REINECK & WUNDERLICH 1968).

In den Zwickelfüllungen zwischen den Rudisten befindet sich zudem ein hoher Anteil an autochthonen Bioklasten, welche auf die Bohrtätigkeit clinoider Bohrschwämme zurückgeführt werden können. Das Sediment weist einen hohen Anteil an primären, überwiegend von calzitischem Blockzement verfüllten Hohlräumen auf. Dies läßt sich auf eine sehr geringe Entwässerung vor der sehr früh beginnenden Diagenese zurückführen. Ursache dafür ist wahrscheinlich das stabile Stützgerüst der eng stehenden Rudistenindividuen, welches der Kompaktion und Entwässerung entgegenwirkte.

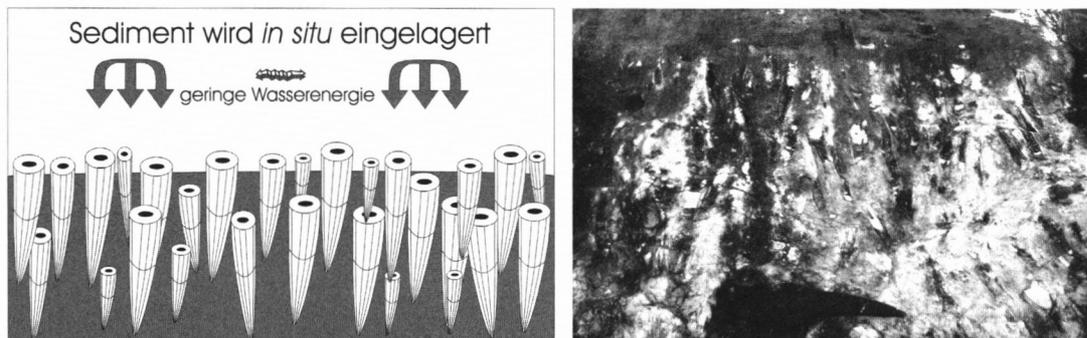


Abb. 12: Schematische Darstellung und Gelände-Nahaufnahme einer Rudisten-Mudsticker-Assoziation (Sierra de la Murta, Puntal de la Paella, Straßenaufschluß). Individuen sind nicht aneinander zementiert, die Akkumulation findet durch sukzessive Besiedlung statt.

Manche Bereiche sind durch *Microcodium* rekristallisiert. Die Rekristallisationskerne sind entlang von Komponentengrenzen positioniert. Siehe auch Taf. 4, Abb. 4.

Interessant ist, dass auch juvenile Radiolitiden mit einer Höhe von max. 11 mm, *in vivo* erhalten, zwischen den Hippuritellen auftreten. Keiner der kleinen Radiolitiden erreichte das Adultstadium. Es liegt Nahe anzunehmen, dass Radiolitiden-Larven aufgrund des hohen Sedimentationsdruckes nach kurzer Zeit verschüttet (erstickt) wurden. Siehe auch Taf. 3, Abb. 6.

### 3.1.6 Faziesbeschreibung

Die Mudsticker-Biostrom-Fazies ist lateral über mehr als 1,5 km aufgeschlossen, durch das hangparallele Einfallen der Einheit im Bereich des *Puntal de la Paella* konnte hier eine Fläche von knapp 0,5 km<sup>2</sup> bearbeitet werden.

Lateral sind keine Faziesübergänge aufgeschlossen, signifikante laterale Mächtigkeitsschwankungen waren nicht zu beobachten. Die tatsächlichen paläogeographischen Abmessungen der Mudsticker-Fazies lagen wahrscheinlich erheblich über den rezent aufgeschlossenen in Bereichen > 10 km bis zu mehreren zehn Kilometern. Ausgeprägte Habitatmorphologie, Paläorelief sind nicht nachweisbar. Paläogeographisch wurde somit ein ausgedehntes, söhliges, flachlagunäres Areal besiedelt. Die Rudisten sind *in situ* (hier aufrecht) erhalten.

Die Besiedlungsdichte (Packungsdichte) der Rudisten schwankt gemäß der Auszählung im Gelände zwischen 40 und 60 Flächenprozent. Die Individuendichte liegt dabei zwischen 2000 und knapp 3000 Individuen pro Quadratmeter. Sämtliche auftretenden Rudisten mit Ausnahme einiger juveniler Radiolitiden zeigen hochkonische bis zylindrikale Morphologie und

besitzen damit ein hohes Packungs-Potential (KAUFFMAN & JOHNSON 1988). Die Einzelindividuen berühren sich dabei nur selten ( $< 10\%$ ), obwohl alle beobachteten Rudistenarten in anderen Riffhorizonten auch direkt an anderen Individuen festgeheftet (biokonstruktiv) vorkommen (vgl. Kap. 3.2). Die Besiedlungsstrategie scheint somit environment-induziert zu sein.

Die Auszählung horizontaler Großschiffe ergab keine Dominanz bestimmter ontogenetischer Stadien auf einzelnen „Zeitscheiben“ (Taf. 3, Abb. 2). Es sind keine Generationsabfolgen ausgebildet. Die Besiedelung erfolgte über den gesamten Horizont hinweg sukzessiv. Die beobachteten Schwankungen der Packungsdichte sind sowohl lateral, als auch vertikal ausgeprägt. Bereiche höherer Packungsdichte zeigen lateral gegenüber Bereichen niedrigerer Packungsdichte keinen Paläo-Reliefunterschied.

### 3.1.7 Sediment-Organismus-Wechselwirkungen

Wechselseitige Beeinflussung von Sedimentation und Organismus findet in nahezu allen marinen Lebensräumen in verschiedenster Ausprägung statt. Zum einen sind schalentragende Organismen selbst Hauptproduzenten von Sediment (KIDWELL & JABLONSKI 1983), zum anderen sind zahlreiche Organismen als „baffler“, „trapper“, „binder“ in der Lage, Sediment zu akkumulieren und damit ein eigenes, lokales, sedimentologisches Umfeld zu schaffen.

Bei der Untersuchung möglicher Wechselwirkungen zwischen Sedimentationsgeschehen und Organismenassoziationen muss geprüft werden, ob eine Assoziation in ihrer ökologischen Flexibilität lediglich durch die Eigenschaften der sie aufbauenden Einzelorganismen definiert ist. Eine Betrachtung der möglichen Sediment-Organismus-Wechselwirkungen muss also zunächst zwei Fragen aufwerfen: Wie sind die Möglichkeiten des Einzelorganismus im sedimentologischen Umfeld beschaffen und welche zusätzlichen Rahmenbedingungen beeinflussen spezifisch die Summe der Einzelindividuen, also das Gesamt-Ökosystem?

Der hier betrachtete **Einzelorganismus** (Elevator-Rudist, Hippuritidae) war sessil. Er war damit in der Sedimentsäule unbeweglich (DECHASEAUX 1969). Damit war die Mobilität des Weichkörpers begrenzt auf eine vertikale Aufwärtsbewegung innerhalb der Schale im Zuge des Höhenwachstums der Unterklappe. Auch konnte die Wachstumsgeschwindigkeit von Elevator-Rudisten nicht an „Stabilitäts-Bedürfnisse“, also an die Sedimentationsrate angepaßt werden, sondern war vielmehr weitgehend konstant bzw. physiologisch auf Artniveau fixiert, wie zahlreiche Isotopenmessungen an Rudistenschalen zeigen konnten (STEUBER 1995, STEUBER et al. 1998). Einschränkungen gelten lediglich für einen kurzzeitigen, juvenilen Wachstumsschub mit erhöhten Wachstumsraten (STEUBER et al. 1998).

Ein Mudsticker-Rudist war somit auf Sedimentationsraten angewiesen, die hoch genug waren, um Stabilität zu bieten, bzw. die Mudsticker-Lebensweise zu ermöglichen (ROSS & SKELTON 1993). Gleichzeitig durfte die Sedimentationsrate die Wachstumsrate des Rudisten nicht übersteigen, da Rudisten nur lebensfähig waren, wenn die Kommissur in der freien Wassersäule positioniert war (SKELTON 1979 b).

Für das **Gesamtsystem** (Mudsticker-Biotop) muss berücksichtigt werden, dass aufgrund der in diesem Beispiel besonderen faziellen Lage des Horizontes (ausgedehnte, flachlagunäre, horizontal gelagerte Habitatfläche, niedrige Wasserenergie), anfallendes Sediment über keine Exportmechanismen (gravitative Entsorgung, Strömungen) verfügte.

Zudem stand als Depositfläche für das anfallende Sediment lediglich die nicht biogen, also von Rudisten belegte Fläche zur Verfügung, wobei sich die Gesamt-Sedimentmenge aus der anfallenden Hintergrundsedimentation, „gebaffeltem“ Sediment sowie autochthonem Sediment zusammensetzte.

Das heißt, die Fläche, auf der sedimentiert wurde, war auf die freien Räume (Zwickelräume) zwischen den Rudisten beschränkt. Sediment, das auf Rudisten-Deckelklappen zu liegen kam, wurde sowohl passiv (exponierte Lage der Oberklappen im Vergleich zu den „Sedimentfallen“ der freien Räume zwischen den Einzelindividuen) als auch aktiv entsorgt (Entsorgung durch Deckelbewegung bzw. Pumpbewegung *sensu* KAUFFMAN & SOHL 1973).

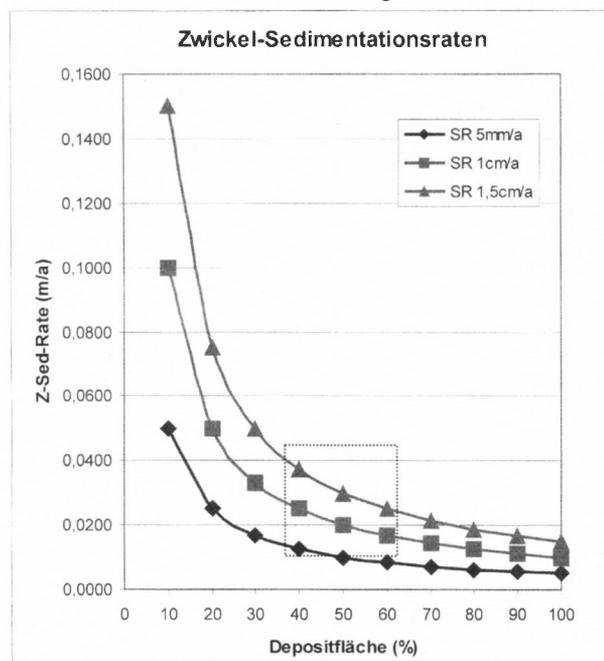
Dies führte, abhängig von der „Packungsdichte“ der Rudisten (Dichte der Besiedelung), zu einer entsprechenden Erhöhung der Zwickelsedimentationsrate. Je dichter die Rudisten siedelten, desto kleiner war die Fläche, auf der Sediment sich ablagern konnte, desto rascher die Sedimentakkumulation. Dieser Zusammenhang läßt sich mathematisch leicht darstellen. Die effektive Sedimentationsrate (= Zwickelsedimentationsrate) ist das Produkt von Gesamtfläche und Sedimentationsrate, geteilt durch die nicht biogen belegte Fläche. Oder ausführlicher:

$$Z_{sr} = \frac{F \cdot SR}{F - F_{bio} \cdot k} \quad (1)$$

- $Z_{sr}$  Zwickel-Sedimentationsrate (m/a)  
 F Gesamtfläche (m<sup>2</sup>)  
 SR Sedimentationsrate (m/a)  
 $F_{bio}$  biogen belegte Fläche (m<sup>2</sup>)  
 k Korrekturfaktor (1,1–1,3)

Der Korrekturfaktor **k** berücksichtigt den Effekt, dass bei höherer Packungsdichte mehr

Abb. 13: Zusammenhang zwischen Depositfläche und Zwickelsedimentationsrate auf Mudsticker-Biostromen. Von punktierter Linie begrenzter Bereich zeigt das Mudsticker-„Fenster“, es markiert die Schwankungsbereiche von Besiedelungsdichte und Wachstumsrate von Mudsticker-Rudistenassoziationen auf der Basis von Geländebefund und Literaturdaten aus STEUBER (1999).



Schalenmaterial vorhanden ist, und damit auch mehr autochthone Bioklasten produziert und sedimentiert werden. Auszählungen von Rudistenschutt im Schliffbild bei unterschiedlichen Packungsdichten (30%, 50%, 70%) ergaben Korrekturwerte, die zwischen 1,1 und 1,3 lagen.

Aus diesem Modell ergibt sich weiterhin die Möglichkeit, Paläo-Sedimentationsraten direkt zu berechnen. Nach Messung der Wachstumsgeschwindigkeit der Rudisten (Isotopengeochemie oder Literaturdaten) und ihrer durchschnittlichen Packungsdichte kann auf die normalen, nicht erhöhten Sedimentationsraten zurückgerechnet werden.

Abb. 13 veranschaulicht diese Zusammenhänge. Bei einer Packungsdichte von 60% (Depositfläche 40%) und einer angenommenen Wachstumsgeschwindigkeit von 2,5 cm/a ergibt sich eine maximal mögliche Sedimentationsrate von 1 cm/a.

Die Größenordnung der so errechneten Sedimentationsraten (0,5–1,5 cm/a) liegt im Rahmen vergleichbarer Rezent-Faziesbereiche. Auf Korallenriffen Südthailands beobachteten SCOFFIN et al. (1997) bis zu 16 kg/m<sup>2</sup> im Monat tidal induzierten karbonatischen Sedimenteintrag. Die Aufschlickung von Wattflächen der Nordsee durch *Mytilus*-Besatz (> 1 cm/a) oder die Sedimentakkumulation bei der Landgewinnung durch Lahnungen (> 1 cm/a) liegt ebenfalls in diesem Größenbereich.

Das Problem dieser theoretischen Betrachtung ist, dass bei unterschiedlichen Packungsdichten auch lateral unterschiedliche Aufwuchsraten zu erwarten sind. Bereiche mit höherer Besiedelungsdichte innerhalb einer Mudsticker Assoziation sollten demnach schneller akkumulieren als Bereiche mit geringerer Besiedelungsdichte. Dies müßte sich in Form von Mächtigkeitsschwankungen oder isolierten Rudisten-Mounds innerhalb des Mudsticker-Horizontes widerspiegeln.

Der Geländebefund gibt allerdings keine Hinweise auf solch unterschiedliche laterale Entwicklungen. Es müssen also noch weitere Faktoren in Betracht gezogen werden, die stabilisierend auf die sedimentologische Entwicklung innerhalb einer solchen Assoziation wirken.

Die Lösung dieses scheinbaren Widerspruches ergibt sich, wenn man das Sedimentationsgeschehen als dynamisch betrachtet (Kap. 3.1.8).

#### *Steuerung, Regelung*

Die Begriffe Steuerung und Regelung beschreiben zwei unterschiedliche Vorgänge innerhalb eines Systems (z. B. Ökosystems). Sie sind in der Deutschen Industrienorm (DIN 19226) streng definiert:

##### *Steuerung*

*„Steuerung ist ein Vorgang in einem System, bei dem ein oder mehrere Größen als Eingangsgrößen, andere Größen als Ausgangsgrößen aufgrund der dem System eigentümlichen Gesetzmäßigkeiten beeinflussen.“*

##### *Regelung ist*

*„... der Vorgang, bei dem eine Größe, die zu regelnde Größe, fortlaufend erfaßt, mit einer anderen Größe, der Führungsgröße, verglichen, und abhängig vom Ergebnis dieses Vergleichs im Sinne einer Angleichung an die Führungsgröße beeinflusst wird. Der sich dabei ergebende Wirkungsablauf findet in einem geschlossenen Kreis, dem Regelkreis statt.“*

Steuerung beschreibt also die Beeinflussung eines Vorgangs in eine bestimmte Richtung. Steuerungen sind dadurch lediglich geeignet, Teilaspekte lebender Systeme zu beschreiben (RÖHLER 1974).

Lebende Systeme sind geregelt, sie weisen feedback-Mechanismen auf, die kontrollierend (regelnd) in das System eingreifen und es gegen unvorhergesehene Einflüsse stabilisieren (RÖHLER 1974).<sup>1</sup>

#### *3.1.8 Autoreglatives System, Dynamik, Toleranz*

Kap 3.1.7 erläuterte die grundlegenden Steuerungsfaktoren des Sedimentationsgeschehens in Abhängigkeit zur Organismenbesiedelung auf Mudsticker-Systemen.

---

<sup>1</sup> Im Englischen wird dagegen nur ein einziger Begriff für beide Vorgänge verwendet (control). Zwischen Regelung und Steuerung wird terminologisch nicht unterschieden.

Zur Beschreibung zeitlich-räumlicher, also vierdimensionaler Prozesse reicht die Darstellung beobachteter Steuerungsfaktoren jedoch nicht aus, da Steuerungen keine rekursiven, gekoppelten Prozesse beschreiben können (siehe oben) (DIN 19226, RÖHLER 1974).

In der Tat lassen sich Geländebefunde wie die homogene Akkumulation der Gesamtfläche nicht mit den nachgewiesenen Steuerungen erklären.

Bezieht man darüber hinaus die Beobachtung der sukzessiven Besiedelung (Kap. 3.1.6) in die Interpretation ein, so muss man über die Gesamtzeit der Mudsticker-Besiedelung von einer im Mittel ständigen (konstanten) Larvenverfügbarkeit ausgehen (mündl. Mitt. SCHUMANN 1997).

Dies impliziert, dass im zeitlichen Mittel die Chancen für die Entwicklung einer Rudistenlarve genau dort am größten sind, wo auch die Packungsdichte und damit die Möglichkeit, verschüttet zu werden, am geringsten ist.



Dies führt genau dazu, dass besonders auf gering besiedelten Bereichen durch überdurchschnittlich hohe Neubesiedelungsraten die Packungsdichte erhöht wird.

Gleichwohl wird bei zu dichter Packung der Einzelindividuen schon eine geringfügige Erhöhung der lokalen Sedimentationsrate zum Verschütten und Erstickten einzelner Rudisten führen.

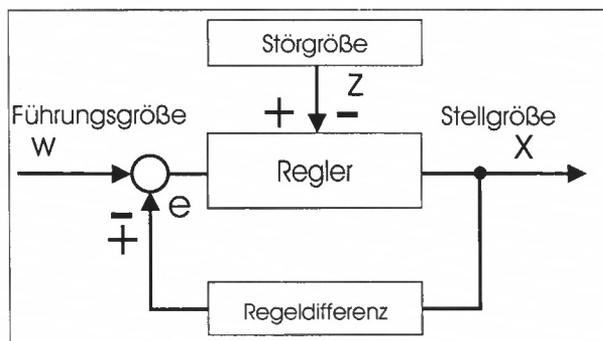


So erfolgt durch ein Ausdünnen zu dicht besiedelter Areale eine Erniedrigung der Packungsdichte und damit eine Erniedrigung des Sedimentationsdruckes.

**Diese beiden Zusammenhänge (Steuerungen) bewirken jeweils ein Gegenlenken auf externe Einflüsse. Zusammengefaßt können sie als Regler betrachtet werden, der je nach Bedarf (z. B. bei fluktuierenden Sedimentationsraten) gegensteuert und dem Gesamt-Ökosystem eine hohe ökologische Stabilität verleiht.**

Veränderliche Packungsdichten innerhalb von Mudsticker-Systemen konnten also, sowohl lateral als auch über die zeitliche Entwicklung hinweg, Schwankungen (Störgrößen) z. B. der lokalen, effektiven Sedimentationsrate, regulieren. Selbst leichte Veränderungen der Habitatsmorphologie konnten so höchstwahrscheinlich ausgeglichen werden.

Abb. 14: Standard-Regelkreis,  $w - x = e$ .  
 Führungsgröße **w**: Wachstumsgeschwindigkeit der Rudisten. Störgröße **z**: Sedimentationsrate (fluktuierend). Meßumformer oder Regeldifferenz **e**: Differenz der Rudisten-Packungsdichte (veränderlich). Stellgröße **x**: Akkumulations-(Wachstums-)geschwindigkeit der besiedelten Plattform.



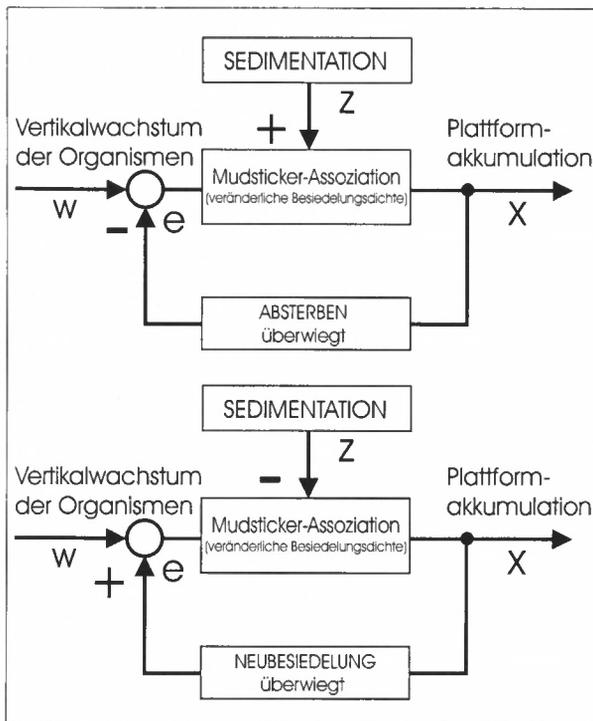


Abb. 15: Zweigeteilter Regelkreis der Mudsticker-Assoziationen. Der Ablauf der Regelung ist für den Fall einer Erhöhung der externen Sedimentationsrate dargestellt, sowie für eine Erniedrigung der externen Sedimentationsrate. Beide Regelkreise ließen sich unter Verwendung beider Vorzeichen zu einem einzigen Regelkreis zusammenfassen.

Anhand eines Regelkreises, der die Einflußgrößen eines geregelten Systems und ihre Abhängigkeiten grafisch darstellt, lassen sich dynamische Sedimentationsvorgänge ideal beschreiben. Die Abbildungen 14 und 15 zeigen solche Regelkreise. In ihnen ist das Rudisten-Ökosystem als Regler dargestellt. Eine definierte Eingangsgröße stellt das weitgehend stabile Rudisten-Wachstum dar. Als störender (fluktuierender) Einfluß wirkt die Sedimentationsrate. Die jeweils veränderte Packungsdichte kompensiert die Schwankungen der Sedimentationsrate. Die Akkumulation des Gesamtsystems kann schließlich als Stellgröße bezeichnet werden.

Somit bleibt ein optimales Verhältnis zwischen Rudistenwachstum und Sedimentakkumulation gewährleistet. Die Wachstumsgeschwindigkeit der besiedelten Plattformbereiche wird also an die Wachstumsgeschwindigkeit der Rudistenindividuen angeglichen. Auch Benthosassoziationen, die nicht zu Riffen gezählt werden, können also in riffotypischen Größenordnungen wachsen. Im Vergleich zu rezenten Scleractinia-Riffen (*Porites* sp.: 8–12 mm/a, DULLO et. al 1996; *Diploria labyrinthiformis*: ca. 3–6 mm/a DRASCHBA 1999) akkumulierten Rudisten-Mudsticker Assoziationen der Oberkreide sogar noch wesentlich rascher.

#### Environment-Toleranz

Trotz hoher Wachstumsraten innerhalb eines geregelten Systems, und damit der Fähigkeit, auf fluktuierende Einflüsse durch feedback-Mechanismen ausgleichend zu reagieren, gelten für Mudsticker

Assoziationen auch Toleranzgrenzen, jenseits derer die Lebensgemeinschaft abstirbt oder sich zumindest stark verändert. Als limitierende Faktoren können episodische Ereignisse wirken. Aufgrund ihrer Zufälligkeit können sie nur schwer modellhaft schematisiert werden. Hierzu gehören Stürme, Erdbeben, Vulkanausbrüche, Impaktereignisse, etc. Allmähliche Änderungen der faziellen Rahmenbedingungen können jedoch ebenfalls zu einem Überschreiten der ökologischen Toleranzgrenzen führen. Das vorliegende Mudsticker-Modell gilt bei gegebenen faziellen Rahmenbedingungen (Kap. 3.1.6) innerhalb von zwei Toleranzgrenzen:

- Die Sedimentationsrate darf nicht das Rudistenwachstum übersteigen (Verschüttet/Ersticken-Grenze).
- Die Sedimentation ist ausreichend zur Erhaltung von Stabilität (Instabilität/Umkippen-Grenze) (Elevator-Rudist).

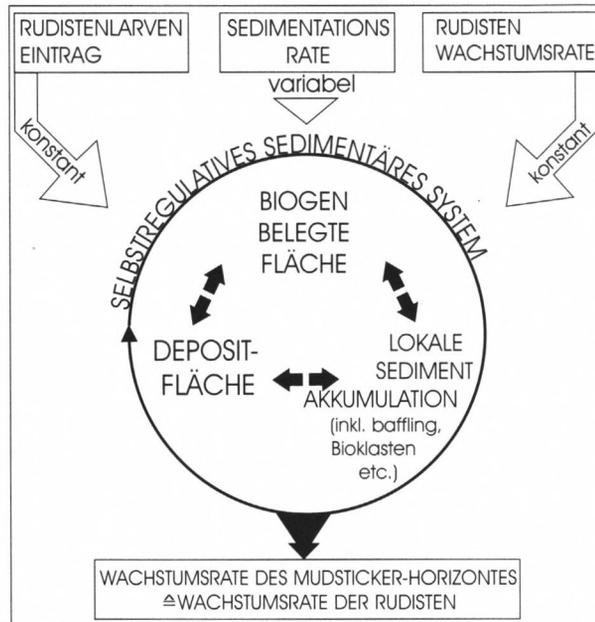


Abb. 16: Interaktionen in Mudsticker Assoziationen: Die Grafik zeigt die externen Einflußgrößen auf ein Mudsticker-System, seine internen Abhängigkeiten und schließlich die Auswirkung, auf der Basis eines Input-System-Output Schemas. Konstante Rudisten-Wachstumsrate bedeutet ein auf Artniveau physiologisch fixiertes Wachstum, welches nicht an wechselnde Sedimentationsraten angepaßt werden kann (vgl. Kap. 3.1.7).

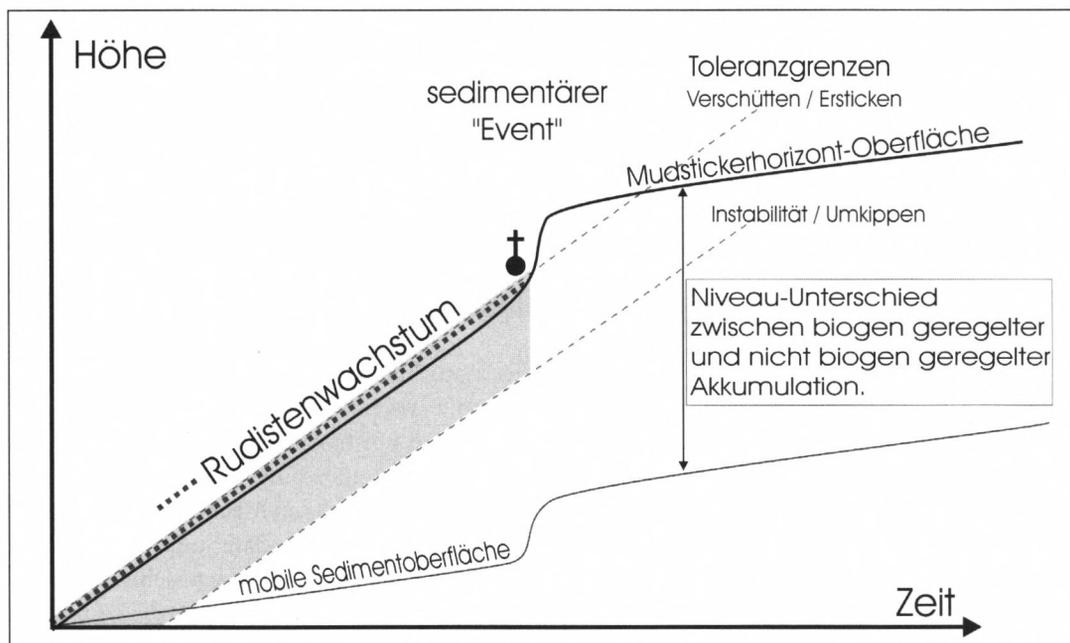


Abb. 17: Toleranz: Fall 1: Sedimentärer Event, außerhalb kompensierbarer Grenzen.

Episodisch auftretende Stürme verursachen ein Überschreiten dieser Toleranzgrenzen z. B. durch Ausspülen und Verfrachten der Rudisten. Allmähliche Veränderungen (wandernde Sedimentkörper, relative Absenkung des Meeresspiegels) können zu Sedimentbedeckung und Erstickung führen. Im vorliegenden Fallbeispiel ist das Ende der Mudstickerbesiedelung durch kurzzeitig erhöhte Wasserenergie mit nachfolgendem Trockenfallen markiert. Ein Sturmereignis ist aufgrund der insgesamt regressiv ausgebildeten Profilabfolge nicht plausibel. Wahrscheinlicher ist es, dass die Mudsticker-Assoziation aufgrund der eigenen hohen Akkumulationsgeschwindigkeit sich selbst an die Wellenbasis „hochakkumulierte“. In diesem höherenergetischeren Bereich kam es zu Ausspülen und Aufarbeitung der Mudsticker-Rudisten. Eventuell auch zu kurzzeitigem Trockenfallen. Diese Bereiche bedeuteten einen Vorteil für Radiolitidae, die eine höhere Toleranz gegenüber extrem flache Faziesbereiche besitzen (mündl. Mitt. SKELTON 1998). Übergeordnete regressive Tendenzen führten schließlich zu Trockenfallen und Verkarstung.

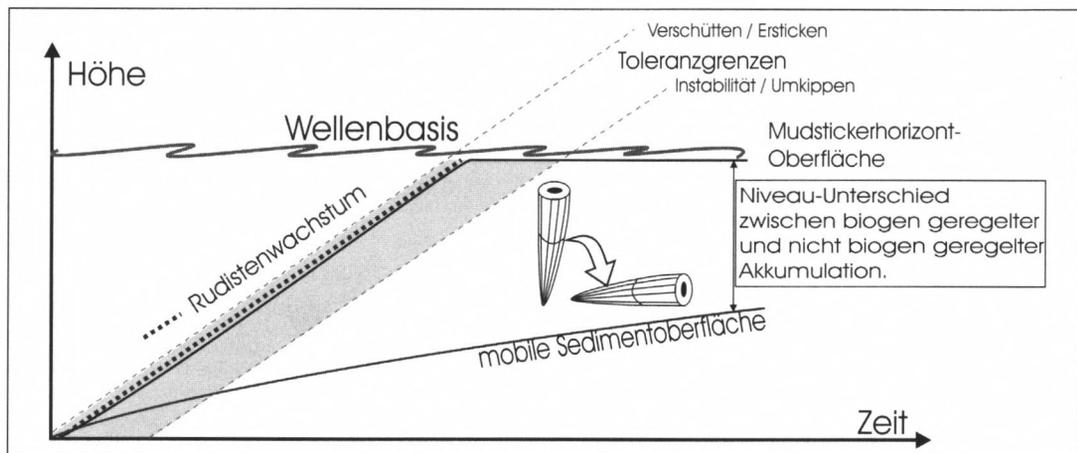


Abb. 18: Toleranz: Fall 2: Erhöhung des Energieniveaus durch Erreichen der Schönwetter-Wellenbasis.

Bei einer angenommenen Rudistenwachstumsrate von 2,5 cm/a (= Akkumulationsrate des Horizontes, vgl. Kap. 3.1.8) kann eine Wassersäule von 5 m innerhalb von 200 Jahren überwunden werden. Eventuell lassen sich so die Paläowassertiefen der geschützten Plattform zum Zeitpunkt der Erstbesiedelung berechnen:

Pal. Wassertiefe = korr. Mächtigkeit Mudsticker-Horizont + Tiefe der Wellenbasis

korr. Mächtigkeit: (Kompaktion, Drucklösung etc. berücksichtigt).

Eine Abschätzung der Wellenbasis-Tiefe muss hier natürlich auf der Basis rezenter Analoga geschehen. Derartige Abschätzungen sind allerdings mit erheblichen Unsicherheiten behaftet (LIEBAU 1980). Eine eingehende Untersuchung weiterer Rudistenkalk-Einheiten vom Mudsticker-Typus wird hier sicher noch Erkenntnisse beisteuern können. Die Untersuchung dieser nicht riffbildenden Rudistenassoziation zeigt einmal mehr, wie sehr sich Rudisten an spezifische Sedimentationsverhältnisse anpassen konnten. Nicht nur auf der Basis morphologischer Charakteristika (SKELTON & GILI 1991), sondern auch als Ökosystem mit spezifischen Systemeigenschaften.

### 3.2 Korallen-Rudisten-Assoziation (D2)

#### 3.2.1 Einführung

Eine Besonderheit der mesozoischen Riffentwicklung stellt der Zeitraum mittlere bis oberste Kreide dar. Entgegen des normalen Trends der phanerozoischen Riffentwicklung treten während dieses Zeitraumes Korallen als Riffbildner zurück, während Rudisten eine rasche Radiation vollziehen und weite Plattformbereiche intensiv besiedeln.

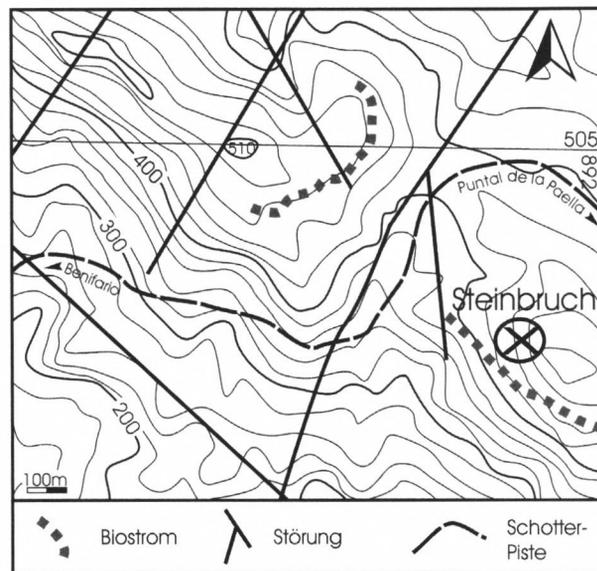


Abb. 19: Aufschluß-Lageplan des Biostromes. Topographie und Hauptstörungen. Grundlagen: Mapa General 770 (Alcira), Störungen: eigene Geländeaufnahme.

Die Vermutung, dass diese beiden Entwicklungen miteinander gekoppelt sind, wurde bereits vielfach geäußert (KAUFFMAN & SOHL 1973, FAGERSTROM 1987, KAUFFMAN & JOHNSON 1988, CAMOIN et al. 1988). Bei der Untersuchung möglicher Gründe für diese Entwicklung kommt daher gemischten Rudisten-Korallen Assoziationen eine besondere Bedeutung zu. Nur hier lassen sich die Toleranzbereiche beider Gruppen bzw. eine Schnittmenge dieser Bereiche in einer Art ökologischem Fenster betrachten, ohne die Ergebnisse lateral interpolieren zu müssen.

Ein ausgedehntes Korallen-Rudisten Biostrom innerhalb des Detailprofils D2 wurde hierzu ausgewählt und bearbeitet.

#### 3.2.2 Sedimentäre Entwicklung im Detailprofil

##### Profilabfolge

Das Profil umfaßt eine Gesamtmächtigkeit von ca. 18 m und beinhaltet zwei biokonstruktive Horizonte. Es beginnt im Liegenden mit einer 10 m mächtigen Wechselfolge von quarzreichen Rud-, Grain- und Floatstones mit wechselnden Anteilen angulärer Quarze. Bei Profilmeter 1,6 ist ein 20 cm mächtiges Band zwischengeschaltet, das deutlich mergeliger ausgeprägt ist und teilweise pyritisierte, agglutinierende benthische Foraminiferen, Echinodermenschutt und nicht

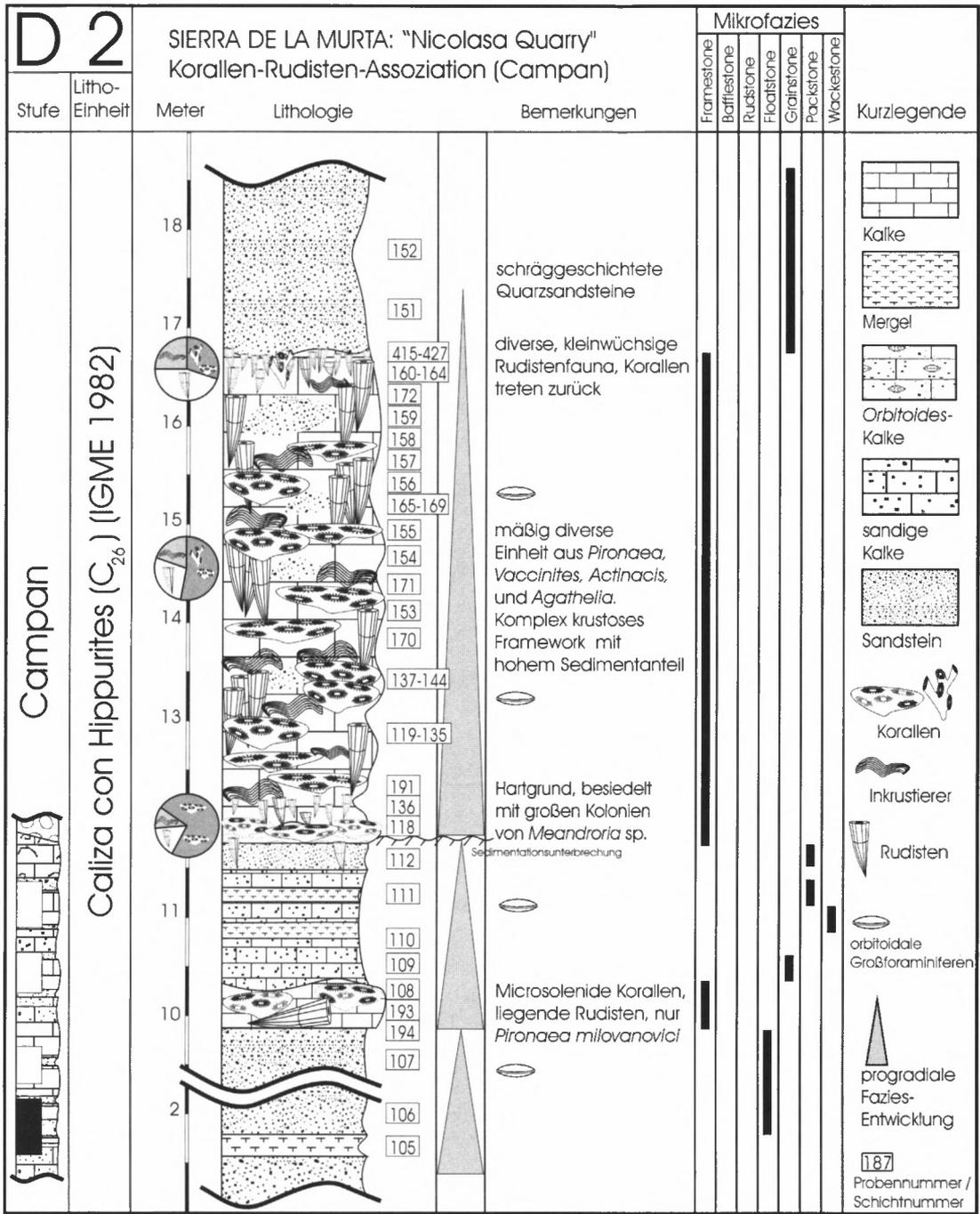


Abb. 20: Detailprofil D2: „Nicolasa Quarry“ Korallen-Rudisten-Assoziation.

determinierbare Bioklasten aufweist. Sämtliche Einheiten beinhalten eine reiche Fauna orbitoidaler Großforaminiferen, die an einigen Horizonten in gesteinsbildender Häufigkeit vorkommen. Im oberen Teil dieses Abschnittes finden sich zusätzlich Rotalgenfragmente (Corallinaceae).

Hierauf folgt eine 50–80 cm mächtige Bank aus inkrustierenden Korallen und großen, liegenden Rudistenindividuen (*Pironaea milovanovici* KÜHN). Korallen und Rudisten sind *in situ* erhalten und bilden den ersten biokonstruktiven Abschnitt des Profils.

Die folgenden zwei Profilmeter stellen wiederum eine Abfolge von Grain- und Packstones dar, welche denen der ersten Profilmeter gleichen. Zwischengeschaltet sind geringmächtige (cm-Bereich) mergelige Horizonte, die ebenfalls orbitoidale Großforaminiferen führen. Quarzreiche bioklastische Packstones, an der Bankoberseite reich an Fe-impregnierten Foraminiferen, Rindenkörnern und Echinodermenschutt, zeigen eine Sedimentationsunterbrechung an und markieren den Beginn des zweiten biokonstruktiven Abschnittes. Ein Horizont aus massiven, meandroiden Korallenkolonien der Gattung *Meandroria* sp. besiedelt das stabilisierte Sediment. Die Kolonien erreichen Größen im Quadratmeter-Bereich. Hierauf folgt ein 3–5 m mächtiges Biostrom aus überwiegend inkrustierenden Korallen (*Actinacis*, *Actinaraea*, *Agathelia*, *Astraeofungia*, *Microsolena*, *Neocoenia*) und Rudisten (*Hippurites*, *Vaccinites*, *Pironaea*, *Hippuritella*, *Praeradiolites*), vergesellschaftet mit inkrustierenden Algen und Foraminiferen. Als Top dieses zweiten biokonstruktiven Komplexes fungiert ein 1–2 m mächtiger Sandsteinkörper (Profilmeter 20,5).

