

Zitteliana

An International Journal
of Palaeontology and Geobiology

Series A/Reihe A
Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung
für Paläontologie und Geologie

51



München 2011

Zitteliana

An International Journal of Palaeontology and Geobiology

Series A/Reihe A

Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie

51

CONTENTS/INHALT

Nora Dotzler, Thomas N. Taylor, Jean Galtier & Michael Krings <i>Sphenophyllum</i> (Sphenophyllales) leaves colonized by fungi from the Upper Pennsylvanian Grand-Croix cherts of central France	3
Evelyn Kustatscher, Christian Pott & Johanna H.A. van Konijnenburg-van Cittert <i>Scytophyllum waehneri</i> (Stur) nov. comb., the correct name for <i>Scytophyllum persicum</i> (Schenk) Kilpper, 1975	9
Alfred Selmeier & Dietger Grosser Lower Cretaceous conifer drift wood from Sverdrup Basin, Canadian Arctic Archipelago	19
Wolf Ohmert Radiolarien-Faunen und Stratigraphie der Pattenau-Formation (Campanium bis Maastrichtium) im Helvetikum von Bad Tölz (Oberbayern)	37
Joachim Gründel, Martin Ebert & Roger Furze Die Gastropoden aus dem oberen Aalenium von Geisingen (Süddeutschland)	99
Wagih Ayoub-Hannaa & Franz Theodor Fürsich Revision of Cenomanian-Turonian (Upper Cretaceous) gastropods from Egypt	115
Thérèse Pfister, Urs Wegmüller & Beat Keller Die Molluskenfauna der St. Galler Formation (Belpberg-Schichten, Obere Meeresmolasse) bei Bern (Schweiz): Taphonomie und Paläoökologie	153
Volker Dietze, Günter Schweigert, Uwe Fidler & Norbert Wannenmacher The Giganteuston Member of Öschingen (Humphriesianum Zone, Lower Bajocian, Swabian Alb), with comments on the genera <i>Dorsetensia</i> Buckman, 1892 and <i>Nannina</i> Buckman, 1927	209
Wolfgang Witt Mixed ostracod faunas, co-occurrence of marine Oligocene and non-marine Miocene taxa at Pınarhisar, Thrace, Turkey	237
Peter Schäfer Beiträge zur Ostracoden- und Foraminiferen-Fauna der Unteren Süßwassermolasse in der Schweiz und in Savoyen (Frankreich). 3. Das Findreuse-Profil (Département Haute-Savoie, Frankreich)	255
Christian Foth, Johannes Kalbe & René Kautz First evidence of Elasmosauridae (Reptilia: Sauropterygia) in an erratic boulder of Campanian age originating from southern Sweden or the adjacent Baltic Sea area	285
Jérôme Prieto The Miocene small mammals from Münchsmünster (North Alpine Foreland Basin, Bavaria)	291
Jérôme Prieto The Miocene insectivores and marsupial from Affalterbach (North Alpine Foreland Basin, Germany)	297
Instructions for authors	303

Zitteliana	A 51	308 Seiten	München, 31.12.2011	ISSN 1612-412X
------------	------	------------	---------------------	----------------

Editors-in-Chief/Herausgeber: Gert Wörheide, Michael Krings
Production and Layout/Bildbearbeitung und Layout: Martine Focke
Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie

Editorial Board

A. Altenbach, München
B.J. Axsmith, Mobile, AL
F.T. Fürsich, Erlangen
K. Heißig, München
H. Kerp, Münster
J. Kriwet, Stuttgart
J.H. Lipps, Berkeley, CA
T. Litt, Bonn
A. Nützel, München
O.W.M. Rauhut, München
B. Reichenbacher, München
J.W. Schopf, Los Angeles, CA
G. Schweigert, Stuttgart
F. Steininger, Eggenburg

Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie
Richard-Wagner-Str. 10, D-80333 München, Deutschland
<http://www.palmuc.de>
email: zitteliana@lrz.uni-muenchen.de

Für den Inhalt der Arbeiten sind die Autoren allein verantwortlich.
Authors are solely responsible for the contents of their articles.

Copyright © 2011 Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München

Die in der Zitteliana veröffentlichten Arbeiten sind urheberrechtlich geschützt.
Nachdruck, Vervielfältigungen auf photomechanischem, elektronischem oder anderem Wege
sowie die Anfertigung von Übersetzungen oder die Nutzung in Vorträgen, für Funk und Fernsehen
oder im Internet bleiben – auch auszugsweise – vorbehalten und bedürfen der schriftlichen Genehmigung
durch die Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München.

ISSN 1612-412X

Druck: Gebr. Geiselberger GmbH, Altötting

Cover illustration: The ammonite *Dorsetensia liostraca* Buckman from the Lower Bajocian (Middle Jurassic) Giganteuston Member of Öschingen, Middle Swabian Alb, Germany. For details, see Dietze, V. et al.: The Giganteuston Member of Öschingen (Humphriesianum Zone, Lower Bajocian, Swabian Alb), with comments on the genera *Dorsetensia* Buckman, 1892 and *Nannina* Buckman, 1927, pp. 209–236 in this issue.

Back cover: Atrium of the Munich Palaeontological Museum, view from the main entrance.

Umschlagbild: *Dorsetensia liostraca* Buckman, ein Ammonit aus dem Giganteuston des Unter-Bajociums (Mittlerer Jura) von Öschingen, Mittlere Schwäbische Alb, Deutschland. Für weitere Informationen siehe Dietze, V. et al.: The Giganteuston Member of Öschingen (Humphriesianum Zone, Lower Bajocian, Swabian Alb), with comments on the genera *Dorsetensia* Buckman, 1892 and *Nannina* Buckman, 1927, S. 209–236 in diesem Heft.

Rückseite: Lichthof des paläontologischen Museums München, Blick vom Haupteingang.



Bayerische
Staatssammlung
für Paläontologie und Geologie

- Zitteliana A 51, 153 – 208
- München, 31.12.2011
- Manuscript received 10.09.2010; revision accepted 27.06.2011
- ISSN 1612 - 412X

Die Molluskenfauna der St. Galler Formation (Belpberg-Schichten, Obere Meeresmolasse) bei Bern (Schweiz): Taphonomie und Paläoökologie

Thérèse Pfister¹, Urs Wegmüller^{2*} & Beat Keller³

¹Naturhistorisches Museum der Burgergemeinde Bern, Bernastrasse 15, CH-3005 Bern, Schweiz

²Naturhistorisches Museum der Burgergemeinde Bern, Bernastrasse 15, CH-3005 Bern /
Im Gerbelacker 12, CH-3063 Ittigen, Schweiz

³Keller + Lorenz AG, Tribtschenstrasse 61, CH-6005 Luzern, Schweiz

*Author for correspondence and reprint requests; E-mail: urs.wegmueller@bluewin.ch

Zusammenfassung

Die Belpberg-Schichten bei Bern (mittleres bis oberes Burdigalium) entstanden in einer breiten sublitoralen Bucht zwischen den Braidplain Deltas des Napf und des Guggisberg. Die erhaltene Fauna setzt sich vorwiegend aus Bivalven (91 Taxa) sowie aus Gastropoden (94 Taxa) zusammen. Dominierend sind bei den Bivalven *Paphia deshayesi*, gefolgt von *Pitar islandicoides*, *Lutraria sanna* und Cardiiden (meist *Acanthocardia steiningeri*), bei den Gastropoden Turritellen, hauptsächlich *Archimediella doublierii* und *Turritella studeri*. Die Molluskenfauna zeigt grosse, horizontweise und regionale Unterschiede. Pro Schicht kommen bis 60 Molluskentaxa vor. Die Molluskenfauna ist gut mit derjenigen der Westlichen und Zentralen Paratethys vergleichbar und widerspiegelt den Übergang beider Bereiche. Zwei Profile am Belpberg werden in sedimentologischer (nur Hohburggraben), taphonomischer, trophischer und paläoökologischer Hinsicht detaillierter untersucht. Meistens sind über 50% (oft 60–90%) der gesamten Fauna Suspensionsfresser. Infaunale Suspensionsfresser dominieren über vagile Detritusfresser. Epifaunale Suspensionsfresser sind seltener. Die überwiegend autochthonen Fossilschichten entstanden in der Bucht-Fazies, meist in niedrigerenergetischen Lebensräumen unterhalb der Normalwellenbasis im geschützten unteren Vorstrand (mittleres Sublitoral). Charakteristisch sind ein lebensfreundliches, vollmarines Milieu, ein stabiler Weichboden und hohe Suspensionszufuhr aus benachbarten Flussdeltas. Die Schalenkonzentrationen wurden teils durch Stürme, teils durch Verlagerung von Deltaloben einsedimentiert. Werden alle Schichten im Profil Hohburggraben sedimentologisch betrachtet, so ergeben sich hauptsächlich ruhige Sedimentationsräume ohne grundberührenden Welleneinfluss mit schwachen Strömungen in einer geschützten Delta- oder interdeltischen Bucht oder im tieferen Wasser unterhalb der Orkanwellenbasis. Zum Hangenden hin zeigt sich gelegentlicher Sturm- oder Orkanwelleneinfluss. Dadurch entstanden nach oben seichter werdende Parasequenzen vermutlich vor allem durch den Vorbau deltaischer Mündungsbarren oder die Migration sandiger Platen. Aus den Sequenzen lassen sich Paläowassertiefen-Differenzen von 10–12 m interpretieren. Im Profildach setzen fluviatile Transportmechanismen der Deltaverleiterrinnen ein. Es handelt sich um das Mündungsgebiet eines Braidplain Deltas. Das Profil Hohburggraben entspricht dem jüngeren, maximalen Vorstoss sowie der finalen Regression der St. Galler Formation.

Schlüsselwörter: Molluskenfauna, trophische Analyse, Taphonomie, Sedimentologie, Obere Meeresmolasse, Bern (Schweiz)

Abstract

The Belpberg-Schichten near Bern (middle to upper Burdigalian) formed in a wide sublittoral bay between the Braidplain deltas of the Napf and Guggisberg. The preserved fauna mainly consists of bivalves (91 taxa), followed by gastropods (94 taxa). The dominating molluscs are *Paphia deshayesi*, *Pitar islandicoides*, *Lutraria sanna*, cardiids and turritellids. The molluscan fauna shows great horizontal and regional differences. The beds contain up to 60 molluscan taxa. The molluscan fauna is similar to that of the Western and Central Paratethys and reflects the transition between both realms. Two sections at the Belpberg were investigated sedimentologically, taphonomically, trophically and paleoecologically. Most of all taxa are suspension feeders. Infaunal suspension feeders dominate over vagile detritus feeder, epifaunal suspension feeders are rarer. The mainly autochthonous fossil beds formed in bay facies, mostly in environments of low energy below the base of normal waves in the protected lower shoreface (middle sublittoral). The environment was characterized by fully marine conditions, a stable soft bottom and a high suspension supply from near deltas. Concentrations of shells were buried partly by storms, partly by migrating delta lobes. Sedimentologically, the beds in the Hohburggraben (Belpberg) prove mainly calm conditions without ground-touching wave influence, but with weak currents in a protected delta bay or interdeltic bay or in deeper water below the base of hurricane waves. High in the section occasional influence of storm or hurricane waves is represented. Upward shallowing parasequences formed, presumably by migration of mouth bars or sandy shoals. Differences of paleowater depth of 10–12 m can be interpreted. At the top of the section fluviatile transport mechanisms of the deltaic distributary channels set in. These belong to the front of a Braidplain delta. The Hohburggraben section represents the younger, maximal transgression as well as the final regression of the St. Galler Formation.

Key words: Molluscan fauna, trophic analysis, taphonomy, sedimentology, Upper Marine Molasse, Bern (Switzerland)

1. Einleitung – Die Belpberg-Schichten

1.1 Geologischer und geographischer Überblick

Als Belpberg-Schichten (BS) werden seit Rutsch (1926) traditionell diejenigen Schichten zwischen Sense und Emme bezeichnet, die sich als gleichaltig mit den Molasseablagerungen des Belpbergs erweisen. Die BS wurden von Rutsch (1926) gleichgesetzt mit dem sog. „Helvétien“. Lithostratigraphisch entsprechen die BS ungefähr der St. Galler Formation (SFM, oberer Teil der Oberen Meeresmolasse, OMM) (Keller 1989: Fig. 1). Die BS sind in der Umgebung von Bern stellenweise äusserst fossilreich und weckten deshalb schon früh Interesse. Eine ausführliche Einleitung in die BS und ihre Fauna wird in Pfister & Wegmüller (1994), Kroh & Menkveld-Gfeller (2006) und Vávra & Pfister (2010) gegeben.

Das Liegende der BS bilden die fossilarmen Sense-Schichten (SS), die der Luzerner Formation (LFM)

entsprechen (unterer Teil der OMM, Keller 1989) und früher als „Burdigalien“ oder Luzerner-Schichten bezeichnet wurden. Im Hangenden gehen die BS in die Ablagerungen der Oberen Süsswassermolasse (OSM) über.

Die marinen Ablagerungen bestehen aus den typischen, blaugrauen unterschiedlich sandigen Siltsteinen („Schiefermergel“), unterschiedlich siltigen Sandsteinen sowie aus Konglomeraten sowohl sandiger als auch untergeordnet siltiger Matrix. Die Silt- und Sandsteine sind schichtweise und in unterschiedlicher Intensität bioturbirt.

Die Fauna wird dominiert von Bivalven (91 Taxa), gefolgt von Gastropoden (94 Taxa). Untergeordnet wurden Bryozoen, Echiniden, Serpuliden, Balaniden, Krebsreste, Haifischzähne und sehr selten Einzelkorallen, Dentalien und Meeressäuger-Knochen gefunden. Daneben kommen Blätter und Ichnofossilien vor. Mikrofossilien sind im geschlammten Material nur äusserst selten und schlecht erhalten zu finden.

Die Fossilhorizonte und -fundstellen liegen meist

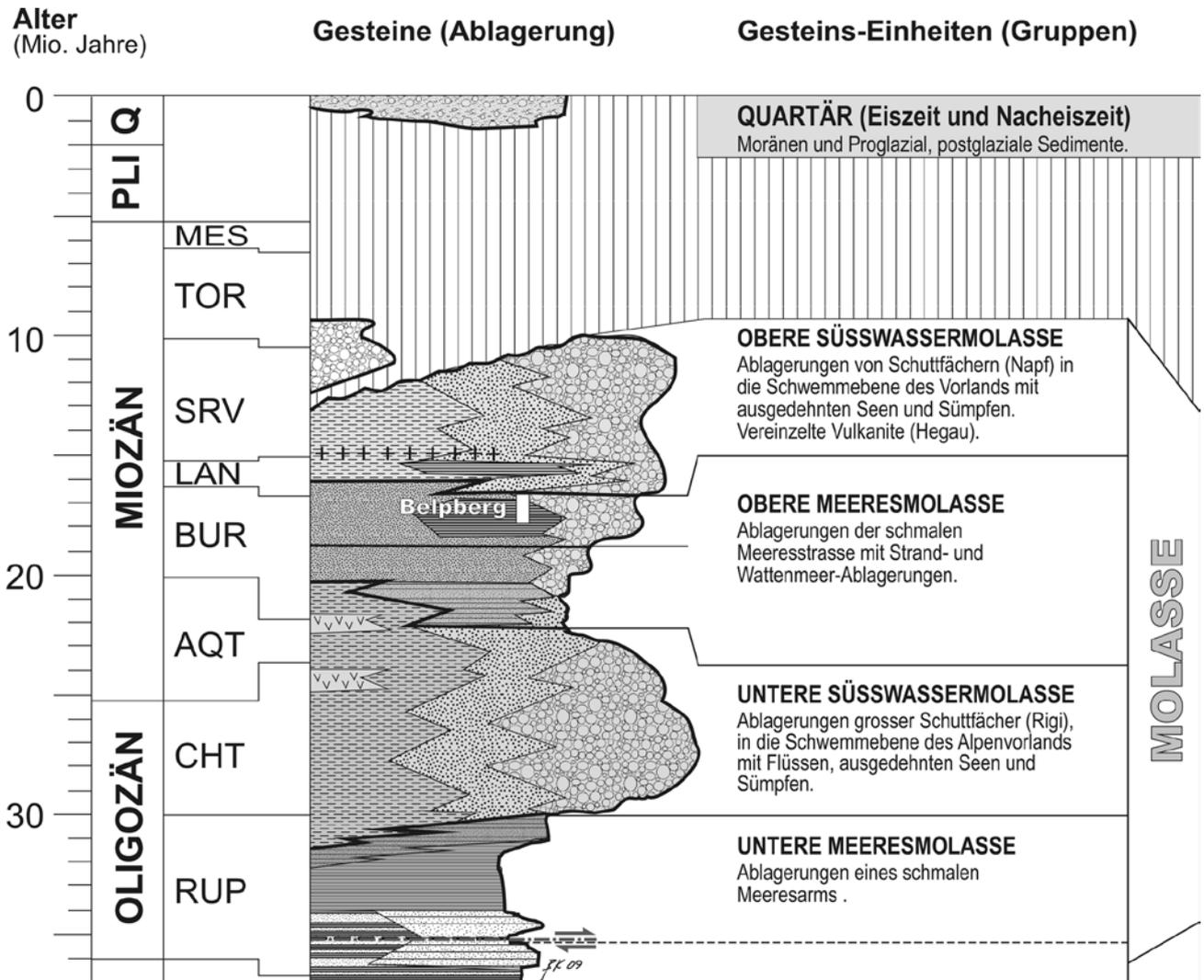


Abbildung 1: Stratigraphisches Gesamtprofil des schweizerischen Molassebeckens (nach Keller 2000) mit stratigraphischer Einordnung der untersuchten Profile der Belpberg-Schichten.

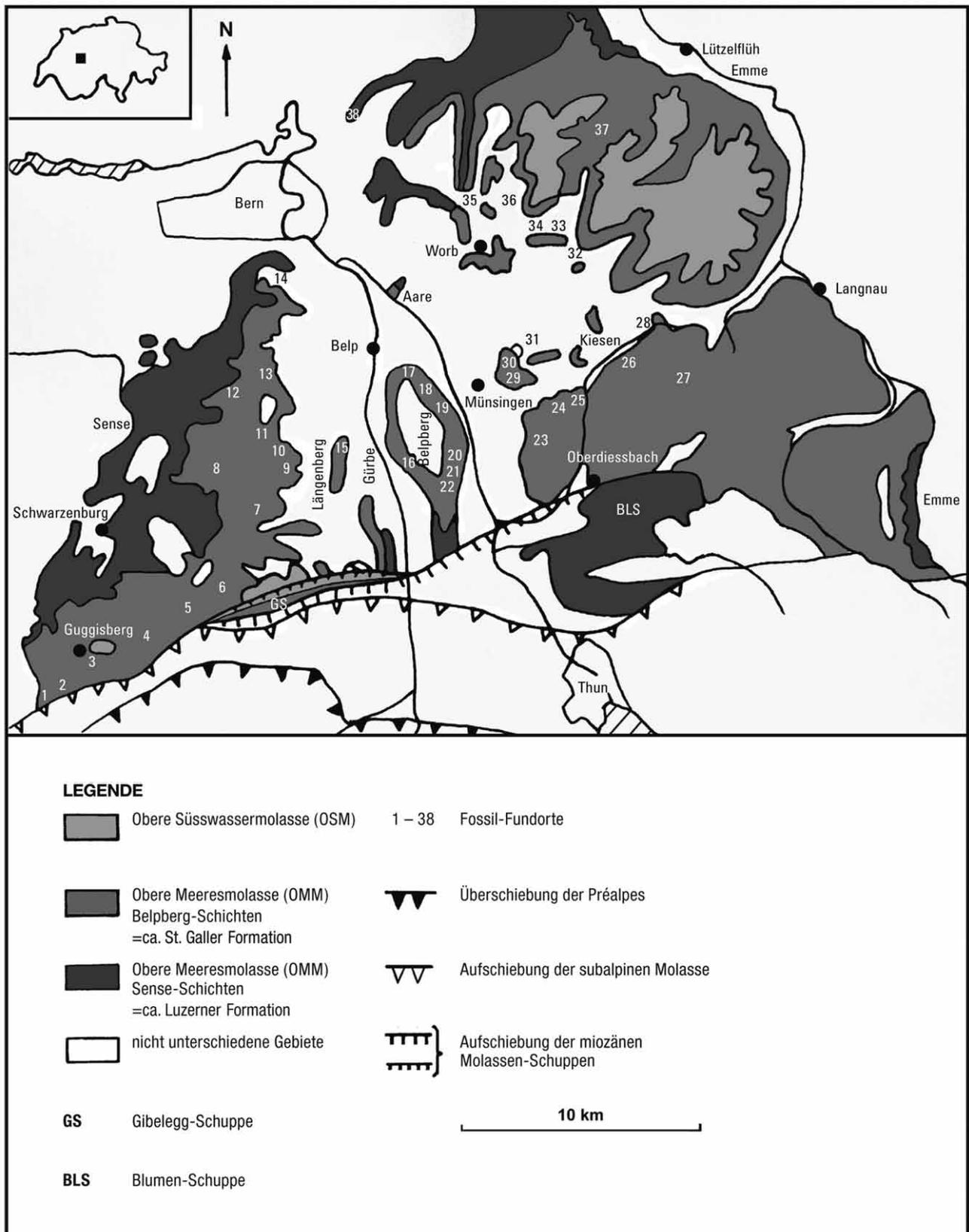


Abbildung 2: Geologische Karte der Sense- und Belpberg-Schichten im SW bis E von Bern. Nach der Geologischen Karte der Schweiz 1:500'000. Fundorte nach Pfister & Wegmüller (1994, 1998, 1999, 2000, 2001): 1 Fallvorsassli, 2 Türli, 3 Mösigraben, 4 Kriesbaumen, 5 Gambachgraben, 6 Rüscheegg-Graben, Scheibenstand Rüscheegg, Kräjeren, Lugigräbli, Wissebachgraben, 7 Rüeggisbergegg, 8 zwischen Vorder- und Hinterfultigen, 9 Bütschelegg und zwischen Seitenberg und Studweidholz nördlich Bütschelegg, 10 Seitenberg, 11 Imihubel, 12 Gassershaus, 13 Aeppenacker, 14 Gurten, 15 Leuenberg, 16 Chramburgwald, 17 Hohburg- und Wintergraben, 18 Aarwald, 19 Cheergraben, 20 Schlundzelg, 21 Rohrholz, 22 Rain bei Sädel, Gerzensee, 23 Häutligen, 24 Lochenberg, 25 Leimgrube Konolfingen, 26 Säge Niederhünigen bzw. Hünigen, 27 Schwendlenbad, 28 Zäziwil, 29 Weinhalde Tägertschi, 30 Tennli bei Münsingen, 31 Riedmatt bei Gysenstein, 32 Biglen, 33 Wickartwil, 34 Enggiststein, 35 Vechigen, 36 Strasse Utzigen-Radelfingen, 37 Biembachgraben, 38 Katzenstieg am Bantiger. Abgeändert nach Pfister & Wegmüller (1994), einer Vorlage von J. Wegmüller (Merligen), Kellerhals et al. (1999), Schmid (1970) und Della Valle (1965).

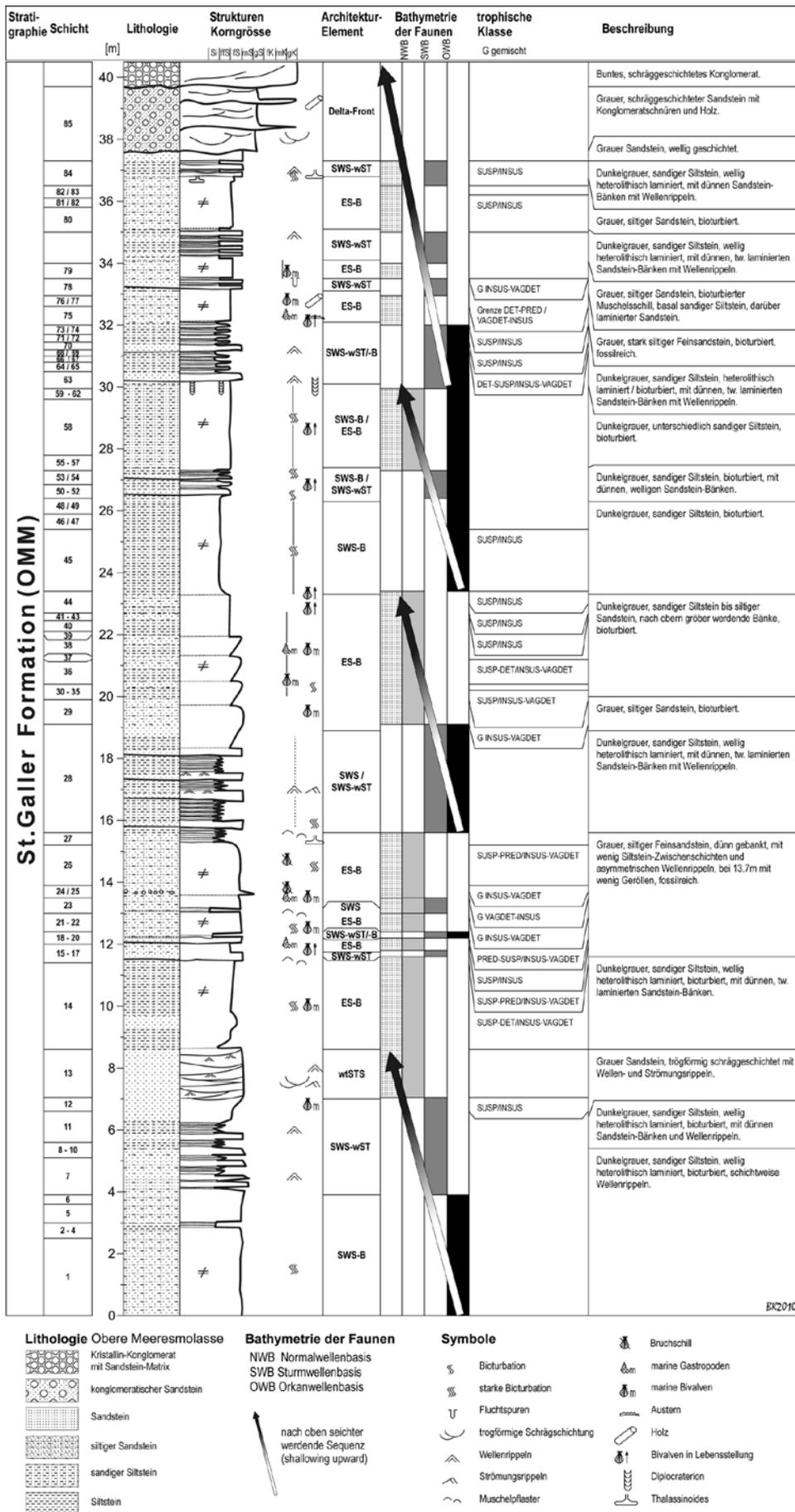


Abbildung 3: Sedimentologisch-paläontologisches Detailprofil des oberen Teils der Belpberg-Schichten im Hohburggraben am Belpberg. Koordinaten der Profilbasis: 605°980/192°275, 725m ü. M., Profildach: 606°000/192°230, 766m ü. M.

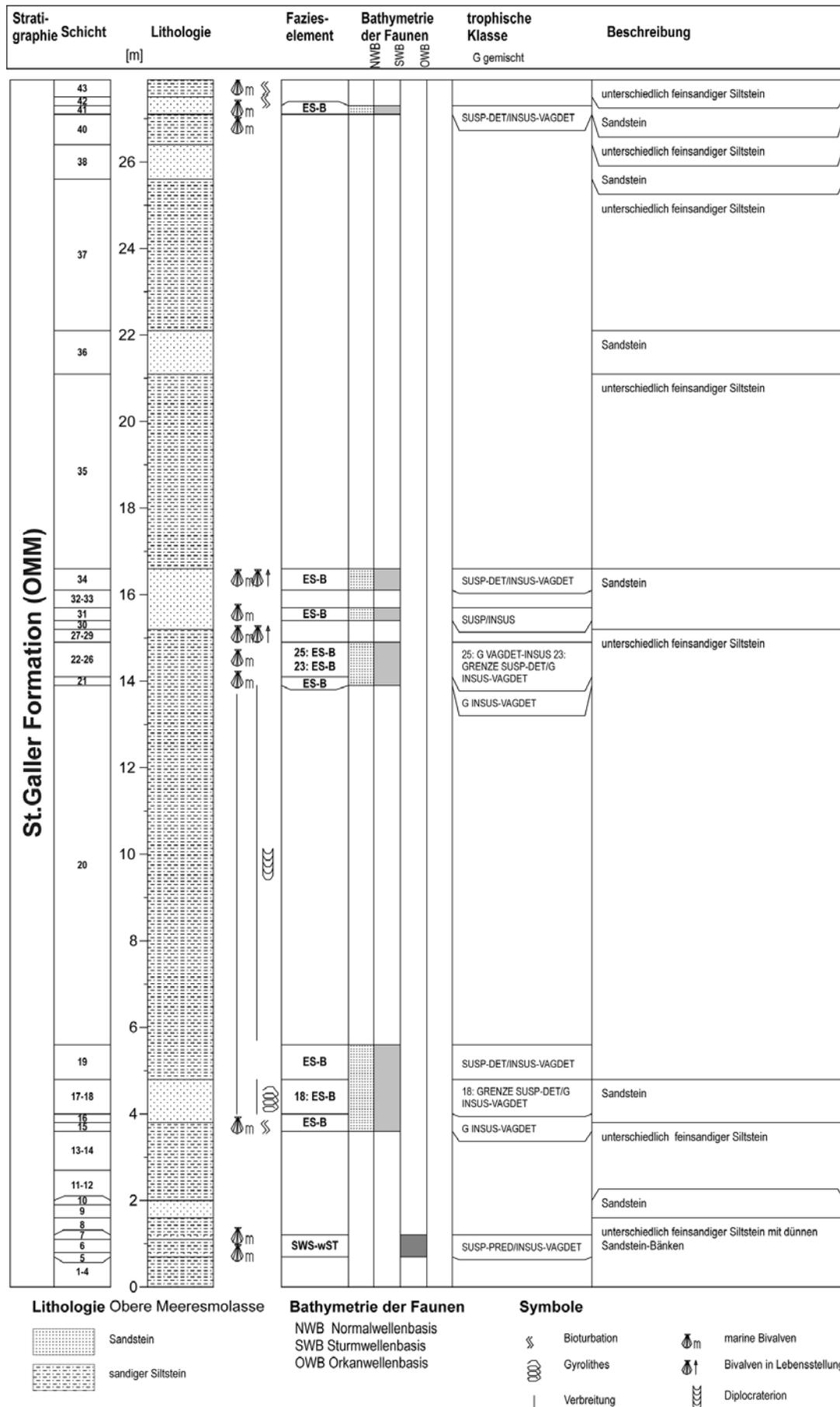


Abbildung 4: Geologisch-paläontologisches Detailprofil des oberen Teils der Belpberg-Schichten im Cheergraben am Belpberg. Koordinaten der Profilbasis: 607°650/190°285, 660m ü. M., Profildach: 607°500/190°125, 688m ü. M.

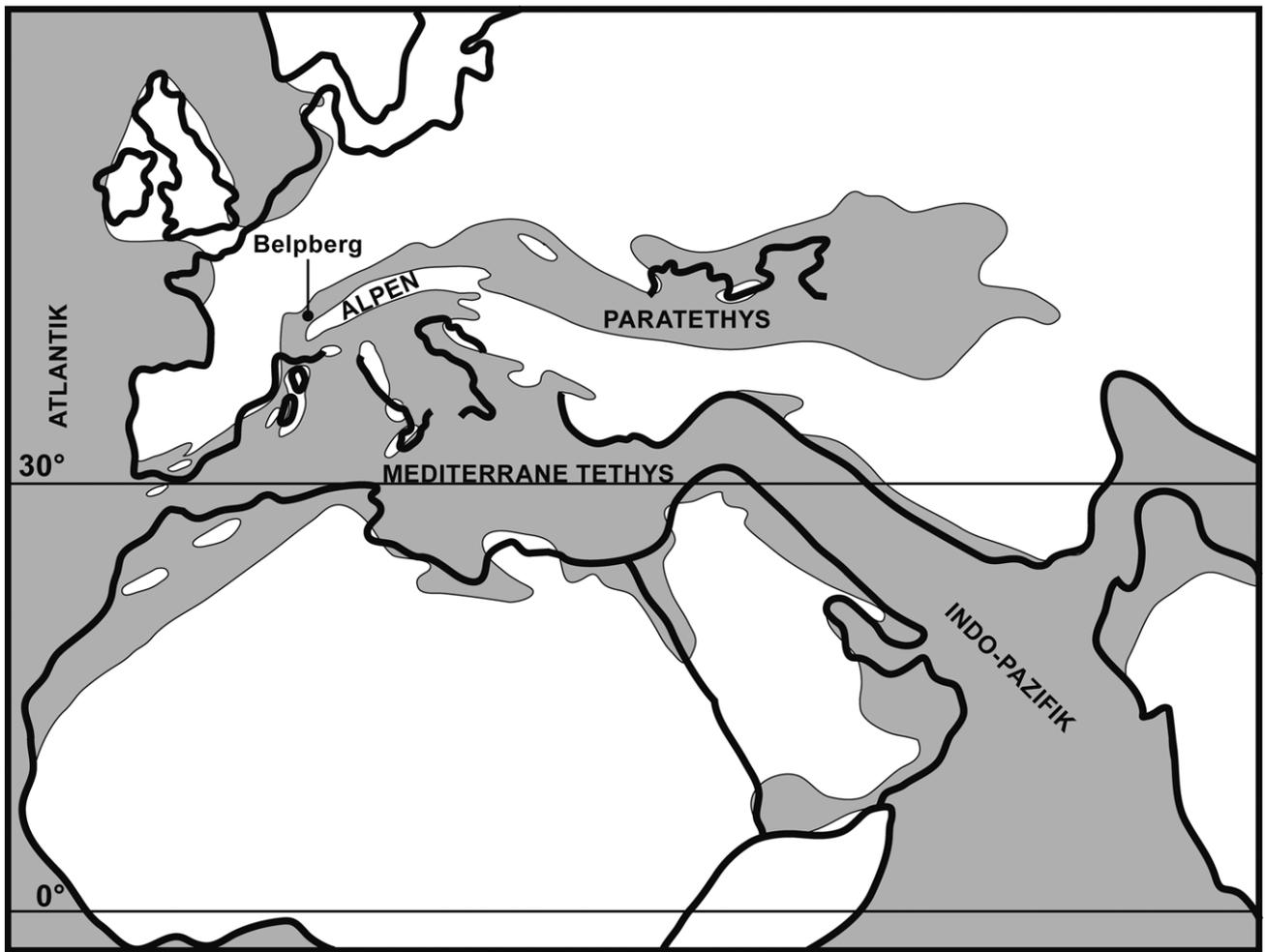


Abbildung 5: Paläogeographisch-palinspastische Rekonstruktion des eurasiatischen Raums zur Zeit des Burdigalium mit Ablagerungsraum der BS (nach Keller 1989).

im oberen Teil der BS. Die besten Aufschlüsse befinden sich im Hohburg- und Chergraben am Belpberg (Abb. 2), wo für diese Arbeit bis 83 m lange vertikale Profile aufgenommen wurden (Abb. 3, 4). Die Bivalven-, Gastropoden- und Ichnofaunen zeigen von Horizont zu Horizont eine unterschiedliche Zusammensetzung, Vielfalt, Dichte, Orientierung, Erhaltung usw.

Paläogeographisch sind die BS im Übergang zwischen der Zentralen und der Westlichen Paratethys zu situieren (Abb. 5) (Grenze zwischen Ost- und Westbayern, Steininger & Wessely 2000), und zwar in einer breiten Bucht zwischen den beiden Braidplain Deltas (Nemec 1990) des grösseren Napf im Osten und des viel kleineren des Guggisberg im Westen (Abb. 6). Die Ablagerungen sind generell vollmarin, zeigen aber stellenweise brackische Einflüsse, besonders gegen die Mündungsgebiete hin, aber auch im Übergang zur OSM, wo die Faziesbereiche verzahnen (v.a. im Emmental). Für die BS typisch sind die in Deltanähe raschen horizontalen und vertikalen Fazieswechsel.

1.2 Lithologie und Lithostratigraphie der Belpberg-Schichten

Siehe Abbildung 2.

1.2.1 Historisches

Zu den Ersten, die sich mit den Fossilfundorten des Belpbergs befassten, gehören Gruner (1775) und Studer (1825, 1853). Das früheste ausführliche Fossilienverzeichnis der OMM verfasste Mayer in Studer (1853). Die erste Übersicht über die Fossilien der BS gaben Bachmann (1867) und Kissling (1890) heraus. Erst Rutsch (1928) beschrieb in seiner Monographie über den Belpberg eine grosse Zahl von Bivalven in modernerer Form, 1929 folgten die Gastropoden. Die Lithologie wurde erstmals von Rutsch (1928) beschrieben. Folgende Publikationen behandeln Geologie und Paläontologie der BS: z.B. Gerber (1922, 1923, 1925, 1926, 1929, 1932a, 1932b, 1950), Beck (1928), Beck & Rutsch (1958) und Rutsch (1926, 1928, 1929, 1933, 1947, 1955, 1958, 1967a, 1967b, 1971a, 1971b). Rutsch & Schlüchter (1973) geben eine stratigraphische Übersicht und einen

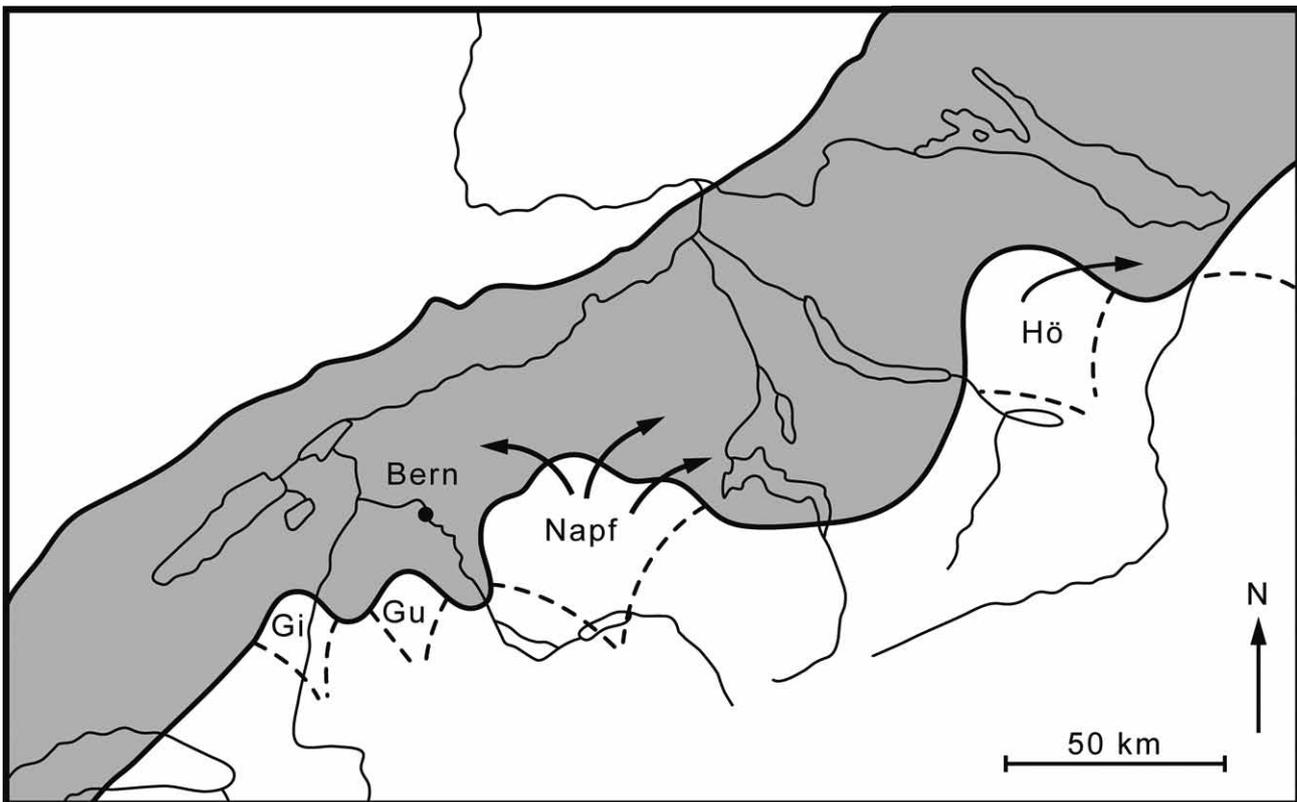


Abbildung 6: Paläogeographische Karte der OMM in der Schweiz mit Angabe der wichtigeren Deltas. Nach Haldemann (1948), Homewood & Allen (1981), Homewood et al. (1989) und Keller (1989). Gi = Gibloux-, Gu = Guggisberg-, Hö = Hörnli-Delta.

Gliederungsversuch der Molasse im bernischen Mittelland. Ein reiches, weitgehend paläontologisches Werk verfasste Berger (1992a), das von allen Tier- und Pflanzengruppen der Westschweizer Molasse handelt und die Taxonomie der Charophyten, Blätter, Früchte und Samen einschließt. Für die weitere paläontologische Erforschung der BS sei auf Berger (1992a), Pfister & Wegmüller (1994) und Kroh & Menkveld-Gfeller (2006) verwiesen. Die neuesten paläontologischen Arbeiten sind: Pfister & Wegmüller (1994, 1998, 1999, 2000, 2001) über die Bivalven-Arten, Pfister & Wegmüller (2007a und 2007b) über die Gastropoden-Arten, Kroh & Menkveld-Gfeller (2006) über die Seeigelfunde, Pfister & Keller (2010) über Spurenfossilien, Vávra & Pfister (2010) über Bryozoen, Carriol & Menkveld-Gfeller (2010) über Balaniden und Fraije et al. (2010) über die Krebsreste.

Rutsch benennt 1926 die BS und definiert sie 1928 folgendermassen: "Mit dem Namen Belpberg-Schichten bezeichnen wir diejenigen Schichten zwischen Sense und Emme, die sich als gleichaltrig mit den Molasseablagerungen des Belpbergs erweisen." Als „Typusprofil“ verwendete er den Cheergraben, ehemals Marchbachgraben auf der Ostseite des Belpbergs. Er gliedert die BS am Belpberg und Längenberg in die „stratigraphisch tieferen Schichten“ (Quarzitnagelfluh mit über 50% Quarzitgeröllen, Sand- und Siltsteine mit wenigen marinen Fossilien), die „Sandstein- und Mergelfolge mit Petrefaktenlagern“ (Studer 1825), den „Muschelsandstein“ und

die „Sädel-Nagelfluh“ (Kalknagelfluh mit über 50% Kalkgehalt). Nach Rutschs Ansicht repräsentieren die BS zusammen mit den Rotsee- und St. Galler-Schichten den Typus des ehemaligen „Helvétien“ s. s. nach Mayer (1858). Dieser versuchte wie später auch Rutsch (1958) vergeblich, am Imihubel, 4,5 km westlich des Belpbergs, ein international anerkanntes Typusprofil für eine miozäne Stufe zu etablieren (Beschreibung und Profile siehe z.B. Rutsch 1928).

1.2.2. Lithostratigraphie und Paläogeographie

Die BS sind 350 m mächtig, exklusive Sädel-Nagelfluh (Rutsch 1947). Am Belpberg sind 230 m aufgeschlossen. Für die vorliegende Arbeit wurden im Hohburggraben am Belpberg 83 Profilmeter aufgenommen. Die obersten 33 m sind z.T. sehr fossilreich (Abb. 3), wie auch die obersten 28 m im Cheergraben (Abb. 4); sie werden weiter hinten ausführlich analysiert.

Die raschen lateralen Faziesänderungen und die oft schlechten Aufschlussbedingungen verhindern meist eine laterale Korrelation einzelner Sedimentkörper über grössere Distanzen. Deshalb wurden in der Literatur häufig informelle Begriffe von lokalem Charakter verwendet und Grenzen von Region zu Region nach unterschiedlichen Kriterien gewählt. Manche lithologische Grenzen verlaufen zudem diachron (Keller 1989; Schoepfer 1989). Die Verwirrung

ist umso grösser, als oftmals lithostratigraphische Begriffe wie BS und die chronostratigraphischen Bezeichnungen „Burdigalien“ und „Helvétien“ einander gleichgesetzt wurden, nachdem sie obendrein verschieden definiert und angewendet worden sind.

Für die Lithologie und Paläontologie im Gebiet östlich des Belpbergs vergleiche Fankhauser (1871), Kissling (1902, 1903), Gerber (1923, 1926), Rutsch (1928, 1955, 1966), Beck & Rutsch (1949, 1958), Rutsch et al. (1958), Della Valle (1965), Carbonnel (1970), Gruner (2001) und Kellerhals et al. (1999). Die zunächst reiche marine Fauna verarmt von Schwendlenbad an nach Osten stark, reicht aber bis über die Emme hinaus. Teilweise findet sie sich in bunten Schlamm- bis Siltsteinen. Stellenweise zeigt sich brackischen bis Süsswasser-Einfluss (z.B. bei Schwendlenbad). Die Niedermatt-Schichten (Della Valle 1965) zwischen Signau und Rüderswil wurden aufgrund der marinen und brackischen Fossilien mit Fragezeichen ins Sallomacium/Karpatium gestellt. Unseres Erachtens könnten sie einer proximalen Fazies der BS entsprechen. Östlich der Grossen Emme lag das Delta des Napfs mit quarzitische Geröllschüttung. Konglomerate sind proximal v.a. in den unteren BS bis zum Belpberg hin z.T. mächtig ausgebildet, südwestlich davon nur noch spärlich, maximal aber fast bis zur Sense.

Das Gebiet des Längenbergs westlich des Belpbergs (siehe Rutsch 1928, 1933, 1947, 1958, 1969b; Rutsch & Frasson 1953; Beck & Rutsch 1958; Schoepfer 1989) liegt zwischen den Deltas Napf und Guggisberg. Im Gegensatz zum Belpberg enthält die Sädel-Nagelfluh marine Fossilien. Sie geht seitlich in homogene Sandsteine über. Der Imihubel ist der „Stratotyp“ des ehemaligen „Helvétien“ von Mayer-Eymar (1858) und daher näher untersucht. Profile befinden sich in Rutsch (1933, 1958, 1969). Auffallend ist, dass nur wenige Nagelfluh-Horizonte existieren. Einige Schichten sind besonders fossilreich (siehe weiter hinten; Rutsch 1928, 1958; Rutsch et al. 1958). Meon-Vilain (1968), befasste sich mit den Sporen und Pollen, Oertli (1956) und Carbonnel (1970) mit den Ostracoden, Rutsch & Salaj (1974, 1980) und Salaj (2004) mit den Foraminiferen.

Für das Rüscheegg-Gibelegg-Gebiet siehe Gerber (1932b), Rutsch (1933, 1947, 1967b), Rutsch & Frasson (1953), Tercier & Bieri (1961) und Schmid (1970). Allgemein ist hier wenig Nagelfluh vorhanden. Im S liegt die überkippte Gibelegg-Schuppe, die steil nach SE einfällt. Die Quarzitnagelfluhbänke sind dort mächtiger als in der mittelländischen Molasse und nehmen von E nach W zu. Reiche marine Fossilfaunen entsprechen den Belpberg-Fossilhorizonten.

Mit den Gebieten Schwarzenburg-Guggisberg und dem Guggisberg-Delta im SW gegen die Sense hin befassten sich Frasson (1947), Rutsch (1947), Rutsch & Frasson (1953), Schmid (1970), Schoepfer (1989), Homewood et al. (1989) und Strunck & Matter (2002). Das Delta von Guggisberg ist proximal im SE ca. 500 m mächtig, besteht fast nur aus Kon-

glomeraten und wird durch fluviatile Prozesse dominiert. Distal wird die Serie gegen NW hin marin und reduziert sich auf 300–400 m. Sie enthält ebenfalls Fossilfaunen, die denjenigen des Belpbergs entsprechen. Die Geröllschüttung des Guggisberg-Fächers besteht hauptsächlich aus einer groben, schlecht aufbereiteten Kalknagelfluh, die auf dem Höhepunkt der Schüttungsperiode weit nach E progradierte.

Die Südküste des Molassemeers lag nach Haldemann (1948) zur Zeit der Entstehung der marinen Fossilager in den oberen BS ca. bei Oberdiessbach und ca. 3,5 km südlich Langnau. Gerber (1982) nimmt die Küstenlinie zu Beginn der BS wenig südlich der Linie Münsingen – Worb – Lützelflüh – Sumiswald an.

1.3 Alter und Korrelation der Belpberg-Schichten

Die BS entsprechen ungefähr dem ehemaligen „Helvétien“ von Mayer-Eymar (1858). Der einstige Stratotyp befindet sich am Imihubel, nahe dem Belpberg. Die Untergrenze liegt gegen Ende NN2 bis Anfang NN3 (Schoepfer 1986, 1989; Keller 1989; Schoepfer & Berger 1989; Berger 1992b). Die BS umfassen MN3b bis 4, N6, den oberen Teil von NN2 bis Grenze, evtl. Basis von NN4 entsprechend dem mittleren bis oberen Burdigalium, d.h. dem oberen Eggenburgium bis oberen Ottnangium (Schoepfer 1989; Berger 1989, 1992b, 1996). Auch Papp & Steininger (1973) korrelieren das „Helvétien“ aufgrund der Fauna mit dem Ottnangium der Zentralen Paratethys (vergleiche auch Harzhauser et al. 2003). In Horizont 9 am Imihubel (nach Profil Rutsch 1933, 1958, 1969) wurde mit *Globigerinoides bisphaericus* Todd (Rutsch & Salaj 1974, 1980; Salaj 2004) und der Ostracodenart *Neomonoceratina helvetica* Oertli (Rutsch, Drooger & Oertli 1958) der obere Teil von Zone N7 und Zone N8 belegt, je nach Betrachtungsweise also Burdigalium oder Langhium (Salaj 2004) und Karpatium/Badenium. Die *Praeorbulina glomerata*-Zone des Langhium, die Rutsch & Salaj (1974) mit verschiedenen Praeorbulinen in Horizont 10 belegten, konnte von Salaj (2004) nicht bestätigt werden. Für Korrelationstabellen und die den Fossilzonen zu Grunde liegenden Konzepte und Zitate siehe Berger (1992a) und Berger et al. (2005).

Ober- und Untergrenze der OMM sind heterochron. Die Obergrenze der OMM liegt im Delta des Guggisbergs bei ca. 18 Mio J., 10 km östlich des Napf-Deltas bei 18,7 Mio. J., weiter im E zwischen Napf- und Hörnlifächer bei 17 Mio J. (Keller 1989; Berger 1992a; Schlunegger et al. 1993, 1997).

2. Material und Methoden

2.1 Material

Die Grundlage für die vorliegende Arbeit bildet umfangreiches Fossilmaterial. Dieses stammt vorab

aus zwei Grabungen des NMBE (Naturhistorisches Museum der Burgergemeinde Bern) am Belpberg: 1982 im Hohburggraben und 1983 im Cheergraben. Dazu kommen weitere sorgfältige Feldaufsammlungen ebenfalls des NMBE, von B. Hostettler (Glovelier), R. Hadorn (Röthenbach), J. und U. Wegmüller (Merligen und Ittigen), P. Hornisberger (Bern), A. Klee (Thun), und die Sammlung Blank des Ortseuseums Belp. Ferner konnte auf Museumsmaterial aus älteren Aufsammlungen zurückgegriffen werden, z.B. von E. Kissling, R.F. Rutsch, E. Gerber, H. Haas.

Die Fossilien umfassen überwiegend Mollusken, gefolgt von Ichnofossilien. Bivalven und Gastropoden sind meistens als Prägekerne überliefert, seltener als Steinkerne. Calcitschalen sind erhalten, aber diagenetisch verändert, Aragonitschalen dagegen selten überliefert. Die Abbildungsoriginalien und das übrige Sammlungsmaterial (Einzelstücke, Blöcke und Faziesstücke) werden im NMBE aufbewahrt, die Sammlung Blank im Ortseuseum Belp.

2.2 Methoden

Die Aufsammlung des Fossilmaterials erfolgte über längere Zeit (ca. 15 Jahre) in bestimmten fossilreichen Horizonten, hauptsächlich am Belpberg und bei Häutligen. Die zwei Grabungen des NMBE von 1982 und 1983 im Hohburg- und Cheergraben am Belpberg wurden dem steilen Gelände angepasst und umfassten 0,85 m x 6,45 m bzw. 1,05 m x 4,65 m Grabungsfläche im Hauptfossilhorizont und 3 m bzw. 2 m vertikales Profil. Die Niveaus über der je-

weiligen Hauptgrabungsschicht wurden komplett auf Makrofossilien bis ca. 2 mm Grösse durchsucht, die ganze Hauptgrabungsschicht wurden entweder ebenfalls durchkämmt oder in Blöcken zur Präparation ins NMBE transportiert. Die jeweiligen Hauptgrabungsschichten wurden zunächst freigelegt und dann auf einer Klarsichtfolie durchgepaust und fotografiert. Zur Bestimmung der Mollusken sei auf Pfister & Wegmüller (1994 und 2007a) verwiesen.

Die biologischen und taphonomischen Attribute wurden in Anlehnung an Kidwell (1991), Kidwell et al. (1986) und Staff & Powell (1990) für jede Schicht aufgelistet und teils qualitativ, teils semiquantitativ ausgewertet, da die Informationen aus verschiedenen Quellen stammen.