#### *Interpretation*

In der Detail-Profilsäule sind drei „*shallowing upward*“ Zyklen dokumentiert, die wohl auf niedrigamplitude Meeresspiegelschwankungen zurückzuführen sind. Stark geprägt ist das Sedimentationsgeschehen ebenfalls durch einen beständigen terrigenen Einfluß. Quarzreiche, mobile Sedimentkörper verschütten wiederholt von Rudisten besiedelte Bereiche. Ein erster biokonstruktiver Horizont (D2/Profilmeter 10) hat sich unter geringen Sedimentationsraten entwickelt. Alle Rudisten des Horizontes sind umgestürzt, die Korallenfauna zeigt mit plattig, folios ausgebildeten Morphotypen ebenfalls geringe Sedimentationsraten an. Der zweite biokonstruktive Horizont (D2/Profilmeter 12) beginnt mit der Ausbildung eines ausgedehnten Korallenhardground aus überwiegend *Meandroria* während einer kurzzeitigen Sedimentationsunterbrechung. Nachfolgend etabliert sich ein komplexes Korallen-Rudisten-Biostrom, das im höherenergetischen Bereich einer noch flachen Karbonatplattform, bei hohen Resuspensionsraten und episodisch auftretenden Stürmen Bestand hatte und erst durch wandernde Sandkörper verschüttet wurde.

#### *3.2.3 Faziesbeschreibung*

Das Teilprofil D2 beinhaltet zwei biokonstruktive Horizonte. Der obere Horizont ist ein Korallen-Rudisten-Biostrom, das eine vorzüglich erhaltene Fauna birgt. Die laterale Ausdehnung dieser Korallen-Rudisten-Assoziation ist über eine Länge von mehreren hundert Metern aufgeschlossen und an zwei rechtwinklig zueinander stehenden Ausbissen zu bearbeiten (Abb. 19).

Laterale sind trotz der geringen Mächtigkeit von 3–5 m keine Faziesübergänge aufgeschlossen oder Mächtigkeitsschwankungen zu beobachten. Die tatsächlichen paläogeographischen Abmessungen dieses Korallen-Rudisten-Biostroms lagen wahrscheinlich erheblich über den rezent aufgeschlossenen. Die Habitatmorphologie und das Paläorelief waren schwach entwickelt. Paläogeographisch wurde somit ein ausgedehntes, nur leicht geneigtes Areal besiedelt.

### 3.2.4 Stratigraphie

Der Profilabschnitt liegt im Hangenden der Einheit Cs<sub>25</sub>, für welche Campan belegt ist (IGME 1982). Für Maastrichtalter sind jedoch noch keine eindeutigen Anzeiger vorhanden. Bei *Orbitoides*-Vertretern läßt sich mit *Siderolites calcitrapoides* LAMARCK, *Pseudosiderolites vidali* (DOUVILLÉ), *Orbitoides tissoti* (SCHLUMBERGER), *Orbitoides media* (D'ARCHIAC) allenfalls Oberes Campan sicher belegen. Die Korallenfauna deutet mit *Agathelia asperella* REUSS und *Neocoenia lepida* (REUSS) ebenfalls auf Campan-Alter (BARON-SZABO 1997). Die Rudistenfauna bestätigt dies mit *Praeradiolites subtoucasi* TOUCAS als klaren Campan-Indikator in den Pyrenäen (PONS & VICENS 1992), *Hippurites colliciatus* WOODWARD als reine Campan-Spezies (CESTARI & SARTORIO 1995) und seiner Vergesellschaftung mit *Vaccinites* cf. *loftusi* (WOODWARD) und *Pironaea milovanovici* KÜHN.

### 3.2.5 Faunen/Floreninhalt

Die beobachtete Fauna ist *in situ* erhalten und umfaßt alle Gilden eines Riff-Ökosystems sensu FAGERSTROM (1987, 1988, 1991). Als **Gerüstbildner** und **Baffler** fungieren Korallen und Rudisten, wobei die Korallen eine deutlich höhere Besiedelungsdichte bei geringer Diversität zeigen. Alle auftretenden Rudisten sind vom Elevator-Typ. **Binder** sind häufig und vielgestaltig vertreten durch Algen, Cyanobakterien, inkrustierende Foraminiferen, Korallen, Bryozoen etc. Als **Bewohner/Zerstörer** ließen sich Bivalvia, Porifera, Echinodermata, Crustacea und benthische Foraminiferen nachweisen. Endolithisch lebende Bivalvia und Porifera sind am häufigsten vertreten.

#### Gerüstbildner

##### *Bivalvia* (Taf. 6–8)

Die gerüstbildende Bivalvenfauna besteht ausschließlich aus Vertretern der Überfamilie Hippuritacea. Den überwiegenden Anteil haben hierbei Vertreter der Hippuritidae mit über 90%. Radiolitidae und Caprinidae treten mit 8% bzw. 2% dagegen stark zurück. Als Morphotypen sind ausschließlich Elevator-Typen entwickelt. Im Einzelnen treten folgende Arten auf, sie werden in Kap. 4 noch genauer beschrieben:

*Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ 1935)

*Vaccinites loftusi* (WOODWARD 1855)

*Vaccinites* sp.

*Pironaea milovanovici* KÜHN 1935

*Hippurites colliciatus* WOODWARD 1855

*Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS 1840)

*Praeradiolites* cf. *subtoucasi* TOUCAS 1907

*Mitrocaprina* sp.

##### *Cnidaria*: (Taf. 13–14)

Die Korallenfauna besteht ausschließlich aus kolonialen Scleractinia. Als Morphotypen lassen sich lamellare, folios inkrustierende, subhemisphaerische und ästige Formen unterscheiden. Besiedelt werden Harts substrat, Organismen (Korallen, Rudisten) und Weichsubstrat. Die Gattungsdiversität ist mit 9 Gattungen relativ gering:

*Actinacis* sp. Taf. 13/Abb. 1

*Actinacis martiniana* D'ORBIGNY 1850; Taf. 13/Abb. 2–3

*Actinaraea* sp. Taf. 14/Abb. 6–7

*Actinastrea* sp. Taf. 13/Abb. 9

*Agathelia* sp.

*Agathelia asperella* REUSS 1854; Taf. 13/Abb. 5, 7

*Astraeofungia* sp. Taf. 14/Abb. 10

*Clausastrea bolzei* ALLOITEAU 1960; Taf. 13/Abb. 4

*Meandroria* sp.

*Meandroria konincki* (MILNE-EDWARDS & HAIME) 1849; Taf. 13, Abb. 6

*Microsolena* sp. Taf. 13/Abb. 8

*Microsolena distefanoi* (PREVER 1909)

*Neocoenia* sp. Taf. 14/Abb. 2–5

*Neocoenia lepida* (REUSS 1854); Taf. 14/Abb. 1

Dominierende Gattung ist *Actinacis*, sie stellt fast die Hälfte der Korallenkolonien. Zusammen mit den häufig auftretenden Gattungen *Agathelia* und *Microsolena* entfällt auf weniger als ein Drittel des Gattungsspektrums 80% der Korallenfauna. Die Gattung *Meandroria* tritt nur an der Riffbasis auf und wird deshalb nicht prozentual berücksichtigt. Auf die übrigen Gattungen entfallen die restlichen zwanzig Prozent.

Die Verteilung der Wuchsformen ist nicht gattungsspezifisch. So zeigt *Actinacis martiniana*, üblicherweise als lamellarer Morphotyp entwickelt (BARON-SZABO 1997), hier zusätzlich auch sphaeroidal bis domartige Formen. *Agathelia* und *Neocoenia* bilden ebenfalls hemisphaeroidale Typen, sie inkrustieren aber auch Rudisten oder sind als plattige Morphotypen entwickelt.

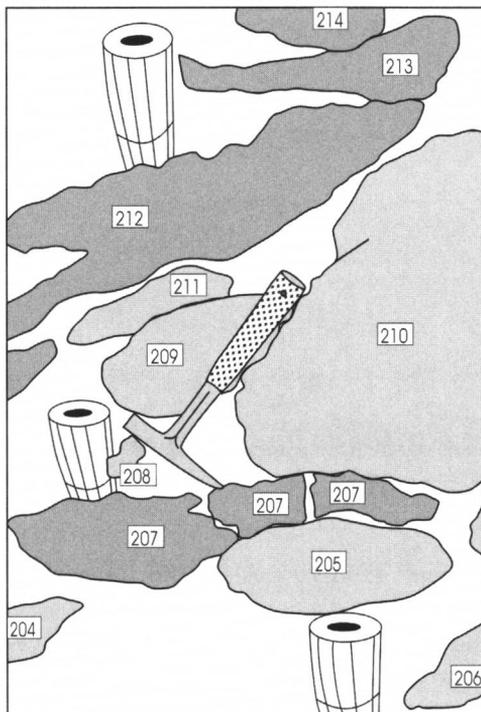


Abb. 21: Typische Korallenassoziation: Geländeaufnahme und Zeichnung mit Probennummern.  
204 *Neocoenia*, 205 *Microsolena*, 206 *Neocoenia*, 207 *Astraeofungia*, 208 *Actinaria*, 209 ?*Actinacis*, 210 *Actinacis*,  
211 *Actinacis*, 212 *Actinacis*, 213 *Actinacis*, 214 *Agathelia*.

Überwiegend zu plattigen, foliosen Morphotypen ist auch *Microsolena distefanoi* (PREVER) entwickelt. Die Gattung *Microsolena* ist hier zusätzlich auch ein häufiger Inkrustierer von Hartsubstrat.

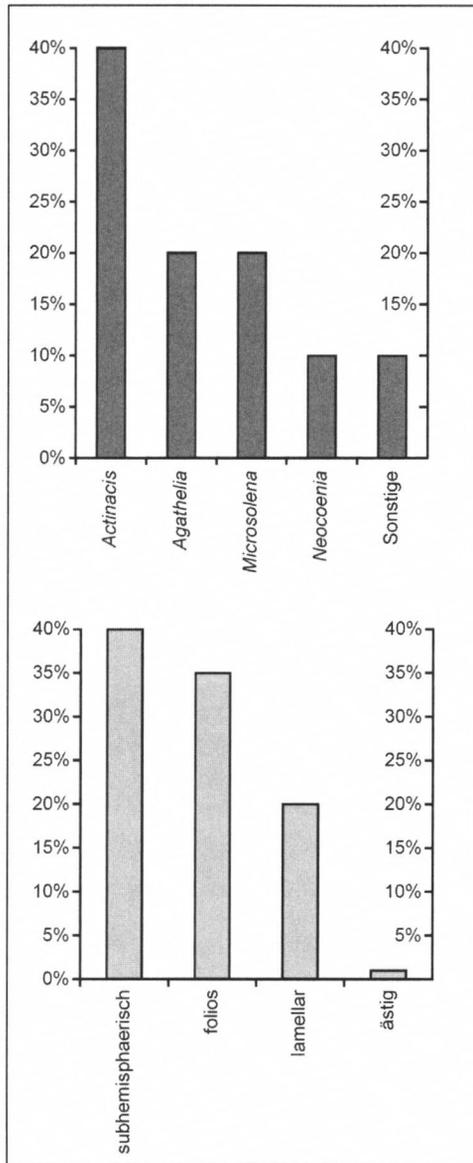


Abb. 22: Gattungsverteilung und dominierende Morphotypen der Korallenfauna.

#### *Binder (Inkrustierer) (Taf. 15)*

Als Hauptinkrustierer finden sich Vertreter der Großgruppen Bakterien, Algen, Poriferen, Foraminiferen und Bryozoen.

Bei den Bakterien überwiegen Vertreter der Sammelgattung *Girvanella* sowie nicht näher bestimmbare Cyanobakterien-Matten. Häufigste Algenvertreter sind die Corallinaceen-Gattungen *Sporolithon* und *Archaeolithothamnium*, sie sind allgegenwärtige Inkrustierer von Korallen, Rudisten sowie sonstigem Hartsubstrat. Schwämme treten nur sehr selten auf. Es konnte lediglich ein nicht näher bestimmtes Exemplar mit desmonem Kalkgerüst am Top des Biostromes nachgewiesen werden (Taf. 15, Abb. 8). Als Vertreter der inkrustierenden Foraminiferen treten

Coscinophragmatidae und Placopsiliniidae auf. Dabei werden überwiegend Schalenbruchstücke, Korallen und bereits stabilisiertes Sediment inkrustiert.

Bryozoen besiedeln überwiegend Rudistenschalen, sind aber nur selten und schlecht erhalten.

#### Bewohner/Zerstörer

Die Bewohner des Biostromes lassen sich aufgrund ihres eingeschränkten Fossilhaltungspotentials (WOOD 1993) sicherlich nur unvollständig auflisten. Echinodermenschutt zeugt von Seeigeln als Weidegänger. Dekapode Krebse sind durch Scheren belegt [238] Taf. 7 Abb. 5.

Orbitoidale Großforaminiferen waren zahlreich vertreten und lebten mehr oder weniger sessil auch an Rudistenschalen. Bei Bivalven (excl. Rudisten) sind überwiegend lithophage Formen überliefert.

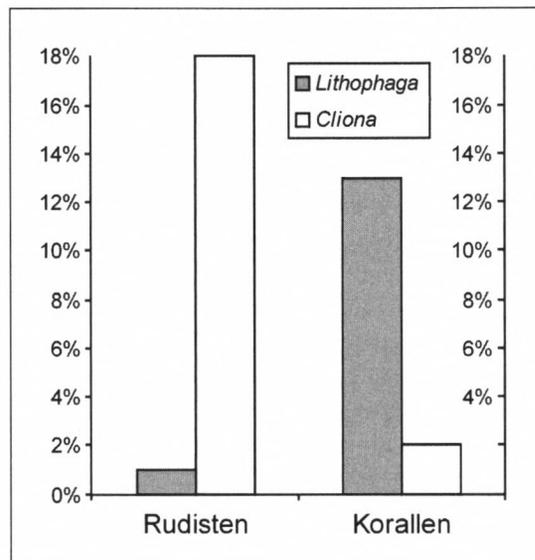


Abb. 23: Durchschnittliche Erosion durch die Bohrtätigkeit von *Cliona*- und *Lithophaga*-Verwandten, ausgedrückt in Flächenprozent der jeweils 20 am stärksten befallenen Fossilanschliffe.

Art und Häufigkeit der Anbohrungen in den Hartteilen der Hauptriffbildner zeigen konstante Substratansprüche lithophager Organismen. So werden Hippuritidae stark von clinoiden Bohrschwämmen befallen, aber nur in Ausnahmefällen von lithophagen Bivalven. Korallen sind dagegen überwiegend von lithophagen Bivalven angebohrt und nur untergeordnet von Clinoidea. Diese Polarisierung ist aus Riffvorkommen der Alpen Gosau (mündl. Mitt. HÖFLING 1999, eigene Beobachtungen), und des karibischen Raumes (KAUFFMAN & SOHL 1973), nicht bekannt. Hier werden auch Rudisten häufig von lithophagen Bivalven angebohrt (HÖFLING 1997).

Dies ist ein Indiz dafür, dass der Grund dieser Polarität in der Koexistenz von Rudisten und Korallen zu suchen ist.

Clionidae bohren bevorzugt reines Karbonat (WARME 1977). Rudistenschalen erfüllen diesen Anspruch mehr als Korallenskelette, welche einen höheren Anteil an organischer Substanz beinhalten.

Eventuell wirkte sich diese Vorliebe auch auf die Bohrtätigkeit lithophager Bivalven aus. So könnte die Ansiedlung von *Lithophaga*-Larven verstärkt an Korallenstöcken geschehen sein, wenn die Besiedelung von *Cliona*-befallenem Substrat (Rudisten) aufgrund biogener Wechselwirkungen behindert worden wäre. So bedecken gutentwickelte *Cliona*-Kolonien auch die Oberfläche des Substrates mit einer organischen Lage (KAUFFMAN & SOHL 1973), was die Besiedelung durch Bohrmuschel-Larven erschwert haben mag.

### 3.2.6 Biofazies

Innerhalb des Biostromes ist eine unscharf begrenzte Zonierung in drei Subhorizonte zu erkennen. Der unterste Teil des Biostromes wird durch großflächig ausgebildete Korallenkolonien von *Meandroria konincki* (MILNE-EDWARDS & HAIME) gebildet. Die Einzelkolonien können eine Fläche von bis zu einem Quadratmeter erreichen. Besiedelt wurde dabei der gesamte Bereich des späteren Biostromes, wahrscheinlich eine Fläche von mehreren Quadratkilometern. Eine spärlich entwickelte Rudistenfauna war zu diesem Zeitpunkt bereits vorhanden. Die Einzelindividuen (*Pironaea milovanovici* KÜHN, *Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ)) siedelten verstreut als Bewohner einer sandig-mergeligen Fazies. Ihre aufrechte *in vivo* Erhaltung zeugt von einer hohen Sedimentationsrate, die jedoch zu Beginn der Korallenbesiedelung bereits stark reduziert war. Die Morphotypen der *Meandroria konincki* (MILNE-EDWARDS & HAIME) Kolonien sind ausnahmslos plattig und zeigen ebenfalls eine geringe Sedimentationrate an. Vermutlich begünstigte eine kurzzeitige Sedimentationsunterbrechung die weiträumige Entwicklung des basalen Korallenrasens. Nach erfolgter Pionierbesiedelung etablierte sich rasch eine kleinwüchsige, höherdiverse Rudistenfauna (*Pironaea milovanovici* KÜHN und *Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ), *Vaccinites loftusi* (WOODWARD)), die bereits mit einer Korallenfauna von mäßiger Diversität assoziiert war.

Der mittlere Teil des Biostroms ist gekennzeichnet durch einen Rückgang der Diversität bei Korallen und Rudisten. Dominierend sind die Gattungen *Actinacis* und *Agathelia* bei den Korallen sowie großwüchsige Individuen von *Pironaea milovanovici* KÜHN und *Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ) bei den Rudisten. Es entsteht eine Riffstruktur mit komplexen Umkrustungen, an denen auch Algen und Foraminiferen beteiligt sind. Der Anteil an mobilem Sediment in diesem Stadium ist hoch. Die Unterseiten der Korallenstöcke weisen keine Besiedelung durch Epöken auf. Die Korallen-Morphotypen sind an mobiles Sediment angepaßt und zeigen in ihren Wuchsformen Anpassungen teils an niedrige, teils an hohe Sedimentationsraten. Eine hohe Resuspensionsrate wurde häufig verstärkt durch episodische Sturmereignisse. Diese führten auch zu starken Sedimentverfrachtungen innerhalb des Biostromes.

Der obere Teil des Biostromes zeigt wieder eine diverse Rudistenfauna, der Korallenanteil tritt stark zurück, vereinzelt sind ästige Morphotypen entwickelt. Vor allem kleinwüchsige Individuen von *Hippurites colliciatius* WOODWARD, *Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS), und *Praeradiolites* cf. *subtoucasi* TOUCAS sind hier häufig. Viele der Einzelindividuen waren umgestürzt und wuchsen danach weiter, wie eine häufig beobachtbare Krümmung der Schale zurück in die Vertikale anzeigt [426].

#### Palökologie

Die Ausbildung bestimmter Korallenmorphotypen läßt palökologische Aussagen bezüglich Durchlichtung, Sedimentationsrate, Substrat (HÖFLING 1989) und Wasserenergie zu (BARON-SZABO 1997). So sind subhemisphaeroidal, hemisphaeroidal bis domartige Formen toleranter gegenüber hohen Sedimentationsraten (HUBBARD 1974, WIJSMAN-BEST 1974). Plattige, foliose Formen sind oftmals Anzeiger lagunärer Verhältnisse mit eingeschränkter Durchlichtung (BARON-SZABO 1997, S. 24 und Zitate hierin). Lamellare Morphotypen von *Actinacis martiniana* D'ORBIGNY, der häufigsten Gattung im Biostrom, sind als Pionierbesiedler von instabilem Substrat beschrieben worden (BOSELLINI & RUSSO 1988). Die Gattung *Actinacis* ist darüberhinaus sehr tolerant gegenüber eingeschränkter Durchlichtung, höherer Resuspensionsrate und erhöhter Wasserenergie (BOSELLINI 1998).

Das Gattungsspektrum sowie die Verteilung der Korallenmorphotypen im Biostrom zeigen zwei koexistierende, palökologische Bereiche an. Deutlich ausgeprägt sind Adaptionen an (für Korallen) hohe Sedimentationsraten, durch Resuspension reduzierte Lichtverhältnisse sowie instabiles Substrat bei erhöhter Wasserenergie. Eine zweite Gruppe von Morphotypen inkrustiert Hartsubstrat (Korallen, Rudisten) und zeigt keine Anpassung an erhöhte Sedimentationsraten. Eine gattungsspezifische Präferenz für einen der beiden palökologischen Bereiche ist nicht zu beobachten.

Die palökologische Situation des Korallen-Rudisten-Biostroms ermöglichte also zwei Korallen-Wachstumsstrategien: Der größere Anteil der Korallenfauna entwickelte sich an der Grenze der Toleranzfähigkeit (Weichboden, Sediment, Licht) zu niedrigdiversen Pionier-Assoziationen mit eingeschränkter morphologischer Variabilität.

Ein geringerer Anteil (30%) besiedelte Substrate in Form der großwüchsigen Rudisten *Pironaea* und *Vaccinites*. Hier war eine Anpassung an hohe Sedimentationsraten aufgrund der leicht exponierten Lage nicht notwendig.

#### *Rudisten*

Generell waren Rudisten mit Ihren Grundmorphotypen Elevator, Clinger und Recumbent hauptsächlich an sedimentologische Rahmenbedingungen angepaßt (SKELTON & GILI 1991). Sie zeigen darüberhinaus keine weitere, palökologisch induzierte, morphologische Variabilität auf Art-Niveau. Hippuritidae vom Elevator-Typus sind aufgrund ihrer hohen Wachstumsrate tolerant gegenüber sehr hohen Sedimentationsraten. Radiolitidae zeigen dagegen generell eine höhere ökologische Toleranz bezüglich wechselnder Salinität, episodischem Trockenfallen und extremen Temperaturen, als Hippuritidae (mündl. Mitt. SKELTON 1997, KAUFFMAN & SOHL 1973).

Die Rudistenfauna des Biostromes besteht ausschließlich aus Elevator-Typen, von denen sich vor allem die großwüchsigen Vertreter von *Pironaea milovanovici* KÜHN und *Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ) etablieren konnten. Kleinwüchsigeren Arten finden sich *in situ* überwiegend an der Basis und am Top des Biostromes. Im zentralen Bereich ist dieser Faunenanteil nur eingewachsen (in Korallenstöcke) oder angeheftet (z. B. an *Vaccinites*) in unzerstörter Erhaltung zu finden. Limitierender Faktor, zumindest eines Teiles der Rudistenfauna waren hohe Wellenenergien, verbunden mit Sedimentumlagerung, die dazu führte, dass diese kleinwüchsigen Arten ausgespült und zerstört wurden. Episodische Sturmereignisse verstärkten den Effekt. Als erfolgreich erwiesen sich daher konstruktive Besiedlungsstrategien, wie eine an große Rudisten angeheftete Lebensweise [166] oder eine Inkrustation mit Korallen. Die hohe Verfügbarkeit auch an bindenden Organismen (Taf. 15) wirkte hierbei unterstützend.

#### 3.2.7 Sediment-Organismus-Wechselwirkungen

Faßt man die vorliegenden Ergebnisse zur palökologischen Toleranzbreite beider Organismengruppen im Biostrom zusammen, so zeigt sich ein dominierender Einfluß der beiden Umweltparameter Sedimentationsrate und Wasserenergie auf die Gesamtf fauna. Einflußgrößen wie Resuspensionsrate und Durchlichtung sind als positiv bzw. negativ korrelierte Faktoren darin bereits enthalten.

Die Rifforganismen reagierten teils mit der Ausbildung von in Artsspektrum und Morphologie angepaßten Faunen auf die vorgegebenen Rahmenparameter (Korallen), teils mit angepaßten Besiedlungsstrategien (Rudisten).



Abb. 24: Paläökologisches Schema der Korallen-Rudisten-Assoziation mit den Hauptsteuerungsfaktoren.

#### Das Korallen-Rudisten-Fenster

Die schematische Darstellung (Abb. 25) zeigt die Toleranzbreite von Korallen und Elevator-Rudisten als sich überschneidende Kreisflächen vor dem Hintergrund der Haupt-Steuerungsfaktoren Sedimentationsrate und Wasserenergie.

Elevator-Rudisten waren in der Lage hohe Sedimentationsraten zu tolerieren, gerieten aber an die Toleranzgrenze, wenn ihre Stabilität durch eine zu geringe Sedimentationsrate nicht gewährleistet wurde, oder eine hohe Wasserturbulenz zum Ausspülen der Individuen führte. Korallen hingegen tolerierten sehr hohe Wasserenergie, gerieten dagegen durch hohe Sedimentationsraten rasch unter Druck. Hierbei wirkten die Faktoren „instabiles Substrat“ und „eingeschränkte Durchlichtung“ durch Resuspension Stress-verstärkend.

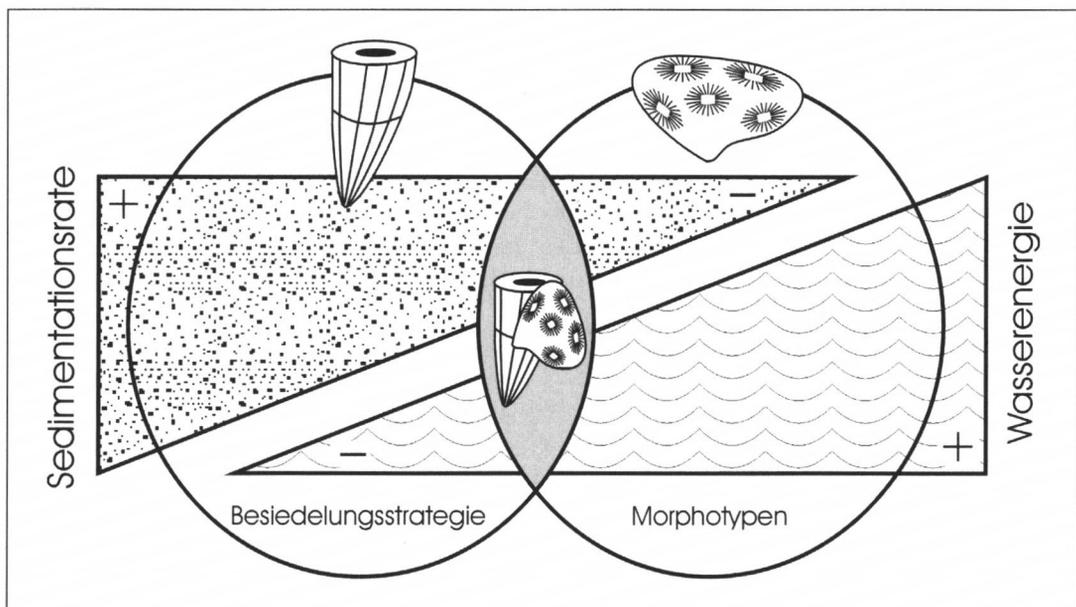


Abb. 25: Das Korallen-Rudisten-Fenster. Schematisierte Darstellung, bezogen auf die Umweltfaktoren Sedimentationsrate und Wasserenergie. Die Kreise symbolisieren die ökologische Plastizität (Anpassungsfähigkeit) des jeweiligen Organismus. Elevator-Rudisten erreichen diese durch angepaßte Besiedlungsstrategien, koloniale Korallen durch intraspezifische morphologische Variabilität.

Die palökologische Plastizität bzw. die jeweilige Fähigkeit, sich an ökologische Veränderungen anzupassen, wurde dabei auf unterschiedlichem Wege erreicht. Die kolonialen Korallenorganismen erreichten dies durch Ausbildung intraspezifischer Morphotypen (vor allem *Actinacis* zeigt sich morphologisch sehr variabel und ökologisch sehr anpassungsfähig (vgl. BOSELLINI 1998)), während Rudisten als Bivalvenvertreter und damit solitäre Organismen dies durch angepaßte Besiedelungsstrategien erreichten („proto-cooperation“ sensu SKELTON 1979 b).

### 3.2.8 Korallen-Rudisten-Synökologie (Taf. 10–12)

Vorhandensein, Art und Ausmaß biologischer Interaktionen zwischen Korallen und Rudisten sind in der Vergangenheit überwiegend spekulativ diskutiert worden (KLINGHARDT 1921, KAUFFMAN & SOHL 1973, KAUFFMAN & JOHNSON 1988, CAMOIN et al. 1988). SCOTT et al. (1990) postulieren z. B. anhand wechselseitiger Besiedelungen von Korallen und Rudisten konkurrenzfähige Wachstumsraten beider Organismengruppen. Als Nachweis einer *in vivo*-Besiedelung von Korallen auf Rudisten wird die Lage der Rudistenindividuen angeführt. Dabei wird angenommen, dass bei *in situ*-Lage des Rudisten Lebendbesiedelung erfolgte, bei umgestürzter Lage des Rudisten dagegen *post mortem* Besiedelung.

Bei den sessilen Rudisten ist jedoch die Position der Schale nicht vom Funktionieren des Weichkörpers abhängig, sie bleibt in der Regel also auch *post mortem* in Lebendstellung.

Die Schwierigkeiten beim Nachweis biologischer Interaktionen zwischen Korallen und Rudisten bestehen vor allem darin, dass ein eventueller Weichkörperkontakt fossil nur dann überlieferbar ist, wenn Veränderungen der Hartteile daraus resultieren.

Zudem sind Interaktionen zwischen Korallen und Rudisten sowohl zeitlich als auch räumlich limitiert:

Die zeitliche Beschränkung resultiert aus unterschiedlichen Wachstumsraten. So entzog sich ein Rudist allein durch seine hohe Wachstumsrate (STEUBER 1996, STEUBER et al. 1998) nach kurzer Zeit dem Weichkörperkontakt zur langsamer wachsenden Koralle. Aufgrund einer kürzeren Lebensdauer konnte er nach seinem Tode von dieser Koralle jedoch wieder „eingeholt“ werden.

Die Möglichkeit biogener Interaktion ist aber auch von der Geometrie der Kontaktflächen zwischen den Individuen abhängig. Während koloniale Korallen potentiell auf ihrer gesamten Oberfläche interagieren können, war bei Rudisten der interaktive Bereich auf die unmittelbare Umgebung der Kommissurlinie beschränkt (KAUFFMAN & SOHL 1973).

Korallen-Rudisten-Interaktionen konnten also nur an den Schnittpunkten der dreidimensional geformten Korallenoberfläche mit der zweidimensionalen Kreislinie der Rudistenkommissur geschehen, welche sich darüber hinaus relativ zueinander mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten bewegten.

Fossil überlieferbare, biogene Interaktionen zwischen Korallen und Rudisten konnten also allenfalls zu diskreten Zeitpunkten an diskreten Orten entstehen.

Der paläontologische Befund kann demnach ein komplexes Bild liefern: Sowohl *in vivo* als auch *post mortem* Besiedelungen können an einem einzigen Individuum fossil überliefert sein. Auch *in vivo*-Bewuchs ohne biogene Interaktion ist mit Sicherheit häufig verwirklicht, kann aber nicht von *post mortem* Bewuchs unterschieden werden.

Die in vorliegender Arbeit beschriebene Korallen-Rudisten-Fauna wurde auf der Basis obiger theoretischer Überlegungen bearbeitet. So wurden an insgesamt 40 Korallenstöcken und Rudistenindividuen orientierte Anschliffe und Dünnschliffe angefertigt.

Um die Trefferwahrscheinlichkeit eines „diskreten“ Interaktionspunktes zu erhöhen, wurden an geeigneten Stücken Serienanschliffe hergestellt. Zeigte ein Anschliff eine mögliche Schalenveränderung am Koralle-Rudist-Kontakt, wurden zusätzlich Dünnschliffe angefertigt.

### Ergebnisse

Erwartungsgemäß zeigte der größte Teil (90%) der untersuchten Kontaktflächen keine Hinweise auf Interaktionen. Es handelt sich hierbei also entweder um *in vivo*-Bewuchs an nicht interaktiven Bereichen (z. B. Koralle wächst am lebenden Rudist aber entfernt von der Kommissurlinie) oder um *post mortem* Besiedelung (siehe Tafeln 11, 12).

Ein geringer Teil (10%) der untersuchten Kontaktflächen zeigte jedoch bei Rudisten eine auffällige Verdickung der äußeren (kalzitischen) Schale am Kontaktpunkt zu einer Korallenkolonie (Taf. 12). Diese zusätzliche Ausbildung von Schalenmaterial fand sich bei allen untersuchten Rudisten nur an den Kontaktpunkten zur Korallen-Kolonie. Sie ist also nicht mit übergeordneten Veränderungen der Umwelt (trophische Verhältnisse, physikalische Umweltvariablen) zu erklären, da diese die Schalensekretion nicht punktuell sondern insgesamt beeinflusst hätten.

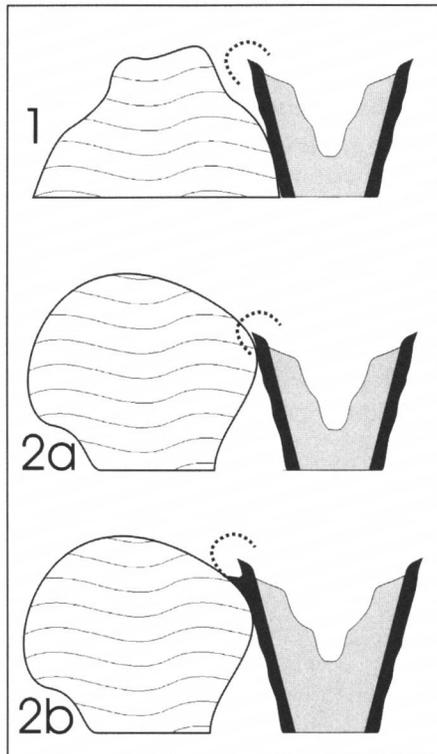


Abb. 26: Stark schematisierte Darstellung möglicher *in vivo* Kontakte zwischen Rudist und Korallenkolonie. 1: Kontakt führt zu keiner biologischen Reaktion. Vom Rudistenweichkörper erreichbarer Bereich (gestrichelte Linie) ist nicht tangiert. 2 a: Rudist ist in Kontakt mit Korallenkolonie und – 2 b –: scheidet am Kontaktpunkt verstärkt Schalenmaterial aus.

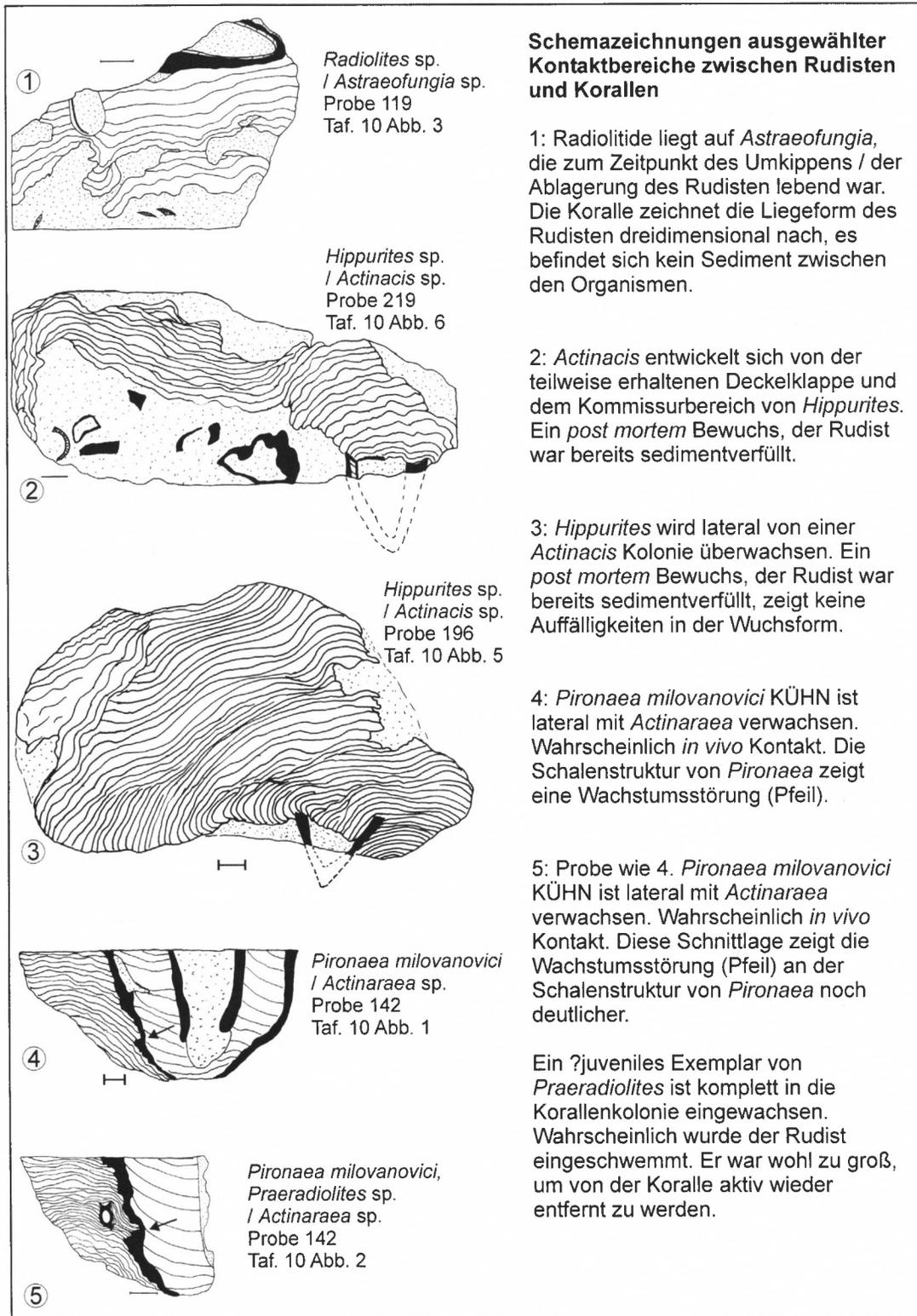


Abb. 27: Schemazeichnungen ausgewählter Kontaktbereiche zwischen Rudisten und Korallen, weitere Erläuterungen im Text.

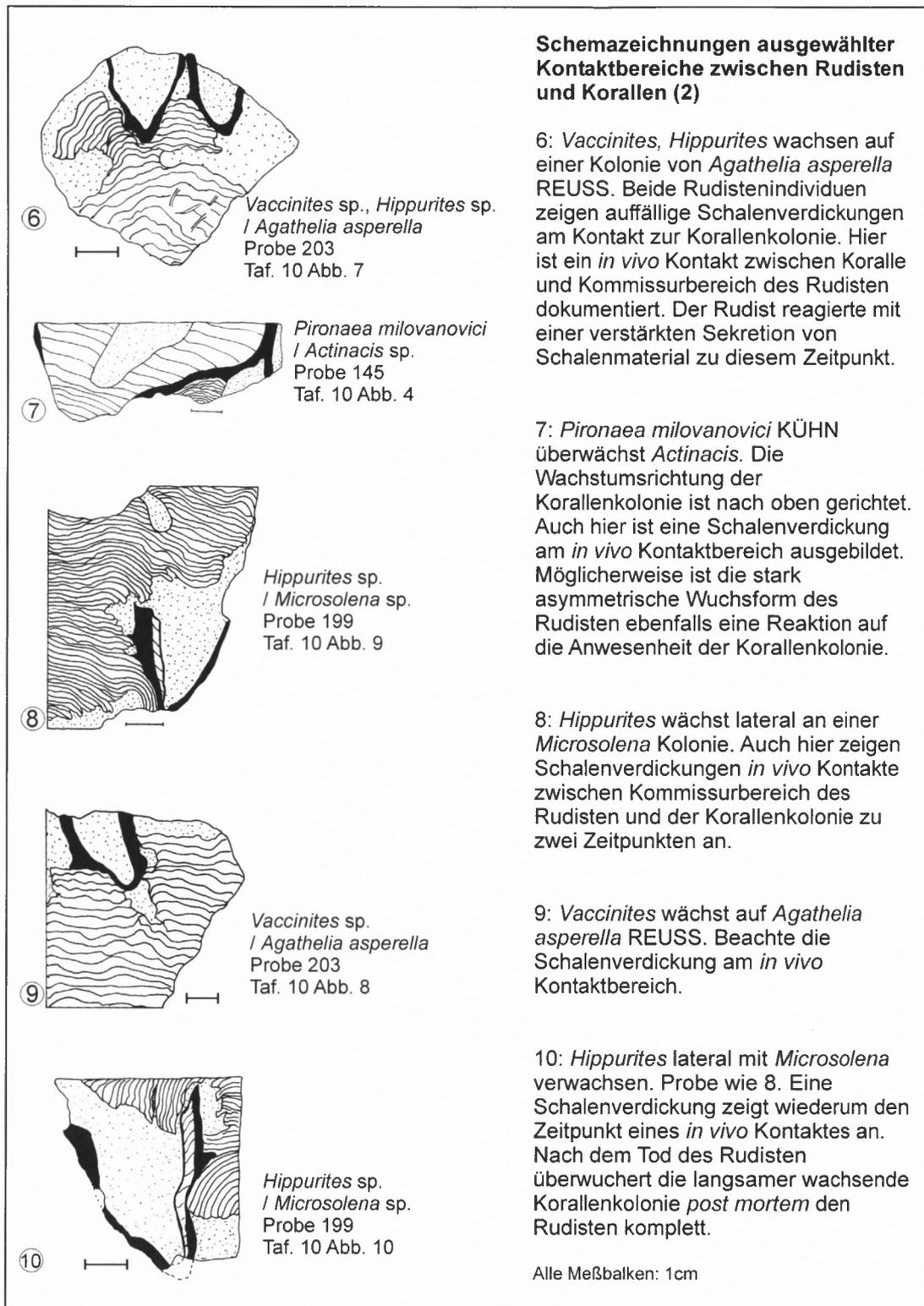


Abb. 28: Schemazeichnungen ausgewählter Kontaktbereiche zwischen Rudisten und Korallen (2), weitere Erläuterungen im Text.

Kontaktflächen zwischen Rudistenindividuen zeigen dagegen keine derartigen Bildungen. Vielmehr läßt sich hier eine Reduzierung der Wandstärke beobachten (Alpine Gosau, HÖFLING 1985).

Wahrscheinlich handelt es sich bei den hier überlieferten biologischen Interaktionen um eine Abwehrreaktion der Rudisten auf Cnidien der Korallenkolonien. Die punktuelle Verdickung der äußeren Schale am Kontakt zur Koralle diente eventuell nur dazu, dem Mantelgewebe des Rudisten an dieser Stelle einen „schmerzhaften“ Kontakt zur Koralle zu ersparen. Umfang und Dauer solcher Interaktionen waren aber nur gering, so dass wechselseitige Interaktionen im Sinne von ökologischer Konkurrenz aus den dokumentierten Kontaktstellen wohl nicht abzuleiten ist. Auch die vielfach beobachteten großräumigen Überwachungen von Korallen auf Rudisten (Abb. 27–28, Taf. 9/Abb. 1–3) lassen aus obig diskutierten Gründen (räumlich/zeitliche Limitierung) keine synökologischen Aussagen zu. Obgleich Vertreter beider Organismengruppen also ein gemeinsames Biotop besiedelten und dabei *in vivo*-Kontakt hatten, der in einer „Abwehrreaktion“ der Rudistenindividuen dokumentiert ist, ermöglichen unterschiedliche Eigenschaften (trophische Ansprüche, Wachstumsmodus und -geschwindigkeit, Interaktionsfähigkeit) eine weitgehend probiote Beziehung beider Gruppen, solange eine stabilisierende Wirkung des Korallenbewuchs auf Rudistenindividuen gegeben ist.

### 3.2.9 Messungen der Verhältnisse der stabilen Sauerstoff- und Kohlenstoffisotopen

Marine Organismen beziehen die zum Aufbau ihrer karbonatischen Skelette benötigten chemischen Bausteine direkt oder indirekt aus dem Meerwasser. Dieser Vorgang bildet die Grundlage für die Tatsache, dass marine Organismen, wie z. B. viele Foraminiferen, Mollusken oder Korallen, ein hervorragendes natürliches Archiv, i. e. Proxy-Parameter, ihrer physikalischen Umweltbedingungen für die Zeit der Karbonatabscheidung darstellen.

Bereits die Pionierstudien von EPSTEIN et al. (1953) an marinen Mollusken konnten zeigen, welches ein effektives Werkzeug zur hochauflösenden Paläoumweltrekonstruktion die Zusammensetzung stabiler Sauerstoff- und Kohlenstoffisotopen in den karbonatischen Schalen und Skeletten schnell wachsender mariner Organismen liefert. Dieses geochemische Instrument wurde seitdem verfeinert und intensiv für paläoklimatische und -ozeanographische Interpretationen genutzt. Neben zahlreichen Studien an rezenten und subrezentem Mollusken, wie z. B. *Tridacna* (ROMANEK et al. 1987; AHARON 1991), *Mytilus* (KILLINGLEY & BERGER 1979), konnten isotoopenbasierte Paläo-Umwelt-Rekonstruktionen auch erfolgreich auf erdgeschichtlich ältere Zeitabschnitte angewendet werden (CORNU et al. 1993).

Die hier vorliegende, hoch-auflösende Untersuchung der isotopischen Zusammensetzung in der Schale eines Individuums von *Vaccinites ultimus* zielt auf die genaue Abbildung von Paläotemperaturen auf einer saisonalen Zeitskala. Sie soll somit insbesondere Aufschluß geben über die jährliche Wachstumsrate der in dieser Studie verwendeten Rudisten und, darüber hinaus, mögliche Aussagen über physikalische Milieubedingungen in der Oberkreide zulassen.

#### Material und Methodik

Ein geeignetes Profil zur Beprobung wurde entlang des aufgeschnittenen Pfeilers SP eines Exemplars von *Vaccinites ultimus* MILOVANOVIĆ festgelegt (vgl. Abb. 29). Das Material der äußeren Schalenschicht (Ostracum) besteht aus diagenetisch (relativ) stabilem Niedrig-Mg-Kalzit. Die Pfeiler sind Teil der äußeren Schalenlage und zur Probennahme besonders geeignet, da sie im Vergleich zur übrigen äußeren Schale, nur sehr geringfügig von sedimentverfüllten *Cliona*-Bohrungen durchsetzt sind, welche Verunreinigungen einbringen (mündl. Mitt. STEUBER 1996).

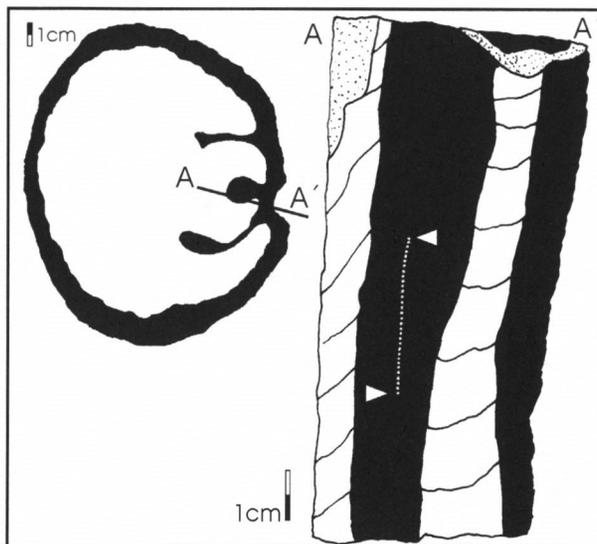


Abb. 29: Beprobtes Exemplar von *Vaccinites ultimus* [222] in horizontaler und longitudinaler Schnittlage. Die Linie A-A' im Querschnitt bezeichnet die genaue Herkunft des abgebildeten Longitudinal-Dickschliffes, in welchem die Bohrungen der Probennahme (Bereich zwischen den weißen Dreiecken) markiert sind.

Der Rudist wurde entlang der Wachstumsrichtung auf einer Profillänge von 34 mm beprobt. Mit Hilfe eines Rosenbohrers von 0,8 mm Durchmesser wurden in regelmäßigen Anständen von ca. 1 mm Proben von 0,5–1 mg an einem für diese Zwecke angefertigten Dickschliff (3 mm) entnommen. Der Bohrvorgang wurde mit einem Mikroskop überwacht.

Auf eine vorbereitende Behandlung der Isotopenproben zur Eliminierung von Verunreinigungen konnte bei dem gewonnenen Material verzichtet werden. Die Ergebnisse sind in der internationalen  $\delta$ -Notation, relativ zum PDB-Standard bzw. SMOW-Standard angegeben. Anschließend wurden die Isotopendaten gegen die Tiefe im Profil aufgetragen.

### Ergebnisse

#### $\delta^{18}\text{O}$

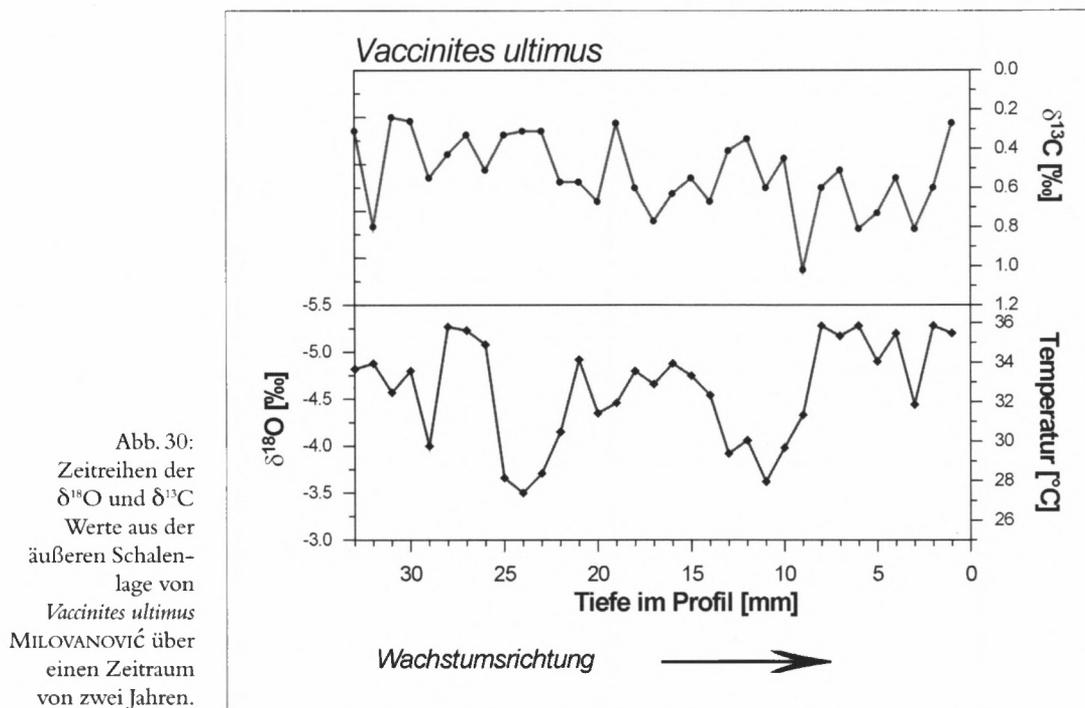
Die Werte der stabilen Sauerstoffisotope variieren absolut zwischen  $-3,4\text{‰}$   $\delta^{18}\text{O}$  und  $-5,3\text{‰}$   $\delta^{18}\text{O}$  und liegen im Mittel bei  $-4,3\text{‰}$   $\delta^{18}\text{O}$ . Die zwei entscheidenden physikalischen Kontrollfaktoren für die sauerstoffisotopische Zusammensetzung mariner Karbonate sind die Temperatur und die isotopische Zusammensetzung des umgebenden Meerwassers. Die durchschnittliche Zusammensetzung von kretazischem Meerwasser lag laut ANDERSON & ARTHUR (1983) bei ca.  $-1,0\text{‰}$  SMOW [Standard Mean Ocean Water], da ein Großteil des heute an den Polkappen gebundenen isotopisch leichteren Niederschlagswassers sich in den Ozeanen befand. EPSTEIN et al. (1953) ermittelten eine empirische Beziehung zum temperaturabhängigen Einbau stabiler Sauerstoffisotope in marine Karbonate, die als „Paläotemperaturgleichung“ in die Literatur eingegangen ist und seitdem mehrfach modifiziert wurde (ANDERSON & ARTHUR 1983).

$$T(^{\circ}\text{C}) = 16,0 - 4,14 (\delta_c - \delta_w) + 0,13 (\delta_c - \delta_w)^2 \quad (2)$$

$\delta_c$  ist die Isotopenzusammensetzung von  $\text{CaCO}_3$  in isotopischem Gleichgewicht mit dem Meerwasser und  $w$  ist die Isotopenzusammensetzung des Meerwassers bei  $25^{\circ}\text{C}$ . Formel aus ANDERSON & ARTHUR (1983).

Die Paläotemperaturgleichung ergibt für die hier vorliegenden Daten eine durchschnittliche Wassertemperatur von  $33,8^{\circ}\text{C}$ . Dieser für zwei Jahre repräsentative Durchschnittswert stellt ei-

nen durchaus schlüssigen Temperaturbereich für das oberkretazische Klimat dar (BARRON et al. 1995, HAY et al. 1997, WILSON et al. 1996). Es muss jedoch an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, dass eine direkte Umrechnung der Isotopenwerte in absolute Temperaturen die Möglichkeit außer Acht läßt, dass Rudisten ihre Schale außerhalb des isotopischen Gleichgewichtes abgeschieden haben, d. h., dass sie sogenannte „Vitaleffekte“ aufweisen. Für viele Arten von Bivalven konnten solche vitalen Fraktionierungsprozesse ausgeschlossen werden. Insbesondere jedoch bei symbiontenträgenden Bivalven, wie z. B. *Tridacna* (JONES et al. 1986), spielen Fraktionierungen während der komplexen metabolischen Abläufe des Wirtes und der photosynthetischen Symbionten eine außerordentlich große Rolle. Für die in dieser Arbeit untersuchte Spezies *Vaccinites ultimus* MILOVANOVIĆ wurde aufgrund der kohlenstoffisotopischen Zusammensetzung und der Abwesenheit morphologischer Charakteristika, die für andere Spezies darauf hinweisen, dass das Mantelgewebe dem Sonnenlicht exponiert werden konnte, eine nicht-symbiontische Lebensweise erwogen (STEUER 1996).



Das Profil der Sauerstoffisotopendaten von *Vaccinites ultimus* weist eine deutliche Zyklizität mit insgesamt zwei vollständigen Zyklen auf. Es liegt nahe, dass sich in den hier aufgeschlossenen Zyklen um saisonale Variationen der Umweltbedingungen handelt. Diese Schwankungen spiegeln, wie oben genannt, eine Kombination aus Variationen der Temperatur und der isotopischen Zusammensetzung im Meerwasser wider. Führt man die vorliegenden saisonalen  $\delta^{18}\text{O}$  Variationen ausschließlich auf Temperaturschwankungen zurück, ergeben sich für das Untersuchungsgebiet absolute jahreszeitliche Variationen von ca. 10 °C. Die aus der Paläotemperaturgleichung berechneten saisonalen Extrema schwanken zwischen 27 °C und 36 °C. Die Größenordnung für saisonale Temperaturvariationen deckt sich mit den von STEUBER (1996) publizierten Daten. Der Autor schloß einen maßgeblichen Einfluß saisonaler Süßwasserzufuhr, und damit wechselnder isotopischer Zusammensetzung im Meerwasserhabitat, aufgrund relativ konstanter Mg/Sr Verhältnisse aus.

Bei der Interpretation der Sauerstoffisotopenzyklen als saisonale Signale, läßt sich aus dem Abstand zwischen den zwei deutlich ausgeprägten Isotopenmaxima eine jährliche Wachstumsrate von ca. 20 mm anzeigen. Dieses Ergebnis liegt deutlich niedriger, als die Wachstumsraten von 35–39 mm/Jahr, welche in Rudisten der gleichen Art aus siliziklastisch geprägten Aufschlüssen aus dem Untercampan von Höbek Tepe (Zentraltürkei) ermittelt wurden (STEUBER, 1996).

Die  $\delta^{18}\text{O}$  Kurve zeigt keinen vollkommen symmetrischen Verlauf an, sondern ist durch breitere Bereiche im saisonalen Isotopenminimum (Sommer), und vergleichsweise schmalere Bereiche der  $\delta^{18}\text{O}$ -Maxima, (Winter) charakterisiert. CORNU et al. (1993) simulierten den Effekt saisonal schwankender Wachstumsraten der Schale von *Strombus bubonius* auf die Symmetrie im Verlauf von Sauerstoffisotopenprofilen. Die erstaunlichen Ergebnisse zeigten, dass selbst bei jahreszeitlichen Schwankungen der Wachstumsrate von bis zu 40%, die Kurvenverläufe optisch gleichförmig sind. Die gut sichtbare Asymmetrie im Isotopenprofil von *V. ultimus* deutet demnach auf eine deutliche Reduzierung der Wachstumsrate während der „kalten“ Jahreszeit und erhöhte Wachstumsraten während der Sommermonate hin. Anhand der lediglich zwei erfaßten Zyklen können die Wachstumsratenvariationen nicht quantifiziert werden.

### $\delta^{13}\text{C}$

Die Interpretation der stabilen Kohlenstoffisotopendaten mariner Schalen ist ungleich schwieriger, als die der stabilen Sauerstoffisotope (GEARY et al. 1992). Als gesichert gilt, dass die Kohlenstoffisotopenzusammensetzung im Skelett mariner Organismen aus einer Kombination externer und besonders komplexer, interner kinetischer und metabolischer Prozesse heraus gesteuert wird. Die kohlenstoffisotopische Zusammensetzung im Meerwasser kann als Anzeiger für die generelle biogene Produktivität und das Ausmaß vertikaler Durchmischungsprozesse genutzt werden. So wird in oberen Wasserschichten durch Photosynthese selektiv  $^{12}\text{C}$  aus dem gelösten anorganischen Kohlenstoff (DIC) entfernt, während in tieferen Wasserschichten die Oxidation organischer Substanz große Mengen dieses  $^{12}\text{C}$  wieder freisetzt. Vergleichsmessungen zeigen eine  $\delta^{13}\text{C}$  Verschiebung von 2 ‰ zwischen Oberflächenwasser und Wasser aus einer Tiefe von einigen hundert Metern des ostäquatorialen Pazifiks (KROOPNICK 1974).

Die Bedeutung interner kinetischer, d. h. bei hohen Wachstumsraten auftretender Fraktionierungsprozesse, oder der wechselnde Einfluß der Respirationsfrequenz auf die Fraktionierung (JONES & JACOBS 1992) kann oft nur sehr schwer entschlüsselt werden. Die vorliegenden  $\delta^{13}\text{C}$  Daten zeigen nicht die im Sauerstoffisotopenprofil beobachtete saisonale Zyklizität und scheinen damit kein Monitor für saisonal gesteuerte Prozesse zu sein. Auf eine Interpretation der  $\delta^{13}\text{C}$  Daten wird daher an dieser Stelle verzichtet.

## 3.3 Konstruktive Rudisten-Assoziationen (D3)

### 3.3.1 Einführung

Rudisten-Assoziationen, in denen sich die Einzelindividuen aneinanderhefteten und so zu Clustern unterschiedlicher Größe organisierten, gelten als die am häufigsten verwirklichte Besiedlungsstrategie der Elevator-Rudisten (CESTARI & SARTORIO 1995). Gut dokumentierte Beispiele dieser Biokonstruktionstypen liefern PHILIP (1972) anhand oberkretazischer Rudistenassoziationen Südfrankreichs, er etablierte ebenfalls eine morphologische Klassifikation dieser Vorkommen, PERKINS (1974) mit Monopleuridae-Bouquets des Alb von Texas, KAUFFMAN & SOHL (1973) mit Rudistenkonstruktionen der karibischen Oberkreide und viele

weitere Autoren. Als Terminologien werden Begriffe wie Bouquet, Cluster, Thicket verwendet, sie bezeichnen kleinräumige Organisationsstrukturen, wobei die Begriffe hierarchisch verwendet werden. Bouquet für einige wenige Individuen, Cluster für Dutzende Individuen, Thicket für Dutzende bis Hunderte Individuen (CESTARI & SARTORIO 1995). Isolierte Vorkommen solcher Strukturen werden von HÖFLING (1997) nicht als Biokonstruktionen bezeichnet. Allerdings können sie sich zu übergeordneten Strukturen (Bioherme, Biostrome, also Biokonstruktionen) verdichten.

### 3.3.2 Sedimentäre Entwicklung im Detailprofil

#### Profilabfolge

Das Profil umfaßt eine Gesamtmächtigkeit von ca. 10 m und beinhaltet drei biokonstruktive Horizonte. Das Profil beginnt im Liegenden bei Profilmeter 48 (Siehe P1, Kap. 2) mit geringmächtigen Feinsandsteinen, die in ihren oberen Bereichen verstärkt Rudistenschutt und zahlreiche Orbitoididae führen. Die Oberkante dieser Abfolge ist als schwach entwickelter Hartgrund ausgebildet, der vereinzelt von massiven Korallenkolonien besiedelt ist (Taf. 16, Abb. 3). Die Korallenstöcke sind in eine dunkelrot oxidierte, stark sandige, eisenreiche Matrix eingebettet, die nach 30 cm graduell von 3 m mächtigen Kalken mit wechselndem Quarzanteil abgelöst werden. Dieser Abschnitt stellt den ersten biokonstruktiven Horizont dar. Hier ist eine diverse Rudistenfauna mit überwiegend *Vaccinites*, *Hippurites*, *Joufia* entwickelt. Die Einzelindividuen sind dabei überwiegend zu kleinen Clustern (< 20 Indiv.) assoziiert. Die Matrix zwischen den Rudistenclustern besteht aus quarzreichen (10–20%) Pack- und Grainstones mit einem hohen Anteil an grobem (> 1 cm) Rudistenschutt. Dieser Horizont wird abgeschlossen von dm-mächtigen Sandsteinen mit fs-Korngröße. Nachfolgend entwickelt sich der zweite biokonstruktive Horizont. Er besitzt eine Mächtigkeit von 2,5 m und ist vergleichbar mit dem ersten biokonstruktiven Teilhorizont. Eine weitere, dm-mächtige, schräggeschichtete Sandsteinlage leitet in den dritten biokonstruktiven Horizont über. Er ist 1,5 m mächtig und besteht abermals aus quarzreichen Kalken. Dieser Abschnitt beinhaltet ebenfalls eine diverse Rudistenfauna (*Vaccinites*, *Hippurites*, *Joufia*), die in Clustern assoziiert ist. In den oberen Bereichen dieses Abschnittes steigt die Individuendichte der Rudisten an, und es werden zusätzlich *Lapeirousia*, *Mitrocoprina*, *Sabinia* häufiger. Auch koloniale Korallen (*Agathelia*) sind hier vereinzelt in kleinen Kolonien (< 10 cm) entwickelt. Dieser oberste biokonstruktive Abschnitt wird schließlich von einer 2,5 m mächtigen Abfolge aus fein- bis grobkörnigen Sandsteinen überlagert, die feine Laminierungen aufweisen, sowie in einem grobsandigen Horizont (Taf. 16, Abb. 5) Gastropodenführend (*Trochactaeon*) sind.

#### Interpretation

In der Detail-Profilesäule sind drei shalowing upward Zyklen dokumentiert, deren regressive Maxima durch geringmächtige Sandsteine angezeigt werden, die in einem sehr küstennahen, inter- bis supratidalen Environment abgelagert wurden. In Zeiten relativer Meereshochstände kamen jedoch marine, terrigen beeinflusste Karbonate eines küstennahen, hochenergetischen Faziesbereiches zur Ablagerung, die von einer Rudistenfauna hoher Diversität besiedelt wurden. Diese dreimalige, zyklische Entwicklung gleichartiger Rudistenkalke endet mit der dauerhaften Ausprägung eines siliziklastischen, fluviodeltaischen Faziesbereiches.

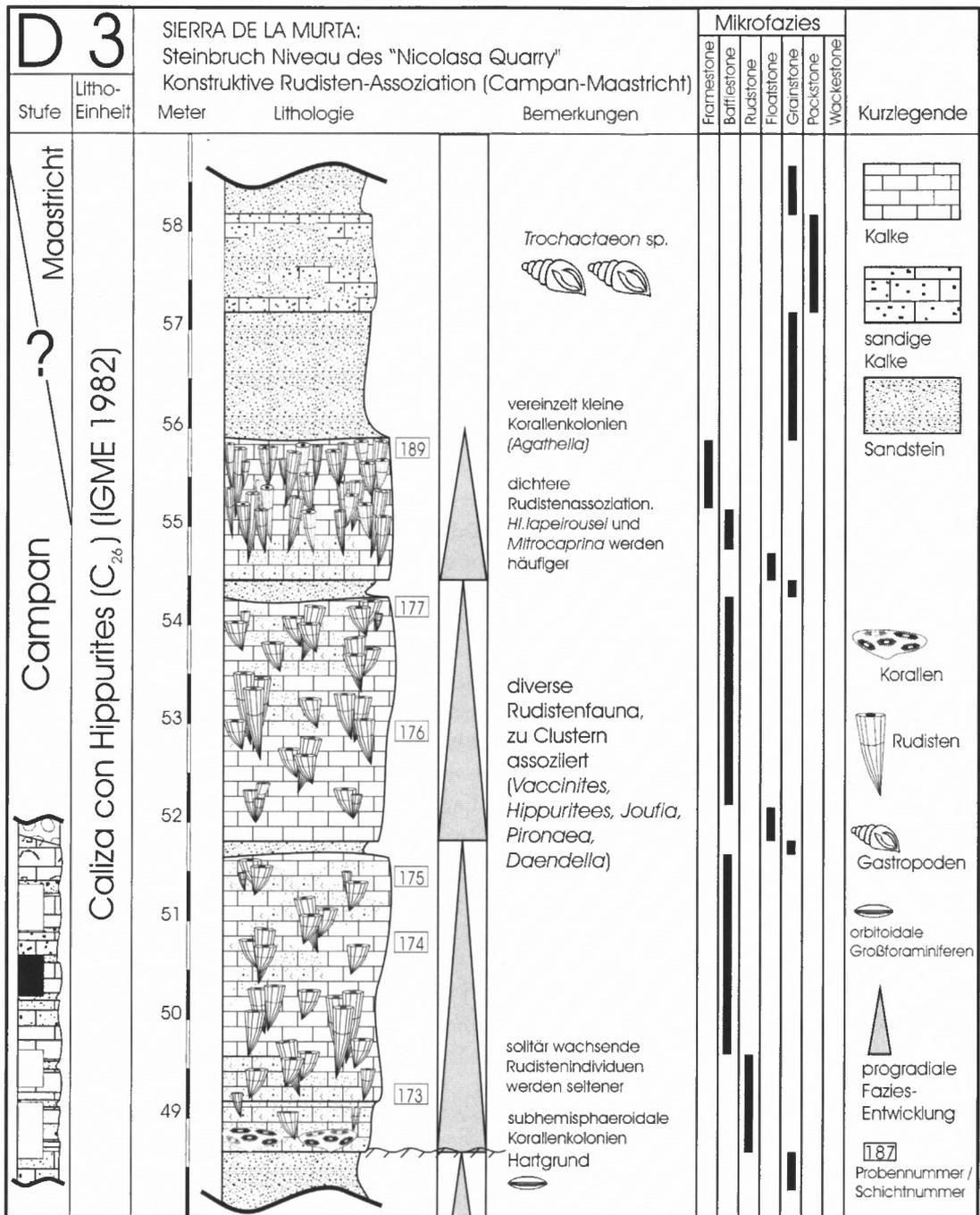


Abb. 31: Detailprofil D3: „Nicolasa Quarry“, Steinbruch-Niveau. Konstruktive Rudisten-Horizonte.

### 3.3.3 Stratigraphie

Das Profil D3 liegt stratigraphisch knapp unterhalb des Profils D1, das Maastricht-Alter hat. Dennoch zeigen Makro- und Mikrofauna die obercampanen Formen von D2, die bereits in Kap. 3.2 beschrieben wurden. Zusätzlich gewinnen jedoch mit *Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS), *Joufia reticulata* BOEHM, Maastricht-Indikatoren an Gewicht, so dass die Grenze Campan/Maastricht wohl innerhalb der oberen Rudistenkalkbänke und der hangenden klastischen Serien der Profilmeter 56–60 (vgl. hierzu P1, Kap. 2) zu vermuten ist.

### 3.3.4 Fauneninhalt

Aufgrund der besonderen Aufschlußverhältnisse (gesägte Steinbruch-Wände) konnten nur wenige geeigneten Fossilien gesammelt werden, die eine genauere Bestimmung der Rudistenfauna ermöglicht hätten. Die beobachteten Formen waren überwiegend als longitudinal bis oblique Anschnitte an den Steinbruchwänden zu begutachten. Frühere Aufsammlungen an diesem Horizont und deren taxonomische Bearbeitung (PONS & VICENS 1992) ergaben jedoch eine diverse Rudistenfauna:

*Daendella anatolica* KARACABEY 1976  
*Hippuritella heritschi* (KÜHN 1947)  
*Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS 1840)  
*Hippurites* sp. ex gr. *canaliculatus* ROLLAN DU ROQUAN 1841  
*Joufia reticulata* BOEHM 1897  
*Lapeirousia* sp. (Taf. 17, Abb. 1)  
*Mitrocaprina* sp. (Taf. 17, Abb. 4)  
*Pironaea polystyla* (PIRONA 1868)  
*Sabinia* sp.  
*Vaccinites bacevicensis* SLADIĆ-TRIFUNOVIĆ 1977  
*Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ 1935)  
*Vaccinites* sp. aff. *loftusi* (WOODWARD 1855)

Korallen treten überwiegend an der Basis des Horizontes auf. Es handelt sich hierbei um vereinzelte, isolierte Korallenkolonien, die eine maximale Größe von 30–40 cm Durchmesser erreichen (Taf. 16, Abb. 3). Im obersten Rudistenhorizont treten vereinzelt kleinwüchsige Korallenkolonien der Gattung *Agathelia* sp. auf.

### 3.3.5 Faziesbeschreibung

Die konstruktiven Rudisten-Assoziationen des Detailprofils D3 sind als drei, durch dünne Sandlagen voneinander getrennte biostromale Horizonte überliefert. Ihre laterale Ausdehnung ist bei gleichbleibenden Mächtigkeiten über mehrere hundert Meter im Gelände zu verfolgen. Der aufgeschlossene Bereich dieser Biokonstruktionen umfaßt einen stillgelegten Steinbruch, an dessen von Seilsägen geschnittenen Wänden die Geländeaufnahme erfolgte. Hier, wie auch bei allen anderen in vorliegender Arbeit beschriebenen Biokonstruktionen ist die deutliche Stratifizierung der Riffhorizonte bei gleichbleibender faunistischer und fazieller Zusammensetzung auffälliges Merkmal. Somit gibt es auch für die Biokonstruktionshorizonte des Detailprofils D3 keinen Hinweis auf ausgeprägte Habitatmorphologien.

### 3.3.6 Biofazies, Palökologie

Den Beginn des ersten biokonstruktiven Horizontes markiert ein schwach ausgeprägter Hardground, der sich in Folge einer kurzzeitigen Sedimentationsunterbrechung bilden konnte. Hier kam es zu einer spärlichen Besiedelung durch Korallenkolonien, die jedoch rasch, mit zunehmender Sedimentationsrate, wieder endete. Die Kolonien haben subhemisphaeroidale bis hemisphaeroidale Wuchsform. Plattige oder folios-inkrustierende Morphotypen fehlen.

Im fließenden Übergang etablierten sich Rudistenassoziationen, in denen zunächst noch solitär wachsende Individuen häufig sind. Dieser Bereich ist nur geringmächtig (80 cm) und wird von unter etwas höherenergetischeren Verhältnissen sedimentierten quarz- und rudistenschuttreichen Karbonaten abgelöst, deren Rudistenpopulationen stets zu Clustern assoziiert sind. Dieser Besiedlungstypus bleibt konstant bis zum Top des ersten Biokonstruktionshorizontes bestehen.

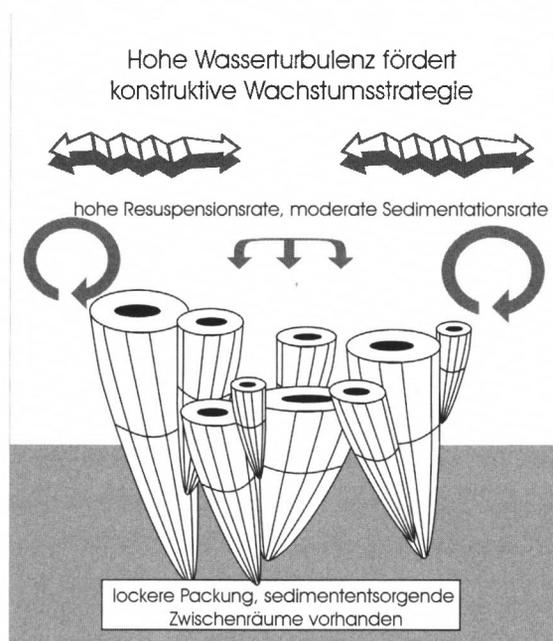


Abb. 32: Besiedelungsschema konstruktiver Rudisten-Assoziationen am Beispiel der Biokonstruktionen innerhalb D3.

Der zweite Rudistenhorizont (Profilmeter 51,8–54,3) entspricht ebenfalls diesem Typus. Energieniveau, Besiedelungsstrategie und faunistische Zusammensetzung bleiben sowohl lateral als auch im Profilverlauf weitgehend konstant. Erst der dritte Riffhorizont (Profilmeter 54,5–55,8) zeigt in seiner Entwicklung auffällige Veränderungen. Während sich in den tieferen Bereichen die Rudistenindividuen noch nach bekanntem Muster in einer hochenergetischen Umgebung zu Clustern assoziierten, wird im weiteren Verlauf die Besiedelung immer dichter. Die Internsedimente zeigen dabei keine Veränderung der Wasserturbulenz an. Zusätzlich treten vereinzelte *Agathelia*-Kolonien auf.

Das Wiederauftreten von Korallenkolonien während einer Phase zunehmender Besiedelungsdichte bei Rudisten erscheint palökologisch schwer deutbar. Dagegen ist die Absenz von Korallenkolonien in den mittleren Horizonten wahrscheinlich auf Sedimentations- und Resuspensionsraten zurückzuführen, die außerhalb der Toleranz von Cnidaria lagen und auch die Durchlichtung des Wassers stark beeinträchtigten.

Bei weitgehend unveränderten physikalischen Rahmenbedingungen und einer zunehmenden Rudisten-Besiedelungsdichte sollten die für Korallen limitierend wirkenden Faktoren sogar noch an Einfluss gewinnen, da es zu einer Verringerung der Depositfläche kommt und die effektive Sedimentationsrate ansteigen müßte (vgl. hierzu Kap. 3.1.7). Dass dennoch Korallenkolonien auftreten, deutet auf eine Veränderung der physikalischen Rahmenbedingungen hin. Die plausibelste Erklärung ist eine Verringerung der effektiven Sedimentationsrate durch zunehmenden Einfluß sedimentexportierender Strömungen. Dies könnte auch die Zunahme der Packungsdichte der Rudistenindividuen induziert haben, da mit zunehmendem Sedimentexport der Bedarf an sedimententsorgenden Zwischenräumen sinkt.

### 3.3.7 Sediment-Organismus-Wechselwirkungen

Die Faunen der in Detailprofil D3 überlieferten biokonstruktiven Horizonte zeigen palökologische Abhängigkeiten von physikalischen Parametern. Der Korallenanteil dieser Faunen konnte sich nur in Zeiten einer reduzierten Sedimentationsrate entwickeln, sei es durch eingeschränkte Sedimentproduktion an der Biostrombasis, sei es durch Strömungsexport in den jüngsten Bereichen der Abfolge. Die Sedimentationsrate ist im Bereich von D3 somit limitierender Faktor für die Entwicklung gemischter Assoziationen.

Die Rudistenfauna zeigt dagegen eine deutliche Anpassung an das hydrodynamische Milieu. Mit zunehmender Wasserenergie assoziierten sich die Einzelindividuen zu Clustern, da auf Hartsubstrat die Neubesiedelung im statistischen Mittel erfolgreicher verlief, als auf mobilem Weichsubstrat. Die Höhe der Sedimentationsrate war hier kein limitierender Faktor, sie steuerte lediglich die Dichte der Besiedelung (Packungsdichte), bzw. das Volumen sedimententsorgender Räume zwischend den Einzelindividuen dieser Rudistencluster (vgl. Kap. 3.1.7).

## 3.4 Nichtkonstruktive Rudisten-Korallen-Assoziation (D4)

Karbonate mit nur verstreut auftretenden Rudistenindividuen besitzen keinen biokonstruktiven Charakter. Sie werden allgemein als rudistenführende Kalke bezeichnet. Dennoch sollen an diesem Beispiel anhand der überlieferten Rudistenfauna und ihrer Morphotypen sowie der assoziierten Korallenfauna palökologische Aussagen abgeleitet werden.

### 3.4.1 Sedimentäre Entwicklung im Detailprofil

#### Profilabfolge

Das Detailprofil D4 umfaßt insgesamt 4,5 m Gesteinsmächtigkeit, der rudisten- und korallenführende Horizont ist einen Meter mächtig. Das Profil beginnt im Liegenden mit Wackestones, die im Laufe der ersten zwei Meter allmählich in Floatstones übergehen. Die gesamte Abfolge ist ungebankt. Ab Profilmeter 28 ist diese Einheit rudistenführend. Anzahl und Besiedelungsdichte der Rudisten (*Hippuritella heritschi* (KÜHN), *Vaccinites* sp.) nehmen kontinuierlich zu, sie assoziieren sich aber nicht zu Clustern. Im jüngsten Abschnitt dieser Einheit treten auch ästige Korallenkolonien auf. Die Obergrenze ist als Schichtfläche auf ca. 20 m<sup>2</sup> freipräpariert. Es sind sandverfüllte Grabgänge mit einem durchschnittlichen Durchmesser von 1–2 cm, Korallenquerschnitte und Rudistenquerschnitte zu beobachten (Taf. 17, Abb. 6). Mit *Orbitoides* und *Sporolithon* führenden, quarzreichen (30%) Packstones, die nach 20 cm in rötlich gefärbte Mittel- bis Feinsande von 1 m Mächtigkeit übergehen, endet dieses Detailprofil.

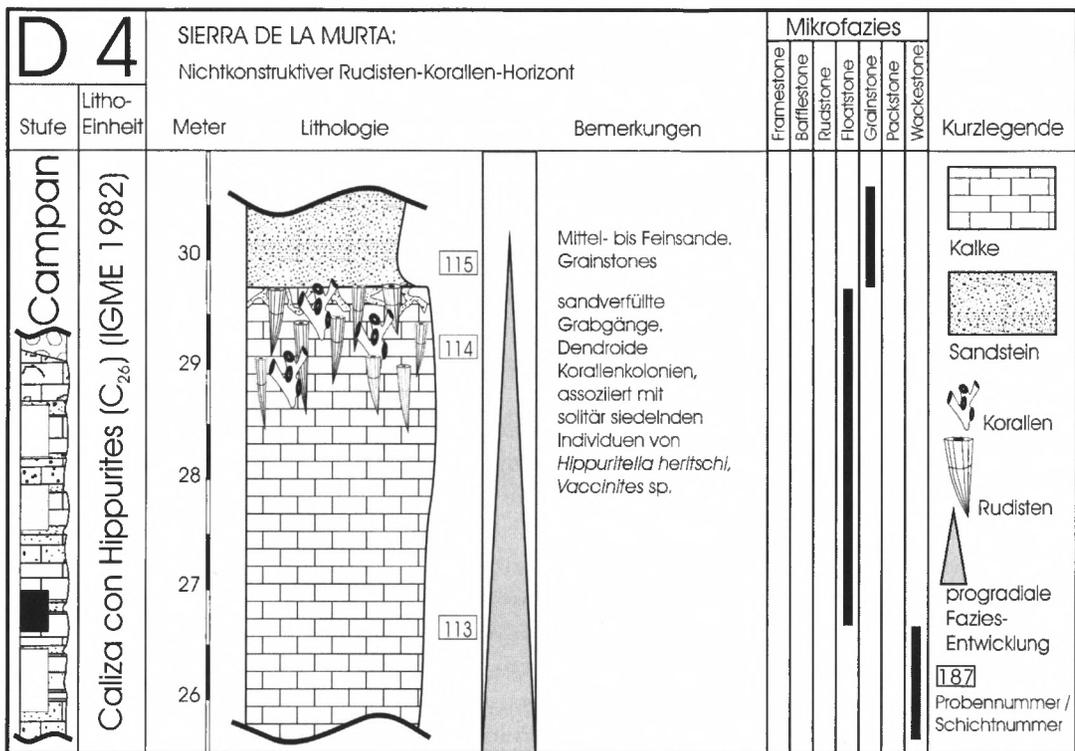


Abb. 33: Detailprofil D4: Nichtkonstruktiver Rudisten-Korallen-Horizont.

## b. 2: Profil D4

## Interpretation

Der Profilverlauf repräsentiert einen Verflachungszyklus innerhalb einer Schelflagune mit offener Wasserzirkulation. Während die Wackestones der Profilbasis noch Ruhigwasser unterhalb der Schönwetter-Wellenbasis anzeigen, ist die zunehmende Verflachung durch einen graduellen Übergang zu einer geringfügig höherenergetischeren Floatstone-Sedimentation dokumentiert. In dieser Phase immer noch niedriger Wasserenergie konnten sich sowohl Elevator-Rudisten als auch Korallenkolonien von dendroider Wuchsform ansiedeln. Eine nachfolgende Sedimentationsunterbrechung, bzw. verzögerte Sedimentation erlaubte die Entwicklung einer grabenden, infaunalen, nicht näher determinierbaren Lebensgemeinschaft. Während dieses Zeitraums wurden vorherrschend quarzreiche Packstones in bewegtem Wasser abgelagert. Orbitoidale Großforaminiferen und *Sporolithon*-Rhodolithe waren die überwiegenden Faunen/Florenelemente, während die in der Wassersäule exponierten Hartteile der vorangegangenen Rudisten-Korallen-Assoziation erodiert wurden.