Die trophische Klassifikation führten wir auf der Basis von Scott (1976) und der Definition nach Keller (1989) durch. Für jede Schicht wurde der genaue Fossilinhalt aufgelistet. In die Analyse einbezogen wurden Anthozoa, Bryozoa, Brachiopoda, Echinodermata, Bivalvia, Gastropoda, Scaphopoda, Cirripedia und Ichnofossilien. Für jede Art wurde je ein Punkt für die Ernährungsweise bzw. die Substratnische vergeben. Diese werden folgendermassen unterteilt:

- Ernährungsweisen
 - Suspensionsfresser (Filterierer) filtern organische Schwebstoffe aus dem Wasser (SUSP)
 - Detritusfresser (Substratfresser) verschlingen organisch reiches Substrat oder Teile davon – beinhaltet auch Aasfresser und Weidgänger (Herbivoren) (DET)
 - Räuber (Carnivoren) fressen lebende Tiere

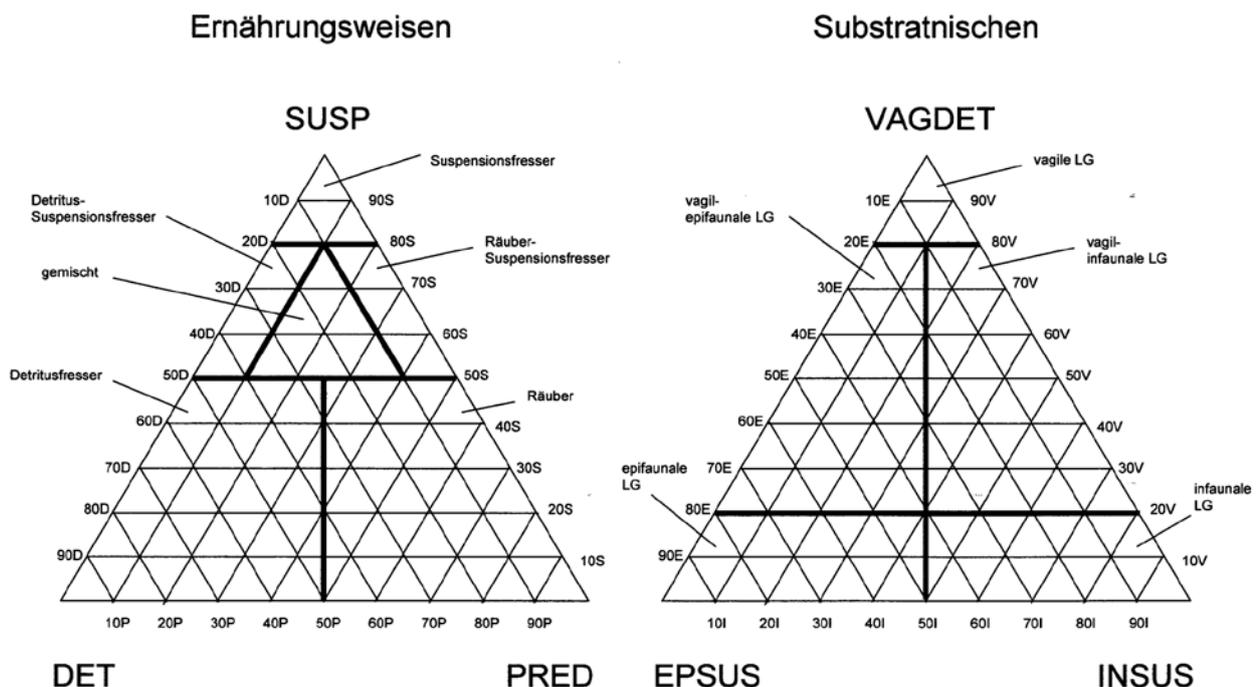


Abbildung 7: Ternäre Diagramme für die trophische Klassifikation nach Scott (1976). Legende siehe Kap. 2.3.4.

(PRED)

- Substratnischen
 - Sessile Infauna liegt angeheftet oder frei aber immobil im Substrat – einige Arten sind mobil, wenn sie gestört werden (INSUS)
 - Sessile Epifauna liegt angeheftet oder frei auf dem Substrat (EPSUS)
 - Vagiler Benthos ist frei im oder auf dem Sediment beweglich und sucht aktiv nach Nahrung (VAGDET)

Nach Scott (1976) wird diese Einteilung in ternären Diagrammen dargestellt, wobei sich gemäss Abbildung 7 verschiedene charakteristische Bereiche ergeben. Die Grundlagen der Faziesanalyse inklusive trophischer Klassifikation nach Scott (1976) sind in Keller (1989) detailliert abgehandelt und erstmals für die Faunen der OMM angewendet worden. Für Vor- und Nachteile der Methode siehe Kap. 9.2.1.

2.3 Abkürzungen und Lokalnamen

2.3.1 Abkürzungen

BS	Belpberg-Schichten
LFM	Luzerner Formation
MN	Säuger-Zonen
N	Zonen der planktonischen Foraminiferen
NN	Zonen des kalkschaligen Nannoplanktons
NMBE	Naturhistorisches Museum der Burgergemeinde Bern
OMM	Obere Meeresmolasse
OSM	Obere Süsswassermolasse
UMM	Untere Meeresmolasse
USM	Untere Süsswassermolasse
SFM	St. Galler Formation
SS	Sense-Schichten

2.3.2 Lokalnamen

Marchbachgraben = alter Name für Cheergraben
 Wyssbachgraben = Wissebachgraben

2.3.3 Architektur-Elemente der Bucht-Fazies (entsprechend Keller 1989)

- wtSTS: schräggeschichtete Sandsteine mit Wellenrippeln (wellenexponierte Grossrippelfelder, Rinnen und Platen des unteren Vorstrandes)
- wNS: Ablagerungen zwischen Normal- und Sturm-Wellenbasis (wellenexponierter unterer Vorstrand)
- ES-B: bioturbirte Sedimente und Fossilbänke (geschützter unterer Vorstrand)
- SWS-wST: Ablagerungen schwacher Strömungen zwischen Sturm- und Orkan-Wellenbasis (Übergangszone)
- SWS: Ablagerungen schwacher Strömungen unterhalb der Orkan-Wellenbasis (offenmarin)
- SWS-B: bioturbirte Ablagerungen schwacher

Strömungen unterhalb der Orkan-Wellenbasis (offenmarin)

- SSTR: Schuttströme, teilweise auch Schlammströme

2.3.4 Abkürzungen im Rahmen der trophischen Analyse

- SUSP = Suspensionsfresser
- DET = Detritusfresser
- PRED = Predator (Räuber)
- VAGDET = vagile Detritusfresser
- EPSUS = epifaunale Suspensionsfresser
- INSUS = infaunale Suspensionsfresser
- LG = Lebensgemeinschaft
- ERN = Ernährungsweise
- LEB = Lebensweise
- NWB = Normal-Wellenbasis
- SWB = Sturm-Wellenbasis
- OWB = Orkan-Wellenbasis

3. Faunenanalyse

3.1 Häufigkeit der Arten und Familien

Einen Überblick über die Häufigkeit der Bivalven- und Gastropoden-Arten und -Familien in den BS des Untersuchungsgebietes geben Tabellen 1 und 2. Insgesamt wurden 91 Bivalven- und 94 Gastropoden-Taxa beschrieben. Bei den Bivalven sind fast ein Viertel aller Taxa sehr häufig (über 60 Exemplare, = 22 Arten), bei den Gastropoden nur ein Achtel (= 11 Arten). Selten und sehr selten (unter 10 Exemplaren) sind gut ein Drittel der Bivalven-Taxa, aber fast drei Viertel der Gastropoden-Taxa. Dominierend und weit verbreitet ist *Paphia deshayesi*, gefolgt von *Pitar islandicooides* und *Lutraria sanna*. In die Kategorie der häufigsten Arten gehören vermutlich auch *Pecten helvetiensis* sowie *Ostrea granensis*, die im Hohburggraben am Belpberg z.B. eine ganze Austerbank aufbaut, aber wegen der Aufschlussverhältnisse nicht so ausgiebig aufgesammelt werden konnte und oft nicht sicher bestimmbar ist. Häufiger als bei den einzelnen Arten angegeben sind auch die Cardiiden, die ebenfalls äusserst verbreitet, aber oft nicht näher zu bestimmen sind. Insbesondere betrifft dies *Cardium burdigalinum* und *Acanthocardia moeschani* nebst *A. praecellens* und *A. steiningeri*. Bei den Gastropoden dominieren die Turritellen, die auch weit verbreitet sind, v.a. *Archimediella doublierii* und *Turritella studeri*. Danach folgt *Calyptraea sallomacensis*, die aber nur lokal in einer Schicht (Cheergraben, Schicht 15) dominiert.

Die sehr häufigen Arten gehören zu folgenden Familien: Nuculidae, Arcidae, Pectinidae, Limidae, Ostreidae, Cardiidae, Mactridae, Tellinidae, Veneridae, Hiatellidae, Pholadidae und Pandoridae bei den Bivalven und Trochidae, Turritellidae, Strombidae,

Tabelle 1: Artenreichtum und Häufigkeit der Bivalven-Arten und -Familien sowie ihre Verbreitung in den Belpberg-Schichten.

Familie	Gattung / Art	sh	h	mv	s	ss	SW	R	L	BP	E	
Nuculidae	<i>Nucula borsoni</i>		33							33		
	<i>Nucula nucleus</i>	61								56		
Nuculanidae	<i>Nuculana emarginata</i>					1				1		
	<i>Nuculana rutschi</i> n. sp.					2				1	1	
Arcidae	<i>Anadara fichteli</i>	106							4	80	5	
Glycymerididae	<i>Glycymeris cor</i>			21						19		
	<i>Glycymeris fichteli</i>		34					*		17	*	
Mytilidae	<i>Mytilus aquitanicus</i>			25			*	3		5	17	
	<i>Brachidontes studeri</i>			24							24	
	<i>Modiolus</i> cf. <i>supralamellosus</i>			11						8		
Pinnidae	<i>Atrina pectinata</i>			24				1	1	15		
Pteriidae	<i>Pinctada studeri</i>			11					*	7	2	
Pectinidae	<i>Gigantopecten albinus</i>				6				6	1		
	<i>Chlamys macrotis</i>					1				1		
	<i>Chlamys palmata</i>	145					*	*	1	111		
	<i>Chlamys</i> cf. <i>pavonacea</i>					5			*	2	2	
	<i>Chlamys praescabriuscula</i>				6				2	*	2	
	<i>Chlamys radians</i>					2				1	1	
	<i>Chlamys scabrella</i>			25				5	8	10		
	<i>Chlamys varia</i>					1				1		
	<i>Chlamys</i> sp.					1				1		
	<i>Pecten helvetiensis</i>		47					*		10	25	*
	<i>Pecten hornensis</i>				6				*	1		
<i>Pecten</i> sp.					1			1				
<i>Flabelliptecten hermansenni</i>					5				1	2	*	
Anomiidae	<i>Anomia</i> cf. <i>ephippium</i>		31				*			27	1	
Limidae	<i>Limaria inflata</i>	65							*	62	*	
Ostreidae	<i>Crassostrea gryphoides</i>	91					2			7	67	
	<i>Ostrea granensis</i>			13					1	11		
	<i>Ostrea lamellosa</i>				9					8		
Lucinidae	<i>Saxolucina tumida</i>			16				1		14	1	
Ungulinidae	<i>Diplo donta rotundata</i>		56							50	5	
Chamidae	<i>Pseudochama gryphina</i>					2	*			1		
Carditidae	<i>Lazariella</i> sp.					1				1		
	<i>Megacardita guenterti</i> n. sp.				7				2	3	1	
Cardiidae	<i>Cardium burdigalinum</i>			14				1	*	13		
	<i>Cardium kunstleri</i>				7				1	6		
	<i>Acanthocardia moeschani</i>					2					2	
	<i>Acanthocardia praecellens</i>	204					70	1		122	4	
	<i>Acanthocardia steiningeri</i> n. sp.	374					1			337		
	<i>Trachycardium multicostatum</i>	186					1	8	3	102	67	
	<i>Nemocardium spondyloides</i>				6				3	1	2	
<i>Cerastoderma</i> cf. ? <i>edule</i>						2			2			
Mactridae	<i>Mactra helvetica</i>		31							27	3	
	<i>Mactra ruescheggensis</i> n. sp.		38					24				
	<i>Mactra</i> cf. <i>bucklandi</i>					2				1	1	
	<i>Spisula belpbergensis</i> n. sp.	111								106		
	<i>Spisula hohburgensis</i> n. sp.	337								325		
	<i>Spisula</i> cf. <i>subtruncata</i> var. <i>triangula</i>				9						9	
	<i>Lutraria acutifrons</i> n. sp.	67								62		
	<i>Lutraria sanna</i>	854						4	13	8	701	89
<i>Eastonia rugosa</i>		48					1	*	6	38	2	
Solenidae	<i>Solen burdigalensis</i>			21				1		16	3	
Cultellidae	<i>Ensis bernensis</i> n. sp.		33					2	1	30		
	<i>Phaxas</i> cf. <i>pellucidus</i>					1					1	

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Familie	Gattung / Art	sh	h	mv	s	ss	SW	R	L	BP	E
Tellinidae	<i>Tellina bipartita</i>					1				1	
	<i>Tellina donacina</i>					1				1	
	<i>Tellina</i> cf. <i>nitida</i>					1				1	
	<i>Tellina planata</i>		47					1	2	43	1
	<i>Tellina serrata</i>					1				1	
	<i>Arcopagia crassa</i>			16			1		2	11	2
	<i>Psammotreta lacunosa</i>	89							2	86	*
	<i>Gastrana fragilis</i>	314						70	5	221	4
Solecurtidae	<i>Solecurtus basterotii</i>		33							33	
	<i>Solecurtus brevis</i> n. sp.		45							43	
	<i>Solecurtus dilatatus</i>			17				1		15	1
	<i>Pharus jansseni</i> n. sp.		43					1		39	3
Veneridae	<i>Circomphalus basteroti</i> forma <i>wyssbachensis</i>		37					37			
	<i>Circomphalus</i> sp. aff. <i>subplicata</i>					1					1
	<i>Venus multilamella</i>	137					8		1	98	29
	<i>Pitar dubia</i>		38					38			
	<i>Pitar haasi</i> n. sp.		35					35			
	<i>Pitar islandicoides</i>	863					11	126	83	653	17
	<i>Pitar kehrensis</i> n. sp.	80						2		78	
	<i>Pitar lilacinoides</i>	81						1		79	1
	<i>Pitar moesigrabensis</i> n. sp.		38					38			
	<i>Pitar schafferi</i>			23					4	15	2
	<i>Dosinia lupinus</i>			16			1	1	1	11	
	<i>Paphia deshayesi</i>	1'450					58	66	21	1'259	41
	<i>Venerupis basteroti</i>					1				1	
	<i>Chamelea</i> sp. aff. <i>gallina</i>					3		3			
Corbulidae	<i>Corbula gibba subpisum</i>			22						24	
Hiatellidae	<i>Panopea menardi</i>	242					1	11	10	189	31
Pholadidae	<i>Pholas desmoulinssii</i>	159						1		51	107
Teredinidae	unbestimmbar		53				3	38		11	1
Pholadomyidae	<i>Pholadomya alpina</i>			13			3	9		1	*
Pandoridae	<i>Pandora granum</i>	302								286	20
Thraciidae	<i>Thracia dollfusi</i>			12				1		10	1
	<i>Thracia eggenburgensis</i>			27					8	17	19
	<i>Thracia pubescens</i>			23						23	
Clavagellidae	<i>Clavagella bacillum</i>					1				1	
Anzahl Taxa		22	18	20	8	23	19	35	32	78	47
in % aller Taxa		24,2	19,8	22	8,8	25,2	20,9	38,5	35,2	85,7	51,6

Calyptraeidae, Fascioliariidae, Nassariidae und Clavatulidae bei den Gastropoden.

3.2 Artenreichtum der Familien

Es sind 30 Bivalven- und 27 Gastropoden-Familien vertreten. Die artenreichsten sind in Tabelle 3 aufgeführt. Gut die Hälfte der Bivalven-Arten gehört zu nur 5 Familien. Von 16 Familien wurde hier nur je eine Art aufgefunden. Bei den Gastropoden ist gut die Hälfte der Arten 7 Familien zuzuordnen. Von 10 Familien konnte nur je eine Art aufgesammelt werden.

3.3 Regionale Verbreitung der Arten in den Belpberg-Schichten

Tabellen 1 und 2 geben u.a. eine Übersicht über

die regionale Verbreitung der Bivalven- und Gastropoden-Arten in den BS des Untersuchungsgebietes. Die Artenzahlen in den einzelnen Regionen sind in Tabelle 4 zusammengefasst:

Sechs Bivalven-Arten kommen in allen unterschiedenen Regionen vor: *Trachycardium multicoatum*, *Lutraria sanna*, *Eastonia rugosa*, *Pitar islandicoides*, *Paphia deshayesi* und *Panopea menardi*. Alle sind insgesamt sehr häufig, ausgenommen *Eastonia rugosa* (häufig). Auffallend ist, dass 36 von 91 Taxa nur in einer Fundregion festgestellt worden sind. 20 davon sind seltene Arten. 16 Arten dagegen sind häufiger (mässig verbreitet bis sehr häufig). Das hängt z.T. wohl mit der Aufsammlungsweise zusammen (Grabungen am Belpberg). Sorgfältige Aufsammlungen, z.T. aus früherer Zeit, wurden aber auch im Rüscheegg-Gebiet und östlich des Belpbergs bei Utzigen-Radelfingen, Häutligen, Enggistein usw.

Tabelle 2: Artenreichtum und Häufigkeit der Gastropoden-Arten und -Familien sowie ihre Verbreitung in den Belpberg-Schichten.

Familie	Gattung / Art	sh	h	mv	s	ss	SW	R	L	BP	E
Fissurellidae	<i>Diodora italica</i>					3				3	
Trochidae	<i>Gibbula bicincta</i>			16							16
	<i>Gibbula</i> n. sp. aff. <i>sagus</i>				7						7
	<i>Gibbula</i> sp. aff. <i>elegans</i>					1				1	
	<i>Paroxystele amedei</i>	107					2	99		6	
	<i>Calliostoma hostettleri</i>	88						6	78	4	
	<i>Calliostoma otnangense</i>		32							32	
	Trochidae? sp. 1					1				1	
	Trochidae sp. 2					5		3		2	
Turbinidae	<i>Bolma</i> sp. 1					3		1		1	
	<i>Bolma?</i> sp. 2					1					1
Neritidae	<i>Nerita</i> sp.					1					
	<i>Agapilia picta</i>			25							25
Potamididae	<i>Granulolabium haeutligenense</i>		38								38
	<i>Granulolabium</i> cf. <i>inaequinodosum</i>					1				1	
	<i>Granulolabium?</i> sp.										
	<i>Terebralia</i> cf. <i>bidentata</i>					3				1	2
Turritellidae	<i>Protoma</i> sp. aff. <i>cathedralis paucicincta</i>			22						21	1
	<i>Turritella terebralis</i>		31					1	7	22	1
	<i>Turritella studeri</i>	676					123	2	68	379	104
	<i>Archimediella bicarinata</i>	114					1		3	95	15
	<i>Archimediella doublierii</i>	912					40		63	687	122
Strombidae	<i>Tibia dentata</i>					1				1	
	<i>Varicospira</i> sp.	84							3	78	3
Calyptraeidae	<i>Crucibulum deforme</i>		34							31	2
	<i>Calyptraea sallomacensis</i>	179					3	3	1	157	15
Vermetidae	<i>Vermetus arenarius</i>										
Triviidae	<i>Trivia antiquosphaera</i>					2				2	
Naticidae	<i>Natica sallomacensis</i>				8		2		1	4	
	<i>Polinices</i> cf. <i>redemptus</i>				7		2	1		4	
	<i>Euspira</i> sp. aff. <i>helicina</i>	38					1	3	1	31	
	<i>Neverita olla</i>				6					6	
	<i>Sinum patulum</i>				10			6	1	3	
Bursidae	<i>Bufonaria (Aspa) marginata</i>					5				5	
Ranellidae	<i>Cymatium</i> sp.					1				1	
Ficidae	<i>Ficus burdigalensis</i>		43				2	5	2	33	1
	<i>Ficus conditus</i>			19				4	1	15	
	<i>Ficus geometra</i>			18				2		16	
Epitoniidae	<i>Cirsotrema menkveldae</i>					2				2	
	<i>Epitonium</i> sp.					1				1	
Muricidae	<i>Chicoreus</i> sp. aff. <i>sedgwicki</i>				12			3		9	
	<i>Murex</i> sp. aff. <i>sismondai</i>					3				3	
	<i>Ocenebra polymorpha</i>					3				3	
	<i>Hadriana mioincrassata</i>				10				1	9	
	Muricidae sp. 1					4				4	
	Muricidae sp. 2					1				1	
Buccinidae	<i>Babylonia matheroni</i>					2				2	
Columbellidae	Columbellidae sp.					1				1	
Fascioliariidae	<i>Euthriofusus burdigalensis</i>	82					10		2	70	
	<i>Euthriofusus</i> cf. <i>virgineus</i>					1				1	
	<i>Fusinus</i> sp.					1				1	
	Fascioliariidae sp. 1					1				1	
	Fascioliariidae sp. 2					1				1	
	Fascioliariidae ? sp. 3					2			1	1	

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Familie	Gattung / Art	sh	h	mv	s	ss	SW	R	L	BP	E
Nassariidae	<i>Nassarius flexicostatus</i>	112								109	
	<i>Nassarius spectabilis</i>					2				2	
	<i>Nassarius</i> sp. aff. <i>flexicostatus</i>					1				1	
	<i>Nassarius</i> sp. aff. <i>incertus</i>					2				2	
	<i>Nassarius</i> sp. 1					1			1		
	<i>Nassarius</i> sp. 2					2			1	1	
	<i>Nassarius</i> sp. 3					3				2	1
	<i>Nassarius</i> sp. 4					1				1	
	<i>Dorsanum baccatum</i>	107						1	3	10	88
Mitridae	<i>Mitra</i> sp. aff. <i>transylvanica</i>					1				1	
	<i>Mitra</i> sp. 1					1				1	
	<i>Mitra</i> sp. 2					1				1	
	<i>Mitra</i> sp. 3					1				1	
Turbinellidae	<i>Tudicla rusticula</i>		38						3	<i>3/1</i>	2
Cancellariidae	<i>Cancellaria contorta</i>					5				5	
	<i>Cancellaria dertonensis</i>					1				1	
	<i>Cancellaria</i> sp. 1					1				1	
	<i>Cancellaria</i> sp. 2					1				1	
	<i>Trigonostoma dertoscalatum</i>					4				4	
	<i>Trigonostoma exwestianum</i>					2				1	1
	<i>Trigonostoma geslini</i>					3		1		2	
	<i>Trigonostoma spiniferum</i>					5				5	
	<i>Trigonostoma</i> sp. aff. <i>apertum</i>					1		1			
	<i>Trigonostoma</i> sp.					2	2				
Conidae	<i>Conus</i> cf. <i>antediluvianus</i>					1	1				
	<i>Genota ramosa</i>			24				1		23	
Clavatulidae	<i>Clavatula</i> sp. 1	97								96	1
	<i>Clavatula</i> sp. 2					1				1	
Drillidae	<i>Drillia?</i> sp.					1	1				
Turridae	Turridae sp.					1				1	
Mathildidae	<i>Tuba</i> sp. aff. <i>cancellata</i>					1				1	
Neogastropoda	Neogastropoda sp. 1					3				3	
	Neogastropoda sp. 2					5	1			4	
	Neogastropoda sp. 3					1				1	
	Neogastropoda sp. 4					1				1	
	Neogastropoda sp. 5					1				1	
	Neogastropoda sp. 6					1				1	
	Neogastropoda sp. 7					5				5	
Opercula	Opercula (<i>Bolma</i> sp.)										
Gastropoda	Gastropoda sp. 1					1					1
Anzahl Taxa		11	7	7	6	60	15	17	19	79	22
in % aller Taxa		12	7,7	7,7	6,6	66	16,5	18,7	20,9	86,8	24,1

Bemerkung: Differenzen in der Anzahl zwischen der Häufigkeit und der regionalen Verbreitung sind durch Stücke ohne genauen Fundort bedingt.

Legende:

- sh = sehr häufig (ab 61 Exemplaren)
h = häufig 31–60 Exemplare
mv = mässig verbreitet 11–30 Exemplare
s = selten (6–10 Exemplare)
ss = sehr selten (1–5 Exemplare)
SW = südwestlicher Teil des Verbreitungsgebietes der Belpberg-Schichten
(vergleiche Pfister & Wegmüller 2007a, Abb. 1)
R = Rüscheegg-Gebiet
L = Längenberg
Bp = Belpberg
E = Gebiet östlich und nordöstlich des Belpbergs
* = Vorkommen (ohne genaue Individuenzahl)
1 (fett) = auf eine Region beschränkte Art
1 (kursiv) = dominierend

Tabelle 3: Anzahl Arten der artenreichsten Bivalven- und Gastropoden-Familien.

Familie Bivalven	Anzahl Arten	Familie Gastropoden	Anzahl Arten
Pectinidae	12	Trochidae	8
Cardiidae	8	Turritellidae	5
Mactridae	9	Naticidae	5
Tellinidae	8	Muricidae	6
Veneridae	14	Fasciolaridae	6
		Nassariidae	9
		Cancellariidae	10

51 von 91

49 von 94

durchgeführt. *Nucula borsoni*, *N. nucleus* und *Corbula gibba subpisum* sind sehr kleine Arten und wurden möglicherweise deshalb nur bei den beiden Grabungen am Belpberg erfasst. Bei den Gastropoden wurden nur 2 Arten in allen unterschiedenen Regionen gefunden: *Turritella studeri* und *Calyptreaa sallomacensis*. Beide sind insgesamt sehr häufig. 56 von 94 Taxa wurden nur in einer Fundregion registriert. 52 der 56 Taxa sind selten oder sehr selten, 4 sind häufiger (mässig verbreitet bis sehr häufig).

Eine Besonderheit sind Austernbänke, wie sie am Türli bei Guggisberg und bei Häutligen von *Crassostrea gryphoides* aufgebaut wurden, sowie in kleinerem Umfang von *Ostrea granensis* und evtl. *O. lamellosa* im Hohburggraben am Belpberg (siehe Kap. 8). Auffallend ist ausserdem das Vorkommen von bis 15 cm dicken inkohnten Holzstücken voller Terediniden bei Rüscheegg. Solche Funde wurden auch in Luzern gemacht (Keller 1989), in anderen Regionen nur vereinzelt.