Ergiebige Quarzschüttungen markieren das regressive Maximum, sie beendeten diesen Sedimentationszyklus.

## 3.4.2 Stratigraphie

Das Profil D4 liegt stratigraphisch zwischen den Profilen D2 und D3, für diese beiden Detailprofile ist obercampanes Alter belegt (vgl. Kap. 3.2.4, Kap. 3.3.3).

### 3.4.3 Fauneninhalt

Die beobachteten Makrofaunen waren lediglich als horizontale Anschnitte auf der Schichtfläche erhalten. Die Rudistenfauna bestand aus *Hippuritella heritschi* (KÜHN) (Abb. 37; Taf. 17, Abb. 6) und *Vaccinites* sp. Diese Rudisten waren mit ästigen Korallenkolonien assoziiert, welche aufgrund ihrer schlechten Erhaltung nicht näher determiniert werden konnten.

### 3.4.4 Biofazies, Palökologie

Die Rudisten-Korallen-Assoziation von D4 dokumentiert einen palökologischen Bereich, der paläogeographisch in etwa zwischen den Assoziationen D1 und D3 anzusiedeln ist. Das überwiegend solitäre Wachstum der Rudistenindividuen zeigt noch niedrige Wasserenergie an. Die dendroide Wuchsform der Korallenkolonien deutet ebenfalls auf geringe Wasserenergie hin. Die Sedimentationsrate war ausreichend um Elevator-Rudisten Stabilität zu verleihen, da keine umgestürzten Individuen zu beobachten waren. Für dendroid wachsende Korallen war die Sedimentationsrate aber noch tolerabel. Geringe Wasserturbulenz und moderate Sedimentationsraten, lassen zusammen mit der beobachteten Korallenfauna auf eine ebenfalls geringe Resuspensionsrate schließen und damit auf eine gute Durchlichtung der Wassersäule.

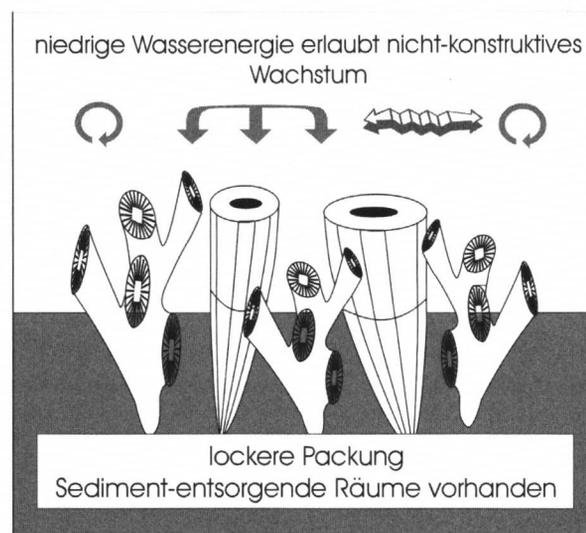


Abb. 34: Besiedelungsschema nichtkonstruktiver Rudisten-Korallen-Assoziationen am Beispiel des D4-Horizontes.

Zusammenfassend läßt sich die untersuchte Faunenassoziation einer flachen, geschützten Lagune mit noch offener Wasserzirkulation zuordnen. Dieser Bereich vermittelt paläogeographisch zwischen den geschützten Lagunärbereichen mit eingeschränkter Zirkulation von D1 und den nicht geschützten, höherenergetischen flachlagunären Bereichen von D3 (vgl. hierzu auch Abb. 40).

Aufgrund des fehlenden biokonstruktiven Charakters dieser Einheit, – die beobachteten Faunenelemente sind lediglich Bewohner eines von ihnen nicht wesentlich beeinflussten Biotops-, kann auf die Analyse etwaiger Sediment-Organismus-Wechselwirkungen in diesem Falle verzichtet werden.

## 4 Paläontologischer Teil

Die in diesem Kapitel beschriebenen Rudistenarten sind aus verschiedensten Regionen bekannt und in einer Vielzahl von Veröffentlichungen bereits beschrieben worden. Die Beschreibungen sind deshalb kurz gehalten, für ausführliche Informationen sei auf die Zitate der Synonymie-Listen verwiesen. Die wichtigsten, taxonomisch relevanten morphologischen Kennzeichen der Familie Hippuritidae sind in Abb. 35 dargestellt.

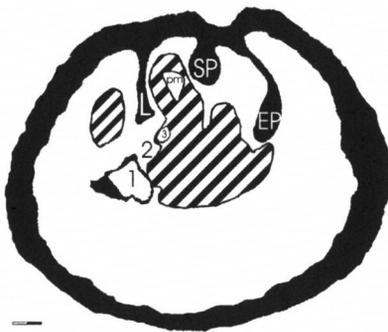


Abb. 35: Morphologische Kennzeichen eines Rudisten aus der Familie Hippuritidae (*Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ) [221]). Untere (rechte) Klappe. L Ligamentpfeiler, SP Pfeiler, EP Pfeiler, 1 vorderer Zahn der Deckelklappe, 2 zentraler Zahn, 3 hinterer Zahn der Deckelklappe, pm posterior myophore. Schraffiert: Zentraler Hohlraum und akzessorischer Hohlraum.

### Bivalvia

Ordnung	Hippuritoida NEWELL 1965
Überfamilie	Hippuritacea GRAY 1848
Familie	Plagioptychidae DOUVILLÉ 1888
Gattung	<i>Mitrocaprina</i> BOEHM 1895

#### *Mitrocaprina* sp.: Taf. 17/Abb. 4

<i>Material:</i>	Angewitterte Oberfläche eines unvollständigen Horizontalschnittes, ein Bruchstück eines ?juvenilen Exemplares im Anschliff [219].
<i>Beschreibung:</i>	Der Schloßapparat ist nicht erhalten. Die Ausbildung der Pallialkanäle ist zweigeteilt. Zwei innere Reihen mit rundlich-polygonalen Kanälen werden nach außen von einer Reihe radial stark langgezogener Kanäle abgelöst.
<i>Bemerkungen:</i>	Die erhaltenen Merkmale erlauben lediglich eine Zuordnung auf Gattungsebene. Vorkommen im obersten Rifffhorizont von D3.
<i>Häufigkeit:</i>	Selten

---

Ordnung	Hippuritoida NEWELL 1965
Überfamilie	Hippuritacea GRAY 1848
Familie	Hippuritidae GRAY 1848
Gattung	<i>Hippurites</i> LAMARCK 1801

***Hippurites colliciatu*s WOODWARD 1855: Taf. 7/Abb. 10–15**

- 1855 *Hippurites colliciatu*s n. sp. WOODWARD, S. 58; Taf. 4, Abb. 5.  
 1981 *Hippuritella colliciatu*s (WOODWARD) – SÁNCHEZ, S. 10.  
 1992 *Hippurites colliciatu*s WOODWARD – PONS & VICENS, S. 5; Taf. 1, Abb. 1 a, 2–4.  
 1995 *Hippurites colliciatu*s WOODWARD – CESTARI & SARTORIO, S. 46, 48, 142, 143.

- Material:** Zehn Individuen ohne Deckelklappe [416,420–424,427,430–432], insgesamt sechs Anschliffe.
- Beschreibung:** Die Deckelklappe ist an keinem Individuum erhalten. Die Unterklappe ist konisch und mit schwach ausgeprägten Längsrippen versehen. Sie hat einen Durchmesser in Kommissurhöhe von 2,0 cm – 3,5 cm. Die äußere Schalenlage ist sehr dick (20–25% des maximalen Durchmessers der Unterklappe). Der Ligamentpfeiler (L) ist nicht entwickelt. SP ist ohne Basis ausgebildet und ca. 20% kürzer als EP. SP und EP bilden einen Winkel von 70°. Die Zähne sind parallel des dorsalen Schalenrandes angeordnet.
- Bemerkungen:** Häufig im obersten Bereich des D2 Korallen-Rudisten Biostromes, zusammen mit anderen, kleinwüchsigen Rudisten. Sehr variabel in der Ausbildung von Rippen und Schalendicke. Kommt nur innerhalb D2 vor.
- Häufigkeit:** Häufig

---

Familie Hippuritidae GRAY 1848  
 Gattung *Hippurites* LAMARCK 1801

***Hippurites* sp. ex gr. *canaliculatus* ROLLAN DU ROQUAN 1841: Abb. 36; Taf. 1/Abb. 4**

Abb. 36: Querschnitt von *H. sp. ex gr. canaliculatus* ROLLAN DU ROQUAN 1841. Zeichnung nach angewitterter Oberfläche eines Individuums aus dem Mudsticker-Horizont (D1). Durchmesser ca. 5,0 cm.

- Material:** Mehrere angewitterte Horizontalschnitte.
- Beschreibung:** Die morphologische Variationsbreite der von DOUVILLÉ (1893) erstmals eingeführten und seitdem mehrfach modifizierten Formengruppe *canaliculatus* (TOUCAS 1903a, BILOTTE 1981) ist bei VICENS 1994 ausführlich beschrieben. Der große Durchmesser (5 cm) spricht gegen eine Zuordnung zu *H. canaliculatus* ROLLAN DU ROQUAN. Die bei VICENS (1994) beschriebenen Formen von *H. canaliculatus* ROLLAN DU ROQUAN sind wesentlich kleiner (1,5–3,5 cm). Eine stark laterale Position und leicht trianguläre Form von Zahn 1 lassen auch eine Zugehörigkeit zu *Hippurites vidali* MATHERON möglich erscheinen.

**Bemerkungen:** Häufig in allen D3-Rudistenhorizonten. Kann innerhalb des Mudsticker-Horizontes (D1) lokal gehäuft auftreten, erreicht aber auch dann maximal 10% des Rudistenanteils. Tabulae sind hier weit voneinander entfernt (~10 mm), ein Indiz für schnelles Wachstum. Kommt nur innerhalb D1, D3, und D4 vor.

**Häufigkeit:** Gemein

Familie Hippuritidae GRAY 1848  
Gattung *Hippuritella* SÁNCHEZ 1981

***Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS 1840): Taf. 1/Abb. 4; Taf. 3/Abb. 2; Taf. 4/Abb. 6; Taf. 7/Abb. 16**

- 1840 *Hippurites lapeirousei* n. sp. GOLDFUSS, S. 303; Taf. 165, Abb. 5.  
1965 *Hippurites lapeirousei* GOLDFUSS – POLSAK, S. 305, Abb. 3.  
1975 *Hippurites (Orbignya) lapeirousei* GOLDFUSS – PLENIČAR, S. 87, 107; Taf. 1, Abb. 1; Text-Abb. 2.  
1981 *Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS) – SÁNCHEZ, S. 10.  
1984 *Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS) – VICENS, S. 57, Taf. 1, Abb. 6–8; Taf. 3, Abb. 2.  
1984 *Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS) – BILOTTE, Taf. 39, Abb. 9.  
1992 *Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS) – PONS & VICENS, S. 5; Taf. 8, Abb. 10–13.  
1994 *Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS) – VICENS, S. 55; Taf. 10, Abb. 1–6; Taf. 11, Abb. 1–11 (mit kompletter Synonymie).

**Material:** Zahlreiche Horizontalschnitte im Dünnschliff, ein Exemplar mit erhaltener Deckelklappe [132].

**Beschreibung:** Die Deckelklappe ist leicht konkav geformt und besitzt polygonale bis rechteckige Poren. Die Unterklappe ist zylindrisch bis konisch ausgebildet. Sie ist kleinwüchsig mit einem Durchmesser von 1–2,5 cm in Kommissurhöhe.

Der Ligamentpfeiler L ist nicht entwickelt. Stattdessen ist hier die innere Schale schwach konvex. EP und SP Pfeiler sind nur schwach ausgebildet.

**Bemerkungen:** Variabel in der Stärke der Längsberippung. Sehr variabel ist auch die Wuchsform, sie schwankt zwischen konisch innerhalb des (D2) Korallen-Rudisten-Horizontes und zylindrisch im Mudsticker-Horizont (D1). *Hl. lapeirousei* kommt innerhalb des (D2) Korallen-Rudisten-Horizontes auch festgeheftet an *Vaccinites* vor.

**Häufigkeit:** Massenhaft in D1, häufig in D3, selten in D2.

Familie Hippuritidae GRAY 1848  
Gattung *Hippuritella* SÁNCHEZ 1981

***Hippuritella heritschi* (KÜHN 1947): Abb. 37**

- 1947 *Hippurites heritschi* n. sp. KÜHN, S. 187.  
1962 *Hippurites heritschi* KÜHN – KAUMANN, S. 305, Textabb. 6; Taf. 2, Abb. 4.  
1978 *Hippurites heritschi* KÜHN – SLADIĆ-TRIFUNOVIĆ, S. 422, Textabb. 1,2; Taf. 1, Abb. 1,2; Taf. 2, Abb. 1,2; Taf. 3, Abb. 1,2; Taf. 4, Abb. 1,2,3; Taf. 5, Abb. 1,2; Taf. 6, Abb. 1,2,3; Taf. 7, Abb. 1,2.

- 1981 *Hippurites heritschi* KÜHN – PAMOUKTCHIEV, S. 162; Taf. 79, Abb. 1–1 a.  
 1983 *Hippurites heritschi* KÜHN – ÖZER, S. 19; Taf. 3, Abb. 1, 2.  
 1992 *Hippuritella heritschi* (KÜHN) – PONS & VICENS, S. 4; Taf. 1, Abb. 5–7.



Abb. 37: Querschnitt von *Hippuritella heritschi* (KÜHN 1947).  
 Zeichnung nach angewitterter Oberfläche eines Individuums aus dem  
 Horizont D4. Durchmesser ca. 4,5 cm.

- Material:** Zahlreiche angewitterte Horizontalschnitte im Anstehenden.  
**Beschreibung:** Deckelklappe und Schloßapparat sind nicht erhalten. Die Unterklappen haben einen Durchmesser von 3,0–5,0 cm in Kommissurhöhe. Deutlichstes Merkmal ist die extrem verdickte Außenschale, sie kann 50% des Unterklappen-Radius einnehmen.  
 Der Ligamentpfeiler L ist nicht entwickelt. Stattdessen ist hier die innere Schale schwach konvex. EP und SP Pfeiler sind nur schwach ausgebildet.  
**Bemerkungen:** Kommt häufig zusammen mit *Hippurites* sp. innerhalb D4 vor.  
**Häufigkeit:** Häufig

- Familie Hippuritidae GRAY 1848  
 Gattung *Pironaea* MENECHINI 1868

***Pironaea milovanovici* KÜHN 1935: Taf. 6/Abb. 1–9; Taf. 8/Abb. 1, 6, 7; Abb. 38**

- 1935 *Pironaea polystyla milovanovici* KÜHN, S. 358.  
 1981 *Pironaea milovanovici* KÜHN – SÁNCHEZ, S. 31 (mit kompletter Synonymie).  
 1983 *Pironaea milovanovici* KÜHN *quatredondaensis* – PHILIP, S. 94; Taf. 1, Abb. 1.  
 1992 *Pironaea milovanovici* KÜHN – PONS & VICENS, S. 7; Taf. 4, Abb. 1–8; Taf. 5, Abb. 1–8; Taf. 6, Abb. 1–4.  
 1995 *Pironaea milovanovici* KÜHN – CESTARI & SARTORIO, S. 47, 48.

- Material:** Zahlreiche Individuen [108, 122, 141, 142, 145, 146, 149, 166, 167, 169, 170, 197, 198, 220, 437, 438], teilweise zweiklappig erhalten (unterstrichene Inventar-nummern).  
**Beschreibung:** Sämtliche Individuen sind großwüchsig mit Durchmessern in Kommissurhöhe von 7,0–13,0 cm. Die Unterklappe ist stark konisch im unteren Viertel, darüber schwach konisch. Die Außenschale ist deutlich längsgerippt und zeigt feinblättrige Anwachsstreifen. Die Deckelklappe ist schwach konvex, die Porenform ist schlecht erhalten. Die äußere Schalenlage ist 5–10 mm dick, ihre innere Grenze ist im Horizontalschnitt in Form von Pseudopfeilern ein- bis zweizeilig eingestülpt.  
 Der Ligamentpfeiler (L) ist sehr lang (ca. 4/5 des Unterklappen-Radius) sein Ende ist abgerundet. SP und EP besitzen eine extrem ausgedünnte Basis. EP ist

wenig länger als L und um 25% länger als SP. Der Schloßapparat ist zentral positioniert und bildet zu L einen Winkel von 70–80°.

*Bemerkungen:* Häufigste Art im gesamten Bereich des (D2) Korallen-Rudisten Biostroms. Oftmals von inkrustierenden Scleractinia besiedelt. Sehr variable Form (vgl. Diskussion in PONS & VICENS 1992). Kommt nur innerhalb D2 vor.

*Häufigkeit:* Häufig

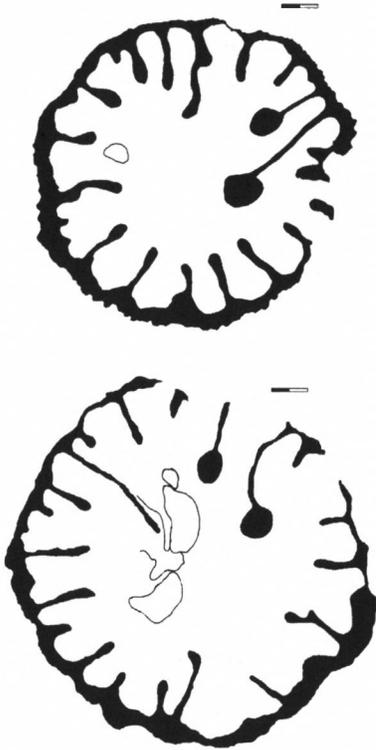


Abb. 38: Querschnittzeichnungen zweier Individuen von *Pironaea milovanovici* KÜHN, oben [170], unten [166]. Balkenlänge 1 cm.

Familie Hippuritidae GRAY 1848  
Gattung *Vaccinites* FISCHER 1887

***Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ 1935): Taf. 7/Abb. 1–3; Taf. 8/Abb. 3; Abb. 35**

- 1935 a *H. (Vaccinites) ultimus* MILOVANOVIĆ, S. 276, S. 302.  
 1935 b *Hippurites (Vaccinites) ultimus* nov. sp. MILOVANOVIĆ, S. 115, Text-Abb. 29.  
 1937 *Hippurites (Vaccinites) ultimus* n. sp. MILOVANOVIĆ, S. 39, Text-Abb. 30  
 1963 *Hippurites (Vaccinites) ultimus* MILOVANOVIĆ – PAMOUKTCHIEV, S. 104; Taf. 1, Abb. 1; Taf. 2, Abb. 1; Taf. 3, Abb. 1; Taf. 4, Abb. 1; Text-Abb. 3.  
 1964 *Hippurites (Vaccinites) ultimus* MILOVANOVIĆ – SLISKOVIĆ, S. 16; S. 18; Taf. 1,2.  
 1967 *Vaccinites ultimus* MILOVANOVIĆ – PAMOUKTCHIEV, S. 529.  
 1968 *Hippurites (Vaccinites) amasiaensis* – KARACABEY, S. 35, Abb. 3; Taf. 3, Abb. 1–4.  
 1971 *Hippurites (Vaccinites) ultimus* MILOVANOVIĆ – PLENIČAR, S. 242; Taf. 1, Abb. 1,2; Taf. 2, Abb. 1,2; Taf. 6, Abb. 2; Taf. 8, Abb. 1,2 a; Taf. 9, Abb. 1 a; Taf. 20, Abb. 1.  
 1972 *Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ) – KARACABEY, S. 52, Abb. 4; Taf. 11, Abb. 1,2; Taf. 12, Abb. 1.

- 1977 *Hippurites (Vaccinites) ultimus* MILOVANOVIĆ – SLADIĆ-TRIFUNOVIĆ, S. 260, Abb. 2,3; Taf. 2, Abb. 1,2; Taf. 3, Abb. 1,2.
- 1981 a *Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ) – PAMOUKTCHIEV, S. 175; Taf. 88, Abb. 1,1 a.
- 1981 b *Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ) – SÁNCHEZ, S. 57.
- 1983 a *Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ) – CAMOIN, S. 226; Taf. 7, Abb. 2,3,5.
- 1983 b *Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ) – ÖZER, S. 21; Taf. 3, Abb. 4.
- 1992 a *Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ) – PONS & VICENS, S. 9; Taf. 3, Abb. 1–13.
- 1992 b *Vaccinites ultimus* MILOVANOVIĆ – SWINBURNE et al., Text-Abb. 2.
- 1993 *Vaccinites ultimus* MILOVANOVIĆ – ÖZER & FENERCI, S. 30; Taf. 5, Abb. 3.
- 1994 *Vaccinites ultimus* MILOVANOVIĆ – FENERCI, S. 4, Text-Abb. 3; Taf. 1, Abb. 4–6.

- Material:** Zahlreiche Unterklappen. Ein komplett erhaltenes Individuum [221].
- Beschreibung:** Sämtliche Individuen sind großwüchsig mit Durchmesser in Kommissurhöhe von 10,0–13,0 cm. Die Unterklappe ist konisch im unteren Drittel, darüber zylindrisch. Die Deckelklappe ist schwach konvex, die Porenform ist nicht erhalten. Die äußere Schalenlage ist 8–13 mm dick, ihre innere Grenze ist im Horizontalschnitt leicht wellig ausgebildet. Der Ligamentpfeiler (L) ist lang (2,0–2,5 cm) und leicht zum Schalenmittelpunkt gekrümmt, sein Ende ist truncat ausgebildet. SP ist sehr kurz und variabel in seiner Gestalt. Er ist schwach oval geformt, seine Basis verjüngt sich auf maximal 50% der Breite von SP. EP ist länger als L und hat eine tropfenförmige, zum Schalenmittelpunkt gekrümmte Form. Der Winkel L-EP beträgt maximal 50° (ca. 1/7 des Umfangs). L und EP können auf einer gemeinsamen Basis entwickelt sein (Taf. 7/Abb. 1). Der Schloßapparat bildet einen Winkel (Linie, markiert durch Zahn 1 und 3) von 35° zu L.
- Bemerkungen:** Zweithäufigster Rudistenvertreter im Korallen-Rudisten-Biostrom (D2), oftmals in Gruppen bis zu vier Individuen assoziiert. Maximale Höhe eines Einzelindividuums ca. 60 cm. Kommt nur innerhalb D2 und D3 vor.
- Häufigkeit:** Häufig

---

Familie Hippuritidae GRAY 1848  
 Gattung *Vaccinites* FISCHER 1887

***Vaccinites loftusi* (WOODWARD 1855): Abb. 39; Taf. 7/Abb. 6–9; Taf. 8/Abb. 4–5**

- 1855 *Hippurites Loftusi*, n. sp. WOODWARD, S. 58, Taf. 3.
- 1897 *Hippurites loftusi* WOODWARD – DOUVILLÉ, S. 210–212; Taf. 23, Abb. 1, 1 a, 1 b.
- 1904 *Hippurites loftusi* WOODWARD – TOUCAS, S. 82, Text-Abb. 127.
- 1932 *Hippurites (Vaccinites) loftusi* WOODWARD – KÜHN, S. 55.
- 1960 *Hippurites loftusi* WOODWARD – MILOVANOVIĆ, S. 368, Abb. 1 a.
- 1963 *Hippurites (Vaccinites) loftusi* WOODWARD – PAMOUKTCHIEV, S. 102–103, Text-Abb. 2; Taf. 3, Abb. 3; Taf. 4, Abb. 2; Taf. 5, Abb. 1–2.
- 1981 *Hippurites loftusi* WOODWARD – PAMOUKTCHIEV, S. 147; Taf. 86, Abb. 1, 1 a; Taf. 87, Abb. 1; Taf. 88, Abb. 1, 1 a.
- 1983 *Vaccinites loftusi* (WOODWARD) – ÖZER, S. 20; Taf. 3, Abb. 8,9.



Abb. 39: Querschnittszeichnung von *Vaccinites loftusi* (WOODWARD 1855) [133]. Balkenlänge 1 cm.

- Material:** Zwei Exemplare ohne Deckelklappe [134, 133], je zwei Anschliffe.
- Beschreibung:** Durchmesser in Kommissurhöhe 4 cm, Höhe 4 cm. Die Unterklappe ist stark konisch und zeigt eine deutliche Längsberippung. Die äußere Schalenlage ist im Horizontalschnitt an ihrer Innenseite stark wellig geformt. Alle Pfeiler sind durch Längsfurchen an der Schalenaußenseite markiert. Der Ligamentpfeiler L ist dreieckig und besitzt eine abgerundete Spitze. SP und EP sind ohne Basis ausgebildet, EP ist um 20% länger als SP. Der Winkel L-EP ist ca. 80°. Der Schloßapparat ist nicht erhalten.
- Bemerkungen:** Kommt nur an der Basis des D2-Biostromes vor, ein Exemplar [133] zeigt Bryozoenbewuchs auf unterer Klappe Nähe EP.
- Häufigkeit:** Gemein

Familie Hippuritidae GRAY 1848  
 Gattung *Vaccinites* FISCHER 1887

***Vaccinites* sp.: Taf. 7/Abb. 4**

- Beschreibung:** Die äußere Schalenlage ist 8–13 mm dick, ihre innere Grenze ist im Horizontalschnitt leicht wellig ausgebildet. Der Ligamentpfeiler (L) ist lang (2,0–2,5 cm) sein Ende ist truncat ausgebildet. SP ist sehr kurz. Er ist schwach oval geformt, seine Basis verjüngt sich auf 50% der Breite von SP. EP ist länger als L und hat eine tropfenförmige Form. Der Winkel L-EP beträgt 50°. Der Schloßapparat ist nicht erhalten.
- Bemerkungen:** Nur ein Exemplar (aus D2) vorhanden. Schlechte Erhaltung durch starke Bioerosion, möglicherweise zu *V. ultimus* zugehörig, allerdings sind L und EP nicht zum Schalenmittelpunkt gekrümmt.
- Häufigkeit:** --

Ordnung Hippuritoida NEWELL, 1965  
 Überfamilie Hippuritacea GRAY, 1848  
 Familie Radiolitidae GRAY, 1848  
 Gattung *Radiolites* LAMARCK 1801

**Radiolites sp.**

- Beschreibung:** Konische Unterklappe mit gut ausgeprägten Längsfurchen.  
**Bemerkungen:** Aus dem vorhandenen Material konnten keine geeigneten Horizontalschnitte gewonnen werden, welche eine Artbestimmung erlauben. Zudem sind alle beobachteten Individuen juvenil mit einer maximalen Gehäusehöhe von 11 mm. Kommt nur innerhalb D1 vor.  
**Häufigkeit:** Selten
- 

Familie Radiolitidae GRAY 1848  
 Gattung *Praeradiolites* DOUVILLÉ 1902

***Praeradiolites cf. subtoucasi* TOUCAS 1907: Taf. 7/Abb. 17**

- 1907 *Praeradiolites subtoucasi* TOUCAS, S. 30; Taf. 3, Abb. 8, 8 a, 9.  
 1981 *Praeradiolites subtoucasi* TOUCAS – SÁNCHEZ, S. 158.  
 1984 *Praeradiolites subtoucasi* TOUCAS – VICENS, S. 70; Taf. 12, Abb. 4–5; Taf. 14, Abb. 1.  
 1992 *Praeradiolites subtoucasi* TOUCAS – PONS & VICENS, S. 11; Taf. 9, Abb. 12.  
 1994 *Praeradiolites subtoucasi* Toucas – VICENS, S. 201 (mit kompletter Synonymie).

- Material:** Vier mäßig erhaltene Unterklappen [415, 428, 429, 433]  
**Beschreibung:** Beschreibung deckt sich weitgehend mit der in TOUCAS (1907). Konische Unterklappe, Durchmesser in Kommissurhöhe 2,0–2,5 cm, bei einem etwas dreieckigem Querschnitt. Da Schloßapparat und Deckelklappe an keinem Individuum erhalten sind, erfolgt die Artzuordnung unter Vorbehalt.  
**Bemerkungen:** Das Vorkommen ist auf Basis und Top des Korallen-Rudisten-Biostromes (D2) beschränkt.  
**Häufigkeit:** Gemein
- 

Familie Radiolitidae GRAY, 1848  
 Gattung *Biradiolites* d'ORBIGNY 1850

***Biradiolites* sp.**

- Beschreibung:** Die Unterklappe ist konisch und besitzt eine relativ dünne äußere Schalenlage mit sehr stark ausgeprägten Rippen. Die Siphonbänder sind konkav und relativ nahe beieinander positioniert.  
**Bemerkungen:** Die aus dem vorhandenen Material gewonnenen Horizontalschnitte sind überwiegend zerbrochen und erlauben keine Artbestimmung. Die von PONS et al. (1992) beschriebenen Querschnitte von *Biradiolites* sp. aus dem beprobten Horizont sind ebenfalls sehr schlecht erhalten. Kommt nur innerhalb D1 vor.  
**Häufigkeit:** Selten
- 

Familie Radiolitidae GRAY, 1848  
 Gattung *Lapeirousia* BAYLE 1878

***Lapeirousia* sp.: Taf. 17/Abb. 1**

**Material:** Ein angewitterter Horizontalschnitt durch die Unterklappe.

**Beschreibung:** Sehr dicke Wand, die Pseudopfeiler sind gut ausgebildet. Keine Ligamentkante entwickelt. Da Schloßapparat und Deckelklappe nicht erhalten sind, erfolgt die Zuordnung nur auf Gattungsebene.

**Bemerkungen:** Vorkommen ist auf den Bereich von D3 beschränkt.

**Häufigkeit:** Selten

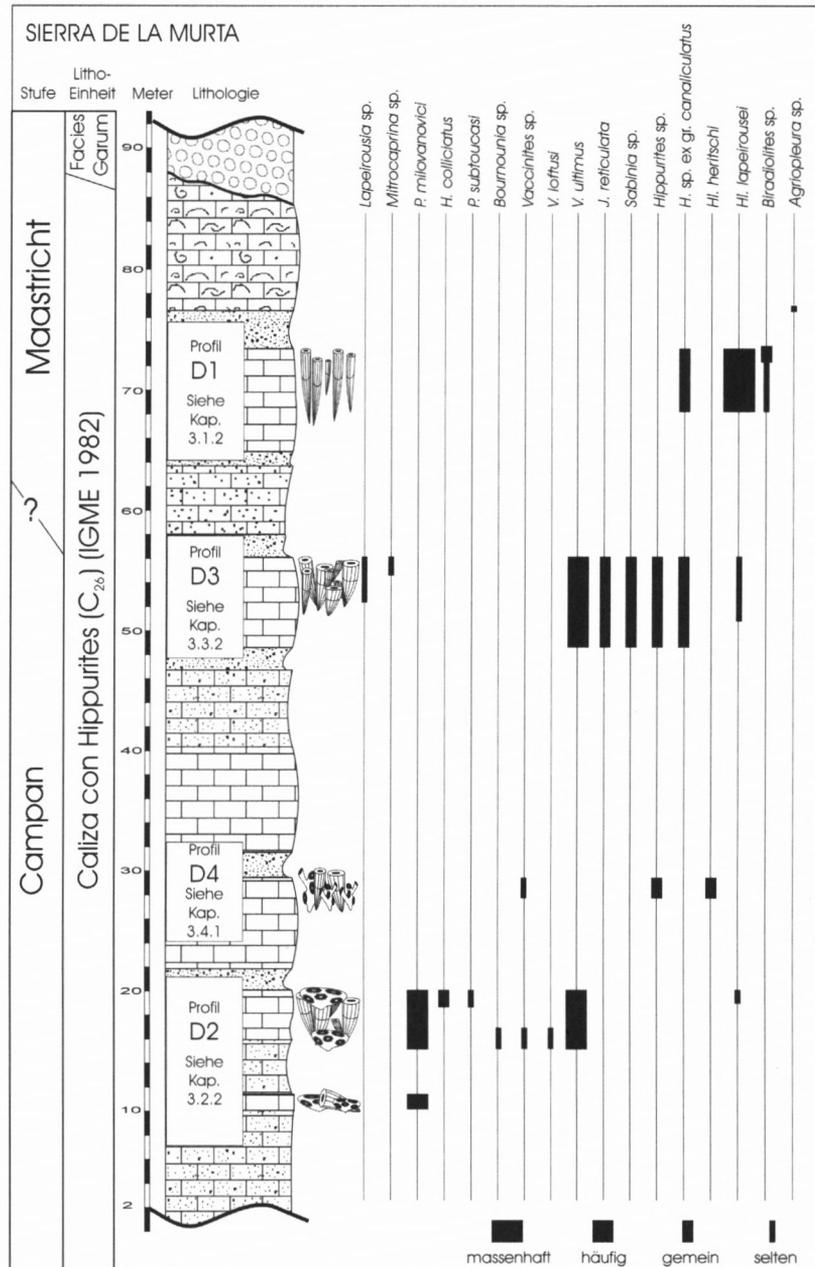


Abb. 40: Stratigraphische Verbreitung der Rudistenfauna über das Gesamtprofil.

## 5 Zusammenfassende Übersicht, Ausblick

Die Ergebnisse der vorangegangenen Kapitel werden nachfolgend in verkürzter Form und nach zwei Hauptkriterien geordnet zusammengestellt. Zuerst werden die nach Analyse unterschiedlicher Biokonstruktionen als wesentlich erkannten Steuerungs- und Regelungsfaktoren dargestellt und eventuell limitierende Einflüsse auf die beiden riffbildenden Gruppen (Korallen, Rudisten) berücksichtigt.

Des Weiteren werden oberkretazische, flachmarine Faziesbereiche und die für sie typischen Biokonstruktionstypen beschrieben, um den indikativen Charakter bestimmter Rudisten-Biokonstruktionstypen hervorzuheben.

### 5.1 Steuernde/regelnde Einflußgrößen auf Biokonstruktionen

#### 5.1.1 Abiotische Steuerungsfaktoren

*Sedimentationsrate (nicht limitierend für Rudisten, limitierend für Korallen)*

Der maßgebliche, steuernde Einfluß der Sedimentationsrate auf benthische, sessile Faunen-Vergesellschaftungen ist durch eine Vielzahl von Untersuchungen in fossilen und rezenten Riffsystemen belegt (BERNECKER et al. 1999, SCOFFIN et al. 1997, GILI et al. 1995 a). Besonders Scleractinia-Assoziationen reagieren empfindlich auf erhöhten Detritusfluß oder verkraften diesen nur, wenn auch Exportmechanismen zur Verfügung stehen (SCOFFIN et al. 1997).

Die in dieser Arbeit untersuchten Biokonstruktionen zeigen ein an die Sedimentationsrate (Sedimentationsstress) gekoppeltes Verteilungsmuster der Korallenfauna. Es fällt auf, dass Korallenbesiedelung keineswegs auf nicht von Rudisten besiedelte Bereiche beschränkt ist, sondern generell auf allen vollmarinen Bereichen mit tolerabler Sedimentationsrate erfolgt, ganz gleich ob diese Habitate bereits von Rudisten okkupiert sind oder nicht. (Kap. 3.2, 3.3, 3.4)

Ein gutes Beispiel evolutiver Anpassung an Habitate mit unterschiedlichem Sedimentationsgeschehen ist die funktionsmorphologische Optimierung der Rudistengehäuse. Die drei Grundmorphotypen Elevator, Clinger und Recumbent (vgl. Abb. 1, SKELTON & GILI 1991) zeigen optimale Ausnutzung des jeweiligen sedimentologischen Hauptregimes (sehr hohe bis hohe Sedimentationsrate – moderate Sedimentationsrate – geringe Sedimentationsrate bis Erosion). Die in vorliegender Arbeit untersuchten Elevator-Rudisten-Vergesellschaftungen verfügten aufgrund ihrer Morphologie genügend vertikales Wachstumspotential, um alle Bereiche der Plattform besiedeln zu können.

Rudistenassoziationen in Bereichen mit hoher Sedimentationsrate reagieren lediglich bezüglich ihrer Besiedelungsdichte auf Art und Umfang des Sedimentvolumens. Stehen keine Exportmechanismen zur Verfügung, so erhöht sich der Anteil an Lücken zwischen den Einzelindividuen, in denen Detritus *in situ* entsorgt werden kann. Die Packungsdichte der Rudistenindividuen verringert sich also (vgl. Kap. 3.1.8). Einen limitierenden ökologischen Faktor stellt die Sedimentationsrate für Rudisten nicht dar.

*Wasserenergie (limitierend für Rudisten, nicht limitierend für Korallen)*

Die Wasserenergie ist gekoppelt an die Wassertiefe sowie von geographischen Faktoren wie Exponiertheit und submariner Morphologie abhängig. So kann die Sturmwellenbasis je nach Exponiertheit zwischen 200 m in ozeanischer Lage (Inseln) und 2–1 m in flach geneigten Lagunen schwanken (LIEBAU 1980). Gleichzeitig werden Suspensionsfracht des Wassers und damit indirekt auch der Durchlichtungsfaktor sowie die O<sub>2</sub>-Konzentration beeinflusst. Generell wirkt das Energieniveau des Wassers steuernd auf biologische Parameter. Bei Korallen erfolgt eine funktionsmorphologische Anpassung auf das Energieniveau (GRAUS et al. 1977, BOSELLINI 1998),

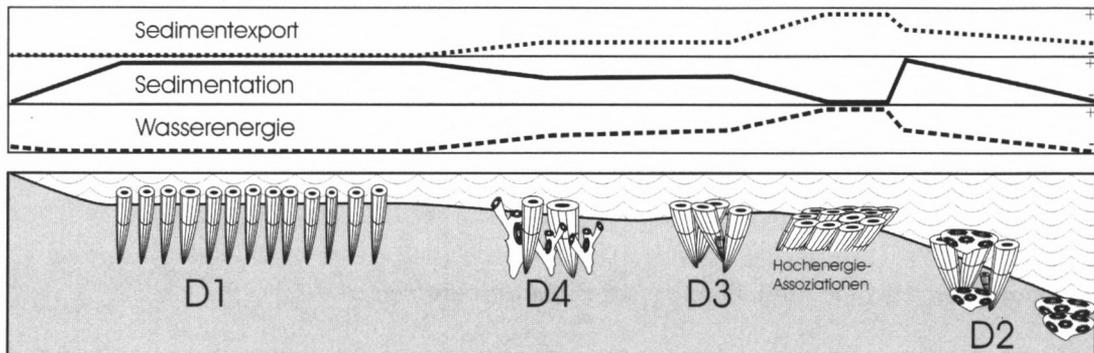


Abb. 41: Zweidimensionale Schemadarstellung der physikalischen Steuerungsfaktoren Wasserenergie, Sedimentationsrate und Sedimentexport über einen idealisierten Karbonatplattform-Querschnitt. D1 bis D4 bezeichnen die entsprechenden Assoziationen (siehe Text-Kapitel 3). Die in dieser Grafik aufgenommene Hochenergie-Assoziation bezieht sich auf Literaturdaten aus GÖTZ & HÖFLING 1996 sowie HÖFLING 1985.

einen ökologisch limitierenden Faktor stellt die Wasserenergie für Korallen daher nicht dar. Für Rudisten war die Intensität der Wasserturbulenz maßgebend für ihre Besiedlungsstrategie. In höherenergetischen Environments konnte nur auf Hartsubstrat (Rudistengehäuse) eine erfolgreiche Larvenbesiedelung erfolgen. Rudistenassoziationen aus höherenergetischen Faziesbereichen sind deshalb überwiegend konstruktiv entwickelt. In Ruhigwasserbereichen war dies nicht nötig, hier konnte eine Besiedelung auch auf mobilem Sediment bzw. kleinen Schalenbruchstücken („taphonomic feedback“ *sensu* KIDWELL & JABLONSKI 1983) erfolgen.

Hohe Wasserenergien bedeuteten zudem für Rudistenassoziationen, bestehend aus Elevator-Individuen, die Gefahr des Freispülens und damit des Verlustes der Stabilität. Hinzu kam eine höhere Anfälligkeit der Rudisten für die mechanische Zerstörung des Gehäuses (insbesondere bei *Cliona*-Befall) bei sehr hoher Wasserturbulenz als bei Hochenergie-Morphotypen von Korallen.

*Resuspensionsrate (nicht limitierend für Rudisten, limitierend für Korallen)*

Die Höhe der Resuspensionsrate ist an die Faktoren Wasserenergie und Sedimentationsrate gekoppelt. Dabei beeinflusst die Resuspensionsrate ein Ökosystem im wesentlichen durch Einschränkung der Durchlichtung, sowie durch Erhöhung des Nahrungsangebotes. Beide Effekte wirkten vor allem auf die Korallenfauna (BOSELLINI 1998), deren Vertreter auf ausreichende Durchlichtung zur Versorgung ihrer endosymbiontischen, photoautotrophen Zooxanthellen angewiesen waren, sowie eine oligotrophe Ernährungssituation bevorzugten (HALLOCK & SCHLAGER 1986). Der limitierende Einfluß der Resuspensionsrate auf die Korallenfauna wird durch die Abwesenheit von Korallen in Biokonstruktionen mit hoher Resuspensionsrate (vgl. Kap. 3.3) bestätigt.