Der Belpberg ist mit 78 Bivalven- und 79 Gastropoden-Taxa bei weitem die artenreichste Region, was z.T. durch die intensiven, systematischen Grabungen und übrigen Aufsammlungen begründet ist. Die häufigsten Arten vom Belpberg sind die Bivalven *Paphia deshayesi*, *Lutraria sanna*, *Pitar islandicoides*, *Acanthocardia steingeri*, *Spisula hohburgensis* und *Pandora granum* sowie die Gastropoden *Archimediella doublierii* und *Turritella studeri*. Folgende häufigere Bivalven-Arten scheinen auf den Belpberg beschränkt zu sein: *Glycymeris cor* (3 Fundstellen), *Modiolus cf. supralamellosus* (2 Fundstellen), *Spisula belpbergensis* (nur aus wenigen Fundschichten im Cheergraben), *S. hohburgensis* und *Lutraria acutifrons* (nur aus wenigen Fundschichten im Hohburggraben), *Solecurtus basteroti*, *S. brevis* und *Thracia pubescens* (v.a. aus dem Cheergraben) zuzüglich der oben erwähnten drei kleinen Arten *Nucula borsoni*, *N. nucleus* und *Corbula gibba subpisum*, also insgesamt 11 häufigere Arten. Mit 13 seltenen Arten

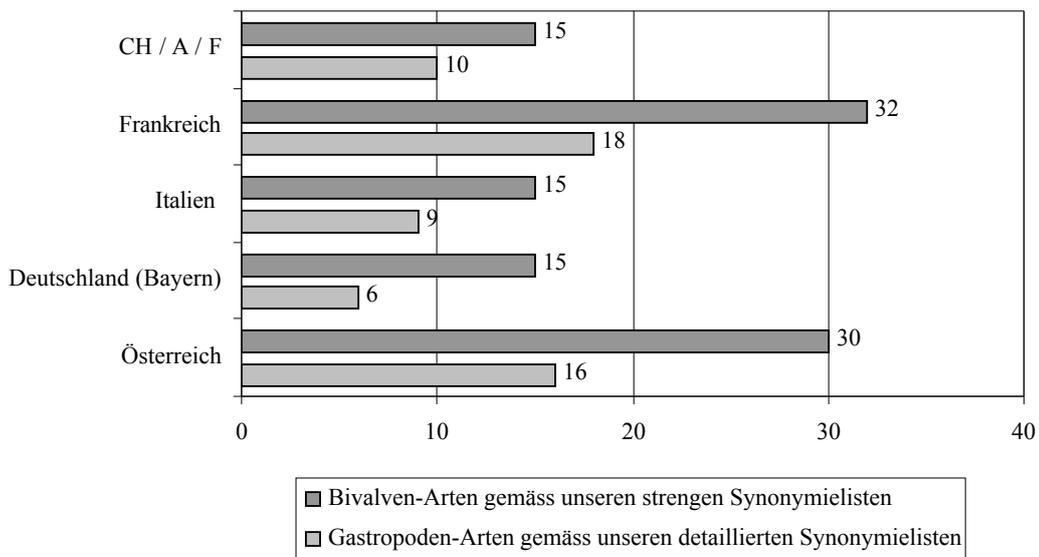
zusammen macht das 24 Arten, d.h. knapp 31% der Bivalven wurden nur am Belpberg gefunden. Auch bei den Gastropoden kommen weitaus am meisten Arten am Belpberg vor: 79 Arten, also 87% aller Gastropoden-Taxa. 48 Gastropoden-Arten (44%) scheinen auf den Belpberg beschränkt zu sein.

Im Gebiet östlich und nordöstlich des Belpbergs sind folgende Arten am häufigsten: *Pholas desmoulini*, *Lutraria sanna*, *Trachycardium multicoatum* und *Crassostrea gryphoides* (Bivalven) sowie *Archimediella doublierii* und *Turritella studeri* (Gastropoden). 7 Arten treten nur dort auf. Es fällt auf, dass sie bisher nur in besonders tonig-siltigen, weichen Ablagerungen gefunden wurden, wie sie in den BS nur an wenigen Stellen auftreten. Vermutlich hängt das Vorkommen von den paläoökologischen Bedingungen ab, insbesondere von brackischem Milieu, was wohl für *Brachidontes studeri*, *Spisula cf. subtruncata* var. *triangula*, *Mytilus aquitanicus* (Bivalven) und die Gastropoden *Agapilia picta* und *Granulolabium haeutligenense* gilt. Nebst diesen Arten wurden noch *Acanthocardia moeschani* und *Phaxas cf. pellucidus* (1 bzw. 2 Exemplare) nur in diesem Gebiet gefunden, ebenfalls in weichem, tonigem Sediment.

Das Gebiet um Rüscheegg zeigt einen etwas eigenen Charakter. Obwohl es sehr seriös besammelt wurde (H. Haas und E. Gerber), konnten nur 35 Bivalven-Arten gefunden werden. Die häufigsten Arten im Rüscheegg-Gebiet sind *Pitar islandicoides*, *Gastrana fragilis* und *Paphia deshayesi* (Bivalven) sowie *Paroxystele amedei* (Gastropode). 6 Arten kommen nur in dieser Region vor, eine davon selten (*Chamelea* sp. aff. *gallina*), die übrigen alle häufiger: *Pitar dubia*, *P. moesigrabensis*, *P. haasi*, *Mactra ruescheggensis* und *Circomphalus basteroti* forma *wyssbachensis*. Unter den Gastropoden ist im Rüscheegg-Gebiet nur *Paroxystele amedei* sehr häufig (nur im Wissebachgraben), die übrigen Gastropoden sind selten bis sehr selten.

Tabelle 4: Verbreitung der Bivalven- und Gastropoden-Arten in den Belpberg-Schichten. SW = äusserster SW, R = Rüscheegg-Gebiet, L = Längenberg, B = Belpberg, E = Region östlich und nordöstlich des Belpbergs (siehe Abb. 2)

	SW	R	L	B	E
Artenzahl	19	35	32	78	47
Nur in einer Region vorkommend	-	7	-	24	4

Tabelle 5: Mit benachbarten Ländern gemeinsame burdigale Bivalven- und Gastropoden-Arten.

3.4 Fundstellen mit höchster Diversität

Zu den 10 artenreichsten Fundstellen, was die Mollusken betrifft, gehören in erster Linie der Hohburg- und der Cheergraben am Belpberg (100 bzw. 92 Arten), dann der Imihubel am Längenberg, Aarwald, Gerzensee und Rohrholz am Belpberg (44 bis 32 Arten), gefolgt vom Wissebachgraben bei Rüscheegg, der Weinhalde bei Tägertschi, Häutligen und dem Fallvorsassli bei Plaffeien (24 bis 18 Arten). Das Gebiet vom Belpberg und Imihubel ist also am artenreichsten, auch abgesehen von den Grabungen (das Rüscheegg-Gebiet z.B. wurde auch seriös besammelt).

3.5 Faunenvergleich mit Westlicher und Zentraler Paratethys, Mediterraner Tethys und Atlantik

Beim Vergleich mit den benachbarten Ländern bzw. Meeresbereichen werden im Folgenden nur sicher bestimmte Mollusken-Arten ohne Bezeichnung „cf.“, „aff.“ oder „sp.“ nach der Verbreitung gemäss den Synonymielisten in Pfister & Wegmüller (1994, 1998, 1999, 2000, 2001, 2007a, 2007b) diskutiert. Die Synonymie der Arten wurde sehr streng beurteilt. Deshalb kann das jeweilige Verbreitungsgebiet in Wirklichkeit grösser sein. Das betrifft insbesondere Arten, die scheinbar auf die Schweiz beschränkt sind. Es lassen sich aber Tendenzen erkennen. Es werden hier nur Arten aus dem Burdigalium verglichen (Tab. 5).

Bivalven: Von 77 verbliebenen Arten (Tab. 5) sind in den Nachbarländern 25 (33%) in sicherem Burdigalium nicht gefunden worden. Davon sind 13 Arten und 1 Varietät nach Pfister & Wegmüller (1994, 1998,

1999, 2000, 2001) neu: *Nuculana rutschi*, *Megacardita guenterti*, *Acanthocardia steiningeri*, *Maetra ruescheggensis*, *Spisula belpbergensis*, *S. hohburgensis*, *Lutraria acutifrons*, *Ensis bernensis*, *Solecortus brevis*, *Pharus jansseni*, *Pitar haasi*, *P. kehrensis*, *P. moesigrabensis* und *Circomphalus basteroti* forma *wyssbachensis*.

20% der sicher bestimmten Bivalven-Arten kommen von Frankreich bis mindestens Österreich vor (15 Arten). Mit Frankreich gemeinsam sind 42%, mit Österreich 39%, mit Süddeutschland und Italien je 20% aller Bivalven-Arten. 17% wurden ausser in der Schweiz nur in Frankreich gefunden, 13% nur in Österreich, 5% nur in Italien und 1% nur in Süddeutschland.

Interessant ist auch der Vergleich mit dem Ottnangium und dem Eggenburgium von Österreich und Deutschland (Bayern): Mit dem Ottnangium von Ottnang ist nach unseren Synonymielisten keine Bivalven-Art gemeinsam, was am faziellen Unterschied liegen könnte. Mit dem Ottnangium von Bayern sind 8 Arten gemeinsam, mit dem Eggenburgium von Österreich dagegen 30 Arten und mit dem Eggenburgium von Bayern 12 Arten. Dass es im Vergleich mit Bayern weniger Arten sind, liegt auch an der schlechten Qualität der Abbildungen von Hölzl (1958 und 1965), die den Vergleich erschwert.

Gastropoden: 32% der sicher bestimmten Gastropoden-Arten gemäss den Synonymielisten in Pfister & Wegmüller (2007a, 2007b) wurden bisher in den Nachbarländern in sicherem Burdigalium nicht gefunden, nämlich 12 Arten; 3 davon sind neu: *Calliostoma hostettleri*, *Granulolabium haeutligenense* und *Cirsotrema menkveldae*. Von 38 sicher bestimmten Gastropoden-Arten sind 26% von Frankreich bis mindestens Österreich verbreitet. Frankreich ist mit

47%, Österreich mit 42%, Italien mit 24% und Süd-deutschland mit 16% vertreten.

Allgemein zeigen sich etwas mehr Gemeinsamkeiten mit Frankreich als mit Österreich (und zwar mit dem Loirebecken und der Aquitaine), was die Stellung westlich des Übergangs der Westlichen in die Zentrale Paratethys widerspiegelt. Gut vergleichbar ist auch Italien.

4. Sedimentologie

4.1 Überblick

Die Molasseablagerungen zwischen Rupelium und Serravalium (Tortonium) bestehen aus zwei „coarsening-, thickening- and shallowing-upward megasequences“ (Matter et al. 1980 und Abb. 1). Die zweite Megasequenz beginnt mit der OMM, deren Fazies durch flachmarine Ablagerungen dominiert wird. Im Schweizerischen Molassebecken kann die OMM lithostratigraphisch gegliedert werden in die ältere LFM von ca. 20–18 Ma und in die jüngere SFM von ca. 18–17 Ma (Keller 1989), der die BS entsprechen (Berger 1996).

In der SFM bestand nahe dem alpinen Orogen eine schmale Meeresstrasse, die in der Schweiz rund 70 km breit war. Nach Keller (1989) existieren keine Anhaltspunkte, selbst für die Bucht-Fazies der maximalen OMM-Transgression Paläowassertiefen von mehr als wenigen Zehner-Metern anzunehmen. Auch Bieg (2005) legt seinen Simulationen der Paläotiden, basierend auf einer Zusammenstellung publizierter Daten für die Schweiz, maximale Paläowassertiefen von 50 bis 60 m zu Grunde. Hinsichtlich der Paläowellenenergie sind die Küsten des OMM-Meeres als niedrigerenergetisch zu klassifizieren (Keller 1989). Wie Keller (1989) feststellte, variierte der Paläotidenhub während der Sedimentation der OMM wiederholt zwischen mikro- und mesotidalen Bedingungen, wobei die Ablagerung der SFM / BS eher unter mikrotidalem Gezeitenregime erfolgte.

In der SFM ist neben der im älteren Teil vorherrschenden, gezeitendominierten Fazies-Assoziation zwischen den Deltas die Fazies-Assoziation sublitoraler Buchten im jüngeren Teil weit verbreitet (Keller 1989). Diese verzahnt seitlich mit den Konglomeraten der OSM, z.B. im Napf- und Hörnli-Delta (Keller 1989) oder im Guggisberg-Delta (Demarcq & Schoepfer 1990) (Abb. 1 und 6).

Die marinen Sedimentgesteine der OMM werden von Sandsteinen dominiert, zu denen sich untergeordnet Silt- und Schlammsteine gesellen. Lediglich in der jüngeren SFM überwiegen mächtige Silt- und Feinsandstein-Abfolgen, die früher als „Schiefermergel“ (vgl. „Zone der Schiefermergel“ in Habicht 1987) bezeichnet wurden. Eine Besonderheit in den BS sind geringmächtige, aber weit verbreitete Muschelsandstein-Horizonte, die in den BS vom Längenberg an nach Osten vorkommen. Es sind dies lokale, wiederholt umgelagerte Anhäufungen von Muschelschalen, Sand und Geröllen (z.B. Hofmann 1960; Allen et al. 1985; Naef et al. 1985).

4.2 Sedimentologie der Belpberg-Schichten am Beispiel des Hohburggrabens, Belpberg

Die detaillierte sedimentologische Aufnahme des Profils Hohburggraben erfolgte 1986 durch P. Schoepfer (Fribourg) und B. Keller (Luzern), und ist zusammen mit paläontologischen Daten in Abbildung 3 dargestellt. Die verschiedenen Lithofazies des Profils lassen sich problemlos den von Keller (1989) beschriebenen Architektur-Elementen zuordnen (Abb. 8, Tab. 6, Kap. 2.3.3):

- Das Profil beginnt mit entschichteten, bioturbierten, sandigen Siltsteinen (SWS-B), in die sich nach oben zunehmend dünne Sturmsandbänke, teilweise mit Wellenrippeln einschalten (SWS-wST). Zwischen 6,4 und 8,6 m findet sich eine Abfolge schrägschichteter Sandsteine mit Wellenrippeln (wtSTS). Das Architektur-Element SWS-B ist typisch

Abbildung 8: Hauptverbreitung der Architektur-Elemente und Charakterisierung der trophischen Strukturen der Bucht-Fazies der OMM (aus Keller 1989). Legende siehe Kap. 2.3.3. und 2.3.4.

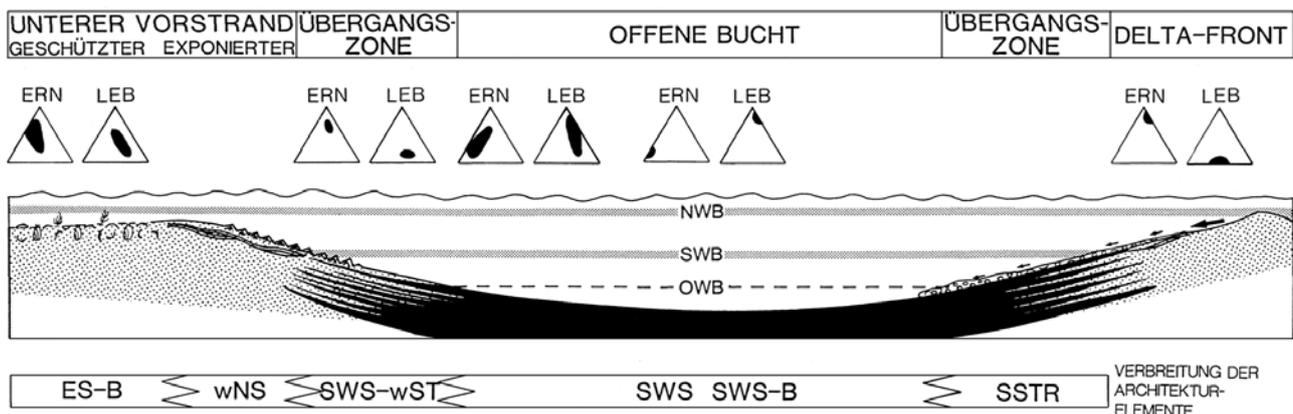


Tabelle 6: Die im Profil Hohburggraben beobachteten Architektur-Elemente und ihre Interpretation nach Keller (1989).

Symbol	Lithofazies und Schichtkontakte	Zusätzliche Charakteristika	Interpretation
SWS SWS-B	meist diskontinuierliche, feinblättrige, heterolithische Wechschichtungen, untergeordnet Linsenschichtung; mit Strömungs-, seltener Wellenrippeln, tw. stark bioturbiert (SWS-B)	<i>Planolites</i> sp., <i>Gyrochorte comosa</i> , <i>Diplocraterion</i> , tw. weitere Ichnospezies, tw. mit euryhaliner Molluskenfauna	vorwiegend subtidale Sedimentationsräume unterhalb Sturm-Wellenbasis, mit <u>schwachen</u> Strömungen, auch in Flachwasserbuchten oder auf Schlickwatten möglich
SWS-wST	Hintergrundsedimentation wie SWS, darin eingelagert Sturmsandbänke mit konkordanten, nicht erosiven Kontakten und tw. Sohlenpflaster aus Kies, tw. Wellenrippeln	allochthone und parautochthone Schille, tw. euryhaline Arten, Fluchtspuren	Übergangszone mit <u>schwachen</u> Strömungen und Sturmsedimentation oder untiefe Buchten
wtSTS	typisches Zusammenvorkommen von trogförmigen Schrägschichtungen und Wellenrippeln, dazu Strömungsrippeln, Schlicklagen, diskordante, erosive Kontakte, gradierte Lagen Feinsand-Silt	gelegentlich <i>Gyrochorte comosa</i> sowie allochthones Schalenmaterial	<u>wellenexponierte</u> Grossrippelfelder, Rinnen und Platen des unteren Vorstrandes
ES-B	Massive, meist bioturbirte Gefüge, vereinzelt Strömungsrippeln und oder Schlicklagen	zuweilen <i>Thalassinoides</i> sp., <i>Ophiomorpha nodosa</i> und cf. <i>Subphyllochorda</i> sp.	entschichtete, <u>bioturbirte</u> Sande und Fossilbänke

für ruhige Sedimentationsräume ohne grundberührenden Welleneinfluss, sei es in einer geschützten Bucht, sei es im tieferen Wasser unterhalb der Orkanwellenbasis. Gegen oben zeigen zunehmende Sturmsandbänke (SWS-wST) einen verstärkten Einfluss grundberührender Wellen an, sei es durch ein Seichterwerden oder eine zunehmende Wellenexposition. Ein Seichterwerden, zusammen mit erhöhter detritisch-arenitischer Bodenfrachtzufuhr, zeigen die Sandsteine des Architektur-Elements wtSTS an. Insgesamt ist diese Abfolge als eine nach oben seichter werdende Sequenz zu interpretieren, die durch Vorbau deltaischer Mündungsbarren oder durch Migration sandiger Platen entstanden ist.

- Zwischen 8,6 und 15,6 m dominieren entschichtete und bioturbirte, siltige Sandsteine sowie sandige Siltsteine (ES-B). Teilweise sind dünne Sturmsandbänke (SWS-wST) oder heterolithisch laminierte Wechschichten (SWS) zwischengeschaltet. Dieser Profilabschnitt repräsentiert einen ruhigen Sedimentationsraum mit gelegentlichem Sturm- oder Orkanwelleneinfluss, sei es in einer nun geschützten Bucht im unteren Vorstrand, sei es in tieferem Wasser der Übergangszone bis hin zur offenen Bucht.

- Die Abfolge zwischen 15,6 und 18,1 m wird aufgebaut durch wellige, heterolithisch laminierte Wechschichten (SWS), in die dünne, sandige Sturmsandbänke mit gelegentlichen Wellenrippeln im Dach eingeschaltet sind (SWS-wST). Das Architektur-Element SWS ist typisch für ruhige Sedimentationsräume mit schwachen Strömungen, sei es in einer geschützten Bucht, oder im tieferen Wasser

einer offenen Bucht mit episodischem Orkanwelleneinfluss.

- Von 18,1 bis 23,3 m stellen sich entschichtete und bioturbirte, sandige Siltsteine sowie siltige Sandsteine (ES-B) ein, die vier nach oben gröber werdende Sequenzen bilden. Dieser Bereich repräsentiert einen ruhigen Sedimentationsraum mit zeitweilig zunehmender detritischer Zufuhr, vermutlich durch Migration distaler, deltaischer Mündungsbarren.

- Zwischen 23,3 und 30,1 m dominieren entschichtete, bioturbirte, sandige Siltsteine (SWS-B) und gegen oben zunehmend stark siltige Feinsandsteine (ES-B), im Mittelteil mit dünnen Sturmsandbänken (SWS-wST). Dieser Abschnitt verkörpert einen ruhigen Sedimentationsraum mit gelegentlichem Sturm- oder Orkanwelleneinfluss, entweder in einer geschützten Bucht im unteren Vorstrand oder in tieferem Wasser der Übergangszone bis hin zur offenen Bucht.

- Der Abschnitt von 30,1 bis 37,6 m besteht aus einer Wechselfolge entschichteter und bioturbierter, sandiger Siltsteine sowie siltiger Sandsteine (ES-B). Im Hangenden finden sich zunehmend geringer mächtige, heterolithische, wellig-laminierte Wechschichten (SWS) mit dünnen, sandigen Sturmsandbänken und -laminae mit Wellenrippeln (SWS-wST). Auch dieser Ablagerungsraum kann einem ruhigen Sedimentationsraum in einer geschützten Bucht im unteren Vorstrand oder in tieferem Wasser offener Buchten zugeordnet werden, nach oben aber mit zunehmendem Welleneinfluss, wie er für die Übergangszone charakteristisch ist.

5. Taphonomie

5.1 Beschreibung der Fossilsschichten im Profil Hohburggraben, Belpberg

• Ab 37,6 m folgen über einer deutlich erosiven Fläche flachwinklig und trogförmig schräggeschichtete Fein- und Mittelsandsteine, vereinzelt noch mit Wellenrippeln, in die sich zum Hangenden hin zunehmend Geröll-Schnüre einschalten. Über einer Erosionsdiskordanz folgen schliesslich bis zum Profildach sandige Kristallin-Konglomerate. Die Erosionsfläche und die detritisch-arenitische Zufuhr weisen auf ein Einsetzen von Bodenfrachttransport hin, wie er zusammen mit den vereinzelt Wellenrippeln für das Vorrücken deltaischer Mündungsbarren typisch ist. Die schräggeschichteten, konglomeratischen Sandsteine und Konglomerate selbst repräsentieren bereits fluviatile Transportmechanismen der Delta-Verteilerrinnen.

Die Kombination der Architektur-Elemente sowie deren Interpretation im Profilabschnitt bis 37,6 m sind für die Fazies-Assoziation interdeltaischer Buchten und Deltabuchten der SFM typisch (Keller 1989). Das Hangende dagegen repräsentiert bereits das Mündungsgebiet eines Braidplain Deltas. Bei der Bucht-Fazies handelt es sich um niedrig-energetische Lebensräume unterhalb der Normalwellenbasis, die durch stabile Lebensbedingungen und ein lebensfreundliches Milieu mit hoher Suspensionszufuhr aus den Deltas charakterisiert waren.

Für die Verbreitung der einzelnen Molluskenarten siehe Tabellen 1 und 2. Mehrere wichtige taphonomische Attribute, die trophische Struktur und die Architektur-Elemente sind in Tabelle 7 im Anhang aufgeführt. Die übrigen taphonomischen Merkmale werden bei den einzelnen Schichten erwähnt. Die Anzahl der Molluskentaxa ist nicht durchgängig repräsentativ, da die Schichten unterschiedlich beprobt wurden. Die sedimentologischen und paläontologischen Daten sind in Profil Abbildung 3 zusammenfassend dargestellt. Eine Übersicht über den Grabungsaufschluss gibt Abbildung 9.

Schichten von unten nach oben:

12 Dominierend: *Acanthocardia praecellens*. Arten- und individuenarm (6 Molluskentaxa). Mit Spurenfossilien.

14 Oben Cardiiden dominierend. Arten- und indivi-



Abbildung 9: Aufschluss der Grabung 1982 im Hohburggraben, Schichten 23–27. Foto P. Vollenweider.

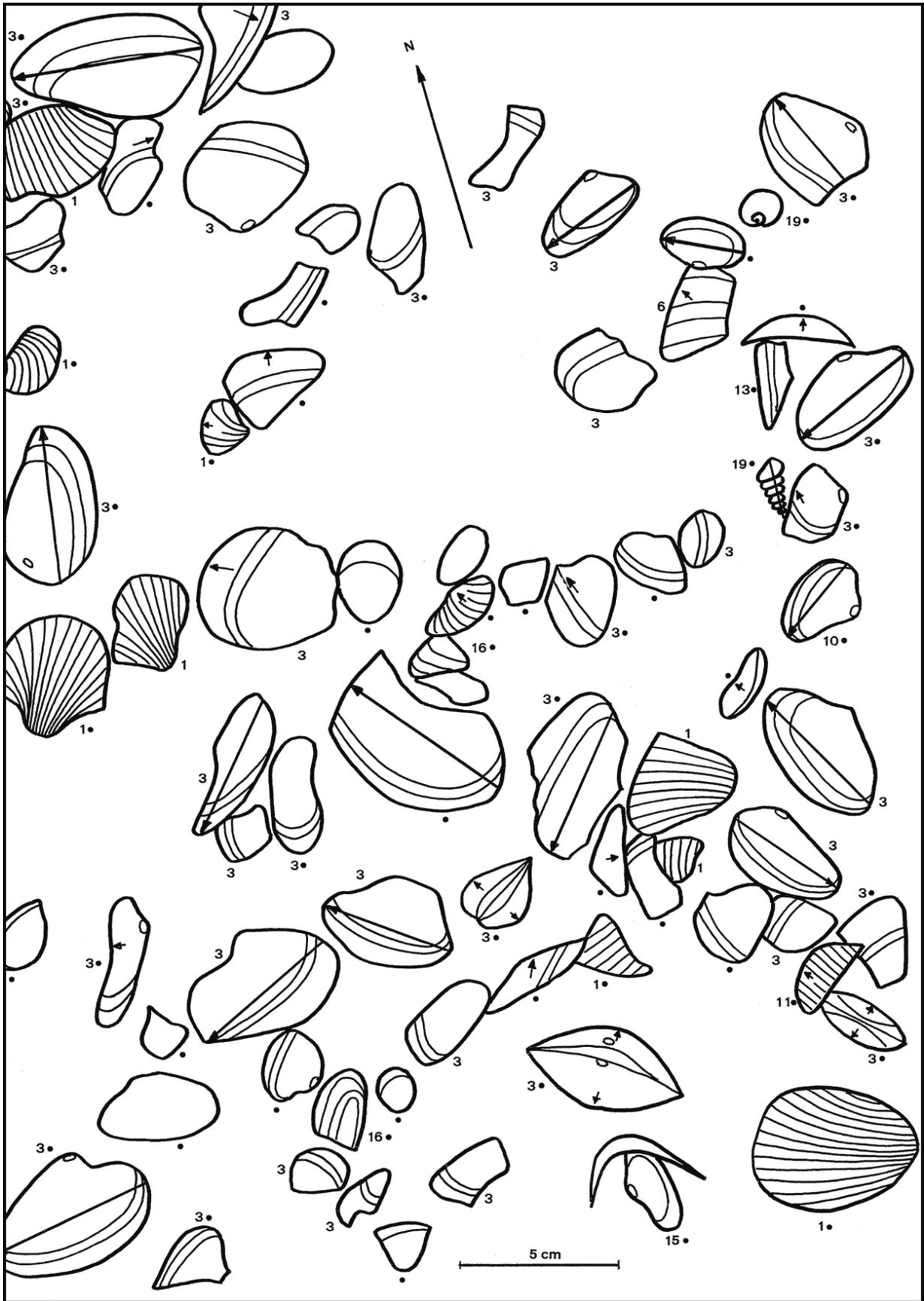


Abbildung 10: Zeichnung der erkennbaren Mollusken der Schicht 23 im Hohburggraben. Dominierend sind *Paphia* sp. und Cardiiden. 1 Cardiidae, 2 *Trachycardium*, 3 *Paphia*, 4 *Pecten* + *Chlamys palmata*, 5 *Chlamys palmata*, 6 *Pecten*, 7 kleine *Chlamys*, 8 *Pitar islandico-ides*, 9 *Paphia/Pitar* indet., 10 *Gastrana fragilis/Spisula hohburgensis*, 11 *Anadara*, 12 *Ostrea*, 13 *Solecurtus*, 14 *Pharus*, 15 *Panopea*, 16 *Thracia*, 17 Turritellidae, 18 *Euthriofusus*, 19 Gastropoda, 20 Geröll. Legende siehe Abb. 12. Unvollständige Exemplare sind meist nicht Fragmente, sondern teils von Sediment bedeckt oder teilweise entfernt.

duenarm (8 Molluskentaxa). Verschiedene Spurenfossilien, bioturbat. Mit Gerölllage.

17 Dominierend *Paphia deshayesi*, gefolgt von Cardien. Artenreich (24 Molluskentaxa). Mit Kohle, Spurenfossilien. Zerbrochene Schalen und winzige Bruchstücke, in Schichtmitte mehr oder weniger horizontal angehäuften. Relativ oft Aufwuchs von Serpuliden und Bryozoen. Selten Anbohrung: *Entobia*. Sandige Matrix nach oben siltiger werdend.

19 Dominierend: *Paphia* sp., oft juvenil. Mässig artenreich (10 Molluskentaxa). Wenig Aufwuchs von Serpuliden und Bryozoen. Unten bioturbat, siltige und grobsandige Stellen.

21 Dominierend: *Paphia deshayesi*, z.T. juvenil, dann Naticiden, gefolgt von *Acanthocardia steiningeri*. Artenreich (30 Molluskentaxa). Linke/rechte Klappen ausgeglichen (wenige Daten). Wenige Bruchstücke. Geringer Aufwuchs von Bryozoen und Serpuliden. Bioturbat. Unten weniger dichtgepackt und artenärmer.

23 Dominierend: *Paphia deshayesi*, *Acanthocardia steiningeri* und *Spisula hohburgensis*. Sehr artenreich (53 Molluskentaxa). Verhältnis linke/rechte Klappe etwas ungleich. Selten Aufwuchs und Anbohrung. Horizontale Orientierung 65/245 Grad. Selten 1–2 cm grosse Gerölle. Grabungsschicht (Abb. 10).

24 Dominierend: *Paphia deshayesi*, *Pitar islandicoides* und *P. lilacinoides*, *Archimediella doublierii*, *Spisula hohburgensis*. Pectiniden an der Obergrenze der Schicht gehäuft. Sehr artenreich (53 Molluskentaxa). Mehr Bruchstücke als in Schicht 23. Selten Aufwuchs und Anbohrung. Linke/rechte Klappen ausgeglichen. Horizontale Orientierung 55/235 Grad. Einige 1–2 cm grosse Gerölle. Grabungsschicht (Abb. 11, 12, 13).

25 Dominierend: *Tellina*, gefolgt von *Calliostoma ottangense*, *Gastrana fragilis*, *Thalassinoides*. Artenreich (26 Molluskentaxa). Mit Kohle, Terediniden. Wenig Aufwuchs von Bryozoen und Balaniden. Linke/rechte Klappen ausgeglichen (wenige Daten). Grabungsschicht.

26 Keine dominierenden Taxa. Mässig artenreich (10 Molluskentaxa). Wenige Pectiniden-Bruchstücke. Bioturbat. Grabungsschicht.

29 Untere Turrifellen-Schichten, dominierend: *Archimediella doublierii*. Artenreich (21 Molluskentaxa). Turrifellen oft zerbrochen. Lage schief, auch die vielen feinen Bruchstücke. Schichtmächtigkeit von W nach E variierend

30–35 Obere Turrifellen-Schichten, dominierend: *Archimediella doublierii*. Mässig artenreich (11 Molluskentaxa). Turrifellen vollständiger als in Schicht 29.

Z.T. in kalkigen Knollen, z.T. in feinem Siltstein (aufgearbeitet?), stellenweise konzentriert.

40 Dominierend: *Panopea*, z.T. juvenil. Artenarm (4 Molluskentaxa).

41–43 Dominierend: *Pholas desmoulini* und *Panopea menardi*, z.T. juvenil. Artenreich (18 Molluskentaxa). Zwischen Turrifellen-Partien dünne Linsen feiner Bruchstücke.

44 Dominierend: *Panopea menardi*, z.T. juvenil. Mässig artenreich (12 Molluskentaxa). Linke/rechte Klappen ausgeglichen (wenige Daten). Sehr wenige kleine Bruchstücke. *Panopea* und Turrifellen stellenweise gehäuft.

45 Wie 44, aber nur verstreut *Panopea menardi*, z.T. juvenil. Artenarm (3 Molluskentaxa).

70 Nur Spurenfossilien: *Diplocraterion*, *Teichichnus*, *Palaeophycus*. Artenarm (keine Mollusken).

73 Dominierend: Austern, v.a. *Ostrea granensis*. Eher artenarm (8 Molluskentaxa). Austern teilweise umkrustend.

75 Austernbank. Dominierend: *Ostrea granensis* und *O. lamellosa*, gefolgt von Turrifellen. Mässig artenreich (10 Molluskentaxa). Z.T. Aufwuchs durch Austern und Balaniden.

78 Dominierend: *Paphia deshayesi* und *Psammotreta lacunosa*. Artenreich (25 Molluskentaxa). Mit *Thalassinoides*. Viel Muschelschill. Kein Aufwuchs, keine Anbohrung.

80–82 *Ensis*-Schichten, dominierend: *Ensis*. Artenarm (6 Molluskentaxa). Wenig Aufwuchs von Serpuliden. Spurenfossilien: horizontale und U-Grabgänge.

84 Artenarm (7 Molluskentaxa), relativ viel *Venus multilamella* (wenig gesammelt).

5.2 Beschreibung der Fossilisichten im Profil Cheergraben, Belpberg

Für die Verbreitung der einzelnen Molluskenarten siehe Tabellen 1 und 2, für die trophische Struktur Tabelle 8 im Anhang. Die Anzahl Molluskentaxa ist nicht durchgängig repräsentativ, da einige Schichten intensiver beprobt wurden als andere. Für Profil siehe Abbildung 4, für eine Übersicht über den Grabungsaufschluss Abbildung 14. Die Architektur-Elemente stammen nur aus der trophischen Analyse.

Schichten von unten nach oben:

5–7 "Cardienlager". Dominierend: *Acanthocardia*

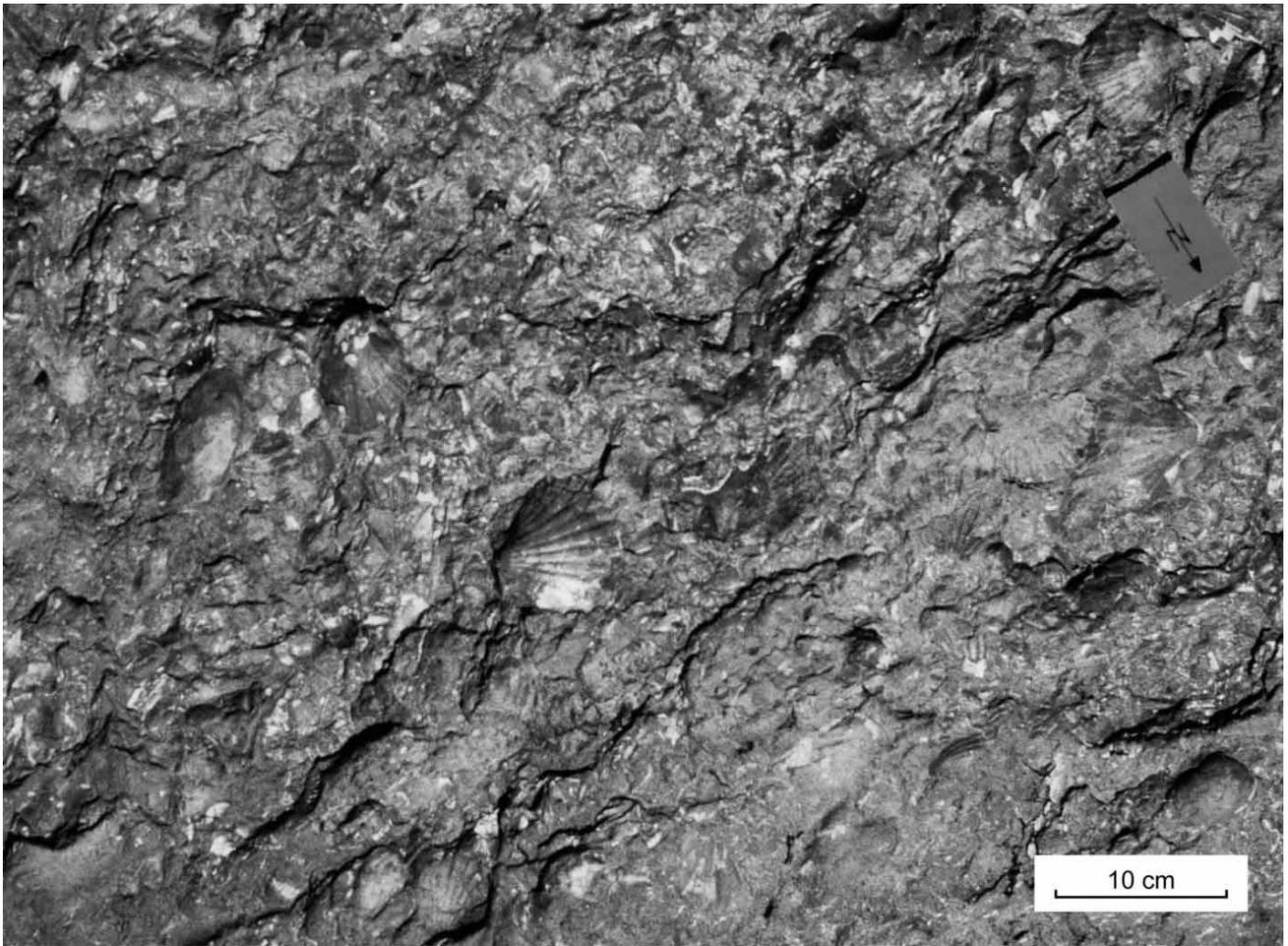


Abbildung 11: Ausschnitt aus der freigelegten Schicht 24 im Hohburggraben (Grabung 1982). Foto P. Vollenweider.

praecellens, gefolgt von *Gastrana fragilis*. Artenreich (19 Molluskentaxa). Mit ?*Palaeophycus*, Kohle. Selten Anbohrung (*Entobia*), kein Aufwuchs.

15 Dominierend: *Paphia deshayesi* und *Spisula belpbergensis*, gefolgt von *Pandora granum*, dann *Calyptraea sallomacensis* und *Acanthocardia steiningeri*. Sehr artenreich (49 Molluskentaxa). Mit *Thalassinoides*, *Planolites*, *Palaeophycus*, *Gyrolithes*, Kohle. Ein brackisches *Granulolabium* sp. Bivalven adult und juvenil. Meist artikuliert, Disartikulation evtl. durch Bioturbation. Linke/rechte Klappe ausgeglichen, ausser *Pandora* (fast nur linke). Wenige Bruchstücke. Keine Abrasion. Selten Anbohrung (*Entobia*, *Oichnus*). Selten Aufwuchs (Bryozoen, Balaniden). Härtere sandige Mergel wechseln mit tonigeren Partien, sehr stark bioturbat. Besonders detaillierte Prägekerne. Sehr wenige Gerölle von 1–2 cm Durchmesser. Grabungsschicht.

16 Dominierend: *Pitar lilacinoides*, *Acanthocardia steiningeri*, *Paphia deshayesi*, gefolgt von *Pitar islandicoides* und *Spisula* sp. Sehr artenreich (60 Molluskentaxa). Mit Kohle. Mehr linke Klappen. Viele Bruchstücke. Anbohrung: viel *Entobia* in *Pitar lilacinoides*, wenig *Oichnus*. Selten Aufwuchs (Balaniden, Serpuliden, Bryozoen), Lage schief, die Hälfte konvex-unten, an Schichtgrenzen mehr konkordant und mehr artikuliert *Pitar islandicoides*, an Grenze 16/17 mehr Pectiniden. Einige Gerölle von 1–2 cm Durchmesser. (Abb. 15, 16).

18 Dominierend: *Solecortus brevis*, gefolgt von *Pitar kehrensis*, Cardiidern, *Gastrana fragilis*, *Pitar islandicoides*, *Thalassinoides*. Artenreich (19 Molluskentaxa). Mit *Gyrolithes*, *Teichichnus*, häufig Pflanzenresten, Kohle, 3 Balaniden. Reichlich Bruchstücke. Aufwuchs selten. Vereinzelt kleine Gerölle <1 cm Durchmesser.

19 Dominierend: *Teichichnus* (v.a. zuoberst), gefolgt von *Corbula gibba*, *Thalassinoides*, *Gastrana fragilis*. Artenreich (19 Molluskentaxa). Selten Aufwuchs (Balaniden). Mit *Gyrolithes*, *Palaeophycus*, häufig Pflanzenreste, Kohle. Zuoberst 2 Tonhorizonte.

21 „Tapeslager“. Dominierend: *Paphia deshayesi*, gefolgt von *Pitar islandicoides*, dann *Lutraria sanna*. Sehr artenreich (36 Molluskentaxa). Mit *Thalassinoides*, 6 Balaniden. Linke/rechte Klappe recht ausgeglichen. Z.T. Bruchstücke. Selten Anbohrung oder Aufwuchs. (Abb. 17).

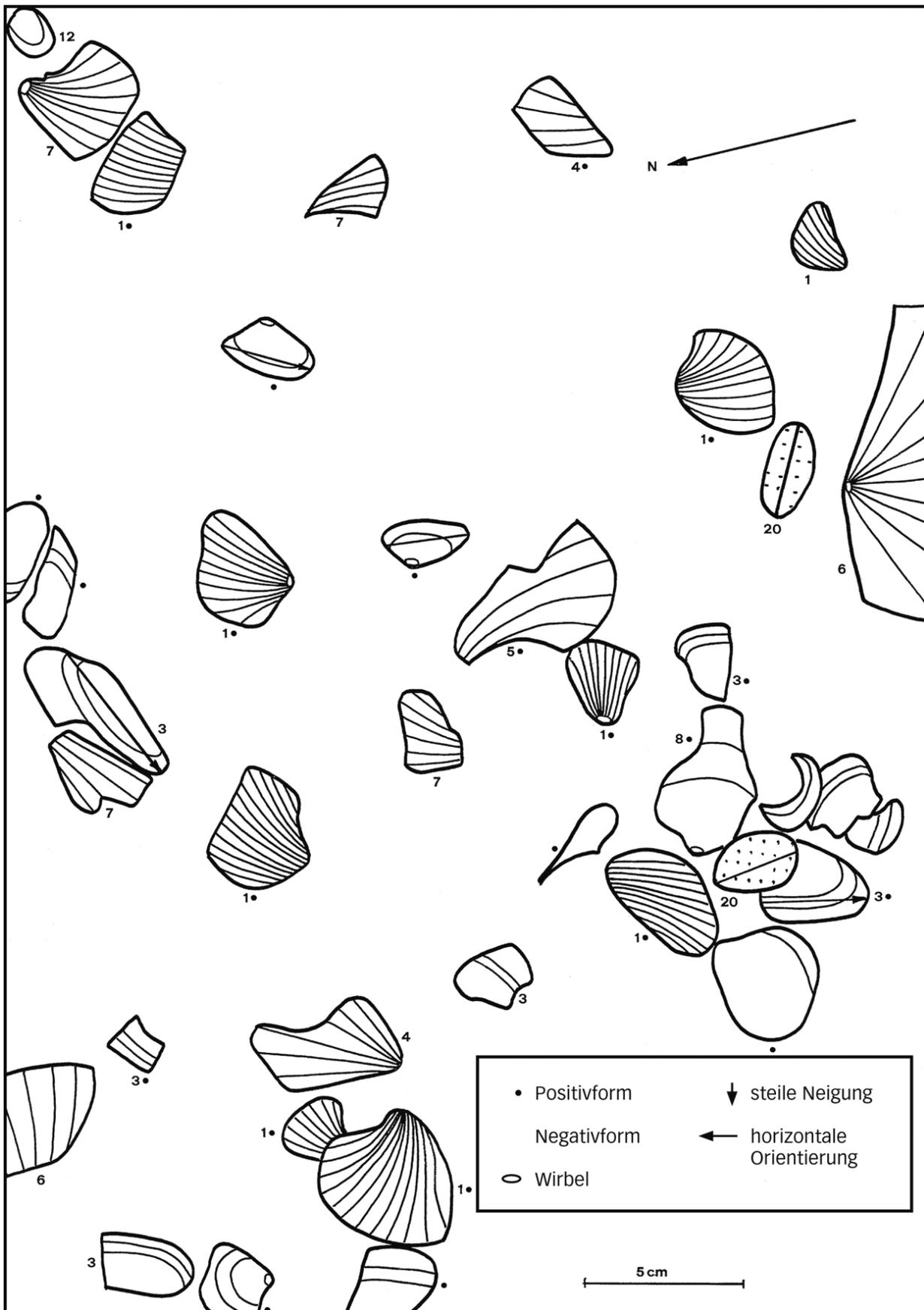


Abbildung 12: Zeichnung der erkennbaren Mollusken der Schicht 24 im Hohburggraben. Dominierend sind Cardiiden, Pectiniden (*Pecten* sp. und *Chlamys palmata*) und *Paphia* sp. 1 Cardiidae, 2 *Trachycardium*, 3 *Paphia*, 4 *Pecten* + *Chlamys palmata*, 5 *Chlamys palmata*, 6 *Pecten*, 7 kleine *Chlamys*, 8 *Pitar islandicoides*, 9 *Paphia/Pitar* indet., 10 *Gastrana fragilis/Spisula hohburgensis*, 11 *Anadara*, 12 *Ostrea*, 13 *Solecurtus*, 14 *Pharus*, 15 *Panopea*, 16 *Thracia*, 17 Turritellidae, 18 *Euthriofusus*, 19 Gastropoda, 20 Geröll.

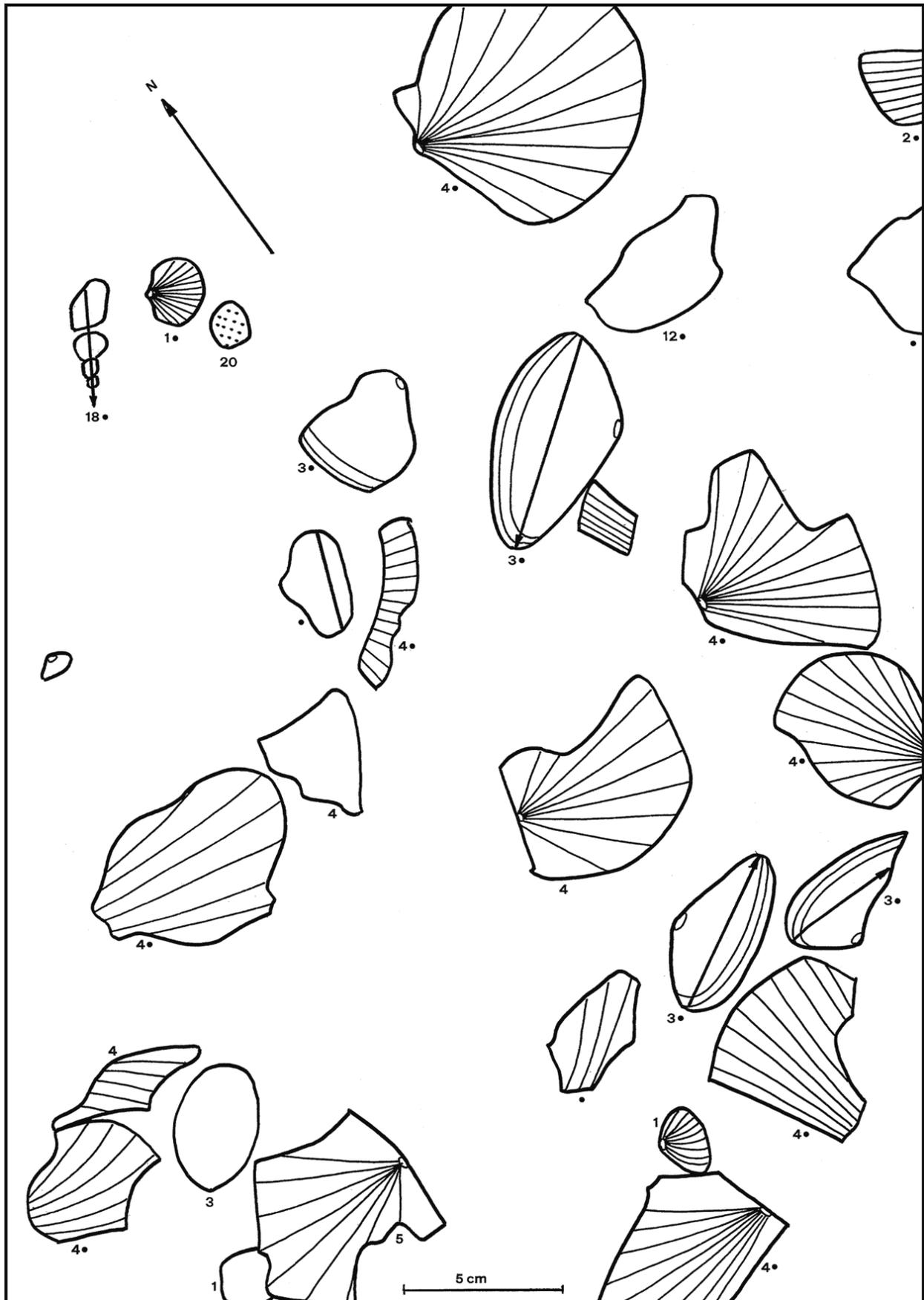


Abbildung 13: Zeichnung der erkennbaren Mollusken der Schicht 24 (Obergrenze) im Hohburggraben. Anhäufung von Pectiniden (*Pecten* sp. und *Chlamys palmata*). 1 *Cardiidae*, 2 *Trachycardium*, 3 *Paphia*, 4 *Pecten* + *Chlamys palmata*, 5 *Chlamys palmata*, 6 *Pecten*, 7 kleine *Chlamys*, 8 *Pitar islandicoides*, 9 *Paphia/Pitar* indet., 10 *Gastrana fragilis/Spisula hohburgensis*, 11 *Anadara*, 12 *Ostrea*, 13 *Solecurtus*, 14 *Pharus*, 15 *Panopea*, 16 *Thracia*, 17 *Turritellidae*, 18 *Euthriofusus*, 19 *Gastropoda*, 20 Geröll. Legende siehe Abb. 12.

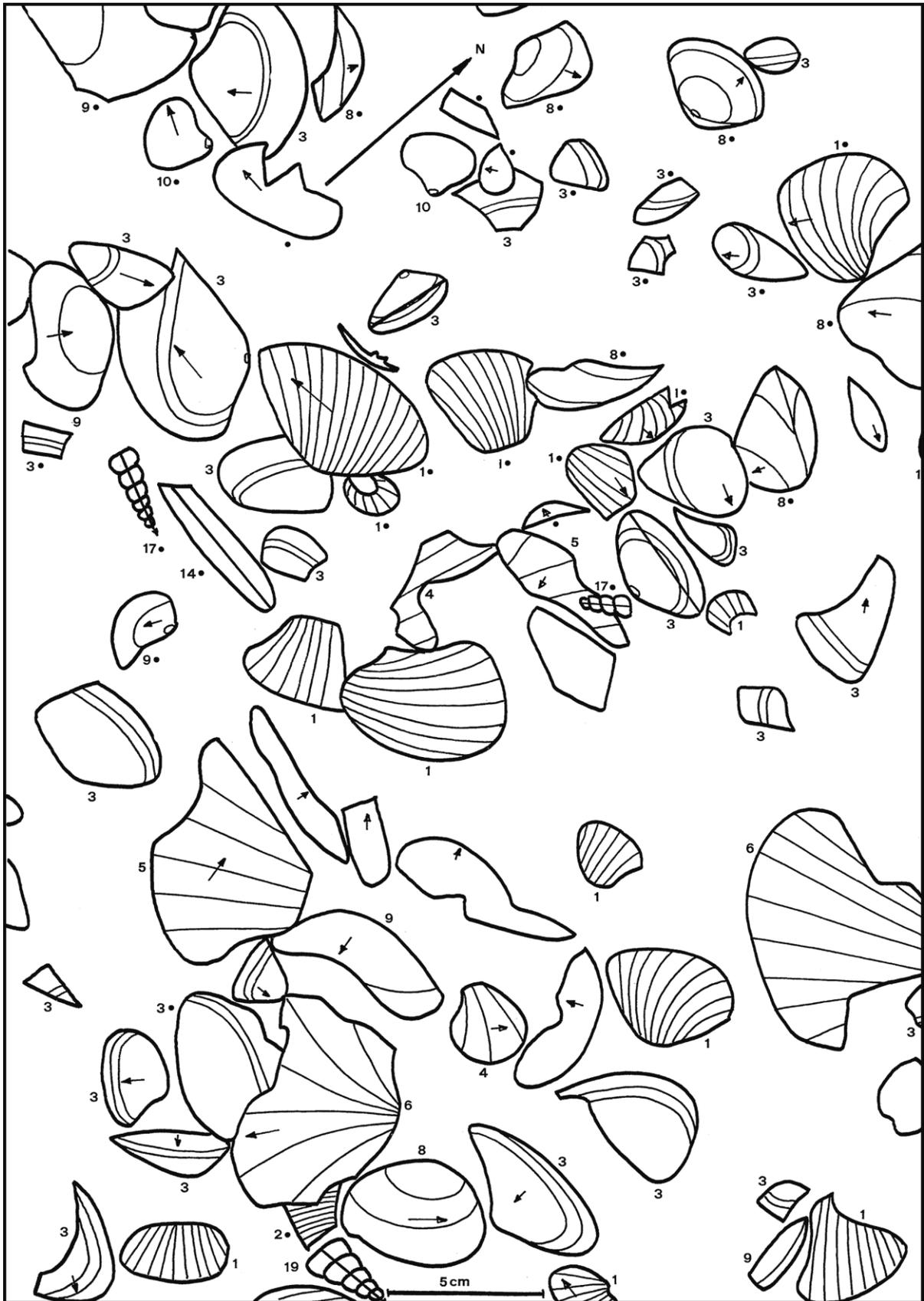


Abbildung 16: Zeichnung der erkennbaren Mollusken der Schicht 16 im Cheergraben. Dominierend sind *Paphia* sp., Cardiiden und Pectiniden (*Pecten* sp. und *Chlamys palmata*). 1 Cardiidae, 2 *Trachycardium*, 3 *Paphia*, 4 *Pecten* + *Chlamys palmata*, 5 *Chlamys palmata*, 6 *Pecten*, 7 kleine *Chlamys*, 8 *Pitar islandicoides*, 9 *Paphia/Pitar* indet., 10 *Gastrana fragilis/Spisula belpbergensis*, 11 *Anadara*, 12 *Ostrea*, 13 *Solecurtus*, 14 *Pharus*, 15 *Panopea*, 16 *Thracia*, 17 Turritellidae, 18 *Euthriofusus*, 19 Gastropoda, 20 Geröll. Legende siehe Abb. 12.