Rudisten bevorzugten im Gegensatz zu Korallen mesotrophe Verhältnisse (WOOD 1993) und sind auch in Bereichen mit hoher Sedimentationsrate, Wasserenergie und Resuspensionsrate heimisch (Kap. 3.1, Kap. 3.3). Eine generelle Beziehung von Rudisten mit endosymbiontischen, zooxanthelaten Algen wird stark kontrovers diskutiert (VOGEL 1975, GILI et al. 1995 a, LEWY 1995, STEUBER et al. 1998, STEUBER 1999). Da eindeutige isotopengeochemische sowie funktionsmorphologische Hinweise auf Photosymbiose bei den meisten Rudistenarten ausstehen (STEUBER 1999), wird für die in dieser Arbeit beschriebenen Vertreter der Hippuritidae eine asymbiontische Lebensweise postuliert. Die Höhe der Resuspensionsrate wirkte auf Rudistenpopulationen nicht limitierend.

#### *Salinität (limitierend für Rudisten, stark limitierend für Korallen)*

Die Salinität steuert biologische Faktoren wie Diversität und Vergesellschaftungen in starkem Maße. Darüberhinaus sind weitere chemische Parameter wie die Löslichkeit von  $\text{CaCO}_3$  und  $\text{SiO}_2$  an die Salinität gekoppelt. Rudisten sind rein marine Organismen (PHILIP 1972), allerdings sind sie im allgemeinen etwas toleranter bezüglich wechselnder Salinitäten als Scleractinia. Die in dieser Arbeit untersuchten Biokonstruktionen stammten aus vollmarinen Faziesbereichen, so dass der Einfluß wechselnder Salinitäten auf Rudisten- und Korallenassoziationen nicht untersucht werden konnte. Lediglich für die in D1 dokumentierte Abfolge an der Basis der Rudisten-Mudsticker-Assoziation sind schwankende Salinitäten (hyposalinare Ereignisse) belegt (vgl. Kap. 3.1.2).

#### *5.1.2 Biotische Faktoren*

##### *Besiedelungsstrategien*

Obwohl die Besiedelungsstrategien innerhalb von Rudistenassoziationen durch abiotischen Faktoren gesteuert wurden (siehe oben), ergaben sich für bestimmte Assoziationen auch Rückwirkungen auf sedimentologische Vorgänge.

Dicht von Rudisten besiedelte Areale wirkten als Sedimentfallen und konnten deshalb Sedimenttransport in tiefermarine Bereiche verzögern. Vor allem konstruktive Wachstumsstrategien auf höherenergetischen Plattformbereichen erzeugten durch Sedimentbaffling Transportschranken auf oberkretazischen Karbonatplattformen. Die Wirksamkeit solcher durch Rudistenbesiedelung erzeugter Schranken war allerdings nicht sehr hoch. Hippuritidae erhoben sich lediglich mit einem Teil ihres Gehäuses über die mobile Sedimentoberfläche. Episodisch auftretende Stürme konnten deshalb Sediment auch über Rudistenassoziationen hinweg transportieren und/oder verteilen.

Auf geschützten Bereichen mit hohem, tidal induzierten Sedimentumsatz konnten sich Hippuritidae-Assoziationen unter besonderen Voraussetzungen (horizontale Habitatmorphologie, keine Exportmechanismen) zu sogenannten Mudsticker-Assoziationen entwickeln (Kap. 3.1). In diesen Assoziationen erfolgte eine Abkopplung vom externen physikalischen Steuerungsfaktor Sedimentationsrate. Aufgrund spezifischer Systemeigenschaften entwickelten sich Rudisten-Mudsticker-Assoziationen als autoregulative Systeme, in denen wechselnde physikalische Einflüsse (z. B. Schwankungen der Sedimentationsrate) durch sich verändernde Packungsdichten der Rudistenindividuen gepuffert wurden. Das Akkumulationsgeschehen dieser Bereiche war dadurch biogen geregelt und entsprach dem Höhenwachstum der Rudistenindividuen (Kap. 3.1.8).

### *Synökologische Wechselwirkungen*

In der bearbeiteten Korallen-Rudisten-Assoziation (D2) konnten synökologische Wechselwirkungen zwischen Angehörigen der beiden Gruppen im paläontologischen Befund nachgewiesen werden (Kap. 3.2.8). Diese Wechselwirkungen zwischen Korallen und Rudisten, die ein gemeinsames Biotop besiedelten, konnten aber nur in sehr eingeschränkter Form stattfinden. So kam es lediglich für sehr kurze Zeiträume zu punktuellen Weichkörperkontakten, die durch auf den Kontaktbereich begrenzte, verstärkte Schalensekretion der beteiligten Rudistenindividuen fossil belegt sind.

Verantwortlich für den sehr geringen Umfang der beobachteten synökologischen Wechselwirkungen sind Unterschiede in Lebensdauer, Wachstumsgeschwindigkeit, und Wachstumsmodus der beteiligten Organismen (vgl. Kap. 3.2.8). Relevante Effekte auf das Ökosystem (z. B. eine Verschiebung der Organismenzusammensetzung aufgrund von Konkurrenzverhalten) sind daher auszuschließen.

## 5.2 Faziesabhängige Position typischer Assoziationen

Die beobachteten Vergesellschaftungen unterscheiden sich in ihrem Artenspektrum, im Maß der Diversität, in den Wachstumsstrategien bzw. der Gerüststruktur der beteiligten Arten. Im vorigen Kapitel wurde deutlich gemacht, dass diese Merkmale weniger durch biologische interspezifische Wechselwirkungen (Kap. 3.2.8) als vielmehr durch die Sedimentationsrate und die Wasserenergie beeinflusst werden.

Diese abiotischen Steuerungsfaktoren sind abhängig von der geografischen Lage des Riffee innerhalb einer Karbonatplattform, weshalb sich für bestimmte Faziesbereiche typische Riffvergesellschaftungen unterscheiden lassen.

Als steuernde Faktoren wirkten vor allem die Sedimentationsrate, und Wasserenergie Biologische Wechselwirkungen (z. B. Konkurrenzverhalten) waren nur untergeordnet wirksam.

Da obengenannte Steuerungsfaktoren abhängig sind von der geografischen Lage des Riffee innerhalb einer Karbonatplattform, lassen sich für bestimmte Faziesbereiche typische Riffvergesellschaftungen unterscheiden. Rudistenassoziationen sind somit auch als Faziesanzeiger nutzbar.

### *Interne Plattformen (tidal beeinflusste, geschützte Bereiche, flachstes Subtidal)*

Typischer Biokonstruktionstyp sind Mudsticker-Rudisten-Assoziationen (Kap. 3.1). Das bearbeitete Beispiel zeigt als typisches Charakteristikum mono- bis paucispezifische Zusammensetzung. Inkrustierende Organismen fehlen, die Packungsdichte der hochkonischen Einzelindividuen erreicht maximal 60%. Es ist ein hoher Anteil an Schalenklasten zu beobachten, welcher *in situ* durch bohrende Organismen (Clinoidae) erzeugt wurde. Die Packungsdichte der Rudistenpopulationen stellt dabei eine passive Anpassung (Selektion) an Sedimentationsstress dar, da auf ausgedehnten, horizontalen Habitaten bei gleichzeitig niedriger Hydrodynamik das anfallende Sediment in den „Zwickeln“ zwischen den Rudistenindividuen „entsorgt“ werden musste. Die Reduktion der Depositfläche durch bis zu 60% biogen belegter Fläche, sowie Sedimentbaffling der Rudisten verstärkten den „Sedimentationsdruck“ zusätzlich.

Die Akkumulationsgeschwindigkeit interner Karbonatplattformbereiche muss während einer ausgedehnten Besiedelung durch Substratsticker-Assoziationen als biogen geregelt angesehen werden und entspricht obligat der Wachstumsgeschwindigkeit der Rudistenindividuen. Höhe oder Schwankungen der Sedimentationsrate zeigen sich nicht im Höhenwachstum dieser Plattformbereiche sondern werden biogen durch sich anpassende Packungsdichten der Rudistenassoziationen gepuffert.

*Höherenergetische Bereiche interner Plattformen, (landwärtige Bereiche des Schelfrandes)*

Konstruktive Rudisten-Assoziationen (Kap. 3.3) zeigen als typisches Charakteristikum paucis- bis diversispezifische Zusammensetzung. Es ist überwiegend konstruktives Wachstum zu beobachten, solitäres Wachstum tritt nur untergeordnet auf. Steuernd wirkte hier eine etwas höhere Hydrodynamik, die eine Larvenbesiedelung auf Hartsubstrat erfolgreicher machte. Inkrustierende Organismen waren selten. Exportmechanismen waren schwach ausgeprägt, so dass sedimententsorgende Zwischenräume zwischen den Einzelindividuen in ausreichendem Maße vorhanden sein mussten. In Bereichen mit etwas geringerer Wasserenergie und niedrigeren Resuspensionsraten entwickelten sich auch nichtkonstruktive Rudisten-Korallen-Assoziationen (Kap. 3.4). Hier sind Solitärformen bei den Rudisten häufig, welche auch mit Korallenkolonien von dendroider Wuchsform assoziiert sein können.

*Höherenergetische Bereiche externer Plattformen, (seewärtige Bereiche des Schelfrandes, flacheres Subtidal): konstruktive Patchreefs und Biostrome.*

Hier existieren im Wesentlichen zwei Untertypen von Biokonstruktionen, die hauptsächlich an das lokale Sedimentationsgeschehen („Sedimentationsdruck“) angepaßt sind.

Korallen-Rudisten-Assoziation (Kap. 3.2)

Dieser Biokonstruktionstyp zeigt als typisches Charakteristikum eine diversispezifische Rudistenfauna. Auffallend ist die Vergesellschaftung mit einer crustosen Korallenassoziation von eingeschränkter Diversität, welche typische Eigenschaften einer Pionierassoziation besitzt. Die auftretenden Korallen waren an mobiles Sediment adaptiert, inkrustierten aber auch häufig Rudisten, und wurden von Rudisten ebenfalls besiedelt. Diese wechselseitigen Besiedelungen erfolgten sowohl *in vivo* als auch *post mortem*. Bei *in vivo* von Korallen besiedelten Rudisten sind Veränderungen im Schalenwachstum zu beobachten (Kap. 3.2.8). Als weitere Inkrustierer finden sich hauptsächlich Corallinaceen und inkrustierende Foraminiferen. Als Beifauna treten vereinzelt Gastropoden und Brachiopoden sowie massenhaft orbitoidale Großforaminiferen auf. Der Anteil an Internsediment ist mit 30–60% hoch, wobei Sande (interreef sands) sowie abhängig vom Kryptohabitat floatstones bis rudstones eingelagert wurden. Dieser Biokonstruktionstypus stellt ebenfalls eine Anpassung an höherenergetische Bereiche externer Plattformen dar, ist aber bezüglich Sedimentationsrate und Resuspensionsrate noch für die Spezialisten unter den Korallen tolerabel.

Mono bis paucispezifische, dicht gepackte Rudistenassoziation

Dieser Typus wurde in vorliegender Arbeit nicht bearbeitet (siehe hierzu GÖTZ & HÖFLING 1996, HÖFLING 1985). Er zeigt als typisches Charakteristikum mono- bis paucispezifische Zusammensetzung. Die Packungsdichte der Populationen erreichen 80–100%. Vereinzelt können crustose Korallen auftreten. Als hauptsächlich steuernder Faktor fungiert eine sehr geringe Nettosedimentationsrate aufgrund ausreichender Exportmechanismen wie sedimententsorgende Strömungen. Dies ermöglicht hohe Packungsdichten bzw. erübrigt sedimententsorgende Zwischenräume. Ausschlaggebend hierfür sind eine optimale Lage auf strömungsexponierten Schelfbereichen und/oder eine günstige (steile) Habitatmorphologie (GÖTZ & HÖFLING 1996, HÖFLING 1985).

*Niedrigenergetische Bereiche externer Plattformen, (seewärtige Bereiche des Schelfrandes, tieferes Subtidal)*

Dieser Biokonstruktionstyp ist von plattigen, foliosen Korallenkolonien dominiert, die sich zu geringdiversen Assoziationen entwickelten. Rudisten kamen nur vereinzelt vor und sind meist in umgestürzter Lage erhalten. Hier steuerte maßgeblich eine niedrige Sedimentationsrate, die nicht ausreichte um den Rudisten im Zuge Ihres Höhenwachstums ausreichend Stabilität zu geben (Kap. 3.2.2).

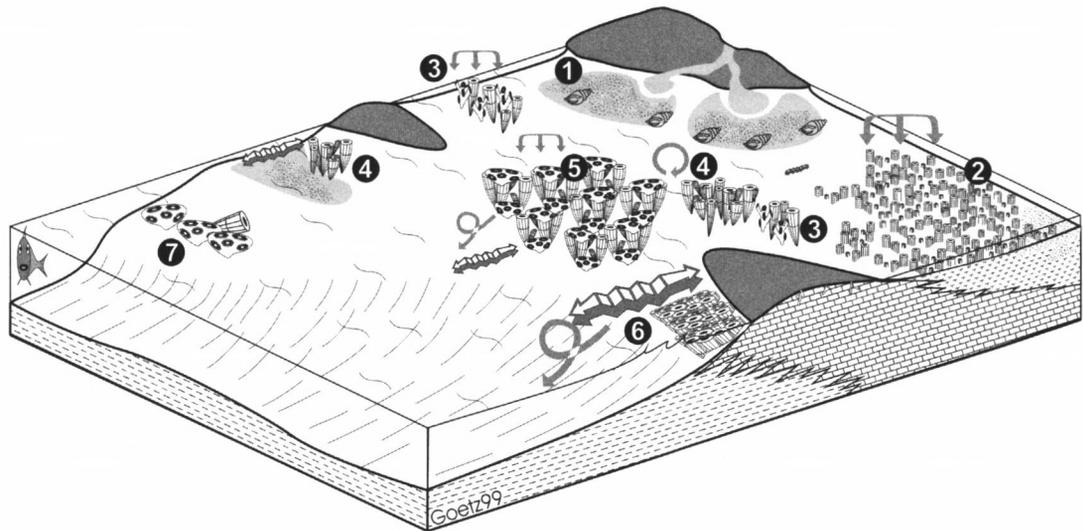


Abb. 42: Schematische, dreidimensionale Darstellung einer Karbonatplattform in progradialer Entwicklung. (1) Rötliche fluviodeltaische Sandsteine und Feinsandsteine erzeugen mobile siliziklastische Sedimentkörper, die während regressiver Maxima schnell die von Rudisten besiedelten Bereiche verschütten und erodieren können. An den Übergangsbereichen zu karbonatischer Sedimentation sind Trochactaeon Populationen häufig. (2) Auf geschützten Plattformbereichen entwickeln sich Rudisten-Mudsticker-Assoziationen. Geringe Wasserenergie, hoher, tidal induzierter Sedimentantransport und ein autoreglatives biosedimentäres System (Kap. 3.1) sorgen für hohe Karbonatproduktionsraten. (3) Bei noch niedriger Wasserenergie und Resuspension können sich nicht konstruktive Rudisten-Korallen-Assoziationen (Kap. 3.4) etablieren. Sie werden jedoch bei nur geringfügiger Erhöhung der Wasserenergie und Resuspensionsrate von (4) konstruktiven Rudisten-Assoziationen (Kap. 3.3) abgelöst, in denen der Korallenanteil aufgrund einer schlechten Durchlichtung stark zurücktritt. (5) Auf den seewärtigen Bereichen des Schelfrandes etablieren sich im noch flachen Subtidal komplexe Korallen-Rudisten-Assoziationen (Kap. 3.2.) unter moderater bis höherenergetischer Wasserenergie. Die Sedimentationsrate ist stark wechselnd, Sedimentexport ist vorhanden. (6) An besonders hochenergetischen, exponierten Positionen und/oder im Einflußbereich starker Strömungen assoziieren sich Rudisten zu monospezifischen dicht gepackten und zementierten Gemeinschaften. Sedimententsorgende Lücken im Verband sind hier überflüssig. (7) Im tieferen Subtidal sind korallendominierte Assoziationen typisch. Niedrige Sedimentationsraten führen zum Umstürzen vereinzelt vorkommender Elevator-Rudisten im Zuge Ihres Wachstums (Kap. 3.1.2).

### 5.3 Ausblick

Die vorliegenden Ergebnisse fußen auf Untersuchungen innerhalb eines sehr kleinen Zeit-Raum-Fensters. Dennoch erlauben sie Rückschlüsse auf übergeordnete Sedimentationsmechanismen kretazischer Karbonatplattformen.

Greenhouse Zeitabschnitte (siehe hierzu FISCHER 1981) sind durch hochfrequente aber niedrigamplitude Meeresspiegelszillationen gekennzeichnet (GRÖTSCH 1991), in deren Folge eine zyklische Aufarbeitung flachstmariner Sedimentationsbereiche stattfand. Rudistenassoziationen besaßen die Fähigkeit, die durch Meeresspiegelschwankungen freiwerdenden Lebensbereiche mit hoher Geschwindigkeit und in der Erdgeschichte unerreichtem Akkumulationspotential zu besiedeln (25 kg/Jahr und Individuum z. B. bei *Durania* aff. *nicholasi* (SCHUMANN 1995), 19,5 kg/Jahr und Quadratmeter bei *Vaccinites* sp. Assoziationen (STEUER 1996)).

Rudistenassoziationen waren hochproduktive „Karbonatfabriken“ und damit auch hochproduktive Fossilschutt-Lieferanten während regressiver Impulse (PHILIP et al. 1978, GILI et al. 1995 a).

Das vieldiskutierte Phänomen des Rückzugs der Korallen als Haupttriffbildner während der Oberkreide bei gleichzeitiger Radiation der Rudisten – entgegen des normalen Trends der phanerozoischen Rifffentwicklung – erhält dadurch einen neuen Erklärungsansatz.

Die Vermutung, dass der Rückzug der Korallen mit der Radiation der Rudisten gekoppelt war, wurde bereits vielfach geäußert. Als möglicher Grund ist biologischer Wettstreit der Organismen postuliert worden („competitive displacement“-Theorie) (KAUFFMAN & SOHL 1973, FAGERSTROM 1987, KAUFFMAN & JOHNSON 1988, CAMOIN et al. 1988, BOSELLINI 1991).

Auch trophische Einflüsse („nutrient limitation model“) wurden diskutiert (Rudisten als Bewohner mesotropher Biotope im Vorteil gegen oligotrophente Korallen) (WOOD 1993).

GILI et al. (1995 b) sowie SKELTON et al. (1997) erklärten verschiedene Faziesbereiche als entweder für Korallen oder Rudisten typisch („environmentally induced assemblage succession“) und lehnten einen Kausalzusammenhang zwischen Rudistenblüte und Rückgang von Korallenriffen ab.

Dieser Kausalzusammenhang besteht wahrscheinlich dennoch. Zwar nicht in einer aktiven (biologischen) Verdrängung einer Tiergruppe durch eine andere *sensu* KAUFFMAN & JOHNSON (1988), sondern als passiver Einfluß flachstmarin positionierter, hochproduktiver Rudistenpopulationen auf nahezu alle benachbarten seewärtigen Biotope.

Eine passive Verdrängung der Korallen als Haupttriffbildner während der Kreide durch massiven, zyklischen Detritus-Fluß aus den von Rudisten besiedelten Flachstwasserbereichen, hinein in die vormals optimalen Lebensräume für Korallen, muss künftig diskutiert und bearbeitet werden. Die Tatsache, dass oberkretazische Korallen oftmals in Form niedrigdiverser Pionierasoziationen auftreten (BARON-SZABO 1997), stützt diese These zusätzlich.

Zukünftige Forschungsvorhaben werden Rudisten-Mudsticker-Assoziationen als hochauflösende Zeitfenster in die Oberkreide nutzen können. Aufgrund der einfachen Internstruktur solcher Biostrome, ihrer definierten Akkumulationsrate und stratiformen Geometrie könnten Umweltproxys in lückenlosen Zeitreihen von mehreren hundert Jahren in extrem hoher Auflösung (Monate) dargestellt werden. Es wäre erstmals ein Blick auf höherfrequente Strömungs- und Klimaphänomene (ähnlich rezenter Phänomene wie „el niño“, Monsum, etc.) oder episodische Ereignisse (magnetische Inversionen) von vor über 70 Millionen Jahren möglich; ein Unterfangen, das bislang lediglich für subrezente Zeiträume gelang.

Seit über zweihundert Jahren sind Rudisten nunmehr Gegenstand der paläontologischen Forschung. Nach anfänglicher Zuordnung zu den Orthoceraten (Baron PICOT DE LAPEIROUSE, PARKINSON) ist ihre korrekte taxonomische Stellung im Tierreich rasch erkannt worden. Die Taxonomie der Rudisten wurde verfeinert und aufgrund der hohen intraspezifischen morphologischen Variabilität sehr stark diversifiziert. Neuerdings zeichnet sich eine leichte Konsolidierung in der taxonomischen Bearbeitung ab. Die Untersuchung von Faunenprovinzen und Endemismen der Rudisten ermöglichte paläogeographische und paläoklimatische Aussagen. Von Rudisten gebildete Karbonate wurden als wichtige Erdöl-Speichergesteine erkannt und entsprechend untersucht. Die Außenschale einzelner Rudistenindividuen ist isotopengeochemisch analysiert worden.

Rudisten werden auch weiterhin ein wichtiger Gegenstand paläontologischer Forschung sein. Sie bergen Erkenntnisse über adaptive Strategien bei der Eroberung neuer Lebensräume und der Entstehung neuer Arten. Viele morphologische Eigenarten bestimmter Rudistenarten sind bis heute nicht verstanden. Die Möglichkeiten der Sklerochronologie an Rudistenschalen mit Hilfe der Geochemie stabiler Isotopen sind noch nicht ausgeschöpft. Es bleibt viel zu tun.

## 6 Schriftenverzeichnis

- AHARON, P. (1991): Recorders of reef environment histories: stable isotopes in corals, giant clams, and calcareous algae. – *Coral Reefs*, **10/2**: 71–90, 19 Abb., 3 Tab., 3 Beil.; Berlin.
- AL-AASM, I. S. & VEIZER, J. (1986a): Diagenetic Stabilization of Aragonite and low-Mg Calcite, I. Trace Elements in Rudists. – *J. Sed. Petrology*, **56/1**: 138–152, 12 Abb., 6 Taf.; Tulsa.
- & VEIZER, J. (1986b): Diagenetic Stabilization of Aragonite and low-Mg Calcite, II. Stable isotopes in rudists. – *J. Sed. Petrology*, **56/1**: 763–770, 8 Abb., 3 Taf.; Tulsa.
- ALLOITEAU, J. (1960): Sur le genre *Clausastraea*. – *Ann. Palaeont. (Invert.)*, **46**: 3–46, 16 Abb.; Paris.
- ALVARO, M., CAPOTE, R., & VEGAS, R. (1979): Un modelo de evolución geotectónica para la cadena Celtibérica. – *Acta. Geol. Hisp.*, **14**: 172–181, 5 Abb.; Barcelona.
- ANDERSON, T. F. & ARTHUR, M. A. (1983): Stable isotopes of oxygen and carbon and their application to sedimentologic and paleoenvironmental problems. – *SEPM Short Course*, **10**: 1–151, 73 Abb.; Tulsa.
- AURELL, M., BADENAS, B. & MELENDEZ, A. (1992): El Jurásico superior del sector central de la Cordillera Iberica; análisis sedimentológico y estratigrafía secuencial. – *In: Guías de las excursiones geológicas: 237–261*; Madrid [Sociedad Geológica de España].
- BACCELLE, L. & BOSELLINI, A. (1965): Diagrammi per la stima visiva della composizione percentuali nelle rocce sedimentarie. – *Ann. Univ. Ferrara, N. S., Sez. IX, Sci. Geol. Paleont.*, **1/3**: 59–62, 24 Taf.; Ferrara.
- BARRON, E. A., FAWCETT, P. J., PETERSON, W. H., POLLARD, D., & TOMPSON, S. L. (1995): A „simulation“ of mid-Cretaceous climate. – *Paleoceanography*, **10**: 953–962, 3 Abb.; Washington.
- BARON-SZABO, R. C. (1997): Die Korallenfazies der ostalpinen Kreide (Helvetikum: Allgäuer Schratzenkalk; Nördliche Kalkalpen: Brandenberger Gosau) Taxonomie, Palökologie. – *Zitteliana*, **21**: 3–97, 18 Abb., 19 Tab., 16 Taf.; München.
- BAUMGÄRTNER, M. & REYLE, M. (1995): Oberjurassische Rampenentwicklung in der Region von Jabaloyas und Arroyo Cerezo (Keltiberikum, Spanien). – *Profil*, **8**: 339–361, 18 Abb.; Stuttgart.
- BAYLE, E. (1878): Fossiles principaux des terrains. – *Mémoire pour servir à l'École des Mines*: 1–160, Taf. 16–20; Paris.
- BERGER, W. H. (1991): Produktivität des Ozeans aus geologischer Sicht: Denkmodelle und Beispiele. – *Z. dt. geol. Ges.*, **142**: 149–178, 14 Abb.; Hannover.
- BERKELMANS, R. & OLIVER, J. K. (1999): Large-scale bleaching of corals on the Great Barrier Reef. – *Coral Reefs*, **18**: 55–60; 4 Abb., Berlin.
- BERNECKER, M., WEIDLICH, O. & FLÜGEL, E. (1999): Response of Triassic reef coral communities to sea-level fluctuations, storms and sedimentation: Evidence from a spectacular outcrop (Adnet, Austria). – *Facies*, **40**: 229–280, 13 Abb., 16 Taf., 1 Tab.; Erlangen.
- BILOTTE, M. (1981): Le cycle sédimentaire du Crétacé supérieur dans les Corbières méridionales. – *Annales de la Société d'Horticulture et d'Histoire naturelle de l'Herault*, **121**: 17–27, 5 Abb.; Montpellier.
- (1984): Le Crétacé supérieur des plates-formes est-pyrénéennes Atlas. – *Strata, Série 2/1*: 45 Taf.; Toulouse.
- (1985): Le Crétacé supérieur des plates-formes est-pyrénéennes. – *Strata, Série 2/5*: 438 S., 121 Abb., 53 Taf.; Toulouse.
- BOEHM, G. (1895): Beiträge zur Kenntnis der Kreide in den Südalpen. I. Die Schiosi- und Calloneghe-Fauna. – *Palaeontographica*, **41**: 81–148, 26 Abb., 8 Taf.; Stuttgart.
- (1897): Beitrag zur Gliederung der Kreide in den Venetianer Alpen. – *Z. dt. Geol. Ges.*, **49**: 160–181, 7 Abb., 3 Taf.; Berlin.
- BORGOMANO, J. & PHILIP, J. (1987): The Rudist Carbonate Build-Ups and the Gravitary Carbonates of the Gargano-Apulian Margin (Southern Italy, Upper Senonian). – *Mem. Soc. Geol. Ital.*, **40**: 125–132, 9 Abb.; Rom.
- BOSELLINI, A. (1991): Introduzione allo studio delle rocce carbonatiche. – 317 S., 275 Abb.; Ferrara [Italo Bovolenta Editore].
- (1998): Diversity, composition and structure of Late Eocene shelf edge coral associations (Nago Limestone, Northern Italy). – *Facies*, **39**: 203–226, 9 Abb., 6 Taf., 1 Tab.; Erlangen.
- & RUSSO, A. (1988): The Oligocene *Actinacis* Coral community of the southern Alps (Italy): Temperature vs. terrigenous control. – *Proc. 6<sup>th</sup> Int. Coral Reef Symp., Australia*, **3**: 385–391; Brisbane.

- BRINKMANN, R. (1931): Betikum und Keltiberikum in Südostspanien. – Abh. d. Ges. d. Wiss. z. Göttingen, math. physik. Klasse, III. Folge, **1**: 1–108, 32 Abb., 3 Taf.; Göttingen.
- & GALLWITZ, H. (1933): Der betische Außenrand in Südostspanien. – Abh. d. Ges. d. Wiss. z. Göttingen, math. physik. Klasse, III. Folge, **8**: 90 S., 22 Abb. 3 Taf.; Berlin.
- BUSNARDO, R., CHAMPETIER, Y., FOURCADE, E. & MOULLADE, M. (1968): Étude Stratigraphique des Faciès a Orbitolinides et a Rudistes de la Sierra Mariola (Province d'Alicante, Espagne). – *Geobios*, **1**: 165–185, 2 Abb., 3 Taf.; Lyon.
- CAMOIN, G. (1983): Plate-formes carbonatées et récifs à rudistes du Crétacé de Sicile. – Travaux du Laboratoire de Géologie historique et de Paléontologie, **13**: 244 S., 62 Abb., 24 Taf., 3 Tab.; Marseille.
- , BERNET-ROLLANDE, M. C. & PHILIP, J. (1988): Rudist-coral frameworks associated with submarine volcanism in the Maastrichtian of the Pachino area (Sicily). – *Sedimentology*, **35**: 123–138, 9 Abb.; Oxford.
- CANÉROT, J. (1991): Comparative study of the Eastern Iberides (Spain) and the Western Pyrenees (France) Mesozoic basins. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **87**: 1–28, 20 Abb.; Amsterdam.
- , CUGNY, P., PARDO, G., SALAS, R. & VILLENA, J. (1982): Ibérica Central-Maestrazgo. – In: „El Cretacico de España“, Univ. Complutense Madrid: 273–344, 7 Abb.; Madrid.
- CAPOTE, R. (1983): La tectónica de la Cordillera Ibérica. – In: COMBA, J.A. [Hrsg.]: *Geología de España (Libro Jubilar J. M. RIOS)*, **2**: 108–130, 9 Abb.; Madrid [Inst. Geol. Min. España].
- CARANNANTE, G., CHERCHI, A. & SIMONE, L. (1995): Chlorozoan versus foramol lithofacies in Upper Cretaceous rudist limestones. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **119/1–2**: 137–154, 9 Abb.; Amsterdam.
- , GRAZIANO, R., PAPPONE, G., RUBERTI, D. & SIMONE, L. (1999): Depositional System and Response to sea level oscillations of the Senonian rudist-bearing Carbonate Shelves. Example from Central editerranean Areas. – *Facies*, **40**: 1–24, 6 Abb.; Erlangen.
- CARBONE, F. & SIRNA, G. (1981): Upper Cretaceous reef models from rocca di cave and adjacent areas in Latium, central Italy. – In: TOOMEY, D. F. [Hrsg.]: *Fossil Reef Models*. – *Soc. Econ. Paleont. Mineral., Spec. Publ.*, **30**: 427–445, 14 Abb.; Tulsa.
- CESTARI, R. & SIRNA, G. (1987): Rudist Fauna in the Maastrichtian Deposits of Southern Salento (Southern Italy). – *Mem. Soc. Geol. Ital.*, **40**: 133–147, 2 Abb., 1 Tab., 7 Taf.; Rom.
- & SARTORIO, D. (1995): Rudist and Facies of the Periadriatic Domain. – 207 S., 250 Abb., 4 Tab.; Mailand [Agip S. p. A.].
- CLOUD, P. E. J. (1952): Facies relationships of organic reefs. – *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, **36/11**: 2125–2149, 4 Abb.; Tulsa.
- COATES, A. G. (1973): Cretaceous Tethyan coral-rudists biogeography related to the evolution of Atlantic Ocean. – *Spec. Publ. Pap. Palaeontol.*, **12**: 169–174, 4 Abb.; London.
- (1977): Jamaican Coral-Rudist Frameworks and Their Geologic Setting. – In: FROST, S. H., WEISS, M. P. & SAUNDERS, J. B. [Hrsg.]: *Reefs and Related Carbonates – Ecology and Sedimentology*. – *Amer. Ass. Petrol. Geol. Studies in Geology*, **4**: 83–91, 6 Abb.; Tulsa.
- COLLINS, L. S. (1988): The faunal structure of a mid-Cretaceous rudist reef core. – *Lethaia*, **21/3**: 271–280, 8 Abb.; Oslo.
- COOGAN, A. H. (1973): New rudists from the Albian and Cenomanian of Mexico and adjacent South Texas. – *Revista Inst. Mex. Petr.*, **5**: 51–83, 8 Abb., 9 Taf.; Mexico City.
- , BEBOUT, D. G. & MAGGIO, C. (1972): Depositional environments and geologic history of Golden Lane and Poza Rica Trend, Mexico, an alternative view. – *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, **56/8**: 1419–1447, 21 Abb.; Tulsa.
- CORNELLA, A. (1977): Foraminiferos bentónicos del Santoniense del Barranco de la Font de la Plata. Montsec de Rubies. (Prov. de Lerida). – *Publ. Geologia, Univ. Auton. Barcelona*, **8**: 45 S., 18 Abb., 3 Taf.; Barcelona.
- CORNU, S., PAETZOLD, J., BARD, E., MECO, J. & CUERDA, B. J. (1993): Paleotemperatures of the last interglacial based on delta (super 18) O of *Strombus bubonius* from the western Mediterranean Sea. – In: *Abstr.*, 7<sup>th</sup> meeting of the European Union of Geosciences. – *Terra Abstracts* **5/1**: 20–20; Oxford [Blackwell].
- COWEN, R. (1988): The Role of Algal Symbiosis in Reefs Through Time. – *Palaio*, **3/2**: 221–227, 2 Abb.; Tulsa.
- CROSS, S. L. & LIGHTY, R. G. (1986): Primary Porosity and Submarine Diagenesis in Lower Cretaceous Coral-Rudist Reefs. – *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, **70/5**: 577–578; Tulsa.
- CUMMINGS, E. R. (1932): Reefs or bioherms? – *Bull. Geol. Soc. America*, **43**: 331–352; New York.
- DECHASEAUX, C. (1969): Hippuritoida – Hippuritacea – Mode of Life. – In: Moore, R. C. [Hrsg.]: *Treatise on Invertebrate Paleontology, N (Bivalvia)* **2**: 764–765, 1 Abb.; Boulder.
- DERCOURT, J., RICOU, L. E. & VRIELYNCK, B. [Hrsg.] (1993): *Atlas Tethys, Palaeoenvironmental Maps*. – 307 S., 14 Karten, 1 Taf.; Paris [Gauthier-Villars].
- DIN 19226 – Regelungstechnik und Steuerungstechnik, Begriffe und Benennungen; Berlin [Beuth].

- DOUVILLÉ, H. (1888): Etudes sur les caprines. – Bulletin de la Société géologique de France, (3), **16**: 699–730, 9 Abb., 4 Taf.; Paris.
- (1893): Etudes sur les rudistes. Révision des principales espèces d'*Hippurites* (troisième partie). – Mémoires de la Société géologique de France, Paléontologie, **6/3**: 57–94, Abb. 39–63, Taf. 8–15; Paris.
- (1897): Etudes sur les rudistes. Distribution régionale des Hippurites. – Mémoires de la Société géologique de France, Paléontologie, **6/6**: 187–230, Abb. 68–72, Taf. 29–34; Paris.
- (1902): Sur un nouveau genre des *Radiolites*. – Bulletin de la Société géologique de France, (4), **2**: 478–482, 1 Taf.; Paris.
- DRASCHBA, S. (1999): North Atlantic climate variability recorded in reef corals from Bermuda. – Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen, **134**: 108 S., 15 Abb., 10 Tab.; Bremen.
- DULLO, W.-C., EISENHAEUER, A., HEISS, G. A., WISCHOW, D., CAMOIN, G. F., COLONNA, M. & MONTAGGIONI, L. (1996): Coral and Reef Growth in the Western Indian Ocean (La Réunion, Mayotte, and Seychelles). – In: REITNER, J., NEUWEILER, F. & GUNKEL, F. [Hrsg.]: Global and Regional Controls on Biogenic Sedimentation. I. Reef Evolution. Research Reports. – Göttinger Arb. Geol. Paläont., Sb **2**: 23–27, 2 Abb.; Göttingen.
- DUNHAM, R. J. (1962): Classification of carbonate rocks according to depositional texture. – Mem. Amer. Ass. Petrol. Geol., **1**: 108–121, 7 Taf.; Tulsa.
- ECKSTALLER, W. (1993): Geologische Kartierung der Küstenkordilliere zwischen Alcira und Tabernes de la Valldigna (Valencia/SE-Spanien). – Unveröff. Diplomarbeit am Inst. Pal. hist. Geol., Univ. München.
- EPSTEIN, S. R. & LOWENSTAM, H. (1953): Temperature-shell growth relations of recent and interglacial Pleistocene shoalwater biota from bermuda. – Journal of Geology, **61**: 424–438, 8 Abb., 3 Taf.; Chicago.
- EVERTS, A. J. W. & REIJMER, J. J. G. (1995): Clinoform composition and margin geometries of a Lower Cretaceous carbonate platform (Vercours, SE France). – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **119/1–2**: 19–33, 11 Abb., 5 Tab.; Amsterdam.
- FAGERSTROM, J. A. (1987): The Evolution of Reef Communities. – 600 S., 63 Abb., 60 Tab., 51 Taf.; New York [John Wiley & Sons, Inc.].
- (1988): A Structural Model for Reef Communities. – Palaios, **3/2**: 217–220, 1 Taf.; Tulsa.
- (1991): Reef-building guilds and a checklist for determining guild membership. A new approach for study of communities. – Coral Reefs, **10/1**: 47–52, 1 Taf.; Berlin.
- FENERCI, M. (1994): Rudists from Maden (Bayburt) area (NE Turkey). – Turkish Journal of Earth Sciences, **3**: 1–11, 6 Abb., 3 Taf., Ankara.
- FISCHER, A. G. (1981): Climatic oscillations in the biosphere. – In: EINSELE, G., RICKEN, W. & SEILACHER, A. [Hrsg.]: Cycles and events in Stratigraphy: 49–61, 2 Abb.; Berlin [Springer].
- FISCHER, P. (1887): Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique ou histoire naturelle des mollusques vivants et fossiles. – 1369 S., 1138 Abb., 23 Taf.; Paris [F.Savy].
- FLÜGEL, E. [Hrsg.] (1977): Fossil Algae. Recent Results and Developments. – 375 S., 119 Abb., 32 Taf.; Berlin [Springer].
- (1982): Microfacies Analysis of Limestones – 633 S., 78 Abb., 58 Tab., 53 Taf.; Berlin [Springer].
- (1989): Typen und wirtschaftliche Bedeutung von Rifalkalken. – Arch. für Lagerst.forsch. Geol. B.-A. **10** [Festband O. M. FRIEDRICH]: 25–32, 4 Abb.; Wien.
- & FLÜGEL-KAHLER, E. (1992): Phanerozoic Reef Evolution: Basic Questions and Data Base. – Facies, **26**: 167–278, 14 Abb.; Erlangen.
- FOLK, R. L. (1959): Practical petrographic classification of limestones. – Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol., **43/1**: S. 1–38, 41 Abb.; Tulsa.
- (1962): Spectral Subdivision of Limestone Types. – Mem. Amer. Ass. Petrol. Geol., **1**: 62–84, 7 Abb.; Tulsa.
- FREYET, P. (1973): Edifices recifaux développés dans un environnement détritique; exemple des biostromes à *Hippurites* (rudistes) du Senonien inférieur du sillon languedocien (région de Narbonne, sud de la France). – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **13/1**: 65–76, 5 Abb.; Amsterdam.
- GARCIA-HERNANDEZ, M. (1979): Position of urgonian facies during barremian-albian sedimentation in the Cazorla and Segura ranges (prebetic zone, S-E Spain). – Géobios, Mem. sp., **3**: 57–69, 5 Abb., 2 Taf.; Lyon.
- (1981): Biozonation du Crétacé inférieur à l'aide des foraminifères benthiques et des algues dasycladacées dans le Prébétique occidental (Cordillères bétiques, Espagne). – Géobios, **14/2**: 261–267, 2 Abb., 1 Taf.; Lyon.
- , M., LOPEZ-GARRIDO, A. C., RIVAS, P., SANZ DE GALDEANO, C. & VERA, J. A. (1980): Mesozoic palaeogeographic evolution of the external zones of the Betic Cordillera. – Geol. Mijnb., **59/2**: 155–168, 8 Abb.; Den Haag.
- GEARY, D. H., BRIESKE, T. A. & BEMIS, B. E. (1992): The Influence and Interaction of Temperature, Salinity, and Upwelling on the Stable Isotopic Profiles of Stromboid Gastropod Shells. – Palaios, **7**: 77–85, 7 Abb., 2 Tab.; Tulsa.
- GEEL, T. (1995): Oligocene to early Miocene tectono-sedimentary history of the Alicante region (SE Spain): implications for Western Mediterranean evolution. – Basin Research, **7**: 313–336, 11 Abb.; Oxford.