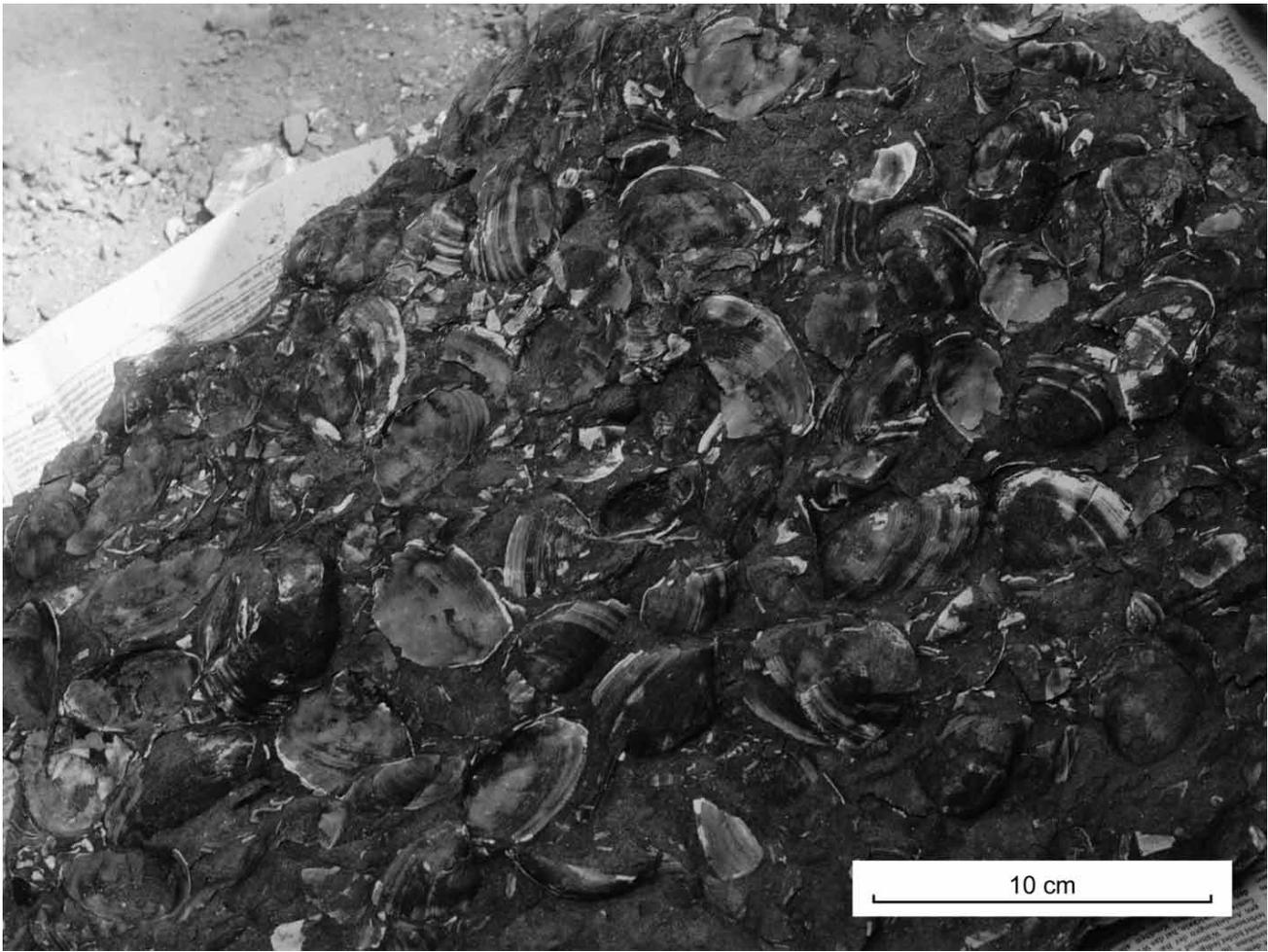


Abbildung 17: Block aus Schicht 21 im Cheergraben (kleine Grabung 1984). Foto P. Vollenweider

23 15 cm über „Tapeslager“. Dominierend: *Paphia deshayesi*, viel weniger *Pitar kehrensis*, *Corbula gibba*, *Lutraria sanna*. Artenreich (24 Molluskentaxa). Mit Kohle, Krabbenresten, Balaniden, 7 *Thalassinoides*, *Palaeophycus*. Rel. häufig geöffnete zweiklapprige Schalen. Mehr rechte Klappen. Bivalvenbruchstücke.

25 Dominierend: *Tellina planata*. Artenarm (7 Molluskentaxa). Keine Anbohrung, kein Aufwuchs.

31 Dominierend: *Paphia deshayesi*, *Pecten*, kleine *Chlamys*, *Glycymeris fichteli*, *Trachycardium*. Mässig artenreich (11 Molluskentaxa). Keine Anbohrung, kein Aufwuchs.

34 „Panopaeenlager“? Dominierend: *Paphia* sp. und *Psammotreta lacunosa*. Artenarm (8 Molluskentaxa). Keine Anbohrung, kein Aufwuchs.

41 Tellinen-Schicht. Dominierend: *Tellina planata*, gefolgt von *Thalassinoides*. Artenreich (16 Molluskentaxa). 2 *Gyrolithes*. Dicke Austernbruchstücke, feiner Biodetritus. Aufwuchs (Austern).

6. Trophische Analyse

Die Fossilvorkommen sind mehr oder weniger autochthon oder zumindest parautochthon (vergleiche Kap. 9.1.1 und 9.1.2), so dass eine trophische Analyse sinnvoll ist. Folgende Fundorte wurden einer trophischen Analyse unterzogen: Hohburggraben, Cheergraben, Aarwald, Rohrholz, Chramburgwald (alle am Belpberg) sowie Häutligen und Fallvorsassli bei Plaffeien. Lediglich im Hohburggraben und Cheergraben standen genügend lange vertikale Profile zur Verfügung, um die Veränderung der Faziesräume zu dokumentieren. Details sind aus den zusammenfassenden Profilen (Abb. 3 und 4) ersichtlich. Die trophische Klassifikation der Fossilvorkommen in den oben erwähnten untersuchten Fundorten ist in den Abbildungen 18 bis 20 in ternären Diagrammen dargestellt. Die zugrunde liegenden Daten sind in den Tabellen 7 bis 13 im Anhang zusammengestellt.

Bei den ternären Diagrammen kommen die meisten Punkte der einzelnen Fundschichten und Fundorte bei der Ernährungsweise in die obere Hälfte zu liegen (Abb. 18 bis 20). Das bedeutet, dass mehr als 50% der Fauna Suspensionsfresser sind, meist zwischen 60 und 90%. Zu den Punkten der Schichten

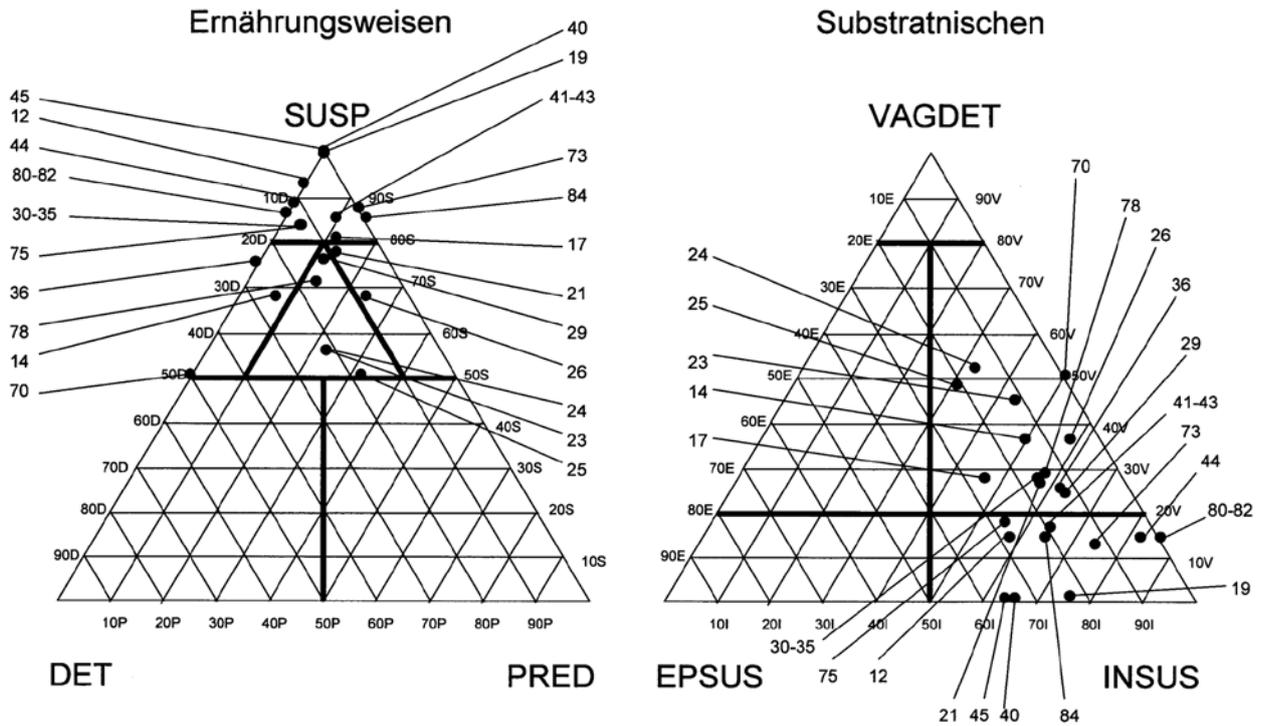


Abbildung 18: Trophische Struktur der einzelnen Schichten, dargestellt in ternären Diagrammen entsprechend Scott (1976): Hohburggraben.

23 bis 25 im Hohburggraben (Abb. 18) ist zu bemerken, dass es sich hier um Grabungsschichten handelt, die entsprechend eine grössere Anzahl Arten lieferten, insbesondere seltene Gastropoden. Dies verursacht eine Verschiebung der Punkte in Richtung Räuber und Detritusfresser und entspricht eher der effektiven, ehemaligen trophischen Struktur. Deutlich mehr Räuber zeigen sich auch an den Fundorten Rohrholz, Aarwald Schichten B und 12 sowie extrem im Fallvorsassli, wo fast nur Gastropoden gefunden wurden. Am Fundort Fallvorsassli wurden ein sehr hoher Anteil an Räufern (65%, u. a. *Natica/Naticidae*, *Euthriofusus* und *Ficus*) und eine hohe Konzentration an Turritellen (95 Exemplare) ausgewiesen. Die zahlreichen Räuber ernährten sich vermutlich von den Turritellen.

Die ternären Diagramme der Substratnischen zeigen bei den Lebensweisen der Organismen ein Überwiegen der infaunalen Suspensionsfresser (40–100%), gefolgt von den vagilen Detritusfressern (0–60%), während epifaunale Suspensionsfresser

höchstens 40% erreichen, im Cheergraben sogar nur 25%. Eine Ausnahme bildet auch die Lage der Punkte der Fundorte Fallvorsassli, Aarwald Schichten B und 12, Rohrholz und Häutligen. Es ergaben sich über 50% vagile Detritusfresser, was wiederum auf die artenreichere Gastropodenfauna zurückzuführen ist. Am Fundort Häutligen dominiert die epifaunale Substratnische. Eine grössere Epifauna ist vorab durch mehr Hartsubstrat auf Grund von *Crassostrea gryphoides* in der Austernkonzentration erklärbar (vergleiche Kap. 8).

Die sedimentologische Auswertung der Fossil-schichten zeigt, dass es sich bei den untersuchten Schichten um die Bucht-Fazies handelt. Auf Grund der trophischen Klassifikation überwiegt das Architektur-Element ES-B, SWS-wST ist hier selten (Abb. 8). Das Architektur-Element ES-B kann in den oben erwähnten Fundorten in vier charakteristische Ernährungsweisen und Substratnischen der Organismen unterteilt werden, wobei nur Schichten gezählt wurden, die eindeutig einer trophischen Klassifika-

Tabelle 14: Trophische Klassifikation der bearbeiteten Fundorte mit dem Architektur-Element „ES-B“ und Wasserenergie (basierend auf den Abb. 18 bis 20).

Kategorie ES-B	Ernährungsweise – Substratnische	Anzahl Schichten	Wasserturbulenz	Wassertiefe bzw. geschützter Bereich
1	Räuber – vagil	1	niedriger	höher
2a	Detritus/Suspension – vagil infaunal	7	mittel	mittel
2b	gemischt – vagil infaunal	9 (total 16)	mittel	mittel
3	Suspension – infaunal	12	höher	niedriger

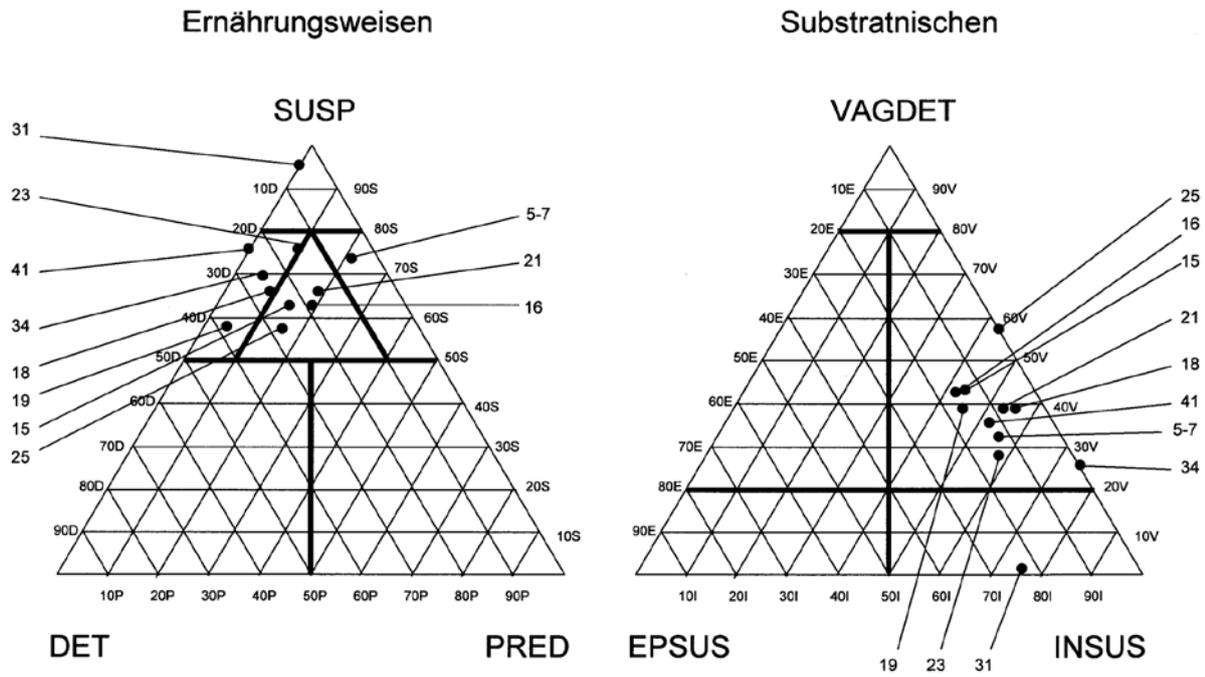


Abbildung 19: Trophische Struktur der einzelnen Schichten, dargestellt in ternären Diagrammen entsprechend Scott (1976): Cheergraben.

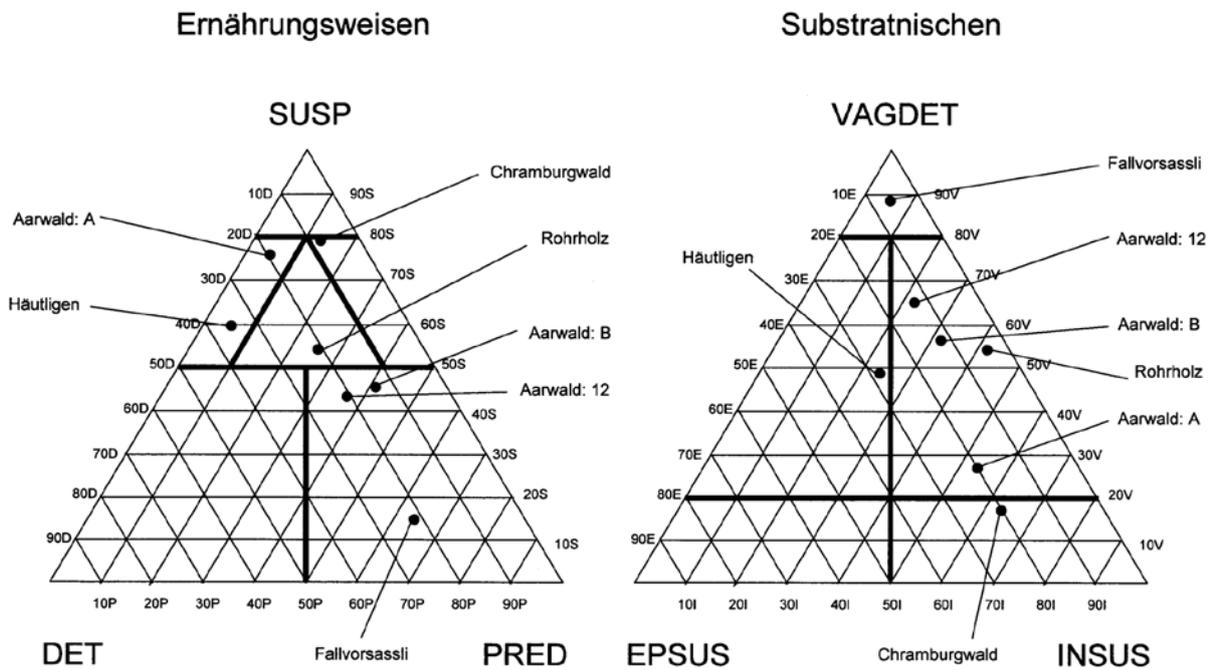


Abbildung 20: Trophische Struktur der einzelnen Schichten, dargestellt in ternären Diagrammen entsprechend Scott (1976): Aarwald, Rohrholz, Chramburgwald, Häutligen und Fallvorsassli.

tion zugewiesen werden können (Tab. 14):

- Es zeigt sich, dass die trophischen Charakteristika bei 12 Schichten auf eine relativ höhere Wasserturbulenz hindeuten, was für eher flaches Wasser spricht. Wird das Wasser tiefer, so ist weniger Wasserturbulenz vorhanden und die Nahrungsteile sinken auf den Meeresboden, wo sie durch vagile Detritusfresser aufgenommen werden, die dort entsprechend häufig sind.

- Bei 16 Schichten weisen die Resultate der trophischen Analyse auf eine gemässigte Wasserturbulenz bzw. auf eine erhöhte Wassertiefe gegenüber der Kategorie 3 hin.

Detritusfresser: In 28 Schichten wurden relativ viele Detritusfresser (nämlich 10,01 bis 50% aller Ernährungsweisen der Organismen) beobachtet (im Hohburggraben in den Schichten 14, 23, 24, 25, 29, 30–35, 36, 44, 70, 75, 75–78, 78 und 80–82; im Cheergraben in den Schichten 15, 16, 18, 19, 21, 23, 25, 34 und 41; im Aarwald am Belpberg in den Schichten A, B und 12; im Rohrholz am Belpberg; in Häutligen; im Fallvorsassli bei Plaffeien). In 14 Schichten wurden dagegen keine bzw. wenige Detritusfresser (0 bis 10,00%) gefunden (im Hohburggraben am Belpberg in den Schichten 12, 17, 19, 21, 26, 40, 41–43, 43, 45, 73 und 84; im Cheergraben am Belpberg in den Schichten 5–7 und 31; im Chramburgwald am Belpberg). Fehlende Detritusfresser können Nahrungsarmut bedeuten oder bewegtes Wasser bzw. mobiles Substrat (Charrier & Palbras 1979), aber immer noch innerhalb des Architektur-Elementes ES-B, das heisst im mittleren Sublitoral. Detritusfresser kommen häufiger in etwas tieferem Subtidal vor (Fürsich & Flessa 1987).

7. Paläoökologie

7.1 Hohburg- und Cheergraben, Belpberg

Die Fossilisichten liegen in beiden Gräben im obersten Drittel der Profile (Abb. 3, 4). Die paläoökologischen Verhältnisse sind in den Fundschichten sehr einheitlich:

Vollmarine Bedingungen: In allen Fossilisichten sind Anzeiger von vollmarinem Wasser zu finden, z.B. *Atrina pectinata*, Pectiniden, *Anomia ephippium*, *Glycymeris cor*, *Diplodonta rotundata*, *Pseudochama gryphina*, *Cardium kunstleri*, *Psammotreta lacunosa*, *Pitar islandicoides*, *Dosinia lupinus*, *Corbula gibba*, *Panopea menardi*, *Pholas desmoulinsi*, *Thracia pubescens*, *Archimediella bicarinata*, *Babylonia matheroni*, *Clavatula* sp. sowie Bryozoen, *Entobia* (Clioniden) und viele andere (nach Barthelt 1989; Harzhauser et al. 2002a; Latal et al. 2006a; Mandic et al. 2004a und anderen Arbeiten).

Es ist sehr schwierig, auf Grund der vorkommenden Molluskentaxa die Tiefenzone zu bestimmen, da die meisten Taxa eine grosse bathymetrische Verbreitung besitzen und ihr Vorkommen

durch andere Faziesfaktoren (Strömung, Substrat etc.) gesteuert wird. Aber Vergleiche mit anderen Gebieten der Paratethys lassen gewisse Rückschlüsse zu (siehe Kap. 9.3.1).

Flaches bis mässig tiefes Sublitoral und zugleich Weichboden bevorzugen z.B. folgende Taxa: infaunale Veneriden, Cardiiden, Telliniden, Turritelliden, Nassariiden, *Calyptrea depressa*, *Polinices redemptus*, *Babylonia matheroni*, *Tudicla rusticula* usw. (vergleiche z.B. Zuschin et al. 2005). Das Substrat war dementsprechend ein Weichboden aus mehr oder weniger sandigen Silten und aus Sanden. Der Grund war aber physikalisch stabil. Darauf weisen die vielen Suspensionsfresser und die zwar untergeordnete, aber vorhandene Epifauna hin.

Im Sublitoral sind in der Paratethys unter vielen anderen folgende Taxa generell verbreitet: *Nucula*, *Anadara fichteli*, *Spisula*, *Lutraria*, *Paphia*, *Pitar lillacinoides*, *Venus*, *Pholas*, *Calliostoma*, die meisten Turritelliden, Ficiden, Anhäufungen von Coniden, Cancellariiden und Fusiniden (diese 3 Familien v.a. im etwas tieferen Sublitoral).

Die Turritellen-Anhäufungen im Hohburggraben (Schichten 29, 30–35, etwas geringer konzentriert in den Schichten 41–43 und 44) bildeten sich wohl im allgemein etwas tieferen Wasser oder unterhalb grundberührender Wellenbewegung, doch wurde nebst der dominierenden *Archimediella doublieri* auch *A. bicarinata* gesammelt, die eher auf flaches Sublitoral hinweist (Latal et al. 2006a; Mandic et al. 2004a) und seltener auch *Turritella terebralis*, die in Niederösterreich „wenige Meter tief“ gelebt hat (Wieland et al. 2004).

Aus paläontologischer Sicht ist also am ehesten flaches bis mässig tiefes sublitorales Milieu bei vollmarinen Bedingungen und einem weichen, aber physikalisch stabilen Substrat aus mehr oder weniger sandigen Silten und aus Sanden anzunehmen. Nach der sedimentologischen und trophischen Untersuchung handelt es sich um mittleres Sublitoral.

7.2 Aarwald, Belpberg

7.2.1 Schicht A

Von 14 Molluskentaxa sind 11 Bivalven, die Gastropoden also untergeordnet, auch individuenmässig. Am häufigsten sind *Limaria inflata* und *Paphia deshayesi*.

7.2.2 Schicht B

Aus dieser Schicht stammen 35 Molluskentaxa. Es dominieren arten- und individuenmässig die Gastropoden mit 21:14 über die Bivalentaxa. Die häufigsten Taxa sind Muriciden (z.B. *Chicoreus* sp. aff. *sedgwicki*, *Hadriana* cf. *miocrassata* und *Ocenebra* sp. aff. *polymorpha*), dann *Clavatula* sp. 1 und *Euthriofusus burdigalensis*, etwas spärlicher *Dorsa-*

num baccatum und *Varicospira* sp., also keine Bivalven. Wegen der vielen Räuber ist tieferes, aber sublitorales Wasser anzunehmen.

7.2.3 Schicht 12

34 Molluskentaxa wurden gesammelt, davon wie in Schicht B deutlich mehr Gastropoden als Bivalven, nämlich 25:9 Taxa. Auch individuenmässig überwiegen die Gastropoden. Es dominieren in der Reihenfolge ihrer Häufigkeit: *Clavatulula* sp. 1, *Natica* sp. aff. *sallomacensis*, *Varicospira* sp., *Calliostoma ottnangensis*, *Nassarius flexicostatus* und die Bivalve *Gastrana fragilis*. Die beiden Turritellenarten *Archimediella bicarinata* und *Turritella studeri* gehören zusammengenommen auch zu den dominierenden Taxa. So viele Räuber und auch die Turritellen deuten auf etwas tieferes Wasser hin. Zwei *Paroxystele amedei* stammen eher aus dem Eulitoral bis flachen Sublitoral und dürften eingeschwemmt sein oder bei kurzzeitig flacheren Bedingungen an Ort gelebt haben und dann mit der übrigen Fauna gemischt worden sein.

7.3 Rohrholz, Belpberg

Das Substrat war ein Weichboden. Auffallend ist das arten- und individuenmässige Überwiegen der Gastropoden über die Bivalven mit 23:15 Taxa. Individuenmässig dominieren *Turritella terebralis* und *T. studeri*, *Protoma* sp. aff. *cathedralis paucicincta*, *Natica* sp., dann *Calyptrea sallomacensis* und die häufigste Bivalven-Art *Diplodonta rotundata*. Es sind 38 Molluskentaxa vertreten. Turritellen gelten zwar als Anzeiger von mässig tiefem Sublitoral, doch kommen *Turritella terebralis* und *Protoma cathedralis* in Niederösterreich in küstennahem Wasser auf weichem siltigem Boden in wenigen Metern Wassertiefe vor (Wielandt et al. 2004). *Diplodonta rotundata* dominiert nach Zuschin et al. (2004a) im Karpatium von Kleinebersdorf, Niederösterreich, auf der Gezeitenfläche in ruhigem Küstenmilieu im Eulitoral oder höheren Sublitoral einer geschützten Bucht oder teilweise abgeschnürten Lagune. Sonst häufige Bivalven-Arten wie *Paphia deshayesi*, *Pitar islandicoides*, *Lutraria sanna*, *Tellina planata* usw. sind in der Sammlung nur mit wenigen Exemplaren vertreten, also vermutlich selten. Die vielen Räuber (28,2%) und relativ vielen Detritusfresser (20,5%) deuten auf ruhiges, etwas tieferes, nährstoffreiches Milieu im Sublitoral hin.

7.4 Chramburgwald, Belpberg

Es wurden 27 Molluskentaxa gesammelt, 6 davon Gastropoden. Die Bivalentaxa überwiegen, dominierend ist *Cardium kunstleri*. Die Mollusken lassen auf Sublitoral schliessen. *Turritella terebralis* (2 Ex-

emplare) wurde eher in flachem Wasser gefunden (z.B. Niederösterreich nach Mandic et al. 1998; Wielandt et al. 2004. Siehe auch Kap. 7.3).

7.5 Fallvorsassli bei Plaffeien

Hier kommen praktisch ausschliesslich Gastropoden und nur sehr wenige Bivalven vor: von 16 Molluskentaxa sind 15 Gastropoden. Es dominieren *Turritella studeri*, dann Naticiden, v.a. *Natica sallomacensis*. Zu den häufigeren Gastropoden gehören zudem *Euthriofusus burdigalensis*, *Ficus burdigalensis*, Muricidae sp., *Nassarius flexicostatus*, *Polinices* cf. *redemptus* und *Trigonostoma* sp. aff. *dertoscalatum*. Die vielen Räuber (65,6%) müssen sich von den dominierenden *Turritella studeri* ernährt haben. Der Lebensbereich entspricht etwas tieferem Wasser, wie die vielen Räuber vermuten lassen. Dazu passt auch der feine Siltstein.

7.6 Niederhünigen – Schwendlenbad

In diesem Gebiet sowie weiter nach Osten bis über die Emme hinaus zeigen sich neben marinen auch brackische oder sogar Süswwassereinflüsse (z.B. Süswwassergastropoden in einem Horizont bei Schwendlenbad). Auf brackische Verhältnisse weisen z.B. *Brachidontes studeri* von der Säge Niederhünigen und der Weinhalde bei Tägertschi hin, wie auch relativ häufige *Mytilus aquitanicus* am Lochenberg, in der Lehmgrube Konolfingen, bei Häutligen usw. Auch Buntfärbung der feinen Siltsteine (rotviolett, grünlich, braun) weiter im Osten (z.B. am Vögiberg südlich Zäziwil) deutet auf brackisches Milieu hin, doch wurden darin auch vollmarine Mollusken gefunden. Andere Horizonte im Gebiet Niederhünigen und Schwendlenbad sind aber vollmarin (wie z.B. Pectiniden zeigen).

In diesem Gebiet existieren viele Fossilhorizonte, in denen aber keine umfangreichen Aufsammlungen erfolgten. Deshalb kann über die Wassertiefe wenig ausgesagt werden, höchstens allgemeine Flachwasserbedingungen (wie z.B. *Mytilus aquitanicus* angibt).

8. Konzentrationen von *Crassostrea gryphoides* (Schlotheim 1813)

8.1 Häutligen und Umgebung

Eine ausführliche Übersicht über die *Crassostrea gryphoides*-Vorkommen in den BS der Umgebung von Bern gibt Rutsch (1955). Teilweise sehr dichte Ansammlungen von *C. gryphoides* befinden sich z.B. im Gebiet von Häutligen und rund um den Lochenberg herum. Bei Häutligen liegt nach Studer (1825) unter dem hangenden konglomeratischen

Muschelsandsteinhorizont ein 3 m mächtiges „Letten- oder Mergellager, das eine so ungeheure Menge theils ganzer Austern, theils einzelner Schalen ... einschliesst, dass der Mergel fast verdrängt wird“. Die grössten Stücke sollen eine Höhe von 50 cm erreicht haben. Schon Gruner (1775) und Studer (1825) schlossen aus dem guten Erhaltungszustand der Austern und der häufigen Doppelklappigkeit auf das Vorhandensein einer autochthonen Austernbank.

Leider ist heute das Zentrum der Austernbank nicht mehr aufgeschlossen. Es existiert nur ein immer stärker zuwachsender Strassenaufschluss nordwestlich Häutligen, wo die *Crassostrea* nicht so dicht liegen. Sie sind nesterweise gehäuft und befinden sich meist in mehr oder weniger horizontaler, mitunter auch schräger Lage. Selten fassen sie direkt aufeinander. Am nördlichen Ende des Strassenaufschlusses wird der feine Siltstein vom hangenden konglomeratischen Sandstein und von Nagelfluh schräg abgeschnitten. An einer Stelle nahe der Basis der Nagelfluh liegen mehrere *Crassostrea* horizontal im Konglomerat, vermutlich aufgearbeitet. In einem temporären Aufschluss bei der Lokalität Wolfsmatt nordöstlich Häutligen waren die Verhältnisse ähnlich.

Aus Feldbeobachtungen und an Sammlungsmaterial ist zu erkennen, dass die Schalen der *Crassostrea* höher als lang sind. Die untere Klappe ist meist dick und gewölbt, also wohl mehrmals umgefallen und aufrecht weitergewachsen. Die meisten Schalen sind um die 10 cm hoch, maximal 20 cm. Die Ligamentarea ist stark entwickelt. Doppelklappige Exemplare zeigen im Verhältnis zur Schale nur noch einen geringen Hohlraum für den Weichkörper. Die Erhaltung ist im nur gering verfestigten Siltstein gut: Die Exemplare sind wenig erodiert, oft ist die dunkle und rosa Farbe noch erhalten. Nur wenige Schalen wurden von Clioniden angebohrt (Ichnogattung *Entobia*), dann aber stark.

Als Begleitfauna fanden sich in der Randzone der Austernbank (Strassenaufschluss) relativ wenige *Anadara fichteli*, *Mytilus aquitanicus*, *Acanthocardia moeschani*, *Lutraria sanna*, *Eastonia rugosa*, *Solen burdigalensis*, *Gastrana fragilis*, *Paphia deshayesi*, *Gibbula bicincta*, *G. sp. aff. sagus*, *Paroxystele amedei* Typ *schafferi* und *magnoelata*, *Agapilia picta*, *Granulolabium haeutligenense*, *Turritella studeri*, *Archimediella doublieri*, *Calyptreaea sallomacensis* sowie Gastropoda sp. 1 und sp. 2, also insgesamt 19 Taxa, je etwa zur Hälfte Bivalven und Gastropoden. Am häufigsten sind *Crassostrea gryphoides* und *Agapilia picta*, ferner dominieren *Paroxystele amedei*, *Granulolabium haeutligenense* und zusammengekommen *Gibbula bicincta* und *G. sp. aff. sagus*. Die meisten Mollusken kommen in Schalenerhaltung vor, *Agapilia picta* sogar mit Farbe. Mollusken wie auch Blattabdrücke sind nesterweise angehäuft.

Einige euryhaline Mollusken wie *Mytilus aquitanicus*, *Agapilia picta* und *Granulolabium haeutligenense* deuten auf brackischen Einfluss hin. Dane-

ben wurde aber auch eine stenohaline *Chlamys radiata* gesammelt, ausserdem sind stenohaline *Entobia* (von Clioniden) in den *Crassostrea* vertreten. Es können also wechselnde Salinitätsverhältnisse nachgewiesen werden. *Crassostrea gryphoides* lebte einerseits in brackischem, andererseits aber auch in vollmarinem Milieu, z.B. im oberen Tortonium bei Almeria, Spanien (Jimenez et al. 1991). Die *Crassostrea gryphoides*-Konzentrationen in den BS liegen nahe bei Deltas (Napf und Guggisberg). Es ist daher verständlich, dass zeitweise brackische Bedingungen geherrscht haben. Auf unteres Eulitoral bei Häutligen weisen z.B. detritusfressende *Agapilia picta*, *Gibbula bicincta* und *G. sp. aff. sagus* sowie *Mytilus aquitanicus* hin, auf das untere Eulitoral bis flache Sublitoral *Paroxystele amedei* und *Granulolabium haeutligenense*. *Gibbula*-Arten deuten zudem auf Seegraswiesen hin (Zuschin et al. 2006). *Agapilia* und *Granulolabium* kommen oft massenweise auf Schlammflächen von Ästuaren oder Lagunen sowie in der Nähe von Mangroven vor (z.B. Mandic et al. 2004). Geschützte Bedingungen und Weichsubstrat zeigen die wenig verfestigten, feinen Siltsteine an. Die geringe Anbohrung der *Crassostrea* sowie die schwache Abrasion und Fragmentation lassen auf eine kurze Exposition und ein rasches Begraben werden schliessen. An diesem Fundort überwiegt die Epifauna die Infauna, was wohl durch mehr Hartsubstrat (*C. gryphoides*) erklärt werden kann.

Es dürfte sich also um eine geschützte, eulitorale oder seichte sublitorale Schlammfläche in der Nähe eines deltaisichen Mündungsarmes oder einer Lagune mit Seegraswiesen und nahen Mangroven handeln, wo die Salinität schwankte. Auf Mangroven könnten auch die relativ häufigen Blattfunde im Strassenaufschluss des Randbereichs hinweisen. Austernkonzentrationen und -riffe kommen rezente oft im Bereich von deltaisichen Flussmündungen oder Ästuaren vor, wo sie am Rand des Intertidals und im flachen Sublitoral leben und niedrige Salinitäten bevorzugen (Davis et al. 2004).

Weitere Konzentrationen von *C. gryphoides* existieren am Lochenberg gegen Tägertschi zu, wo sie zusammen mit relativ vielen euryhalinen, eulitoralischen *Mytilus aquitanicus* vorkommen. Bei der Weinhalde Tägertschi besteht eine sehr reiche Fundstelle, wo zahlreiche grosse, sehr dicke, meist einklappige, z.T. abgerollte *C. gryphoides* gefunden wurden. Die ziemlich harten Sandsteine enthalten 18 mehr oder weniger vollmarine Molluskentaxa sowie einige *Mytilus aquitanicus* und *Brachidontes studeri*, die brackischen Einfluss vermuten lassen.

Eine weitere Fundstelle mit gehäuften *C. gryphoides* liegt bei der Säge Niederhünigen, wo nebst vollmarinen *Paphia deshayesi* auch eher brackische *Brachidontes studeri* vorkommen. Im Schwendengraben wurden gehäuften Einzelklappen von *C. gryphoides* in einem feinen, gering verfestigten Siltstein gefunden.

8.2 Türli bei Guggisberg

Während alle bisherigen Fundstellen im Einflussbereich des Napfschuttfächers liegen, befindet sich das Vorkommen bei Türli sehr nahe am Schützungszentrum des Guggisbergfächers. Leider können wir nur auf Sammlungsmaterial zurückgreifen, das allerdings reichlich vorhanden ist. Die meisten *Crassostreen* sind sehr stark abgerollt und nur noch z.T. als *Crassostrea gryphoides* erkennbar. Manche sind aufeinander gewachsen, z.T. jüngere auf umgelagerten älteren Schalen. Wenige sind doppelklappig erhalten. Die Form ist hoch, eher kürzer als bei Häutligen, und gewölbt. Die grössten Exemplare sind bis 20 cm hoch, grössere sind zerbrochen. Die durchschnittliche Höhe der Stücke beträgt gut 10 cm. Das Gestein ist feinsandig. Mit Sicherheit wurden die Schalen transportiert. Die Ablagerung muss im flachen, exponierten Wasser in Küstennähe erfolgt sein, möglicherweise sogar am Strand.

9. Diskussion

9.1 Taphonomie

9.1.1 Interpretation des Profils Hohburggraben

Die Anzahl der Molluskentaxa ist in den Schichten des Hohburggrabens sehr variabel und reicht von 1–30 Molluskentaxa, in den Schichten 23 und 24 beträgt sie 53. Hier handelt es sich jedoch um Grabungsschichten, in denen ein grösseres Artenspektrum zu erwarten ist als bei kleineren Aufsammlungen (mehr seltene Arten und kleine Formen). In Schicht 24 deutet Verschiedenes auf einen gewissen Transport hin (kaum Lebensstellung, mehr disartikulierte Molluskenschalen und öfter konkordante Lage als in anderen Schichten, kleine Gerölle).

Auch die relative Häufigkeit der Molluskentaxa variiert stark. Dominierende Arten sind oft *Paphia deshayesi*, in gewissen Schichten *Cardien*, *Tellina* sp., Turritellen, *Panopea menardi*, *Pholas desmoulini*, *Ostrea granensis*, *Psammotreta lacunosa* oder *Ensis* sp. Epiboles (Brett & Baird 1997): In manchen Schichten ist ein Taxon ungewöhnlich häufig, das normalerweise selten ist, z.B. Turritellen (Schichten 29 und 30–35), *Ostrea* (Schichten 73 und 75) sowie *Ensis* (Schichten 80–82). Für Artenhäufigkeit und -reichtum vergleiche auch Kap. 3.1 und 3.2.

Das ökologische/trophische Spektrum bzw. die dominierenden Ernährungsweisen und Lebensgewohnheiten der Organismen werden in Kapitel 6 und insbesondere in Tabelle 7 [im Anhang] und Abbildung 18 detailliert behandelt. In der Regel dominiert die Infauna arten- und individuenmässig stark. Die Epifauna beträgt artenmässig (alle Fossilgruppen) meistens 10–20% von EPSUS + INSUS + VAGDET (epi- + infaunale Suspensionsfresser + vagile Detritusfresser). Das kann damit erklärt werden, dass

ein grösserer Teil der Epifauna bei Stürmen wegtransportiert und die Infauna begraben wurde. Braekisches Wasser anzeigende Arten fehlen, stenohaline sind häufig.

Das Altersspektrum der Individuen umfasst normalerweise nur adulte Formen. Auffallend sind juvenile Exemplare von *Paphia* sp. (Schichten 19 und 21), sowie juvenile *Panopea menardi* (Schichten 40 bis 45, artikuliert, oft in Lebensstellung, dominierend).

Die ursprüngliche Schalenstruktur der Mollusken bestand aus Aragonit, seltener Calcit. Erhaltung der Schalen: Calcit ist überliefert, kreidiger Aragonit fast immer nur zu ganz geringen Teilen oder in dünnen Lagen, ausgenommen in wenigen Schichten, wo noch viel kreidige Aragonitschalen mit detaillierter Skulptur erhalten blieben (z.B. im Cheergraben, Schichten 21 und 23 oder bei Häutligen, wo z.T. sogar noch Farbreste zu erkennen sind, siehe Kap. 8.1). Meistens sind mehr oder weniger detaillierte Prägekerne überliefert, selten ausgesprochen detaillierte (z.B. im Cheergraben, Schicht 15), manchmal sind es nur Steinkerne.

Artikulation: Entsprechend dem Vorkommen in Lebensstellung ist das Überwiegen artikulierter Bivalvenklappen in den Schichten 41–43 (v.a. *Panopea menardi* und *Pholas desmoulini*), 44 und 45 (v.a. *Panopea menardi*), 75 (v.a. *Ostrea*) und 80–82 (v.a. *Ensis*) zu beobachten. Artikulierte und disartikulierte Klappen treten in den Schichten 21, 23, 25, 30–35 und 73 auf. Disartikulierte Schalen überwiegen in den Schichten 17, 19, 24, 29 und 78. Das mag viele Ursachen haben: Disartikulation durch Aasfresser und Räuber, Bioturbation, in situ-Aufarbeitung, mikrobiologische Zersetzung von Ligamenten u. a. m. (Kidwell & Bosence 1991). Artikulation dagegen bleibt z.B. bei katastrophalem Begraben lebender Organismen durch Stürme häufig erhalten (Powell et al. 1989; Kidwell & Bosence 1991). Bei Schichten, in denen artikuliert Klappen dominieren und Lebensstellung häufig ist, kann auf ein Massensterben mit raschem Begrabenwerden geschlossen werden und die Ablagerungen als obrution deposits bezeichnet werden (Brett et al. 1997). Das passiere meist küsternah unter der mittleren Sturmwellenbasis bei geringer Bioturbation (küsternah sei die Aufarbeitung zu stark).

Das Verhältnis von rechter zu linker Klappe bei Bivalven konnte nur in wenigen Schichten ermittelt werden, wo genügend Material in der Sammlung existiert. Dort ist das Verhältnis der Klappen ausgeglichen. Das weist entweder auf fehlenden Transport hin oder auf den gleichen Transportmechanismus bei beiden Klappen.

Zur Grössensortierung möchten wir bemerken, dass nur wenige kleine Taxa wie *Nucula* und *Corbula* gefunden wurden, auch bei den sehr sorgfältigen Aufsammlungen anlässlich der Grabungen. Zudem kommen, wie erwähnt, juvenile Formen nur in wenigen Schichten vor. Das könnte beispielsweise an Dislocation liegen, da z.B. nach Cummins et al. (1986)

kleine Schalen unter 3 mm schon innerhalb Monaten zerfallen. Juvenile Schalen werden aber auch auf andere vielfältige Weise taphonomisch oder biologisch zerstört oder weggeschwemmt (Olzewsky & West 1997). Das heisst, dass die Artenzusammensetzung und die dominierenden Arten der Totengemeinschaft nicht der lebenden entsprechen.

Die Grössensortierung ist allgemein schlecht. Meistens sind die Mollusken 1,5–9 cm gross, wenn *Nucula* auftritt, dann ab 0,3 cm. Sie wurde nur in den Grabungsschichten 21 und 23–25 gefunden, nach Keller (1989) optimale Lebensorte (gemischt/ infaunal-vagile Lebensweise). Die dominierenden Arten messen meist 1,5–5 cm (Turritellenbruchstücke eingerechnet), ausser in den Schichten 80–82, wo *Ensis* sp. bis 12 cm lang wurde.

Fragmentation: Es wurden kaum grosse Bruchstücke (>50% der Schale) beobachtet, sondern jeweils ganze Schalen und feiner Bruch. Das Vorkommen von Fragmenten ist unterschiedlich: Im Hohburgprofil kommen z.B. in Schicht 17 zerbrochene Schalen und winzige Bruchstücke vor, wenig Biodetritus in den Schichten 21 und 23, mehr in Schicht 24 und in den unteren Turritellen-Schichten Nr. 29, dagegen wenig in den Schichten mit vielen Mollusken in Lebensstellung, wie die Schichten 40–45, 73 und 75. Viel Muschelschill fällt in Schicht 78 auf. Biodetritus kann auf vielfältige Weise entstehen (siehe z.B. Kidwell & Bosence 1991 oder Zuschin et al. 2003).

Abrasion konnte nicht festgestellt werden, was z.T. am Erhaltungszustand (Prägekerne) liegen mag. Aber auch gut erhaltene Schalenexemplare und äusserst detailliert überlieferte Prägekerne zeigen keine erkennbare Abrasion.

Wenige Anbohrungen, die von Raubschnecken stammen, meistens wohl von Naticiden, wurden in den Schichten 14, 17, 23, 24 und 78 gefunden. Aufwuchs, meist Bryozoen, seltener Serpuliden und Balaniden, kommt allgemein wenig vor, mit Ausnahme der Schicht 17 im Hohburggraben. In den Schichten 73 und 75, wuchsen Austern (*Ostrea granensis* und *O. lamellosa*) aufeinander und bildeten lokal eine eigentliche Austernbank (Schicht 75). Im Normalfall muss also die Einbettung rasch erfolgt sein.

Praktisch überall wurden Mollusken in Lebensstellung beobachtet, besonders in den Schichten 30–35, 41–45 und 75 (siehe oben bei „Artikulation der Klappen“). Daher werden die Schalenkonzentrationen allgemein als autochthon angesehen, mit Ausnahme der Schicht 24.

Die Orientierung im Aufriss ist abgesehen von Mollusken in Lebensstellung verschieden schief. Oft konkordant ist die Orientierung in den Schichten 21, 24, 29 (30–35 teilweise), 80–82. Eine gute Orientierung weist nach Kidwell & Bosence (1991) auf beständige oder regelmässig variierende Strömungen wie Gezeiten oder sublitorale Wellenoszillation hin. Transport ist wegen der vielen Organismen in Lebensstellung auszuschliessen, ausgenommen in

Schicht 24.

Die horizontale Orientierung der quereingeregelt Bivalven in Schicht 23 beträgt 65/245 Grad, d.h. die Strömung erfolgte aus NNW oder SSE (155/335 Grad). Die Orientierung in Schicht 24 beträgt 55/235 Grad, d.h. die Strömung kam aus NW oder SE (145/325 Grad). Für Dichtepackung und Häufigkeit in Vol.% der Molluskenschalen siehe Tabelle 7 im Anhang.

Einige Gerölle von 1–2 cm Durchmesser wurden v.a. in Schicht 24 gefunden, selten auch in den Schichten 23 und 25 unten. Sie fehlen in den anderen Schichten. Nach Keller (1989) werden solche Ablagerungen in der SFM als Schuttströme (debris flows) interpretiert.

Bezüglich der Architektur-Elemente (vergleiche Kap. 4, 6 und 9.4) wurde meistens ES-B (flaches und mittleres Sublitoral) ermittelt. SWS-wST (tiefes Sublitoral) aus der trophischen Analyse ist im Hohburgprofil immer mit ES-B aus der sedimentologischen Analyse gekoppelt und umgekehrt. Dieser Umstand könnte z.B. als Hinweis auf einen Bereich nahe der Grenze mittleres/tiefes Sublitoral interpretiert werden.

9.1.2 Interpretation des Profils Cheergraben

Für das Profil Cheergraben gilt dasselbe wie im Hohburggraben, Kap. 9.1.1, mit folgenden Abweichungen:

Die Anzahl Molluskentaxa reicht von 8 bis 60 (49 in Schicht 15, 60 in Schicht 16). Auch hier ist *Paphia deshayesi* in vielen Schichten dominierend (Schichten 15, 16, 21, 23, 31 und 34), ferner *Acanthocardia praecellens* (Schichten 5–7), *Spisula belpbergensis* und *Pandora granum* zusätzlich zu *Paphia deshayesi* (Schicht 15), *Pitar lilacinoides*, *Acanthocardia steiningeri* zusätzlich zu *Paphia deshayesi* (Schicht 16), *Solecurtus brevis* (Schicht 18), *Corbula gibba* (Schicht 19), *Pitar islandicoides* und *Lutraria sanna* nebst *Paphia deshayesi* (Schicht 21), *Tellina planata* (Schichten 25 und 41) und *Psammotreta lacunosa* nebst *Paphia* sp. (Schicht 34). Die dominierenden Molluskenarten sind also nur z.T. die gleichen wie im Hohburggraben. Juvenile Molluskenschalen wurden in Schicht 15 gefunden, in der ausgesprochen detaillierte Prägekerne ohne Abrasionserscheinungen erhalten sind.

Meist kommen artikulierte und disartikulierte Molluskenklappen vor. Auffallend sind rel. viele artikulierte Schalen (max. 65%) in den Schichten 15, 18, 19 und 21. In Schicht 16 überwiegen die linken Klappen über die rechten, in Schicht 23 die rechten, was auf einen gewissen Transport hindeutet. Wenige Schalenbruchstücke existieren z.B. in Schicht 15, unterschiedlich viele z.B. in Schicht 21 und viele z.B. in den Schichten 16 und 18. Anbohrungen/Anätzungen (*Oichnus*, *Entobia*) wurden selten in den Schichten 5–7, 15, 21 und 31 gefunden, in Schicht 16 viel *Entobia* in *Pitar lilacinoides*, die dort dominiert. Aufwuchs wurde selten in den Schichten 15, 16, 18, 19, 21 und

41 beobachtet. Er stammt meist von Bryozoen, selten von Balaniden, Serpuliden und Austern. Lebensstellung von Mollusken wurde in den Schichten 18, 21 und 34 erkannt.

Die Orientierung im Aufriss ist auch hier unterschiedlich schief. Vorwiegend konkordante Lagerung tritt in Schicht 15, an den Schichtgrenzen von 16 und in den Schichten 21 und 23 auf. Horizontale Orientierung: In Schicht 16 herrschte entsprechend den quereingeregeltten Bivalven (Orientierung 70/250 Grad) eine Strömung aus NNW/ SSE (340/160 Grad) vor, gemäss Turritellen ebenfalls aus NNW (durchschnittlich 340 Grad), also ähnlich wie im Hohburggraben. Für Dichtepackung und Häufigkeiten in Vol.% der Molluskenschalen siehe Tabelle 8 im Anhang. Einige Gerölle von 1–2 cm Durchmesser kommen in Schicht 16, selten auch in Schicht 15 und kleine (<1 cm) selten in Schicht 18 vor. Erwähnenswert ist ferner, dass manche Bivalven-Arten ausschliesslich oder gehäuft an den Schichtgrenzen (Schichten 16–19) auftreten, z.B. *Pitar kehrensis*, *P. islandicoides*, *Thracia*-Arten, *Pharus jansseni*, *Lutaria sanna* und *L. acutifrons*, *Gastrana fragilis*, *Solecurtus basteroti*, *S. brevis* und *Venus multilamella*.

9.2 Trophische Analyse

9.2.1 Vor- und Nachteile der trophischen Klassifikation nach Scott (1976)

Für eine Analyse können sowohl Analogien zu noch lebenden Arten als auch funktionsmorphologische Überlegungen hinzugezogen werden. Dass bei der Auswertung nur einzelnen Arten und nicht die Anzahl der Individuen berücksichtigt werden, hat folgende Vorteile:

- Unzulänglichkeiten der Erhaltung bzw. beim Aufsammlen beeinflussen eher die Anzahl Individuen als die Anzahl Arten
- Statistisch gesehen ist die Anzahl der Arten zuverlässiger als die relative Häufigkeit der Arten
- Seltene Spezies bzw. Ernährungsweisen (z.B. Räuber) werden so besser gewertet
- Fossilgemeinschaften lassen sich so grafisch besser darstellen und vergleichen

Diese Methode hat auch einige Nachteile:

- Unter Umständen erhalten Ernährungsweisen mehr Gewicht, als sie in der Lebensgemeinschaft hatten
- Bei der Analyse der Fossilgemeinschaft gilt es folgende Punkte zu berücksichtigen: Organismen mit
 - opportunistischer Ernährungsweise (Fähigkeit, die Ernährungsweise je nach Bedingungen zwischen Detritus und Suspension umzustellen)
 - einer nicht eindeutigen epi- oder infaunalen Lebensweise

- vagiler bzw. sessiler Lebensweise, welche sich wegen der Nahrungsaufnahme langsam kontinuierlich oder nur sporadisch durch das Sediment bewegen

- Die selektive Erhaltung beeinflusst die Aussagekraft der Analyse – nur beschaltete Organismen werden miteinbezogen.