- GILL, E., MASSE, J. P., & SKELTON, P. W. (1995a): Rudist as gregarious sediment-dwellers, not reef-builders, on Cretaceous carbonate platforms. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **118**: 245–267, 15 Abb.; Amsterdam.
- , SKELTON, P. W., VICENS, E., & OBRADOR, A. (1995b): Corals to rudists – an environmentally induced assemblage succession. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **119**/1–2: 127–136, 5 Abb.; Amsterdam.
- GOLDFUSS, A. (1840): *Petrefacta Germaniae*. – Nr. 2, Teil 7: 225–312, 18 Taf.; Düsseldorf.
- GÖTZ, S. (1998a): Late Cretaceous rudistid mudsticker communities: A biogenically regulated buffer-system in carbonate platform sedimentation. – Abstr. 15<sup>th</sup> International Sedimentological Congress [IAS]: 389–390, 2 Abb.; Alicante.
- (1998b): Benthische Organismen als Regler des Sedimentationsgeschehens: Mechanismen und Beispiel. – *Erlanger Geol. Abhandl.*, SB 2: 29–29, 2 Abb.; Erlangen.
- (1999): Coral-rudist-associations, their biotic interaction and its fossil preservation. – Abstr. 5<sup>th</sup> International Congress on Rudists, FAU-Erlangen-Nürnberg [im Druck].
- & HÖFLING, R. (1996): Strategies leading to Rudist dominated Biostromes – Examples from the Alpine-Mediterranean Realm. – Abstr. 4<sup>th</sup> International Conference on Rudists: 18–18, 1. Abb.; Marseille.
- GRAUS, R. R., CHAMBERLAIN, J. A. JR., & BOKER, A. M. (1977): Structural modification of corals in relation to waves and currents. – **In**: FROST, S. H., WEISS, M. P. & SAUNDERS, J. B. [Hrsg.]: *Reefs and Related Carbonates – Ecology and Sedimentology*. – *Amer. Ass. Petrol. Geol. Studies in Geology*, **4**: 135–153, 14 Abb., 2 Tab.; Tulsa.
- GRAY, J. E. (1848): On the arrangement of the Brachiopoda. – *Annals and Magazin of natural History*, (2), **2**: 435–440, London.
- GRIFFITH, L. S., PICHER, M. G. & RICE, G. W. (1969): Quantitative environmental analysis of a Lower Cretaceous reef complex. – *Soc. Econ. Paleont. Min., Spec. Publ.*, **14**: 120–137, 34 Abb.; Tulsa.
- GRÖTSCH, J. (1991): Die Evolution von Karbonatplattformen des offenen Ozeans in der mittleren Kreide (NW-Jugoslawien, NW-Pazifik, NW-Griechenland): Möglichkeiten zur Rekonstruktion von Meeresspiegeländerungen verschiedener Größenordnung. – Dissertation, Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg: 168 S., 41 Abb., 2 Tab., 29 Taf.; Erlangen.
- (1994): Guilds, cycles and episodic vertical aggradation of a reef (late Barremian to early Aptian, Dinaric carbonate platform, Slovenia) – *Spec. Publ. Int. Ass. Sediment.*, **19**: 227–242, 10 Abb., 2 Tab.; Oxford [Blackwell].
- , FLÜGEL, R. & FLÜGEL, E. (1992): Facies of Sunken Early Cretaceous Atoll Reefs and their Capping Late Albian Drowning Succession (Northwest Pacific). – *Facies*, **27**: 153–174, 3 Abb., 6 Taf.; Erlangen.
- GUŠIĆ, I. & JELASKA, V. (1990): Upper Cretaceous stratigraphy of the Island of Brač. – *Djela jugoslavenske Akademije Znanosti i Umjetnosti*, **69**: 160 S., 22 Abb., 20 Taf.; Zagreb.
- GUTIÉRREZ, G. & ROBLES, F. (1979): Consideraciones sobre la utilización del termino „Garumniense“ en la Cordillera Iberica. – *Cuadernos Geología Ibérica*, **5**: 385–405, 1 Abb.; Madrid.
- , ELIZAGA, E., GOY, J., NIETO, M., & ROBLES, F. (1984): Mapa Geológico de la Provincia de Valencia Escala 1 : 200 000; Madrid [IGME].
- HALLOCK, P. & SCHLAGER, W. (1986): Nutrient excess and the demise of coral reefs and carbonate platforms. – *Palaios*, **1**/4: 389–398, 2 Abb.; Tulsa.
- HARRINGTON, R. J. (1989): Aspects on growth deceleration in bivalves: Clues to understanding the seasonal  $\delta^{18}\text{O}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  record – A comment on KRANTZ et al. (1987). – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **70**: 399–403, 2 Abb.; Amsterdam.
- HARTSHORNE, P. M. (1989): Facies architecture of a Lower Cretaceous coral-rudist patch reef, Arizona. – *Cretaceous Research*, **10**/4: 311–336, 20 Abb., 3 Taf.; London.
- HAY, W. W., DECONTO, R. M., & WOLD, C. N. (1997): Climate: Is the past the key to the future? – *Geol. Rundschau* **86**: 471–491, 14 Abb.; Berlin.
- HECKEL, P. H. (1974): Carbonate Buildups in the Geologic Record: a Review. – **In**: LAPORTE, L. F. [Hrsg.]: *Reefs in time and space, selected examples from the recent and ancient*. – *SEPM Spec. Publ.* **18**: 90–155, 9 Abb.; Tulsa.
- HENSON, F. R. (1950): Cretaceous and Tertiary reef formations and associated sediments in Middle East. – *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, **34**/2: 215–238, 14 Abb., 1 Tab.; Tulsa.
- HERM, D., KAUFFMAN, E. G. & WIEDMANN, J. (1979): The age and depositional environment of the „Gosau“-Group (Coniacian-Santonian), Brandenburg/Tirol, Austria. – *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, **19**: 27–92, 11 Abb., 1 Taf.; München.
- HILBRECHT, H., ARTHUR, M. A., & SCHLANGER, S. O. (1986): The Cenomanian-Turonian boundary event: sedimentary, faunal and geochemical criteria developed from stratigraphic studies in NW-Germany. – **In**: WALLISER, O. H. [Hrsg.]: *Global Bio-Events*. – *Lecture Notes in Earth Sciences*, **8**: 345–352, 2 Abb., 1 Taf.; Berlin (Springer-Verlag).
- HÖFLING, R. (1985): Faziesverteilung und Fossilvergesellschaftungen im karbonatischen Flachwasser-Milieu der alpinen Oberkreide (Gosau-Formation). – *Münchener Geowiss. Abh. (A)*, **3**: 241 S., 55 Abb., 18 Taf.; München.

- (1989): Substrate induced morphotypes and intraspecific variability in Upper Cretaceous scleractinians of the eastern Alps (West Germany, Austria). – Mem. Ass. Australasian Palaeont., **8**: 51–60, 6 Abb.; Brisbane.
- (1997): Eine erweiterte Riff-Typologie und ihre Anwendung auf kretazische Biokonstruktionen. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.- Naturw. Kl., Neue Folge, **169**: 31 Abb., 34 Taf.; München.
- , MOISSAVIAN, E. & GÖTZ, S. (1996): Development of Cretaceous and Paleogene Reef Communities in the Alpine-Mediterranean Realm – Selected Case Studies. – **In**: REITNER, J., NEUWEILER, F. & GUNKEL, F. [Hrsg.]: Global and Regional Controls on Biogenic Sedimentation. I. Reef Evolution. Research Reports. – Göttinger Arb. Geol. Paläont., Sb **2**: 179–183, 5 Abb.; Göttingen.
- HUBBARD, J. A. E. B. (1974): Coral colonies as microenvironmental indicators. – Ann. Soc. Géol. Belg., **97**: 143–152, 4 Abb., 1 Tab.; Liège.
- HUGHES, G. W. (1997): The Great Pearl Bank Barrier of the Arabian Gulf as a Possible Shu'aiba Analogue. – GeoArabia, **2/3**: 279–304, 8 Abb.; Bahrain.
- IGME (1966): Mapa Geologico de Peninsula Iberica Baleares y Canarias. – 1 : 1 000 000 [sexta Edición]; Madrid [IGME].
- IGME (1982): Mapa Geologico de España, **770** – Alcira, 1:50 000, 31 S.; Madrid [IGME].
- JAMES, N. P. & GELDSETZER, H. H. J. (1988): Reefs – Canada and adjacent areas. Introduction. – **In**: GELDSETZER, H. H. J., JAMES, N. P. & TEBUTT, G. E. [Hrsg.]: Reefs, Canada and adjacent areas. – Canad. Soc. Petrol. Geol., Mem., **13**: 1–8, 4 Tab.; Calgary.
- JOHNSON, J. H. (1961): Limestone-building algae and algal limestones. – Quart. Colorado School Mines: 297 S., 14 Tab., 139 Taf.; Boulder.
- JOHNSON, C. C. & KAUFFMAN, E. G. (1990): Originations, radiations and extinctions of Cretaceous rudistid bivalve species in the Caribbean Province. – **In**: KAUFFMAN E. G. & WALLISER, O. H. [Hrsg.]: Extinction Events in Earth History. – Lecture Notes in Earth Sciences, **30**: 305–324, 7 Abb., 2 Tab.; Berlin [Springer].
- JONES, D. S. (1980): Annual cycle of shell growth increment formation in two continental shelf bivalves and its paleoecologic significance. – Paleobiology, **6**: 331–340, 6 Abb.; Chicago.
- & NICOL, D. (1986): Origination, Survivorship, and Extinction of Rudist Taxa. – J. Paleont., **60/1**: 107–115, 4 Abb.; Lawrence.
- & JACOBS, D. K. (1992): Photosymbiosis in *Climocardium nuttalli*: Implications for Tests of Photosymbiosis in Fossil Molluscs. – Palaios, **7**: 86–95, 6 Abb.; Tulsa.
- KARACABEY, N. (1968): Sur les nouvelles espèces de *Vaccinites* FISHER et *Yvaniella* MILOVANOVIC trouvées dans la région d'Amasya. – Bulletin of the Mineral Research and Exploration, **71**: 29–41, 6 Abb., 4 Taf., Ankara.
- (1972): Quelques rudistes provenant de la région de Divriği (Turquie orientale). – Bulletin of the Mineral Research and Exploration, **78**: 46–54, 4 Abb., 12 Taf.; Ankara.
- KARACABEY-ÖZTEMÜR, N. (1976): Un nouveau genre de Radiolitidae: *Darendeella* n. gen. – Bulletin of the Mineral Research and Exploration, **86**: 69–76, 3 Abb., 5 Taf.; Ankara.
- KAUFFMAN, E. G. (1986): High resolution event stratigraphy: regional and global Cretaceous Bio-events. – **In**: WALLISER, O. H. [Hrsg.]: Global Bio-Events. – Lecture Notes in Earth Sciences, **8**: 279–336, 19 Abb.; Berlin [Springer].
- & SOHL, N. F. (1973): Structure and evolution of Antillean Cretaceous rudist frameworks. – Verhand. Naturf. Ges. Basel, **84/1**: 399–467, 27 Abb.; Basel.
- & JOHNSON, C. C. (1988): The Morphological and Ecological Evolution of Middle and Upper Cretaceous Reef-Building Rudistids. – Palaios, **3/2**: 194–216, 11 Abb.; Tulsa.
- KAUMANN, M. (1962): Zur Stratigraphie und Tektonik der Gosauschichten – II. Die Gosauschichten des Kainachbeckens. – Österreichische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Sitzungsberichte, (1), **171**: 289–314, 8 Abb., 3 Taf.; Wien.
- KEMPER, E. [Hrsg.] (1987): Das Klima der Kreide-Zeit. – Geologisches Jahrbuch, Reihe A, **10**: 399 S., 68 Abb., 3 Tab., 57 Taf.; Hannover.
- 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, 9 Abb., 2 Tab.; New York [Plenum Press].
- KILLINGLEY, J. & BERGER, W. H. (1979): Stable isotopes in a mollusk shell; detection of upwelling events. – Science, **205/4402**: 186–188, 3 Abb.; Washington.
- KIRKLAND, B. L., LIGHTY, R. G., REZAK, R., & TIEH, T. T. (1987): Lower Cretaceous Barrier Reef and Outer Shelf Facies, Sligo Formation, South Texas. – Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol., **71/9**: 1118–1118; Tulsa.
- KLAPPA, C. F. (1978): Biolithogenesis of *Microcodium* elucidation. – Sedimentology, **25**: S. 489–522, 10 Abb., 1 Taf.; Oxford.
- KLINGHARDT, F. (1921): Die Rudisten Teil 1. Neue Rudistenfauna aus dem Maastrichtien von Maniago (Friaul) nebst stratigraphischem Anhang. – Archiv für Biontologie d. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, **5/1**: 68 S., 13 Abb.; Berlin.

- (1922): Rudisten, Chamen, Ostreen Teil 2. Vergleichende Anatomie der Rudisten, Chamen, Ostreen. Methode anatomischer Analysen. – Archiv für Biontologie d. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, 5/1<sub>2</sub>: 68 S., 2 Abb., 7 Taf.; Berlin.
- (1928): Rudisten Teil 4. Die Rudisten. Ausführliche Beschreibung von Modellen und Figuren. Notwendigkeit derselben. – 24 Taf.; Berlin [Eigenverlag].
- (1931): Rudisten Teil 3. Biologie und Beobachtungen an anderen Muscheln. – 59 S., 23 Abb., 5 Taf.; Berlin [Eigenverlag].
- (1939): Das geologische Alter der Riffe des Lattengebirges (Süd-Bayern). – Z. deutsch. geol. Ges., 91: 131–140, 2 Abb.; Berlin.
- (1944): Das Kröner-Riff (Gosauschichten) im Lattengebirge. – Mitt. Alpenländ. geol. Ver., 95: 179–213, 5 Abb., 5 Taf.; Wien.
- KRANTZ, D. E., WILLIAMS, D. F., & JONES, D. S. (1987): Ecological and paleoenvironmental information using stable isotope profiles from living and fossil molluscs. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 58: 249–266, 12 Abb.; Amsterdam.
- KROOPNICK, P. (1974): The dissolved O<sub>2</sub>-CO<sub>2</sub>-<sup>13</sup>C system in the eastern equatorial Pacific. – Deep-Sea Research, 21: 211–227; Oxford.
- KÜHN, O. (1932): Fossilium Catalogus, I: Animalia, pars 54, Rudistae. – 200 S.; Neubrandenburg [Gustav Feller].
- (1935): Die Gattung *Pironaea* MENEH. – Zbl. Min., Geol. Paläont., (B), 1935: 353–368, 5 Abb.; Stuttgart.
- (1947): Zur Stratigraphie und Tektonik der Gosauschichten. – Österreichische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Sitzungsberichte, (1), 156: 181–200; Wien.
- LAMARCK, J. B. (1801): Système des animaux sans vertèbres ou tableau général des classes, des ordres et des genres de ces animaux. – 432 S.; Paris [Leroux].
- LEWY, Z. (1995): Hypothetical endosymbiotic zooxanthellae in rudists are not needed to explain their ecological niches and thick shells in comparison with hermatypic corals. – Cretaceous Research, 16/1: 25–37, 2 Abb.; London.
- LIEBAU, A. (1980): Paläobathymetrie und Ökofaktoren: Flachmeer-Zonierungen. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 160/2: 173–216, 5 Abb.; Stuttgart.
- LUTERBACHER, H. P. [Hrsg.] (1984): Paläobathymetrie. – Paläontologische Kursbücher, 2: 226 S., 90 Abb.; München [Selbstverlag der Paläontologischen Gesellschaft].
- MALCHUS, N., PONS, J. M., SALAS, R. (1995): Rudist distribution in the lower Aptian shallow platform of la Mola de Xert, eastern Iberian Range, NE Spain. – Rev. Mex. Cienc. Geol., 12/2: 224–235, 6 Abb., 5 Taf.; Mexico City.
- MARTIN-CHIVELET, J., RAMÍREZ DEL POZO, J., TRONCHETTI, G., & BABINOT, J. F. (1995): Palaeoenvironments and evolution of the upper Maastrichtian platform in the Betic continental margin, SE Spain. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 119/1–2: 169–186, 9 Abb.; Amsterdam.
- MAS, J. R. (1981): El cretácico inferior de la región noroccidental de la provincia de Valencia. – Seminarios de Estratigrafía, Ser. Mon., 8: 408 S., 165 Abb., 33 Taf.; Madrid.
- MASSE, J. P. (1976): Les calcaires Urgoniens de Provence, Valanginian-Aptian inferieur. – These Univ. d'Aix-Marseille II, 255 S.; Marseille.
- (1979): Les rudistes (Hippuritacea) du Cretace inferieur. Approche paleoecologique. – In: ARNAUD-VANNEAU, A. & ARNAUD, H. [Hrsg.]: L'Urgonien des pays méditerranéens. – Geobios Mem. Spec., 3: 277–287, 7 Abb.; Lyon.
- & PHILIP, J. (1981): Cretaceous Coral-Rudistid Buildups of France. – In: TOOMEY, D. F. [Hrsg.]: Fossil Reef Models. – Soc. Econ. Paleont. Mineral., Spec. Publ. 30: 399–426, 26 Abb., 2 Tab.; Tulsa.
- , ARIAS, C. & VILAS, L. (1998): Lower Cretaceous Rudist faunas of Southeast Spain: an overview. – In: MASSE, J. P. & SKELTON, P. W. [Hrsg.]: Quatrième Congrès international sur les Rudistes. – Geobios, Mém. sp. 22: 193–210, 15 Abb.; Lyon.
- MENEHINI, J. (1868): Nouvo genre *Pironaea*. – Atti della Società italiana di Scienze naturali, 11: 402–402; Milano.
- MILNE-EDWARDS, H. & HAIME, J. (1848–1851): Recherches sur la structure et la classification des polyptiers fossiles et récent. – Ann. Sci. Nat., ser. 3: 9–16; London.
- MILOVANOVIĆ, B. (1935 a): Les rudistes de la Yougoslavie, II. – Geološki Anali balkanskoga Poluostrva (= Annales géologiques de la Péninsule balkanique), 12/2: 275–308, 3 Taf.; Belgrad.
- (1935 b): [New rudists from Serbia]. Glas srpske kraljevske Akademije, 166: 3–125, 30 Abb.; Belgrad.
- (1937): Les nouveaux rudistes de la Serbie. – Académie royale Serbe, Bulletin de l'Académie des Sciences mathématiques et naturelles, (B), 3: 1–42, 31 Abb.; Belgrad.
- (1960): Stratigraphie du Sénonien dans les Dinarides yougoslaves d'après les rudistes. – Compte rendu sommaire et Bulletin de la Société géologique de France, 7/2: 366–375, 2 Abb.; Paris.
- MOSER, M. (1997): Geologische Kartierung südlich der Sierra de Utiel in der Umgebung von Estenas (Iberikum; Provinz Valencia, Ostspanien). – Unveröff. Dipl.-Kart. Inst. Pal. hist. Geol. Univ. München, 30 S., 28 Abb., 3 Taf.; München.

- MOUSSAVIAN, E. (1992): On Cretaceous Bioconstructions: Composition and Evolutionary Trends of Crust-Building Associations. – *Facies*, **26**: 117–144, 1 Abb., 7 Taf.; Erlangen.
- & VECSEI, A. (1995): Paleocene Reef Sediments from the Maiella Carbonate Platform, Italy. – *Facies*, **32**: 213–222, 4 Abb., 1 Taf., 1 Tab.; Erlangen.
- NELSON, H. F. (1973): The Edwards Reef complex and associated sedimentation in central Texas. – Univ. of Texas, Bureau of Economic Geol., Guidebook, **15**: 34 S.; Austin.
- NEUMANN, M. (1986): Le genre *Orbitoides*. I. Réflexions sur les espèces primitives attribuées à ce genre. – *Rev. Micropaléont.*, **29** (4): 220–261, 27 Abb., 6 Taf.; Paris.
- (1993): Le genre *Orbitoides*. II. Révision des différentes espèces. – *Rev. Micropaléont.*, **36** (4): 301–353, 19 Abb., 4 Taf.; Paris.
- NEWELL, N. D. (1965): Classification of the Bivalvia. – *American Museum Novitates*, **2206**: 25 S., 3 Abb., 1 Taf.; New York.
- NICKLES, R. (1890): Contributions à la paléontologie du sud-est de l'Espagne. – *Mém. Soc. géol. France*, **4**: 59 S., 42 Abb., 16 Taf.; Amsterdam [Swets & Zeitlinger N.V., 1966].
- (1891): Etudes géologiques sur le Sud-Est de l'Espagne. I. Terrains secondaires et tertiaires de la province d'Alicante et du sud de la province de Valence. – 216 S., 69 Abb., 7 Taf., 3 Karten; Lille.
- D'ORBIGNY, A. (1850): Prôdrome de paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques & rayonnées, **2**: 427 S.; Paris [Masson].
- ORTI-CABO, F. & VAQUER, R. (1980): Volcanismo jurásico del sector valenciano de la Cordillera Ibérica. Distribución y trama estructural. – *Acta. Geol. Hisp.*, **15/5**: 127–130, 2 Abb.; Madrid.
- ÖZER, S. (1983): Les formations à rudistes du Sénonien supérieur d'Anatolie centrale (Turquie). – *Travaux du Laboratoire de Stratigraphie et de Paléoécologie*, (N. S.), **1**: 32 S., 6 Abb., 5 Taf.; Marseille.
- (1992): Deux nouvelles espèces du genre *Miseia* (rudistes) en Turquie. Remarques systématiques et phylogénétiques. – *Palaeontographica*, (A), **220**: 131–140, 5 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.
- & FENERCI, M. (1993): Bayburt yöresinde (Dogu Karadeniz) bulunan iki yeni Caprinidae türü. – *Maden Tetkik ve Arama Dergisi*, **115**: 29–34, 6 Abb., 5 Taf.; Ankara.
- PAMOUKTCHIEV, A. (1963): Faune rudiste du Crétacé supérieur en Bulgarie. I. Sur certains *Hippurites* de l'arrondissement de Breznik, bulgarie de l'Ouest. – *Annuaire de l'Université de Sofia, Faculté de Biologie, Géologie et Géographie*, Livre 2, Géologie, **56**: 97–113, 6 Abb., 6 Taf.; Sofija.
- (1967): Sur le niveau stratigraphique des représentatives du genre *Batolites* MONTFORT. – *Reports of the 8<sup>th</sup> Congress of the Carpatho-Balkan geological Association*: 529–531, 2 Abb.; Beograd.
- (1981): Bivalvia II. – [In:] TZANKOV, V. [Hrsg.]: Les fossiles de Bulgarie, V. Crétacé supérieur. – S. 152–206, Taf. 72–98; Sofija.
- PERKINS, B. F. (1974): Paleocology of a rudist reef complex in the Comanche Cretaceous Glen Rose limestone of central Texas. – *Geoscience and Man*, **8**: 131–173, 22 Abb., 5 Taf., 2 Tab.; Baton Rouge, Louisiana.
- PHILIP, J. (1972): Paléoécologie des formations à Rudistes du Crétacé supérieur. L'exemple du Sud-Est de la France. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **12**: 205–222, 4 Abb.; Amsterdam.
- (1983): Le Campanien et le Maastrichtien à rudistes et grands foraminifères de Quatredonda (Province de Valence, Espagne): une clef pour la biozonation et les corrélations stratigraphiques dans le domaine mésogéen. – *Géologie Méditerranéenne*, **10/3–4**: 87–98, 5 Abb., 1 Taf., Marseille.
- (1988): Cretaceous Rudist-Reefs of the Mediterranean Realm. – *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, **72/8**: 1019–1019; Tulsa.
- & ATRAUD-CRUMIERE, C. (1991): The demise of the rudist-bearing carbonate platforms at the Cenomanian/Turonian boundary: a global control. – *Coral Reefs*, **10/2**: 115–125, 8 Abb.; Berlin.
- , AMICO, S. & ALLEMAN, J. (1978): Rôle des rudistes dans la sédimentation calcaire au Crétacé supérieur. – *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon H. S.*, **4**: 343–359, 4 Taf.; Lyon.
- , BORGOMANO, J., & AL-MASKIRY, S. (1995): Cenomanian-Early Turonian carbonate Platform of Northern Oman: stratigraphy and palaeo-environments. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **119/1–2**: 77–92, 10 Abb.; Amsterdam.
- PHLEGER, F. B. (1960): Ecology and distribution of recent Foraminifera. – 297 S., 83 Abb., 11 Taf.; Baltimore [Johns Hopkins].
- PIRONA, A. G. (1868): Comunicazione intorno a una nuove specie di ippurite. – *Atti della Società italiana di Scienze naturali*, **11**: 402–402; Milano.
- PLENIČAR, M. (1971): The *Hippurites* fauna of Stanice near Konjice. – *Slovenska Akademija Znanosti in Umetnosti, Razred za prirodoslovne in medicinske Vede, Razprave*, **14/8**: 241–246, 22 Abb., 10 Taf.; Ljubljana.
- (1975): Hippuritidae of Nanos and the Trieste-Komen plain. – *Slovenska Akademija Znanosti in Umetnosti, Razred za prirodoslovne Vede, Razprave*, **18/4**: 85–115, 4 Abb., 23 Taf.; Ljubljana.

- (1993): *Radiolites* from the Cretaceous beds of Stranice near Slovenske Konjice (Slovenia). – Slovenska Akademija Znanosti in Umetnosti, Razred za naravoslovne Vede Razprave, **34**: 45–103, 18 Taf.; Ljubljana.
- & ŠRIBAR, L. (1992): Le récif de rudistes près de Stranice (N. O. de la Yougoslavie). – *Geologica romana*, **28**: 305–317, 2 Abb., 4 Taf.; Roma.
- POLŠAK, A. (1965): Les rudistes maestrichtiens dans la partie N-E de la Zagrebačka Gora en Croatie (Yougoslavie). – *Geološki Vjesnik*, **18**: 301–308, 4 Abb., 1 Taf.; Zagreb.
- PONS, J. M. (1977): Estudio Estratigrafico y Paleontologico de los Yacimientos de Rudistidos del Cretacico sup. del Preprineo de la Prov. de Lerida. – *Publ. Geol., Univ. Auton. Barcelona*, **4**: 105 S., 13 Abb., 87 Taf.; Barcelona.
- & VICENS, E. (1992): Campanian and Maastrichtian rudists from Southern Valencia Province, South East Spain. – *Proc. 1<sup>st</sup> Int. Conf. Rudists, Belgrad* [im Druck].
- GALLEMI, J., HÖFLING, R. & MOUSSAVIAN, E. (1994): Los Hippurites del Barranc del Racó, microfacies y Fauna asociada (Maastrichtense Superior, sur de la provincia de Valencia). – *Cuad. Geol. Ibérica*, **18**: 271–307, 7 Abb., 4 Taf.; Madrid.
- PRECHT, W. F. (1994): The use of the term guild in coral reef ecology and paleoecology: a critical evaluation. – *Coral Reefs*, **13/3**: 135–136; Berlin.
- PREVER, P. L. (1909): Coelenterata – Anthozoa. – **In**: PARONA, C. F. [Hrsg.]: *La fauna coralligena del cretaceo dei Monte d'Ocre nell'Abruzzo Aquilano*. – *Mem. Descr. Carta Geol. Ital.*, **5** (1): 61–147, 59 Abb., Taf. 1–15; Rom.
- RAILSBACK, L. B. (1986): Structural Control and Internal Stratigraphy of a Lower Cretaceous Reef, Fairway Field, East Texas. – *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, **70/5**: 636–637; Tulsa.
- REHFELD, U. & OTTO, A. (1995): Distribution and preservation of siliceous sponges of the rhythmically bedded spongiolitic rocks in the Lower Campanian of northern Spain (Cantabria, Santander area): Response to autecology and sea level development. – *Berliner geowiss. Abh.*, **16**: 109–127, 3 Abb., 4 Taf.; Berlin.
- REIF, W.-E. [Hrsg.] (1981): Funktionsmorphologie. – *Paläontologische Kursbücher*, **1**: 260 S., 167 Abb.; München [Selbstverlag der Paläontologischen Gesellschaft].
- REINECK, H.-E. (1984): *Aktuogeologie klastischer Sedimente*. – 348 S., 250 Abb., 12 Tab.; Frankfurt/Main [Kramer].
- & SINGH, I. B. (1980): *Depositional Sedimentary Environments*. – 551 S., 579 Abb.; Berlin [Springer].
- & WUNDERLICH, F. (1968): Classification and origin of flaser and lenticular bedding. – *Sedimentology*, **11**: 99–104, 5 Abb.; Oxford.
- REITNER, J. (1987): Mikrofazielle, palökologische und paläogeographische Analyse ausgewählter Vorkommen flach-mariner Karbonate im Basko-Kantabrischen Strike Slip Fault-Beckensystem (Nordspanien) an der Wende von der Unterkreide zur Oberkreide. – *Documenta naturae*, **40**: 239 S., 120 Abb., 50 Taf.; München.
- , WILMSEN, M., & NEUWEILER, F. (1995): Cenomanian/Turonian Sponge Microbialite Deep-water Hardground Community (Liencrens, Northern Spain). – *Facies*, **32**: 203–212, 7 Abb., 1 Taf.; Erlangen.
- REUSS, A. E. (1854): Beiträge zur Charakteristik der Kreideschichten in den Ostalpen, besonders im Gosauthale und am Wolfgangsee. – *Denkschr. K. k. Akad. Wiss.*, **7**: 73–133, 31 Taf.; Wien.
- RÖHLER, R. (1974): *Biologische Kybernetik: Regelungsvorgänge in Organismen* – Teubner Studienbücher: 180 S., 1 Abb.; Stuttgart [Teubner].
- ROLLAN DU ROQUAN, O. (1841): Description des coquilles fossiles de la famille des rudistes qui se trouvent dans le terrain crétacé des Corbières. – 69 S., 8 Taf.; Carcassonne [L. Pomiés-Gardel].
- ROMANEK C. S. & GROSSMAN E. L. (1989): Stable isotope profiles of *Tridacna maxima* as environmental indicators. – *Palaios*, **4/5**: 402–413, 8 Abb., 1 Taf.; Tulsa.
- ROSALES, I., MEHL, D., FERNÁNDEZ-MENDIOLA, P. A., & GARCÍA-MONDÉJAR, J. (1995): An unusual poriferan community in the Albian of Islares (north Spain): Palaeoenvironmental and tectonic implications. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **119/1–2**: 47–61, 8 Abb.; Amsterdam.
- ROSS, J. D. & SKELTON, P. W. (1993): Rudist formations of the Cretaceous: a palaeoecological, sedimentological and stratigraphical review. – **In**: WRIGHT, V. P. [Hrsg.]: *Sedimentology Review/1*. – 73–91, 10 Abb.; Oxford [Blackwell].
- SALAS, R. & CASAS, A. (1993): Mesozoic extensional tectonics, stratigraphy and crustal evolution during the Alpine cycle of the eastern Iberian basin. – *Tectonophysics*, **228**: 33–35, 12 Abb.; Amsterdam.
- SÁNCHEZ, M. V. (1981): Hippuritidae y Radiolitidae (Bivalvia). *Catálogo de Especies*. – *Publ. Geol., Univ. Auton. Barcelona*, **15**: 228 S.; Barcelona.
- SANDERS, D. (1996): Rudist biostromes on the margin of an isolated carbonate platform: The Upper Cretaceous of Montagna della Maiella, Italy. – *Eclogae geol. Helv.*, **89/2**: 845–871, 10 Abb., 2 Taf.; Basel.
- (1998): Upper Cretaceous „Rudist Formations“. – *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck*, **23**: 37–59, 3 Abb.; Innsbruck.
- & BARON-SZABO, R. C. (1997): Coral-Rudist Bioconstructions in the Upper Cretaceous Haidach Section (Gosau Group; Northern Calcareous Alps, Austria). – *Facies*, **36**: 69–90, 8 Abb., 3 Taf., 1 Tab.; Erlangen.

- & PONS, J. M. (1999): Rudist formations in mixed siliciclastic-carbonate depositional environments, Upper Cretaceous, Austria: stratigraphy, sedimentology, and models of development. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **148**: 249–284, 19 Abb.; Amsterdam.
- SANO, S.I. (1991): Discovery of a coral-rudist buildup in the Miyako Group, Northeast Japan. – *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S.*, **162**: 794–800, 8 Abb.; Tokyo.
- SARTORIO, D. (1987): Reef and open episodes on a Carbonate Platform margin from Malm to Cenomanian: The Cansiglio Example (Southern Alps). – *Mem. Soc. Geol. Ital.*, **40**: 91–98, 3 Abb, 2 Taf.; Rom.
- SCHLAGER, W. & PHILIP, J. (1990): Cretaceous carbonate platforms. – **In**: GINSBURG, R. N. & BEAUDOIN, B. [Hrsg.]: *Cretaceous resources, events and rhythmus*: 173–195, 14 Abb.; Dordrecht [Kluwer].
- SCHUMANN, D. (1984): The Aptian Limestones Ereno (Northern Spain) and their significance for the paleoecology of rudists. – *Z. deutsch. geol. Ges.*, **135**: 325–333, 2 Abb., 2 Taf.; Hannover.
- (1995): Upper Cretaceous Rudist and Stromatoporida Associations of Central Oman (Arabian Peninsula). – *Facies*, **32**: 198–202, 4 Abb., 3 Taf.; Erlangen.
- & STEUBER, T. (1997): Rudisten Erfolgreiche Siedler und Riffbauer der Kreide-Zeit. – **In**: STEININGER, F. & MARONDE, D. [Hrsg.]: *Städte unter Wasser – 2 Milliarden Jahre*. – *Kleine Senckenbergreihe*, **24**: 117–122, 5 Abb.; Frankfurt.
- SCOFFIN, T. P., BROWN, B. E., DUNNE, R. P. & LE-TISSIER, M. D.A. (1997): The controls on growth form of intertidal massive corals, Phuket, South Thailand. – *Palaios*, **12**/3: 237–248, 23 Abb.; Tulsa.
- SCOTT, R. W. (1979): Depositional model of Early Cretaceous coral-algal-rudist reefs, Arizona. – *Bull. Am. Ass. Petrol. Geol.*, **63**: 1108–1127, 13 Abb., 2 Taf.; Tulsa.
- (1984): Mesozoic biota and depositional systems of the Gulf of Mexico-Caribbean region. – *Geol. Ass. Canada Spec. Paper*, **27**: 49–64, 12 Abb.; Ottawa.
- (1986): Biogeographic influences on Early Cretaceous palaeocommunities, Western Interior. – *J. Paleont.*, **60**: 197–207; Tulsa.
- (1988): Early-Mid-Cretaceous Evolution in Tethyan Reef Communities and Sea Level. – *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, **72**/2: 246–246; Tulsa.
- (1990): Models and Stratigraphy of Mid-Cretaceous Reef Communities, Gulf of Mexico. – *Soc. Econ. Paleont. Mineral. Concepts Sed. Paleont.*, **2**: 102 S., 50 Abb., 3 Beil.; Tulsa.
- (1995): Global environmental controls on Cretaceous reefal ecosystems. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **119**/1–2: 187–199, 3 Abb.; Amsterdam.
- , FERNANDEZ-MENDIOLA, P.A., GILI, E. & SIMÓ, A. (1990): Persistence of Coral-Rudist Reefs into the Late Cretaceous. – *Palaios*, **5**: 98–110, 12 Abb.; Tulsa.
- SEGURA, M., CARENAS, B., GARCÍA-HIDALGO, J., GARCÍA, A., SORIA, N. & GIL, J. (1994): Correlación secuencial de los depósitos del Cenomanense inferior y medio del Sistema Central, Cordillera Ibérica y Catalánides. – *Cuad. Geol. Ibérica*, **18**: 217–240, 4 Abb.; Madrid.
- SEIGLIE, G. A. (1973): Pyritization in living foraminifers. – *J. Foraminiferal Res.*, **3**/1: 1–6, 2 Abb.; Lawrence.
- SEILACHER, A. (1984): Constructional morphology of bivalves: evolutionary pathways in primary versus secondary softbottom dwellers. – *Palaeontology*, **27**: 207–237, 12 Abb.; London.
- SEYFRIED, H. (1978): Der subbethische Jura von Murcia (SE-Spanien). – *Geol. Jb. B*, **29**/5: 3–201, 36 Abb., 8 Taf.; Hannover.
- SHEEHAN, P. M. (1985): Reefs are not so different – They follow the evolutionary pattern of level-bottom communities. – *Geology*, **13**: 46–49, 1 Abb.; Boulder.
- SKELTON, P. W. (1976): Functional morphology of the Hippuritidae. – *Lethaia*, **9**: 83–100, 9 Abb.; Oslo.
- (1978): The evolution of functional design in rudists (Hippuritacea) and its taxonomic implications. – *Phil. Trans. R. Soc. Lond., B*, **284**: 305–318, 17 Abb.; London.
- (1979a): Preserved ligament in a radiolitic rudist bivalve and its implication of mantle marginal feeding in the group. – *Paleobiology*, **5**(2): 90–106, 10 Abb.; Chicago.
- (1979b): Gregariousness and Proto-cooperation in Rudists (Bivalvia). – **In**: LARWOOD, G. & ROSEN, B. R. [Hrsg.]: *Biology and Systematics of Colonial Organisms*. – *Syst. Ass. Spec. Vol.*, **11**: 257–279, 4 Abb., 3 Taf.; London, New York [Academic Press].
- & GILI, E. (1991)[im Druck]: Palaeoecological classification of rudist morphotypes. – *1<sup>st</sup> Int. Conf. on Rudists*, *Serb. Geol. Soc. Spec. Publ.*, **2**: 71–86; Belgrad.
- , GILI, E., VICENS, E., & OBRADOR, A. (1995): The growth fabric of gregarious rudist elevators (hippuritids) in a Santonian carbonate platform in the southern Central Pyrenees. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **119**/1–2: 107–126, 13 Abb.; Amsterdam.
- , GILI, E., ROSEN, B. R. & VALLDEPERAS, F. X. (1997): Corals and rudists in the Late Cretaceous: a critique of the hypothesis of competitive displacement. – *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Geol.)*, **92**/1–4: 225–239, 7 Abb.; Madrid.

- SLADIĆ-TRIFUNOVIĆ, M. (1977): *Hippurites* from the Maestrichian sediments of eastern Serbia. – Geološki Anali balkanskoga Poluostrva (= Annales géologiques de la Péninsule balkanique), **41**: 257–268, 4 Abb., 5 Taf.; Belgrad.
- (1978): *Hippurites heritschi* and the Maestrichtian rudist horizons in the Senonian sediments at St. Bartholomä (Kainachbecken, Austria). – Geološki Anali balkanskoga Poluostrva (= Annales géologiques de la Péninsule balkanique), **42**: 421–445, 8 Abb., 7 Taf.; Belgrad.
- SLIŠKOVIĆ, T. (1964): *Hippurites (Vaccinites) ultimus* MILOVANOVIĆ du Maestrichien de Budo elj au sud de Vareš (Bosnie). – Geološki Zavod u Sarajevu, Geološki Glanik, **9**: 15–19, 2 Taf.; Sarajevo.
- SOLÉ DE PORTA, N., QUEROL, X., CABANES, R. & SALAS, R. (1994): Nuevas aportaciones a la palinología y paleoclimatología de la Formación Escucha (Albiense inferior-medio) en las Cubetas de Utrillas y Oliete. Cordillera Ibérica Oriental. – Cuad. Geol. Ibérica, **18**: 203–215, 5 Abb., 1 Tab.; Madrid.
- STANLEY, G. D. JR. (1988): The History of Early Mesozoic Reef Communities: A Three-Step Process. – *Palaios*, **3**/2: 170–183, 3 Abb.; Tulsa.
- STUEBER, T. (1995): Stable isotope sclerochronology of *Vaccinites cornuaccinum* (Hippuritidae) from Beotia (Greece). – Rev. Mexicana de Cienc. Geológicas, **12**/2: 307–314, 6 Abb., 1 Taf.; Mex. City.
- (1996): Stable isotope sclerochronology of late Cretaceous rudist bivalves. – In: REITNER, J., NEUWEILER, F. & GUNKEL, F. [Hrsg.]: Global and Regional Controls on Biogenic Sedimentation. I. Reef Evolution. Research Reports. – Göttinger Arb. Geol. Paläont., Sb 2: 199–202, 4 Abb., 1 Tab.; Göttingen.
- (1999): Isotopic and chemical intra-shell variations in low-Mg calcite of rudist bivalves (Mollusca: Hippuritacea) – disequilibrium fractionations and late Cretaceous seasonality – 19 Abb. [Im Druck].
- & LÖSER, H. (1996): Jurassic-Cretaceous Rudistes (Mollusca, Hippuritacea) – Bibliography 1758–1994. – Neue Paläont. Abhandl., **1**: 123 S.; Dresden.
- , YILMAZ, C. & LÖSER, H. (1998): Growth rates of early Campanian rudists in a siliciclastic-calcareous setting (Pontid Mts., North-Central Turkey). – *Geobios*, M. S. **22**: S. 385–401, 15 Abb.; Lyon.
- SWINBURNE, N. H. M., BILOTTE, M. & PAMOUKTCHIEV, A. (1992): The stratigraphy of the Campanian-Maastrichtian rudist beds of Bulgaria and a reassessment of the range of the genus *Pironaea*. – *Cretaceous Research*, **13**/2: 191–205, 7 Abb.; London.
- TOOMEY, D. F. [Hrsg.] (1981): European Fossil Reef Models. – Soc. Econ. Paleont. Mineral.; Spec. Publ. **30**: 546 S., 353 Abb, 24 Tab.; Tulsa.
- TOUCAS, A. (1903a): Etudes sur la classification et l'évolution des *Hippurites*, première partie. – Mém. Soc. géol. France, Paléontologie, **30**/11: 1–64, 96 Abb., 1 Tab., 7 Taf.; Paris.
- (1903b): Sur un nouveau groupe d'*Hippurites*, établi dans la section des *Vaccinites*. – Bull. Soc. géol. France, **4**/3: 137–138; Paris.
- (1904): Etudes sur la classification et l'évolution des *Hippurites*, deuxième partie. – Mém. Soc. géol. France, Paléontologie, **30**/12: 65–128, Abb. 97–175, Taf. 8–17; Paris.
- (1907): Etudes sur la classification et l'évolution des radiolites: *Agria* & *Praeradiolites*. – Mém. Soc. géol. France, Paléontologie, **36**/14: 1–46, 20 Abb., 8 Taf.; Paris.
- TUCKER, J. & WRIGHT, V. P. (1990): Carbonate Sedimentology. – 482 S., 402 Abb.; London [Blackwell].
- TURNŠEK, D. (1997): Mesozoic Corals of Slovenia. – *Zbirka ZRC*, **16**: 512 S., 31 Abb., 211 Taf.; Ljubljana.
- TZANKOV, V. (1965): *Mitrocaprina bulgarica* n. sp. du Maestrichien de la bulgarie du Sud-Ouest. – Annuaire de l'Université de Sofia, Faculté de Géologie et Géographie, Livre 1, Géologie, **58**: 13–19, 9 Taf.; Sofija.
- VICENS, E. (1984): Los yacimientos con Rudistas del Cretácico superior del Alt Empordà. – Publ. Geol., Univ. Auton. Barcelona, **19**: 85 S., Taf. 1–14; Barcelona.
- (1994): Estudio de la fauna de rudistas (Hippuritidae y Radiolitidae) de los materiales cretácicos del Pirineo oriental: implicaciones bioestratigráficas. – Publ. Geol., Univ. Auton. Barcelona (Thesis doctoral): 255 S., 189 Abb., 72 Taf.; Barcelona. [Mikrofiche].
- VIDAL, A. (1980): Los Scleractinia de Collades de Bastus (Con.-Sant., Prepirineo de la Provincia de Lerida). – Publ. Geol., Univ. Auton. Barcelona, **11**: 95 S., 32 Abb. 12 Taf.; Barcelona.
- VILAS, L., MAS, R., GARCÍA, A., ARIAS, C., ALONSO, A., MENDELEZ, N. & RINCÓN, R. (1982 a): Iberica Suroccidental. – In: „El Cretácico de España“. – Univ. Complutense Madrid: 457–513, 11 Abb.; Madrid.
- , ARIAS, C., ELIZAGA, E., GARCIA DE DOMINGO, A. & LOPEZ OLMEDO, F. (1982 b): Consideraciones sobre el Cretácico inferior de la zona de Jumilla-Yecla. – Cuad. Geol. Ibérica, **8**: 635–649, 3 Abb.; Madrid.
- , MASSE, J. P., & ARIAS, C. (1995): *Orbitolina* episodes in carbonate platform evolution: the early Aptian model from SE Spain. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **119**/1–2: 35–45, 8 Abb.; Amsterdam.
- VOGEL, K. (1975): Endosymbiotic Algae in Rudists? – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **17**: 327–332, 3 Taf.; Amsterdam.

- WARME, J. E. (1977): Carbonate borers – their role in reef ecology and preservation. – **In:** FROST, S. H., WEISS, M. P. & SAUNDERS, J. B. [Hrsg.]: Reefs and related carbonates – ecology and sedimentology. – Amer. Ass. Petrol. Geol., Studies in Geology, **4**: 261–279, 6 Abb.; Tulsa.
- WHEELER, C. W. & AHARON, P. (1991): Mid-oceanic carbonate platforms as oceanic dipsticks: examples from the Pacific. – Coral Reefs, **10/2**: 101–114, 10 Abb.; Berlin.
- WIJSMAN-BEST, M. (1974): Habitat-induced modification of reef corals (Faviidae) and its consequences for taxonomy. – Proc. 2<sup>nd</sup> Int. Coral Reef Symp., Brisbane, 2, Great Barrier Reef Committee: 217–228; Brisbane.
- WILSON, J. L. (1974): Characteristics of carbonate platform margins. – Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol., **58/5**: 810–824, 6 Abb.; Tulsa.
- (1975): Carbonate Facies in Geologic History. – 471 S., 183 Abb., 30 Taf.; Berlin [Springer].
- WILSON, P. A. & OPDYKE, B. N. (1996): Equatorial sea-surface temperatures for the Maastrichtian revealed through remarkable preservation of metastable carbonate. – Geology, **24/6**: 555–558; Boulder.
- WILSON, W. B. (1950): Reef definition. – Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol., **34/2**: 181–181; Tulsa.
- WILSON, W. F. (1986): The Stuart City reef: problems with stratigraphic nomenclature and exploration. – **In:** STAPP, W. L. [Hrsg.]: Contributions to the geology of South Texas: 422–422; San Antonio [Geol. Soc. South Texas].
- WOOD, R. (1993): Nutrients, Predation and the History of Reef-Building. – Palaios, **8/6**: 526–543, 3 Abb., 2 Taf.; Tulsa.
- (1995): The Changing Biology of Reef-building. – Palaios, **10/6**: 517–529, 5 Abb., 2 Tab.; Tulsa.
- (1999): Reef Evolution. – 414 S., 216 Abb.; Oxford.
- WOODWARD, S. P. (1855): On the structure and affinities of the Hippuritidae. – Quarterly Journal of the Geological Society of London, **11**: 40–61, 30 Abb., 3 Taf.; London.
- WRAY, J. L. (1977): Calcareous Algae. – Developments in Paleontology and Stratigraphy, **4**: 185 S., 170 Abb., 8 Taf.; Amsterdam [Elsevier].

Tafeln 1–17

## Tafeln 1–4: Rudisten-Mudsticker-Assoziation (D1)

## Tafel 1

- Abb. 1: Blick von Puntal de la Paella nach Süden auf die hangparallel fallende Einheit des Mudsticker-Horizontes.  
 Abb. 2: Straßenanschnitt des Mudsticker-Horizontes (Puntal de la Paella).  
 Abb. 3: Aufblick auf eine angewitterte Horizontalfäche der Mudsticker-Einheit.  
 Abb. 4: Detailaufnahme von Abb. 3, Massenhaft auftretende Einzelindividuen von *Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS). Pfeil markiert einen Vertreter von *Hippurites* sp. ex gr. *canaliculatus*.  
 Abb. 5: Vertikalansicht des Horizontes nahe der Hangendgrenze.  
 Abb. 6: Top der Mudstickereinheit, Pfeile markieren Paläo-Karst, dessen Hohlräume mit roten Sandsteinen verfüllt sind.  
 Abb. 7: Schrägschichtete, quarzreiche Arenite im Hangenden des Mudsticker-Horizontes (Einheit 186).

## Tafel 2

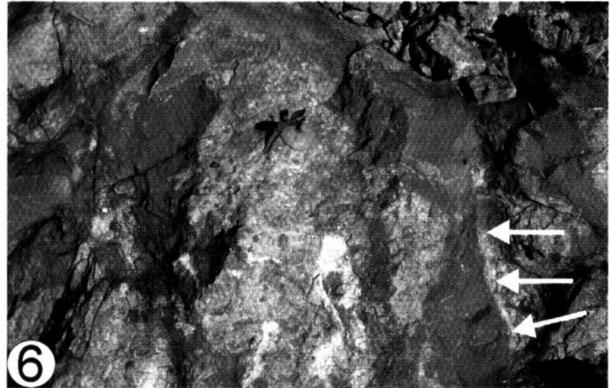
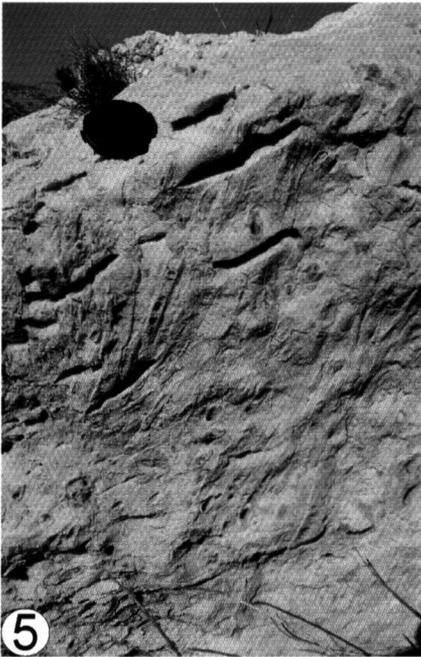
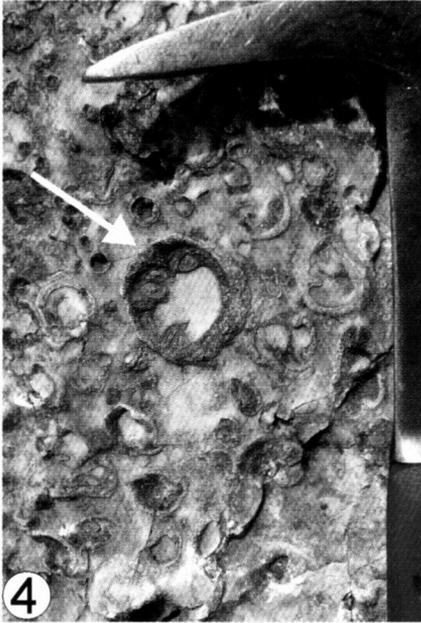
- Abb. 1: Feinlaminiertes Wackestone-Packstone mit Schrägschichtungen [185].  
 Abb. 2: Unmittelbare Basis des Mudsticker-Horizontes: Floatstone, mit Radiolitidae-Schutt, div. benthische Foraminiferen, Miliolidae, *Cuneolina* sp. (Pfeil) [188].  
 Abb. 3: Profilbasis, Grainstone mit coarsening upward Gefüge. Im oberen Bild Drittel feinerklastische Schüttung mit hohem Quarzanteil. Zahlreiche, abgerollte Exemplare von *Orbitoides* sp. [178].  
 Abb. 4: *Lepidorbitoides minor* (DOUVILLÉ) [181].  
 Abb. 5: Wackestone, massenhaft auftretenden Miliolidae (> 90%), wie *Quinqueloculina* sp. und *Idalina antiqua* (D'ORBIGNY). Vereinzelt treten biserial Foraminiferen wie *Textularia* sp. auf [179].  
 Abb. 6: Top des Mudsticker-Horizontes: Ausgespültes und umgestürztes Individuum von *Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS), bimodal geopetal verfüllt (Pfeil und Punktlinie). Sedimentaufarbeitung beginnt [414].  
 Abb. 7: Hangendeinheit des Mudsticker-Horizontes: Rudstone, Hippuritidae-Schalenschutt. Sedimentaufarbeitung bereits weit fortgeschritten [187].  
 Abb. 8: Wackestone- Rudstone, quarzreich (15%), *Lepidorbitoides* sp., *Orbitoides* sp. [181].

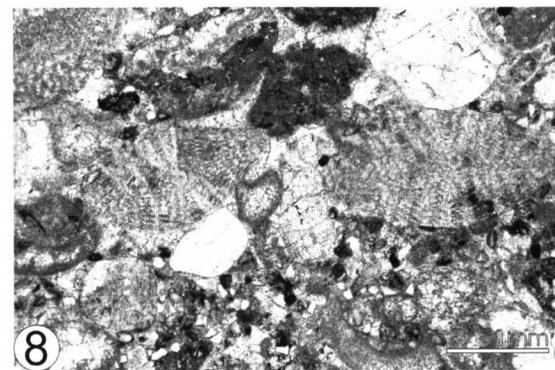
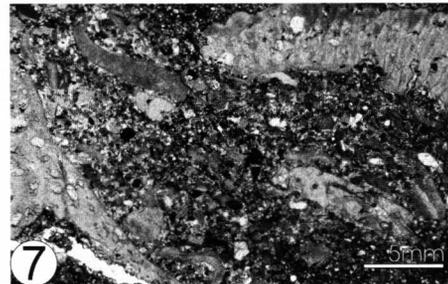
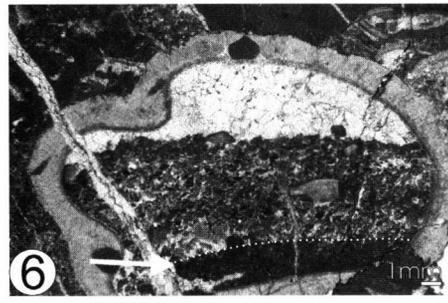
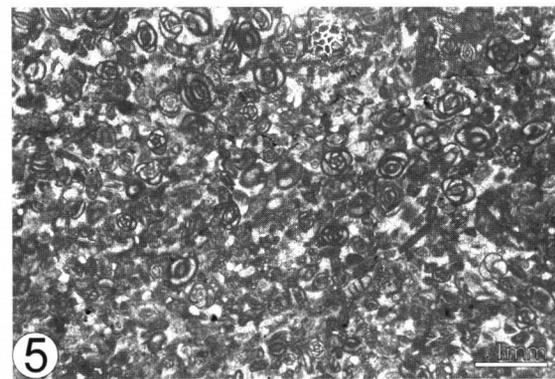
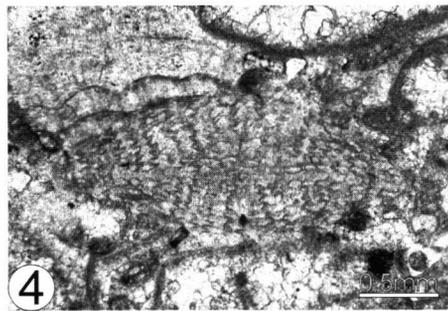
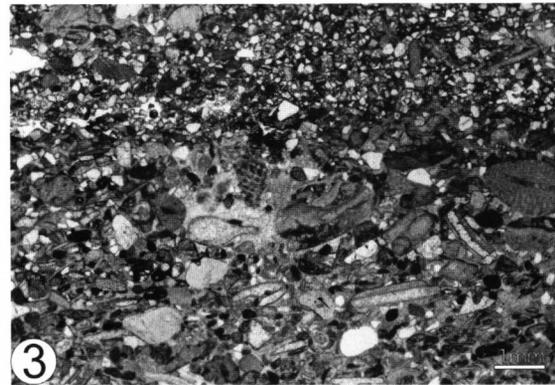
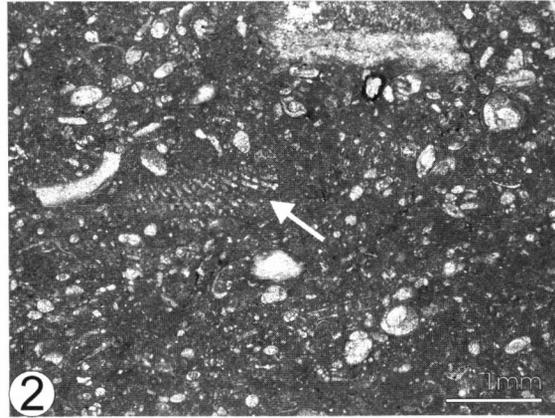
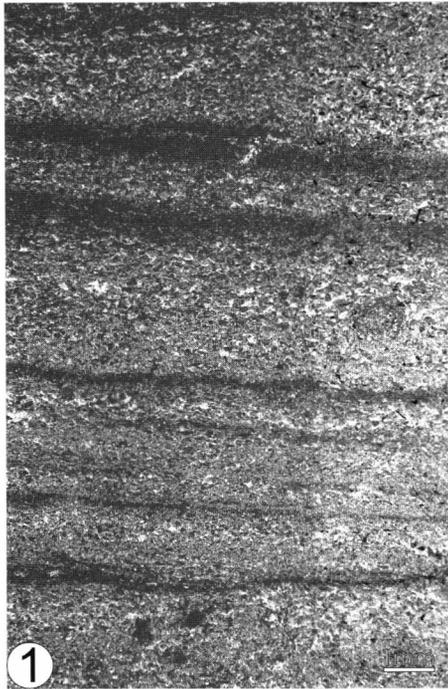
## Tafel 3

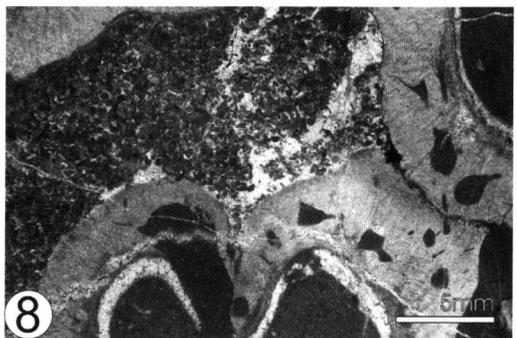
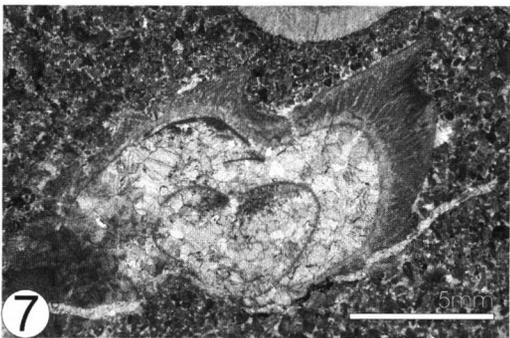
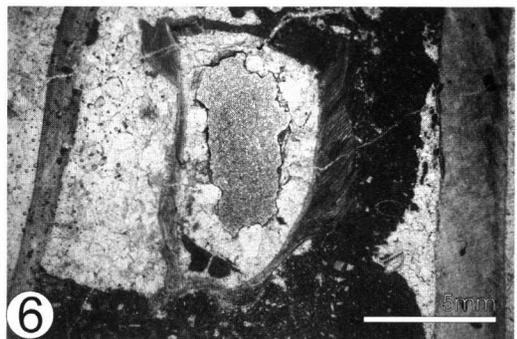
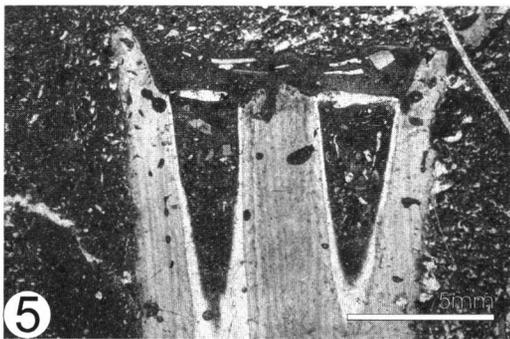
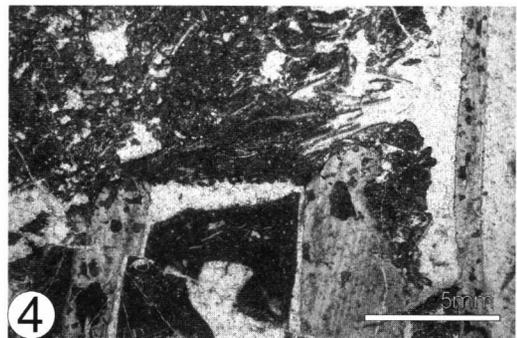
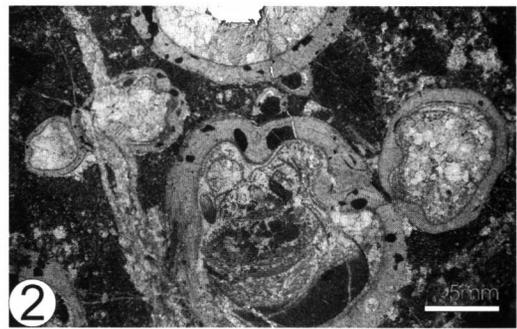
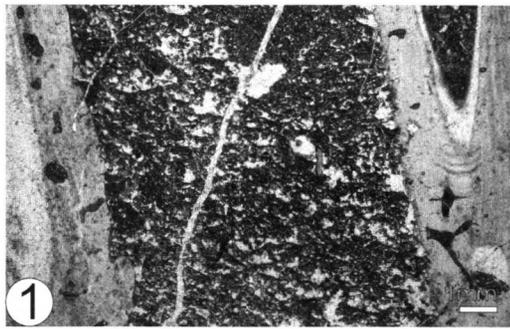
- Abb. 1: Vertikalschnitt durch Mudsticker-Horizont. Linke, rechte Bildseite: Anschnitte von *Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS), von Clinoidae angebohrt. Beachte hohen Anteil an primärem Hohlraum im Sediment zwischen den Rudisten [182].  
 Abb. 2: Horizontalschnitt durch Mudsticker-Horizont. Verschiedene ontogenetische Stadien von *H. lapeirousei* auf einer Zeitscheibe [183].  
 Abb. 3: Vertikalschnitt durch Mudsticker-Horizont. *H. lapeirousei*, linkes Exemplar tangential angeschnitten, rechtes Exemplar longitudinal geschnitten, Tabulae sichtbar [182].  
 Abb. 4: Kommissurbereich von *H. lapeirousei*, stark angebohrt. Kleinräumige Schrägschüttungen von li. oben. [182].  
 Abb. 5: Kommissurbereich von *H. lapeirousei* (Tangentialschnitt), stark angebohrt, linke Klappe nur in Relikten erhalten [182].  
 Abb. 6: Longitudinalschnitt eines wahrscheinlich juvenilen Exemplars von *Radiolites* sp. [182].  
 Abb. 7: Oberster Bereich des Mudsticker-Horizontes: Obliquier Anschnitt von ?*Biradiolites* sp. [414].  
 Abb. 8: Horizontalschnitt durch oberen Bereich des Mudsticker-Horizont. *H. lapeirousei* noch *in situ*. Zwickelsediment bereits etwas grobkörniger (höherenergetischer) [414].

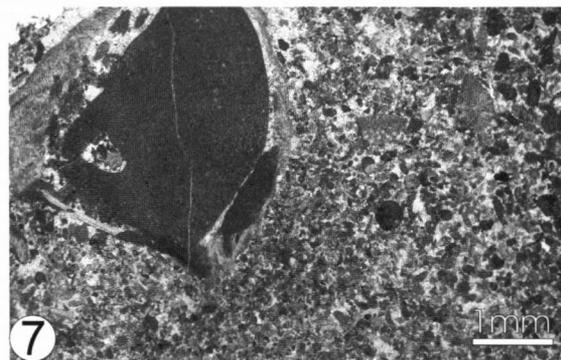
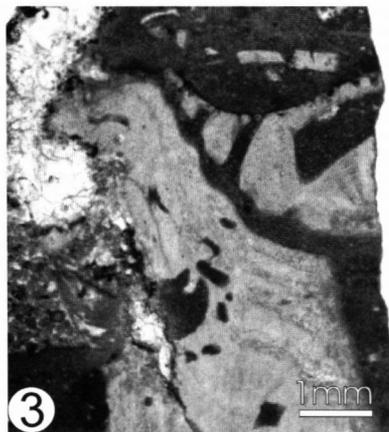
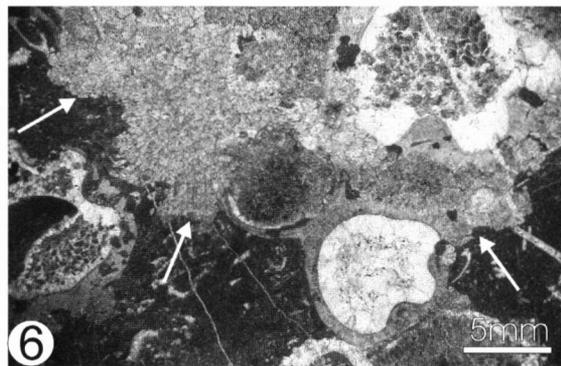
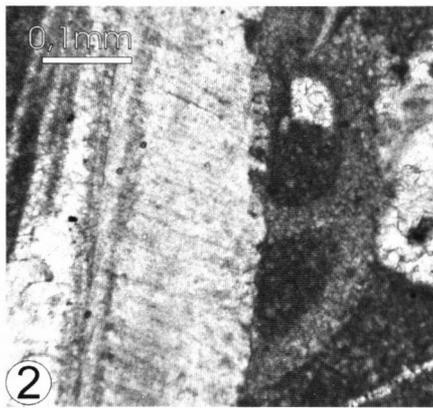
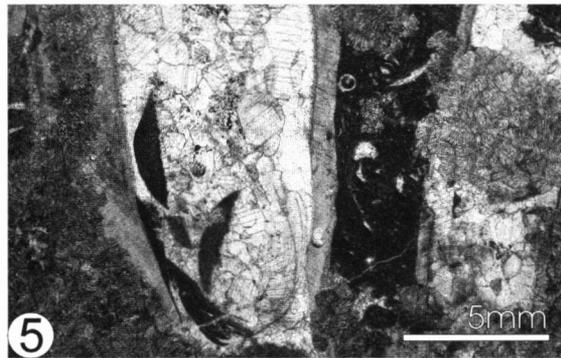
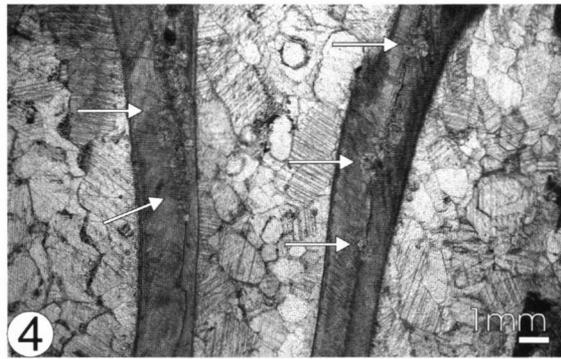
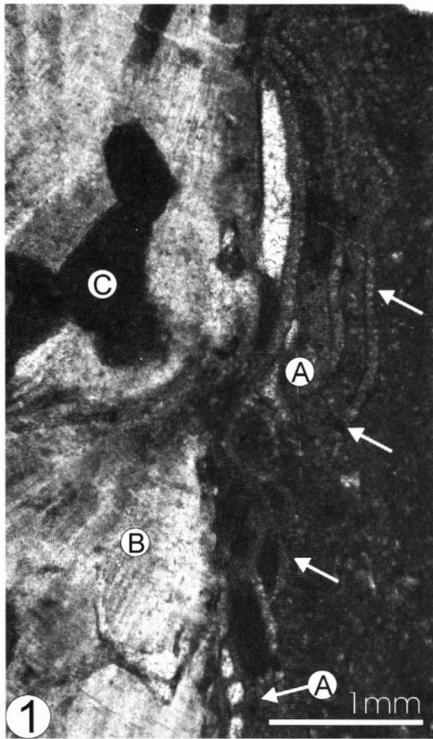
## Tafel 4

- Abb. 1: Oberster Bereich des Mudsticker-Horizontes: Eine coscinophragmatide Foraminifere (A) inkrustiert die Schale (B) von *H. lapeirousei*, die von Clinoidae angebohrt ist (C) [182].  
 Abb. 2: Detail aus Abb. 1: Foraminiferenkammern sind geopetal verfüllt [182].  
 Abb. 3: Tangentialschnitt durch beide Klappen von *H. lapeirousei* [413].  
 Abb. 4: Nahtstellen zwischen drei Individuen von *H. lapeirousei*: Helle Bereiche: Innere (aragonitische) Schale, sekundär zu kalzitischem Blockzement umgewandelt. Dunkle Bereiche: Äußere (niedrig-Mg Kalzit) Schale, an den Kontaktbereichen beginnen *Microcodium* Kristalle zu wachsen (Pfeile) [412].  
 Abb. 5: Vertikalschnitt, weite Bereiche sind durch *Microcodium* rekristallisiert [412].  
 Abb. 6: Horizontalschnitt, weite Bereiche sind von li. oben durch *Microcodium* rekristallisiert (Pfeile); im rekristallisierten Bereich ist *H. lapeirousei* nur noch schwer zu erkennen [412].  
 Abb. 7: Oberster Mudsticker-Horizont Bereich: Rudistenschutt, höherenergetischer Aufarbeitungsbereich. Das Originalsediment ist in den Hohlräumen noch erhalten [414].









## Tafeln 5–7: Korallen-Rudisten-Assoziation (D2)

## Tafel 5

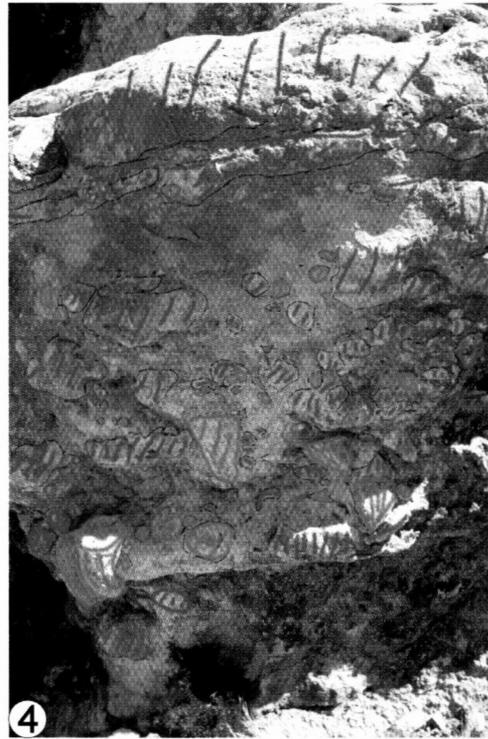
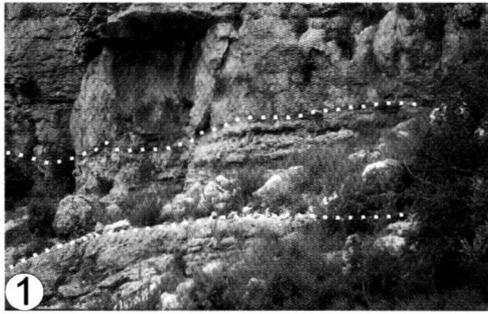
- Abb. 1: Übersichtsaufnahme des Biostromes unmittelbar unterhalb des Steinbruches „Nicolasa Quarry“. Abstand der Punktklinien ca. 4 m.
- Abb. 2: Nahaufnahme des Biostromes. Beachte die zahlreichen Überkrustungen der Rudisten durch Korallenkolonien. Hammer als Maßstab.
- Abb. 3: Drei Kolonien von *Meandroria* sp. Blick auf den basalen Teil des Biostromes.
- Abb. 4: Kartierung von ca. 1m<sup>2</sup> eines sedimentreichen Teilbereiches des Biostromes unmittelbar unterhalb des Steinbruches „Nicolasa Quarry“. Rote Farbe: Korallen, Grüne Farbe: Rudisten. Die Einfärbung wurde nachträglich am Bild verstärkt. Im Gelände wurden wasserlösliche Farben verwendet.
- Abb. 5: Übersicht über einen sedimentäreren Teilbereich des Biostromes. Ausbiß am Gegenhang des Steinbruches. Unteres Bildviertel: Korallenbasis aus *Meandroria* sp. Hammer als Maßstab.
- Abb. 6: Sedimentreicher Teilbereich des Biostromes unmittelbar unterhalb des Steinbruches, überwiegend hemisphaeroidale Korallen-Morphotypen. Am oberen Bildrand wieder plattige Morphotypen. Person als Maßstab.
- Abb. 7: Schräggeschichtete Sandsteine des Hangenden. Hammerkopflänge ist 15 cm.

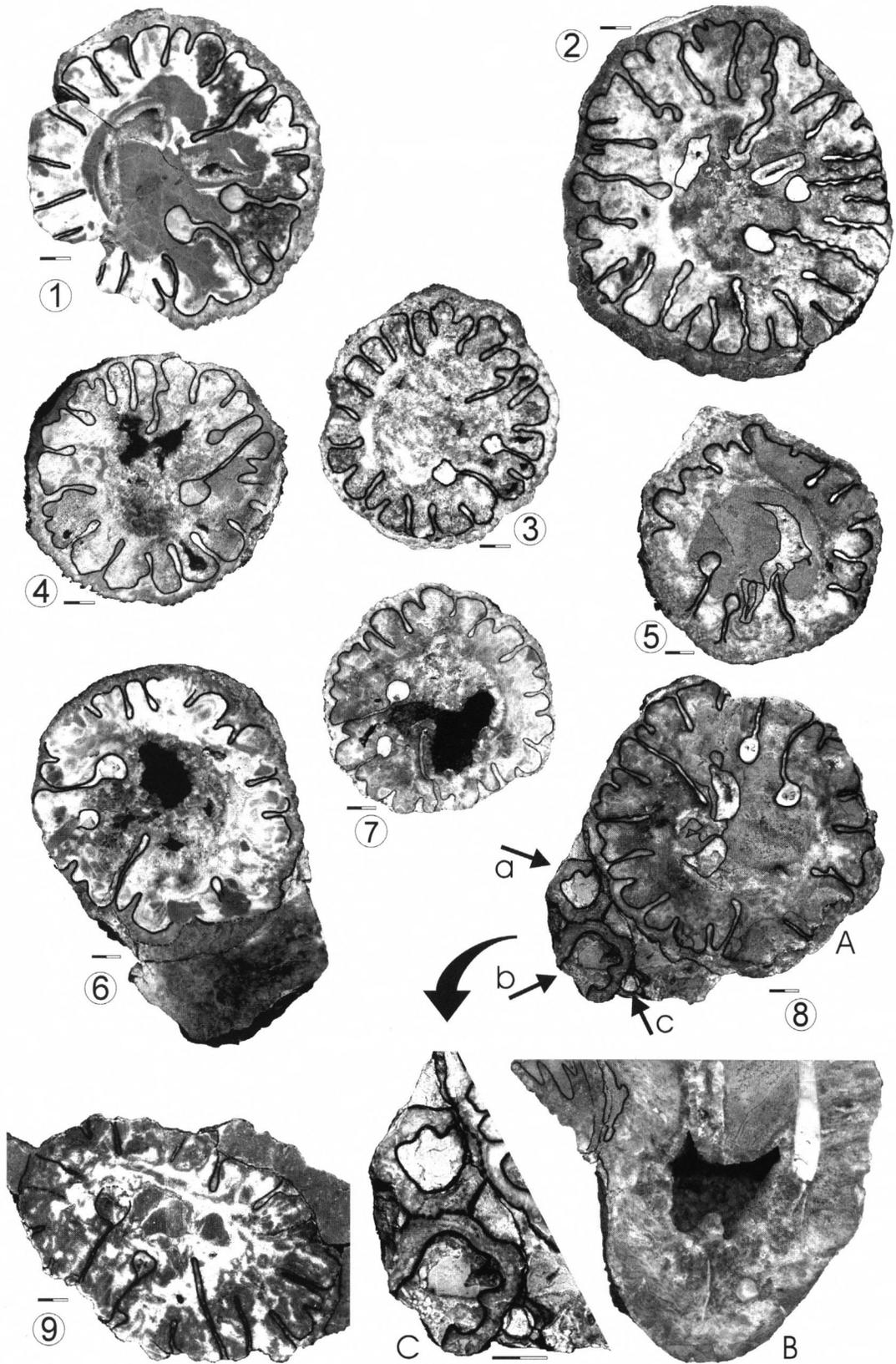
## Tafel 6 (Alle Maßbalken 1 cm)

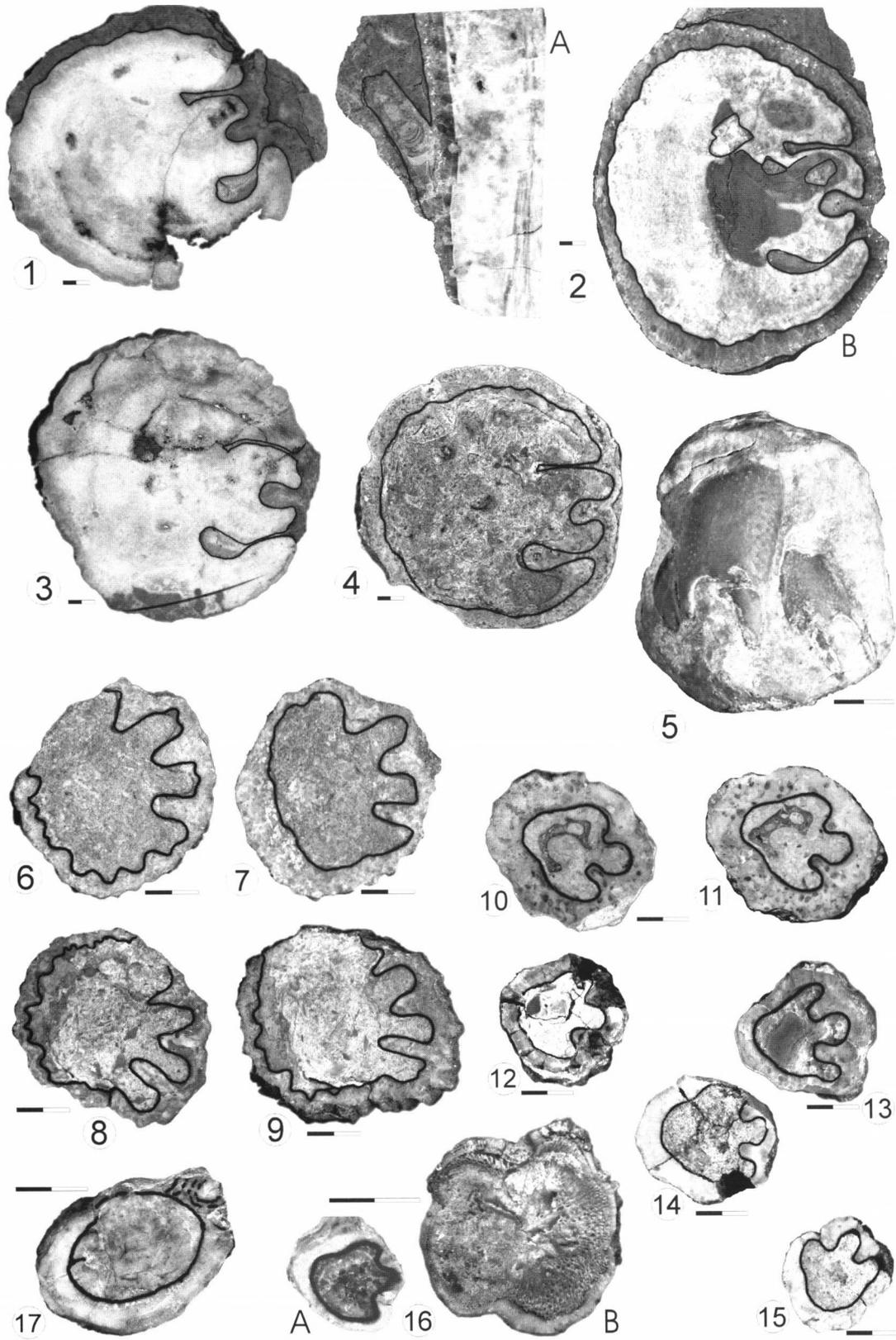
- Abb. 1: *Pironaea milovanovici* KÜHN [437].
- Abb. 2: *Pironaea milovanovici* KÜHN [220].
- Abb. 3: *Pironaea milovanovici* KÜHN [438].
- Abb. 4: *Pironaea milovanovici* KÜHN [170].
- Abb. 5: *Pironaea milovanovici* KÜHN [145].
- Abb. 6: *Pironaea milovanovici* KÜHN [142], bewachsen von einer Korallenkolonie (*Thamnoseris* sp.).
- Abb. 7: *Pironaea milovanovici* KÜHN [141].
- Abb. 8: *Pironaea milovanovici* KÜHN, bewachsen von *Hippuritella lapeirousei* (a,b) und *Praeradiolites* sp. (c) (siehe vergrößerte Ansicht 8C). Abb. 8B: Longitudinalschnitt [166].
- Abb. 9: *Pironaea milovanovici* KÜHN. Liegende *Pironaea*-Fauna des ersten biokonstruktiven Horizontes in D2, Profilmeter 10. (Vgl. Kap. 2.2) [198].

## Tafel 7 (Alle Maßbalken 1 cm)

- Abb. 1: *Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ) [239].
- Abb. 2: *Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ), (A) Longitudinalschnitt mit angewachsener *Hippuritella*; (B) Horizontalschnitt [221].
- Abb. 3: *Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ) [222].
- Abb. 4: *Vaccinites* sp. [168].
- Abb. 5: Scheren einer dekapoden Krebses, (Original in Privatsammlung Sr. Buena-Biosca, Mogente) [238] Abguß.
- Abb. 6: *Vaccinites loftusi* (WOODWARD) [134].
- Abb. 7: *Vaccinites loftusi* (WOODWARD) [134].
- Abb. 8: *Vaccinites loftusi* (WOODWARD) [133].
- Abb. 9: *Vaccinites loftusi* (WOODWARD) [133].
- Abb. 10: *Hippurites colliciatius* WOODWARD [420].
- Abb. 11: *Hippurites colliciatius* WOODWARD [420].
- Abb. 12: *Hippurites colliciatius* WOODWARD [423].
- Abb. 13: *Hippurites colliciatius* WOODWARD [416].
- Abb. 14: *Hippurites colliciatius* WOODWARD [421].
- Abb. 15: *Hippurites colliciatius* WOODWARD [422].
- Abb. 16: *Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS) [132]. A: Horizontalschnitt, B: Deckelklappe.
- Abb. 17: *Praeradiolites* cf. *subtoucasi* TOUCAS [415].







### Tafeln 8–11: Korallen-Rudisten-Assoziation (D2)

K = Koralle, P = *Pironaea*, V. = *Vaccinites*. Hammer als Maßstab.

#### Tafel 8 (Alle Maßbalken 1 cm)

- Abb. 1: *Pironaea milovanovici* (KÜHN) [166], bewachsen von *Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS) und *Praeradiolites* sp.  
 Abb. 2: *Hippuritella lapeirousei* (GOLDFUSS).  
 Abb. 3: *Vaccinites ultimus* (MILOVANOVIĆ) [239], Durch die abgelöste äußere Schalenlage deren gewellte Innenfläche sichtbar.  
 Abb. 4: *Vaccinites loftusi* (WOODWARD) [133].  
 Abb. 5: *Vaccinites loftusi* (WOODWARD) [134].  
 Abb. 6: *Pironaea milovanovici* (KÜHN) [169].  
 Abb. 7: *Pironaea milovanovici* (KÜHN) [145], extrem rasches einseitiges Breitenwachstum, eventuell durch Korallenbewuchs an dieser Stelle bedingt.  
 Abb. 8: *Actinacis martiniana* d'ORBIGNY, Morphotyp für niedrige Sedimentationsrate [135].  
 Abb. 9: *Actinacis martiniana* d'ORBIGNY, Morphotyp für hohe Sedimentationsrate [147].

#### Tafel 9

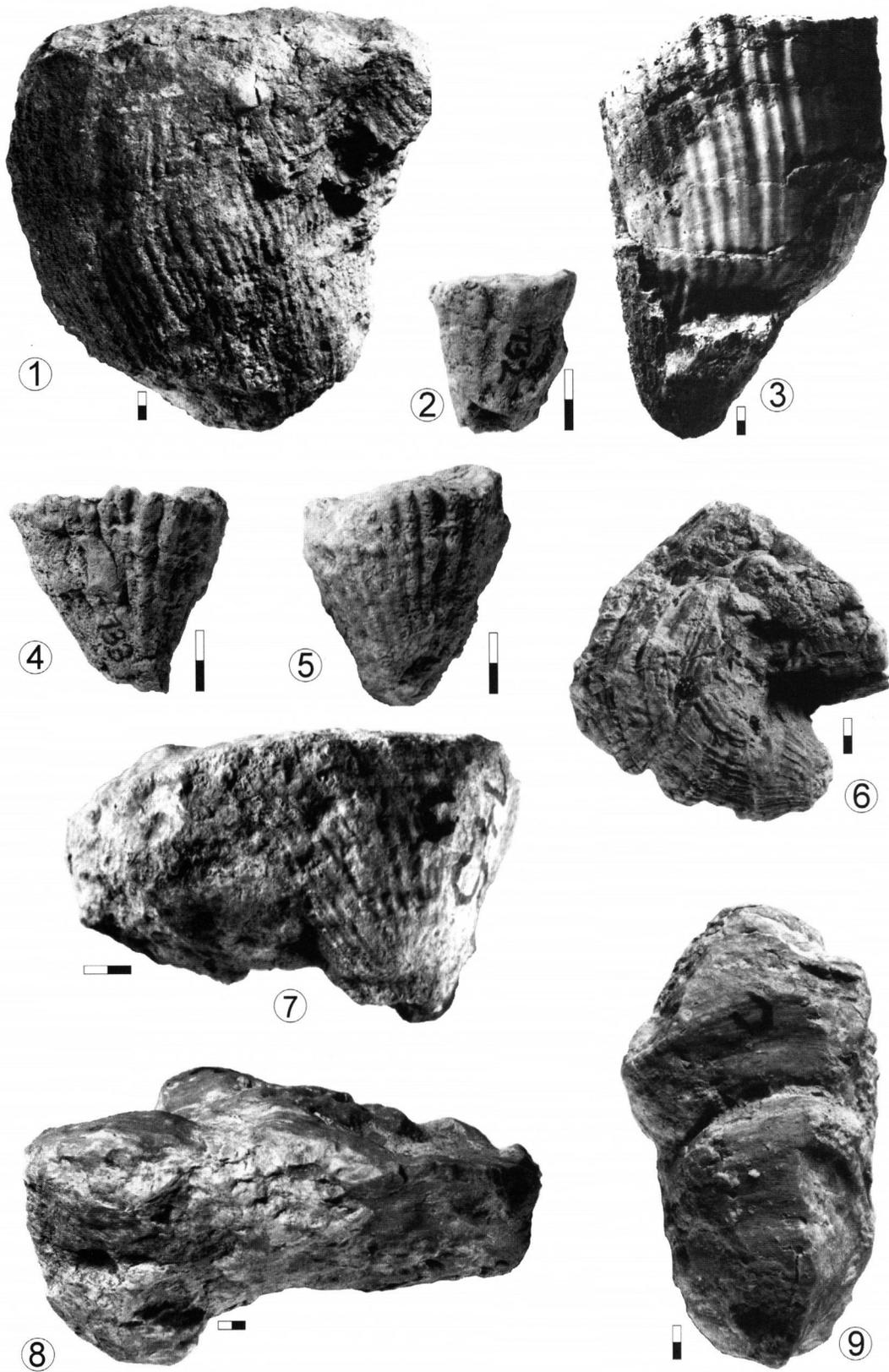
- Abb. 1: Kompletter Überwuchs von *Pironaea* durch Korallenkolonie (*Actinacis*). Biostrom unmittelbar unterhalb des Steinbruches „Nicolasa Quarry“.  
 Abb. 2: Koralle *Microsolena* [439] siedelt lateral auf *Pironaea* [149], zementiert dabei auch den Kommissurbereich des Rudisten. Biostrom unmittelbar unterhalb des Steinbruches.  
 Abb. 3: *Pironaea* und *Vaccinites*, überkrustet von Korallenkolonien.  
 Abb. 4, Abb. 7: Übersichtsaufnahmen der Korallen-Rudisten Assoziation. Beachte komplexe Überkrustungen von Korallen über Rudisten. Biostrom unmittelbar unterhalb des Steinbruches.  
 Abb. 5: Ausbiß am Gegenhang des Steinbruches, Übersichtsaufnahmen der Korallen-Rudisten Assoziation. Beachte komplexe Überkrustungen von Korallen über Rudisten.  
 Abb. 6: Korallendominierte Assoziation an Biostrombasis. (Weitere Erläuterungen Kap. 3.2.5). Biostrom unmittelbar unterhalb des Steinbruches.

#### Tafel 10 (Alle Maßbalken 1 cm)

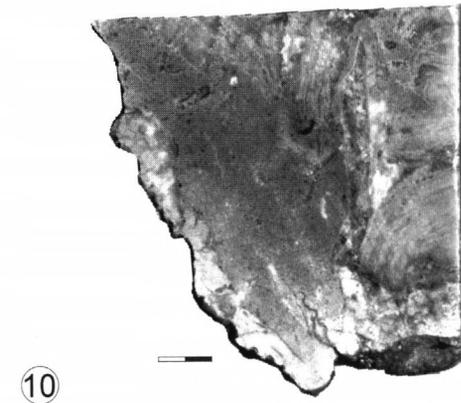
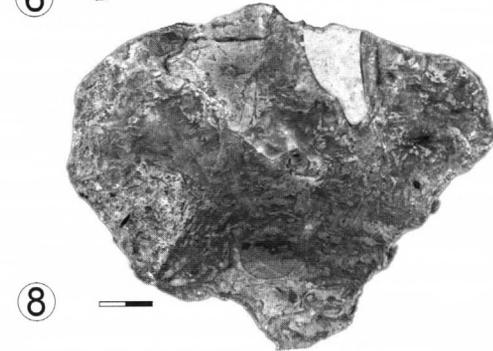
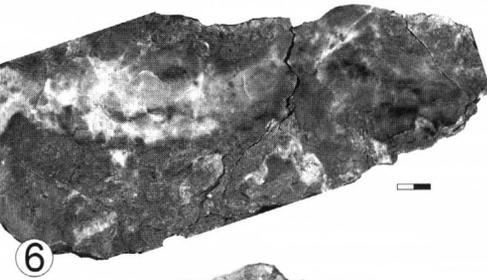
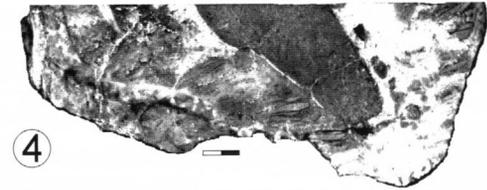
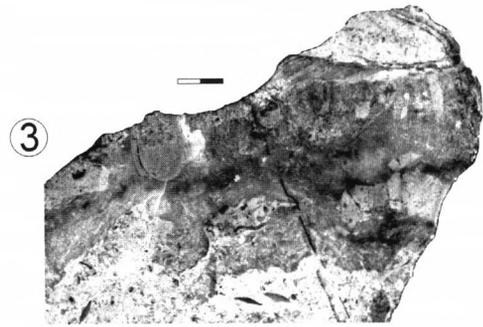
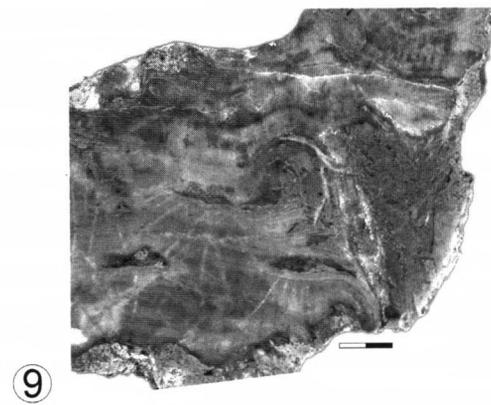
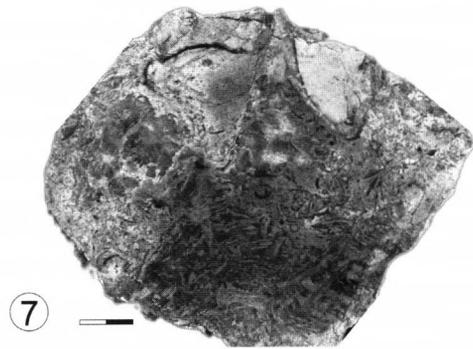
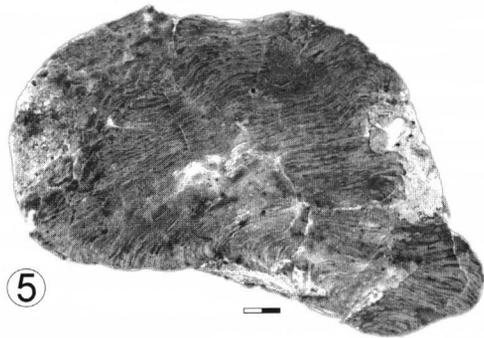
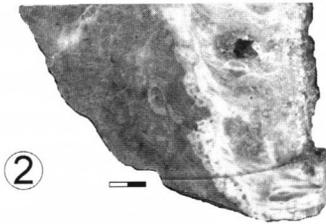
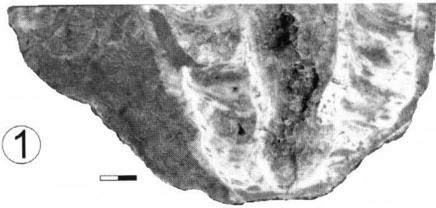
- Abb. 1: *Actinaraea* sp. auf *Pironaea milovanovici* KÜHN [142] (vgl. Text-Abb. 27).  
 Abb. 2: *Actinaraea* sp. auf *Pironaea milovanovici* KÜHN [142], *Radiolites* sp. eingewachsen (vgl. Text-Abb. 27).  
 Abb. 3: Radiolitide liegt auf *Astraeofungia* sp. Korallenkolonie ist angebohrt durch eine lithophage Bivalve. [119] (vgl. Text-Abb. 27).  
 Abb. 4: *Actinacis* sp. auf *Pironaea milovanovici* KÜHN [145] (vgl. Text-Abb. 28).  
 Abb. 5: *Actinacis* sp. auf *Hippurites* sp. [196] (vgl. Text-Abb. 27).  
 Abb. 6: *Actinacis* sp. auf *Hippurites* sp. [219] (vgl. Text-Abb. 27).  
 Abb. 7: *Vaccinites* sp., *Hippurites* sp. auf *Agathelia asperella* REUSS [203] (vgl. Text-Abb. 28).  
 Abb. 8: *Vaccinites* sp. auf *Agathelia asperella* REUSS [203] (vgl. Text-Abb. 28).  
 Abb. 9: *Microsolena* sp. auf *Vaccinites* sp. [199] (vgl. Text-Abb. 28).  
 Abb. 10: *Microsolena* sp. auf *Vaccinites* sp. [199] (vgl. Text-Abb. 28).

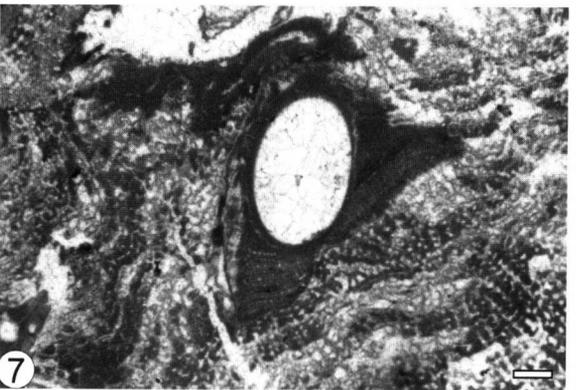
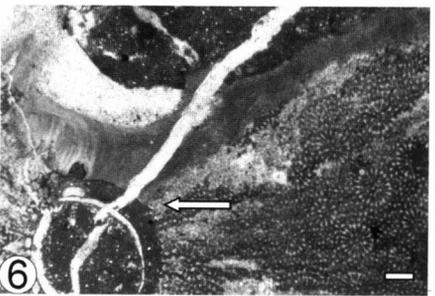
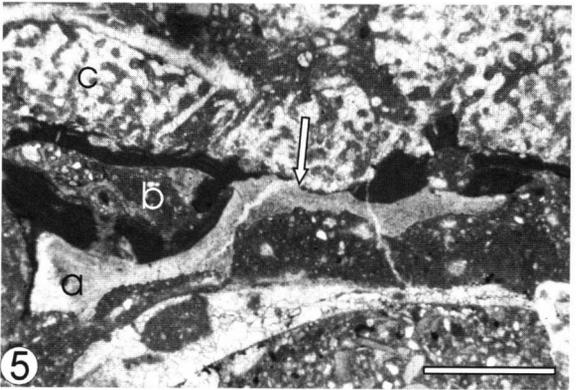
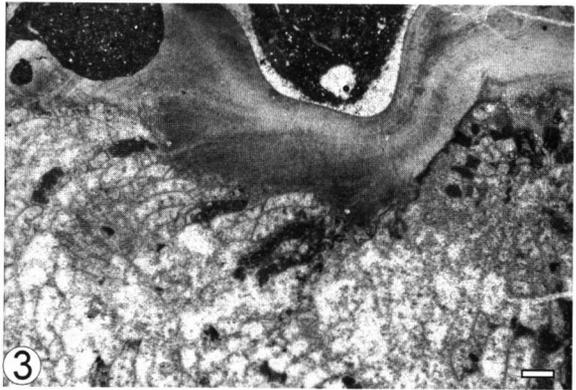
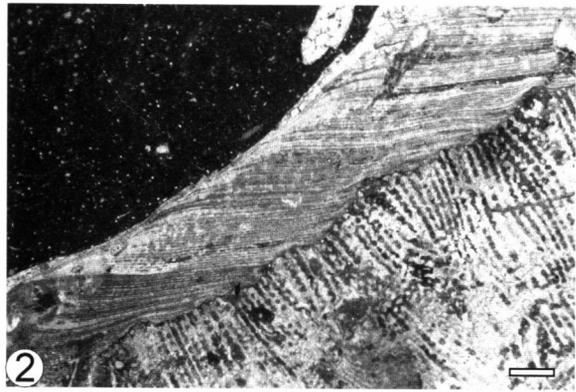
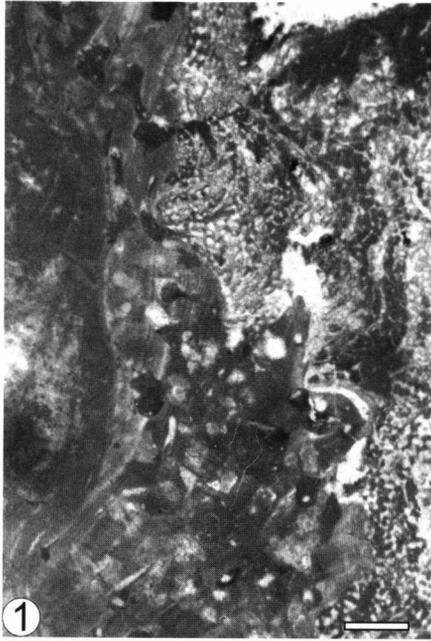
#### Tafel 11 (Alle Maßbalken 1 mm)

- Abb. 1: Wachstumsstörung bei *Pironaea milovanovici* KÜHN am Kontakt mit *Actinaraea* sp. Longitudinalschnitt [142].  
 Abb. 2: *Radiolites* sp. auf *Astraeofungia* sp. *In vivo* Kontaktfläche. [119].  
 Abb. 3: *Vaccinites* sp. an *Agathelia* sp. Horizontalschnitt. Eventuell *in vivo* Kontakt, kein Sediment oder Inkrustierer zwischen der Kontaktfläche vorhanden, aber auch keine Interaktionen nachweisbar. [121].  
 Abb. 4: *Astraeofungia* sp. an *Pironaea milovanovici* KÜHN. Koralle überwuchs beide Klappen des Rudisten. Wegen Drucklösungsfront (Pfeile) leider keine Aussagen zu evtl. Interaktionen möglich [149][439].  
 Abb. 5: Stark angebohrter Rudist (a) in Kontakt mit *Actinacis* sp. (c). Verbleibende Hohlräume zwischen den Organismen (b) wurden von *Sporolithon* sp. inkrustiert. [138].  
 Abb. 6: *Hippurites* sp. an *Actinacis martiniana* d'ORBIGNY. Eine lithophage Bivalve (Pfeil) bohrt beide Organismen an [147].  
 Abb. 7: Serpulider Wurm, eingewachsen in *Actinaraea* sp. [142].









## Tafeln 12–15: Korallen-Rudisten-Assoziation (D2)

## Tafel 12 (Alle Maßbalken 1 mm)

- Abb. 1: Longitudinalschnitt von *Vaccinites* sp. an *Microsolena* sp. Der Rudist bildet zu einem bestimmten Zeitpunkt an der Kontaktfläche einen kleinen Wulst aus (Pfeil) [199].
- Abb. 2: Wie Abb. 1, anderer Kontaktpunkt. Der Rudist ist stark angebohrt (b) der Wulst über die Koralle (a) ist von einer placopsiliniden Foraminifere (c) besiedelt [199].
- Abb. 3: Stark ausgeprägter Kontaktwulst von *Vaccinites* sp. am Kontakt zu *Microsolena* sp. [199].
- Abb. 4: Faziesschliff der liegenden *Pironaea*-Fauna des ersten biokonstruktiven Horizontes in D2, Profilmeter 10. (Vgl. Kap. 2.2). Liegende *Pironaea* sp. (a) mit angebohrtem Pseudopfeiler (Pfeil), darauf *coarsening upward* Entwicklung im Sediment (b), welches schließlich von inkrustierender Korallenkolonie (c) (*Microsolena* sp.) stabilisiert wird. [108].

## Tafel 13 (Alle Maßbalken 1 mm)

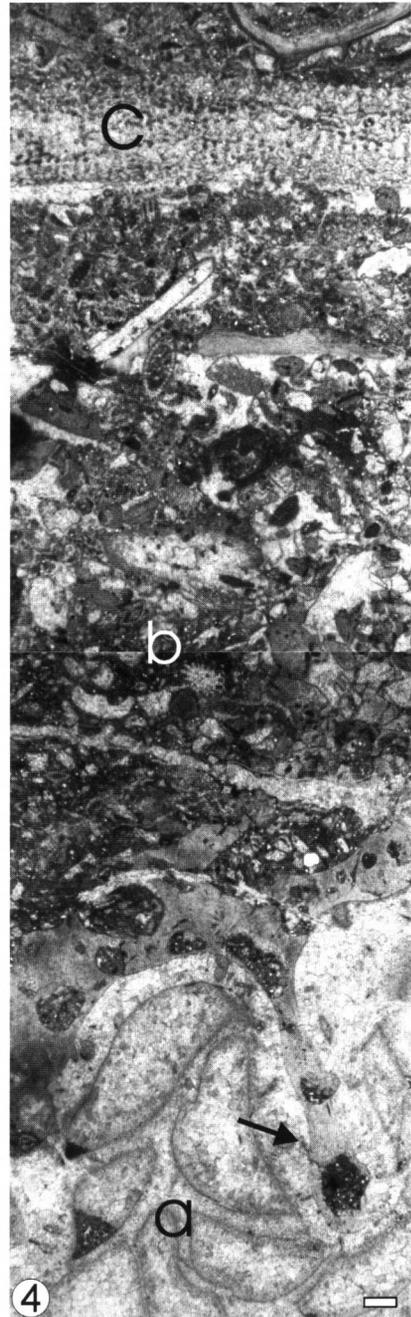
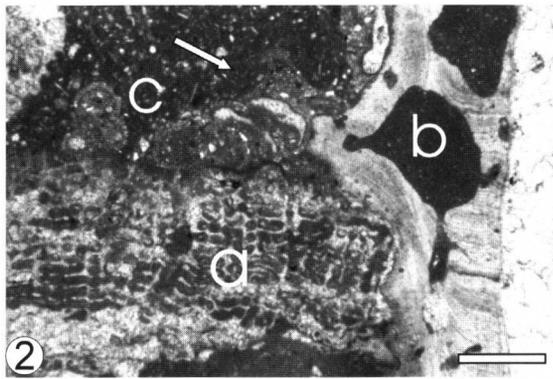
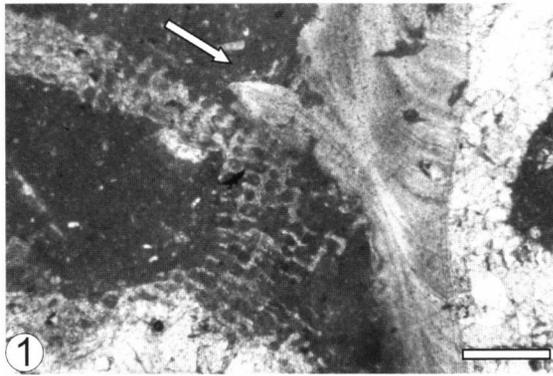
- Abb. 1: *Actinacis* sp. Längsschnitt [215].
- Abb. 2: *Actinacis martiniana* d'ORBIGNY. Orientierter Querschnitt [155].
- Abb. 3: *Actinacis martiniana* d'ORBIGNY. Orientierter Querschnitt [117].
- Abb. 4: *Clausastrea bolzei* ALLOITEAU. Orientierter Querschnitt [148].
- Abb. 5: *Agathelia asperella* REUSS. Orientierter Querschnitt [121].
- Abb. 6: *Meandroria konincki* (MILNE EDWARDS & HAIME). Orientierter Querschnitt [118].
- Abb. 7: *Agathelia asperella* REUSS. Orientierter Querschnitt [121 c].
- Abb. 8: ?*Microsolena* sp. Orientierter Querschnitt [144].
- Abb. 9: *Actinastrea* sp. Schnittlage leicht oblique [137].

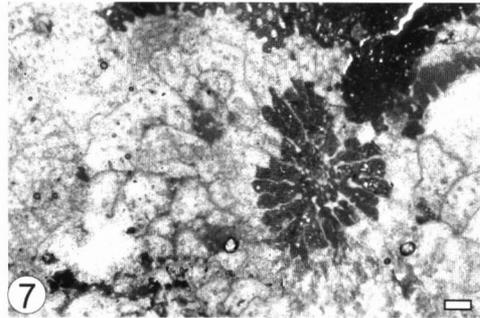
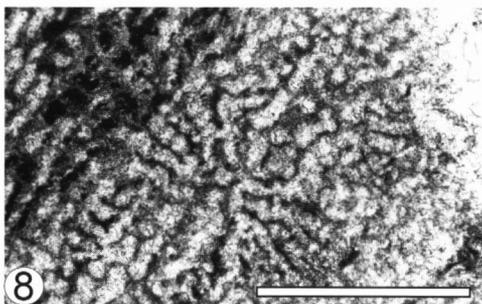
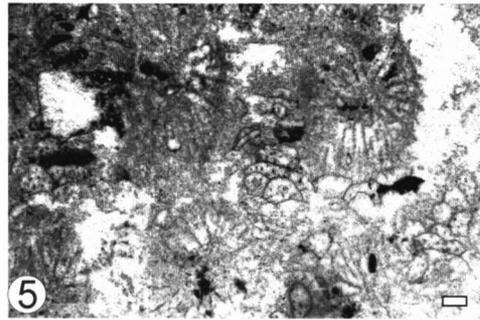
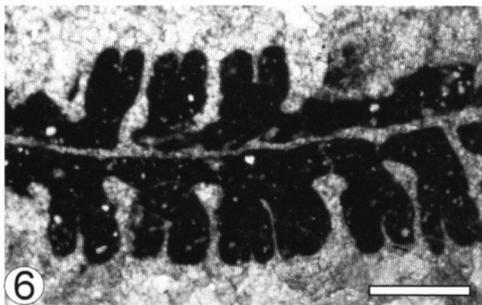
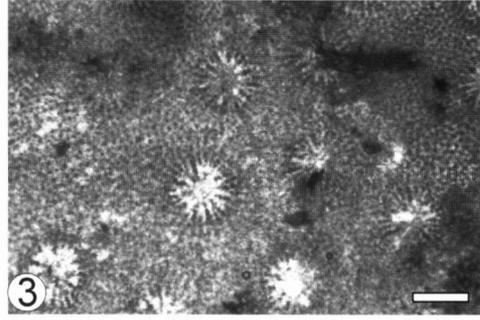
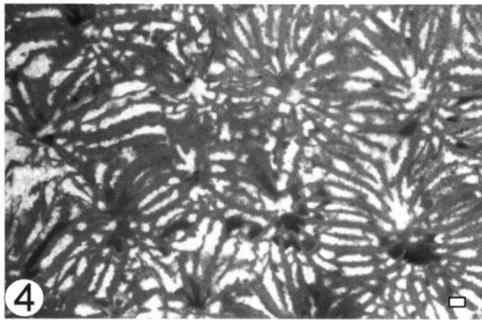
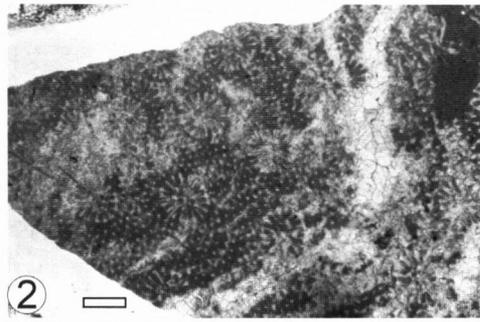
## Tafel 14 (Alle Maßbalken 1 mm)

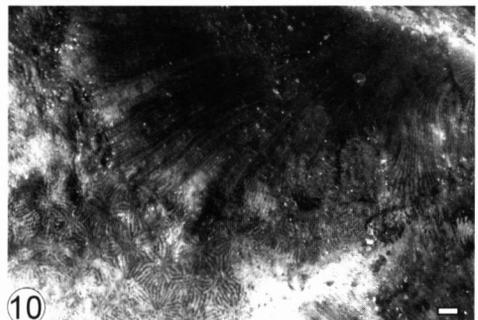
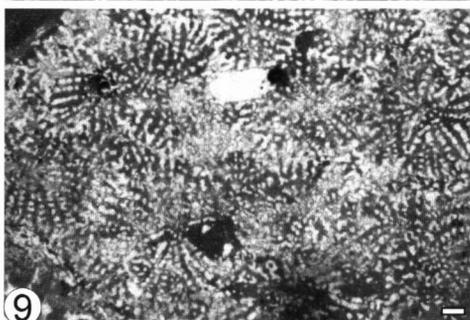
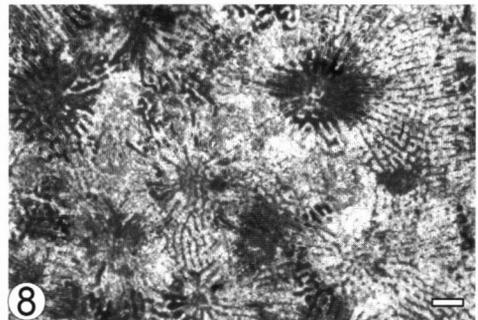
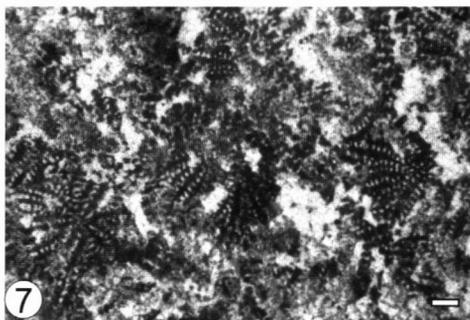
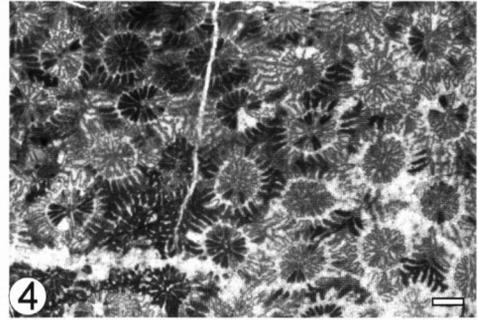
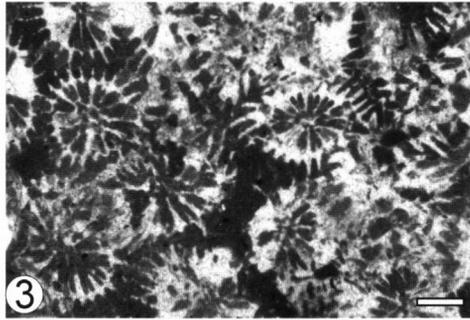
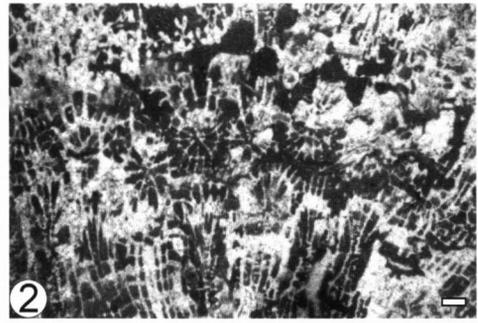
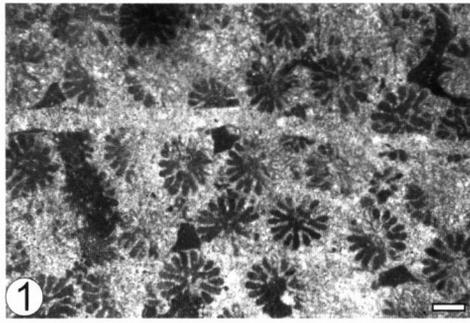
- Abb. 1: *Neocoenia lepida* (REUSS). Orientierter Querschnitt [419].
- Abb. 2: *Neocoenia* sp. Anschnitt leicht oblique [204].
- Abb. 3: *Neocoenia* sp. Orientierter Querschnitt [206].
- Abb. 4: *Neocoenia* sp. Orientierter Querschnitt [195].
- Abb. 5: *Neocoenia* sp. Längsschnitt (rechts = oben) [195].
- Abb. 6: *Actinaraea* sp. Orientierter Querschnitt [127].
- Abb. 7: *Actinaraea* sp. Orientierter Querschnitt [208].
- Abb. 8: *Astraeofungia* sp. Orientierter Querschnitt [207].
- Abb. 9: *Actinaraea* sp. Orientierter Querschnitt [216].
- Abb. 10: *Astraeofungia* sp. Angeätzte Oberfläche [140].

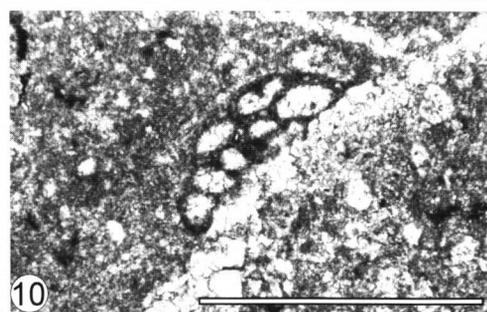
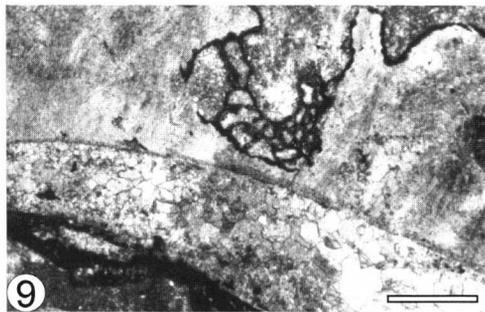
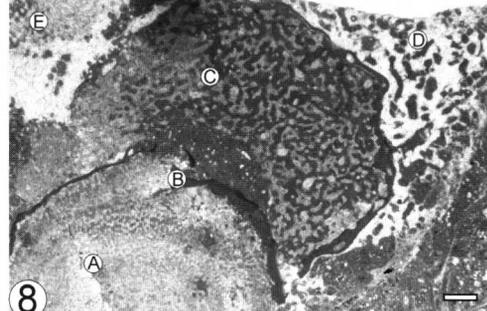
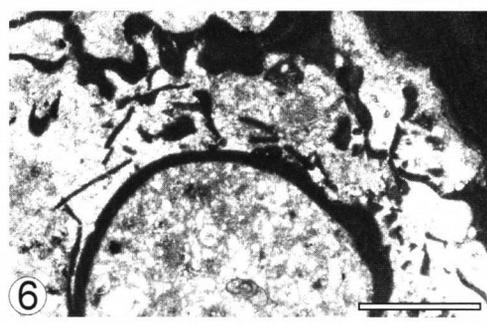
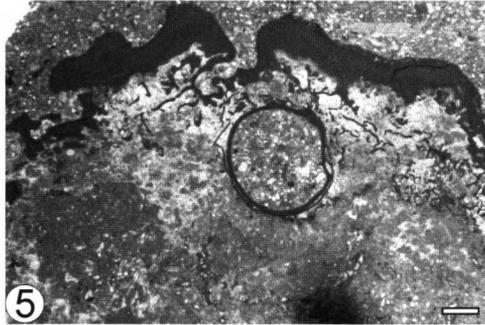
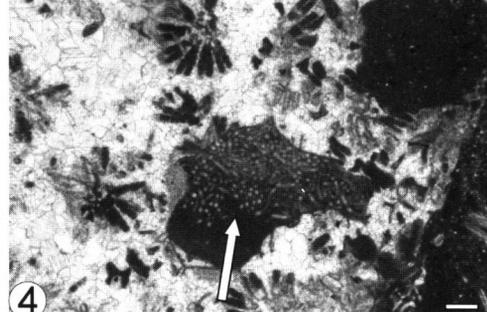
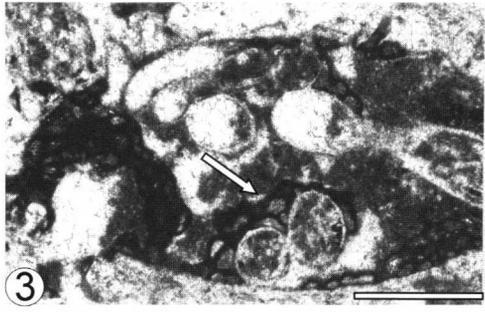
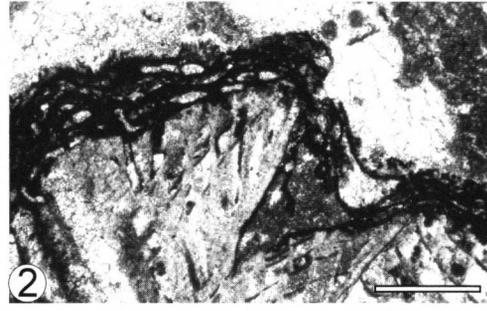
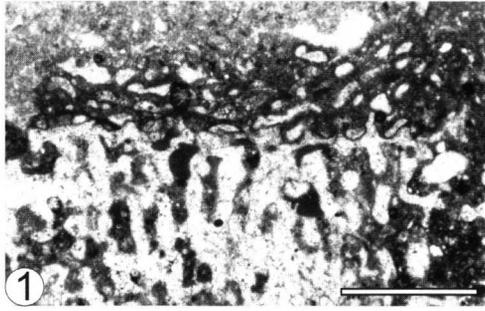
## Tafel 15 (Alle Maßbalken 1 mm)

- Abb. 1: Inkrustierende Foraminiferen (*Placopsilina*) auf Korallenkolonie [137].
- Abb. 2: *Radiolites* Schalenklasten, darauf inkrustierende Foraminiferen (*Placopsilina*) [164].
- Abb. 3: Bohrloch einer lithophagen Bivalve in *Actinacis* sp. Das kryptische Habitat ist besiedelt von placopsiliniden Foraminiferen [153].
- Abb. 4: *Neocoenia* sp. Hohlraum ausgefüllt mit *Girvanella* sp. (Pfeil) [214].
- Abb. 5: Stark umkristallisierte und zerbohrte Korallenkolonie. Alle freien Flächen sind stark von *Sporolithon* sp. inkrustiert und stabilisiert [154].
- Abb. 6: Detailaufnahme aus Abb. 5. Beachte die starke Durchdringung der kryptischen Bereiche. [154].
- Abb. 7: Hippuritidae Schalenklast, umkrustet von *Archaeolithothamnium* sp. [163].
- Abb. 8: Horizontalschnitt einer komplex umkrustenden Assoziation. *Actinacis* sp. (A) ist umkrustet von einer Lage *Sporolithon* (B) und *Placopsilina*. Hierauf folgt ein Porifere mit desmonem Kalkgerüst (C); er ist ebenfalls von *Sporolithon* umkrustet und zusätzlich von zwei weiteren Korallenkolonien (D) (E) besiedelt [212].
- Abb. 9: Die inkrustierende Foraminifere ?*Haddonina* sp. besiedelt eine Nische in einer *Vaccinites* Schale [163].
- Abb. 10: *Placopsilina* sp. [164].









*Tafeln 16–17: Konstruktive Rudisten-Assoziationen (D3)*

*Tafel 16*

- Abb. 1: Angeschliffene Steinbruchwand des „Nicolasa Quarry“, Detailprofil D3, Profilmeter 54,5–55,8. Weiß punktierte Linien markieren Sandsteinschüttungen. Mit A markierter Bereich zeigt Longitudinalschnitte von in Clustern assoziierten Rudisten (*Vaccinites* sp.). Der Bereich B ist dichter besiedelt von überwiegend *Hippuritella* sp.
- Abb. 2: Detailaufnahme eines longitudinal angeschnittenen *Vaccinites* sp. Clusters. Bildausschnitt ist ca. 45cm hoch. Detailprofil D3, Profilmeter 53,5.
- Abb. 3: Basis der biokonstruktiven Horizonte in D3. A: Grobklastischer Rudistenschutt-Horizont, B: Hardground mit eisenreichen, nodulären Feinsandlinsen, C: Besiedelungshorizont mit longitudinal geschnittener Korallenkolonie (25 cm breit), in roter, noch eisenreicher Niedrigsedimentations-Phase, D: Unterste Rudistenkalkleinheit.
- Abb. 4: Dünnbankige Sandsteinserien des Hangenden überdecken die Schichtfläche des obersten Rudisten-Biokonstruktions-Horizontes, Hammer als Maßstab.
- Abb. 5: *Trochactaeon*-Horizont innerhalb der klastischen Hangend-Serien unmittelbar oberhalb des Steinbruches „Nicolasa Quarry“. (Profilmeter 57,5).

*Tafel 17*

- Abb. 1: *Lapeirousia* sp. Freigewitterter Horizontalschnitt auf der Schichtfläche des obersten D3 Biokonstruktionshorizontes. Länge des Stiftes 14 cm.
- Abb. 2: Gleicher Horizont wie Abb. 1, a markiert den Horizontalschnitt eines Clusters, bestehend aus *Hippurites* sp. ex gr. *canaliculatus*, b: Querschnitt von *Vaccinites* sp.
- Abb. 3: Gleicher Horizont wie Abb. 1, der weiße Pfeil markiert den Querschnitt eines großwüchsigen Exemplares von *Vaccinites* sp.
- Abb. 4: Gleicher Horizont wie Abb. 1, Querschnitt durch die untere Klappe von *Mitrocoprina* sp. Gut zu erkennen sind zwei Reihen rundlich-polygonaler Kanäle, nach außen abgelöst von einer Reihe stark ausgelängter, schmaler Poren.

*Nichtkonstruktive Rudisten-Korallen-Assoziation (D4)*

- Abb. 5: Geländeaufnahme der D4-Biokonstruktion. Die weißen Pfeile markieren die Schichtoberseite des Horizontes. Blick nach Westen: Linker oberer Bildrand markiert im Hintergrund in etwa die tiefste Sohle des aufgeschlossenen Steinbruches „Nicolasa Quarry“.
- Abb. 6: Detailfoto der Schichtfläche aus Abb. 1. Hl.: *Hippuritella heritschi* (KÜHN), V.: *Vaccinites* sp., K.: Korallenkolonie von ästiger Wuchsform.
- Abb. 7: Übersicht über die Oberfläche des Biokonstruktions-Horizontes D4 mit zahlreichen Rudistenquerschnitten (überwiegend *Hippuritella heritschi* (KÜHN)).