Die oben erwähnten Nachteile wurden dadurch ausgeglichen, dass zum Beispiel je Ernährungsweise nur je ein halber Punkt zwischen der Ernährungsweise Detritus und Ernährungsweise Suspension vergeben wurde. Weitere Details sind aus Keller (1989) ersichtlich.

Die trophische Analyse erwies sich als sehr aussagekräftig, da die Faunen der einzelnen Schichten autochthon oder parautochthon sind. Die Ergebnisse lassen sich gut mit den von Keller (1989) erarbeiteten Daten aus dem Gebiet zwischen Napf und Bodensee vergleichen.

9.3 Paläoökologie

9.3.1 Vergleich mit anderen Gebieten

Flach sublitoraler Bereich: Viele mit den BS gemeinsame Arten kommen im Ottnangium von Várpalota in Ungarn im flachen Subtidal vor, z.B. *Calyptreaea deformis*, *Euspira helicina*, *Euthriofusus burdigalensis*, *Nucula nucleus*, *Chlamys macrotis*, *C. varia*, *Cardium kunstleri*, *Pitar islandicoides*, *Dosinia lupinus*, *Venus multilamella*, *Gastrana fragilis*, *Tellina planata*, *Corbula gibba* usw. (Kókay 1973). Auch Vergleiche mit dem Burdigalium des Mut-Beckens in der Türkei (Mandic et al. 2004a) zeigen Ähnlichkeiten in der Molluskenfauna: Artenreichtum und gemeinsame Taxa wie z.B. *Atrina pectinata*, *Pitar islandicoides*, *Turritella bicarinata*, *Euspira helicina*, *Euthriofusus burdigalensis*, *Tibia* sp. Auch im Karpatium der Kreuzstettener-Bucht in Österreich ist im flachen Sublitoral *Archimediella bicarinata* am häufigsten (Latal et al. 2006a).

Flaches bis mässig tiefes Sublitoral: Das Ottnangium der Bántapusztaer-Schichtengruppe in Ungarn (Kókay 1973) zeigt auch vergleichbare Faunen. In manchen Bänken dominieren z.B. *Pitar* und *Paphia* und es existieren viele mit den BS gemeinsame Arten. In den molluskenreichsten Formationen kommen z.B. auch Anhäufungen von *Archimediella doublierii* vor.

Tieferes Sublitoral: Parallelen ergeben sich auch durch viele mit den BS gemeinsame Molluskenarten mit dem Eggenburgium des Eggenburger-Gebietes in NE-Österreich (Mandic et al. 2002, 2004b; Steininger et al. 1971). Der Holostratotyp Loibersdorf wurde als tieferes Sublitoral beschrieben (Steininger et al. 1971). Es muss berücksichtigt werden, dass es sich hier zum Teil um Schätzungen handelt.

Tabelle 15: Auf Grund einer paläohydraulischen Analyse von Wellenrippl-Daten (nach Diem 1985) errechnete Paläowassertiefen (aus Keller 1989).

Architektur-Element	ES-B	wNS	SWS-wST	SWS
Fundort				
Ränggloch (LU)		5-8 m	8-10 m	10-20 m
Ebikon-Ost (LU)	6-7 m	6-7 m	6,5 m	

9.4 Synthese Sedimentologie / trophische Klassifikation

9.4.1 Tiefenzonierung bzw. Energieniveau

Aus dem Vergleich der sedimentologischen (Kap. 4.2) mit der trophischen Analyse lässt sich im Profil des Hohburggrabens eine Tiefenzonierung bzw. eine Zonierung von Energieniveaus vornehmen. Die meisten Fossilschichten entstanden im geschützten unteren Vorstrand unterhalb der Normalwellenbasis (ES-B), einzelne in der Übergangzone zwischen Sturm- und Orkanwellenbasis (SWS-wST).

Auf Grund der bathymetrischen Zuordnung der Architektur-Elemente (Tab. 6) aller Schichten des Profils Hohburggraben können gemäss Abbildung 3 Tiefenzonierungen bzw. Energieniveaus erkannt werden. Was die Fossilschichten betrifft, zeigt sich im Allgemeinen eine gute Übereinstimmung der Ergebnisse aus der sedimentologischen und trophischen Analyse. Unterschiede werden nachfolgend erläutert. Generell übernehmen wir die Bezeichnung aus der sedimentologischen Analyse, in Klammer steht die Zuordnung aus der trophischen Analyse (Details sind auch aus dem Anhang, Tab. 7 bis 13 ersichtlich):

- Wenig Material aufgesammelt wurde in den Schichten 12: SWS-wST (ES-B), 70: SWS-wST (ES-B) und 84: SWS-wST (ES-B).
- Artenarm sind die Schichten 19: SWS-wST bzw. SWS-B (ES-B), 26: ES-B (SWS-wST), 45: SWS-B (ES-B) und 73: SWS-wST (ES-B).
- Im Grenzbereich der Faziesbereiche liegen könnten die Schichten 17: ES-B (SWS-wST), 21: ES-B (SWS-wST) und 26: ES-B (SWS-wST).
- Unbekannte Gründe für Unterschiede in den Analysen liegen bei Schicht 78 SWS-wST (ES-B) vor.

9.4.2 Architektur-Elemente der Fossilschichten

Für die untersuchten Fundorte ergaben sich folgende Resultate (in Klammern die Anzahl Schichten):

- ES-B: Hohburggraben (20), Cheergraben (11), Aarwald (3), Rohrholz (1), Häutligen (1), Fallvorsassli (1)
- SWS-wST: Hohburggraben (1), Chramburgwald (1)

Hier zeigt sich ein klares Dominieren des Architektur-Elementes ES-B. Es liegt oberhalb der Sturmwellenbasis und entspricht dem mittleren Sublitoral nach Liebau (1980). ES-B repräsentiert den Lebens-

raum mit der grössten ökologisch-physikalischen Stabilität. Fossillagerstätten dieses Architektur-Elementes zeichnen sich durch gemischte trophische Strukturen und hohe Diversität aus. Diese Vielfalt ist der Ausdruck eines reichen Angebots an Detritus- und Suspensionsnahrung sowohl aus Plankton als auch aus Flussfracht der Deltas. Auch die physikalische Stabilität des Substrats trägt zur Diversität bei. Von den 71 ausgewerteten Schichten zeigen die Organismen von 13 Schichten eine gemischte trophische Struktur der Ernährungsweisen:

- Hohburggraben am Belpberg: Schichten 21, 23, 24, 25, 29 und 78
- Cheergraben am Belpberg: Schichten 15, 16, 18, 21, 23 und 25
- Rohrholz am Belpberg

9.4.3 Effektive Wassertiefe

Genauere Angaben über die Paläowassertiefen lassen sich in den Belpberg-Schichten mangels verwertbarer Wellenrippeln nicht eruieren – nach Keller (1989) sind die Paläowassertiefen einzelner Architektur-Elemente unter Annahme eines konstanten Meeresspiegels bislang nur an wenigen Profilen der SFM abschätzbar (Tab. 15).

9.4.4 Interpretation und Entstehung der Fossilschichten in den Profilen Hohburg- und Cheergraben am Belpberg

Im Hohburggraben wurden überall Bivalven in Lebensstellung beobachtet (nur in Schicht 24 selten), wodurch die Fossilschichten allgemein als mehr oder weniger autochthon zu betrachten sind. Auf fehlenden Transport weisen auch das ausgeglichene Verhältnis von rechten zu linken Bivalvenklappen (soweit analysierbar), die schlechte Grössensortierung sowie fehlende Abrasion und Rundung hin.

Im Cheergraben ist das Verhältnis der Klappen in den Schichten 16 und 23 ungleich. Das deutet auf einen gewissen Transport hin, wohl aber nicht über grössere Distanz, da relativ viele artikulierte Bivalven und besonders auch artikuliert-geöffnete Schalen beobachtet wurden. Hier bestehen ebenfalls eine schlechte Sortierung sowie fehlende Abrasion und Rundung.

9.4.4.1 Hohburggraben

Wassertiefe: Nach der sedimentologischen Analyse ergab sich in den folgenden Fossilschichten

das Architektur-Element SWS-wST (Übergangszone – zwischen Sturm- und Orkanwellenbasis), was dem tieferen Sublitoral entspricht: 12, 19, 45, 70, 73, 78 und 84. Die übrigen Fossilschichten gehören zum Architektur-Element ES-B (geschützter unterer Vorstrand), was dem mittleren Sublitoral entspricht. Auf Flachwasser hin deuten z.B. auch *Diplocraterion* (U-Gänge) in den *Ensis*-Schichten Nr. 80–82 sowie Schicht 70, ferner Balanidenfunde in der Austernbank der Schicht 75 und *Pholas desmoulinii* in den Schichten 41–44.

Wellen- oder Strömungseinfluss zeigte sich auf Grund der überwiegend konkordanten Lagerung der Bivalvenschalen in den Schichten 14, 21 (aber auch Lebensstellung), 24 (Lebensstellung selten, aber vorhanden), 29 (mit oft zerbrochenen Turrifellen), 80–82 (*Ensis*-Schichten: *Ensis*-Klappen meist artikuliert, selten auch in Lebensstellung).

Exposition vor dem endgültigen Begrabenwerden: Hinweise fanden sich vor allem in Schicht 17 in Form von relativ häufigem Aufwuchs auf den Molluskenschalen durch Serpuliden und Bryozoen, Anbohrung von Schalen durch Cloniden (*Entobia*), zerbrochene Schalen, winzige Bruchstücke und meist disartikulierte Klappen. Ein geringer Aufwuchs wurde auch in den Schichten 19, 21, 23, 25, 80–82, Überkrustung durch Austern und Balaniden in Schicht 75 beobachtet.

Eine rasche Einbettung dagegen muss in den übrigen Schichten angenommen werden, insbesondere in den Schichten 40–44. Hier kommen fast nur *Panopea menardi* vor, z.T. zusammen mit *Pholas desmoulinii*, auch juvenile, vor allem artikuliert, oft in Lebensstellung verbliebene und stellenweise angehäuften Exemplare. Sie müssen rasch verschüttet worden sein, auf Grund von *Pholas* wohl eher im Flachwasser. Rasch eingebettet wurde auch die Austernbank in Schicht 75 mit *Ostrea granensis* und *O. lamellosa*, die oft in Lebensstellung verblieben sind und auf Grund der Balaniden wohl auch im Flachwasser gelebt hatten. Es handelt sich hier um einen dynamischen Ablagerungsraum.

Einige 1–2 cm grosse Gerölle wurden in Schicht 24, selten auch in 23 und 25 unten gefunden. Das lässt sich in Schlammströmen (debris flows) beobachten. Die überwiegend konkordante Lage der Molluskenschalen passt dazu, hingegen ist das Verhältnis von rechten zu linken Klappen ausgeglichen und Lebensstellung ist vorhanden, wenn auch selten. Aus diesen Gründen kann nur ein kurzer Transport angenommen werden, z.T. eine spätere Besiedlung des Schlammstroms. Die Obergrenze von Schicht 24 wurde dann vermehrt von Pectiniden besiedelt.

In den Turrifellen-Schichten Nr. 30–35 sind die Turrifellen teilweise in konkretionären Knollen konzentriert, was vermutlich auf ein diagenetisches Phänomen hinweist. Ein reiches Angebot an Detritus und Plankton und ein physikalisch stabiles Substrat gibt die gemischte Ernährungsweise (Suspensions-, Detritusfresser und Räuber, siehe Abb. 18) der tro-

phischen Analyse in den Schichten 23, 24, 25 und 78 an. Auf einen Weichboden, der aber physikalisch stabil war, deuten auch die vielen Suspensionsfresser und die zwar untergeordnete, aber vorhandene Epifauna hin.

9.4.4.2 Cheergraben

Hier wurde keine sedimentologische Analyse durchgeführt, so dass die Architektur-Elemente auf der trophischen Klassifikation basieren. Ausser in den Schichten 5–7 (Architektur-Element SWS-wST, unteres Sublitoral) ergab sich in allen Fossilschichten das Architektur-Element ES-B (unterer Vorstrand, mittleres Sublitoral). Auf Flachwasser hin deuten zudem Balanidenfunde in den Schichten 15, 16, 18, 19 und 23 sowie häufige Pflanzenreste in den Schichten 18 und 19, die wohl aus den nahen Mündungsarmen herbeigeschwemmt wurden. Auf Wellen- oder Strömungseinfluss weist die überwiegend konkordante Lage der Molluskenschalen in den Schichten 15, 16 (zuunterst und zuoberst in der Schicht), 21 und 23 hin.

Aufwuchs erfolgte selten in den Schichten 15 (Bryozoen, Balaniden), 16 (Balaniden, Serpuliden, Bryozoen), 18, 19, 21, 23 (je Balaniden) und 41 (Austern). Anbohrung durch Cloniden (*Entobia*) wurde selten in den Schichten 5–7, 15 (auch *Oichnus*, Bohrlöcher von Raubschnecken), 16 (wenig *Oichnus*) und 21 beobachtet. Der geringe Aufwuchs und die Anbohrung in manchen Schichten zeigen, dass die Molluskenschalen auch dort ziemlich rasch eingebettet wurden.

Einige Gerölle von 1–2 cm Durchmesser wurden in Schicht 16 gefunden, seltener auch in Schicht 15, ganz kleine (<1 cm) vereinzelt in Schicht 18. Demgemäss könnte Schicht 16 als Schlammstrom interpretiert werden. Darauf könnte auch die Beobachtung hindeuten, dass etwa die Hälfte der Einzelklappen von Bivalven konvex-unten in der Schicht liegt.

Eine auffallende Bioturbation wurde in Schicht 15 festgestellt, wo härtere sandige Siltsteine mit tonigeren Partien wechseln und verschiedene Spurenfossilien identifiziert werden konnten (vergleiche Kap. 5.2). Durch den vermehrten Tongehalt entstanden Prägekerne mit äusserst detailliert erhaltener Skulptur. Vermehrt Spurenfossilien kommen auch zuoberst in Schicht 19 vor, wo *Teichichnus* nebst *Thalassinoides* und anderen dominiert.

Eine gemischte trophische Struktur bei der Ernährungsweise deutet auch hier in den Schichten 15, 16, (18 Grenzbereich), 21, (23 Grenzbereich) und 25 auf ein reiches Angebot an Detritus und Plankton sowie ein physikalisch stabiles Substrat hin. Die vielen Suspensionsfresser und die zwar untergeordnete, aber vorhandene Epifauna zeigen ebenfalls ein physikalisch stabiles Weichsubstrat an.

9.4.5 Entstehung der Fossilschichten allgemein

In der Regel dominiert die Infauna sowohl arten- wie auch individuenmässig stark, während die Epifauna meistens nur 10–20% von EPSUS + INSUS + VAGDET (vergleiche Abb. 18–20 und Anhang) ausmacht. Deshalb nehmen wir an, dass im Allgemeinen die Schalenkonzentrationen durch Stürme verschüttet und die Epifauna dabei wegtransportiert wurde. Ein anderer Mechanismus ist das Einsedimentieren durch Verlagerung oder Progradation von Deltaloben und Mündungsbarren. Wie erwähnt, interpretieren wir die Schichten 24 im Hohburggraben und 16 im Cheergraben als Schlammströme (debris flows).

9.4.6 Ablagerungssequenzen

In dem sedimentologisch und paläontologisch eingehender analysierten Profil Hohburggraben lassen sich insgesamt vier deutliche, nach oben seichter werdende Sequenzen (shallowing upward) beobachten:

- Die unterste Sequenz reicht von der Profilbasis bis 8,6 m und beginnt mit Ablagerungen unterhalb der Orkanwellenbasis, gefolgt von der Fazies der Übergangzone (unteres Sublitoral). Sie endet mit fossilarmen, wellenaufgearbeiteten, deltaischen Mündungsbarren oder sandigen Platen im Vorstrand (mittleres bis oberes Sublitoral). Fossilien wurden in diesem Profilabschnitt fast keine gefunden, nur in Schicht 12, wo *Acanthocardia praeclens* dominiert und Spurenfossilien existieren. Die trophische Analyse ergab: Suspensionsfresser/ infaunal, das Architektur-Element ES-B.
- Der fossilreiche Bereich zwischen 8,6 und 15,6 m erklärt sich auf Grund des paläontologischen Befunds als geschützte, seichte Bucht mit temporärem Welleneinfluss (Muschelpflaster), vorwiegend im unteren Vorstrand (mittleres Sublitoral). Mehrere Schichten (Nr. 14–26) zeigen eine sehr individuenreiche und dichte (30–50 Vol.%) Molluskenfauna und sind reich bis sehr reich an Arten (bis 53 Molluskentaxa). Meist dominiert *Paphia deshayesi* nebst mehreren anderen Taxa. Bis 13,6 m (Schicht 23) wurden Mollusken in Lebensstellung (*Atrina* sp., *Lutraria acutifrons*, *Panopea menardi*) und Spurenfossilien beobachtet. Zudem ist das Verhältnis von rechten zu linken Klappen ausgeglichen. Dies sind klare Indizien für Autochthonie. Schicht 24 (bei 13,7 m) dagegen wird auf Grund von vermehrten Bruchstücken, überwiegend disartikulierten Schalen, fast fehlender Lebensstellung und kleiner Gerölle als Schuttstrom interpretiert. Von 13,8 bis 15,6 m sind Mollusken nur noch spärlich vorhanden. Infaunale Suspensionsfresser dominieren über Detritusfresser und Räuber sowie über vagile und epifaunale Taxa. In der oberen Hälfte des fossilreichen Abschnitts ergab sich eine gemischte tropische Struktur der Ernährungsweisen. Beides deutet auf stabile Le-

bensbedingungen in einem lebensfreundlichen Milieu mit hoher Suspensionszufuhr aus den Deltas hin. Als Architektur-Elemente wurden ES-B und SWS-wST ermittelt.

- Der untere Teil der zweiten Sequenz von 15,6 bis 23,3 m besteht aus Ablagerungen mit zeitweiligem Orkanwelleneinfluss im unteren Sublitoral, also von der Übergangzone an abwärts. Nach oben ist ein Seichterwerden hin zum mittleren Sublitoral (unterer Vorstrand) feststellbar, vermutlich verursacht durch detritische Zufuhr migrierender, distaler Mündungsbarren.

Im mittleren Teil der Sequenz bildeten sich dicht gepackte Turritellen-Schichten (Nr. 29–35), die z.T. aufgearbeitet, z.T. *in situ* verblieben sind. Die trophische Struktur ist gemischt oder ergab Suspensionsfresser/infaunal-vagil, das Architektur-Element ES-B. Im obersten, seichteren Bereich (Schichten 40–44) dominieren verstreute, stellenweise gehäufte, oft juvenile *Panopea menardi* und teilweise *Pholas desmoulini*, die häufig in Lebensstellung erhalten sind. Somit sind diese Ablagerungen autochthon. Das Resultat der trophischen Analyse ergab Suspensionsfresser/infaunal und das Architektur-Element ES-B.

- Bei der dritten Sequenz von 23,3 bis 30,1 m handelt es sich vermutlich um eine durch die zuvor abgelagerten Mündungsbarren geschützte Deltabucht mit Ablagerungsräumen des unteren, mittleren und teilweise oberen Sublitorals, also vom tieferen Becken unterhalb der Orkanwellenbasis bis hin zum Vorstrand. In dieser Sequenz wurden nur wenige Fossilien beobachtet. Die paläontologischen Charakteristika im untersten Drittel gleichen denjenigen im oberen Teil der zweiten Sequenz.

- Die oberste Sequenz ab 30,1 m beginnt nochmals mit Ablagerungen der tieferen Bucht und der Übergangzone (unteres Sublitoral) und führt wiederum in seichtere, aber geschützte Ablagerungsräume des Vorstrands (mittleres/oberes Sublitoral). Im Dach folgt der abrupte Wechsel hin zur fluvial dominierten Delta-Front. Im untersten Teil der Sequenz sind lediglich Spurenfossilien (*Diplo craterion*, *Teichichnus*, *Palaeophycus*) vorhanden. Am Übergang von SWS-wST/B zu ES-B und in ES-B bei 31,7 bis 32,6 m existieren autochthone Austernbänke (*Ostrea granensis* und *O. lamellosa*) mit Schalen in Lebensstellung sowie artikulierten und disartikulierten Klappen (Schichten 73 und 75). Die trophische Analyse ergab Suspensionsfresser/infaunal. Bei 33 m folgt wieder eine dichte, artenreiche Fossilkonzentration, in der *Paphia deshayesi* und *Psammotreta lacunosa* dominieren und *Thalassinoides* vorkommt. Die trophische Struktur ist gemischt/infaunal-vagil, was auf gute Lebensbedingungen hinweist. Das Architektur-Element ist ES-B. Von 35 bis ca. 36,5 m dominieren *Ensis* sp., die meist artikuliert, selten auch in Lebensstellung erhalten sind. Horizontale und

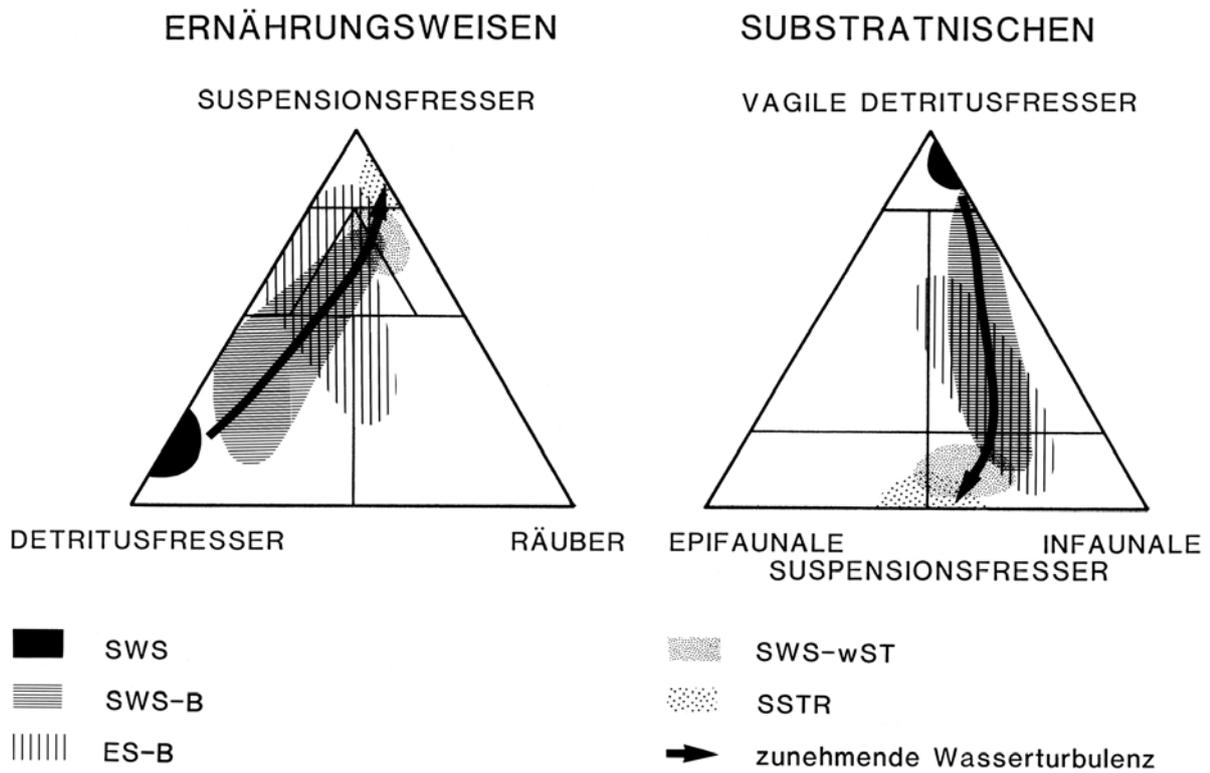


Abbildung 21: Zusammenfassende Darstellung der trophischen Struktur der Faunen in der Bucht-Fazies (aus Keller 1989). Legende der Abkürzungen siehe Kap. 2.3.3.

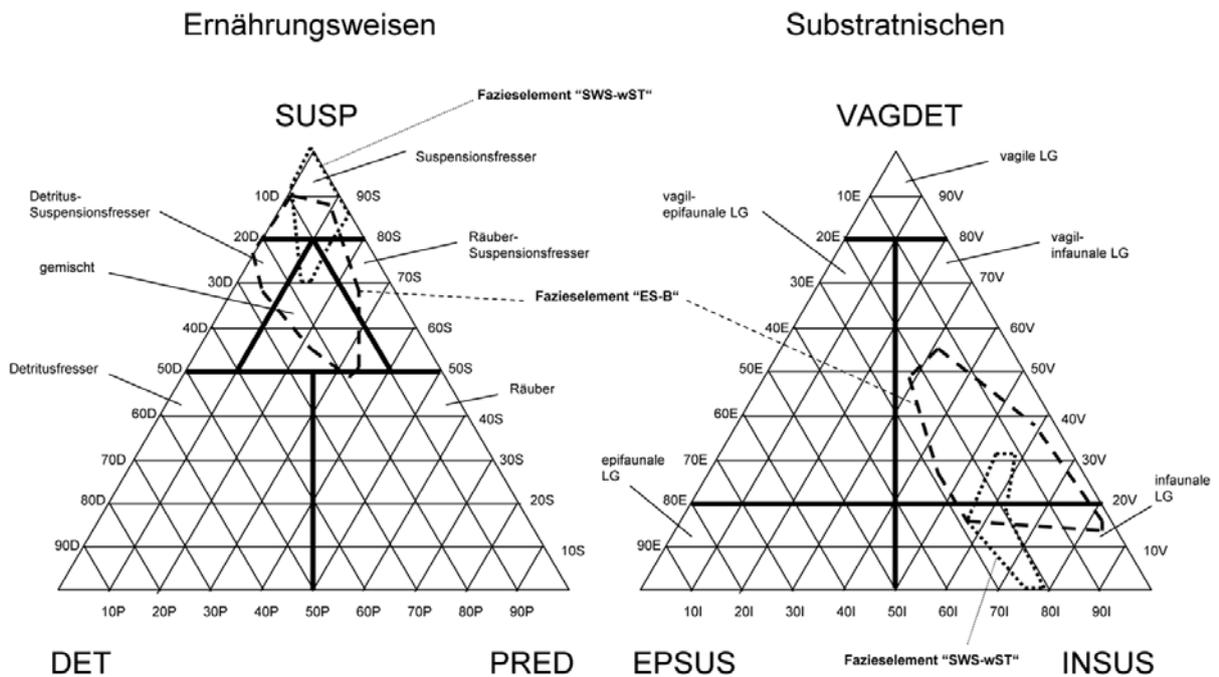


Abbildung 22: Zusammenfassende Darstellung der trophischen Struktur der Architektur-Elemente ES-B und SWS-wST aus dem Hohburggraben.

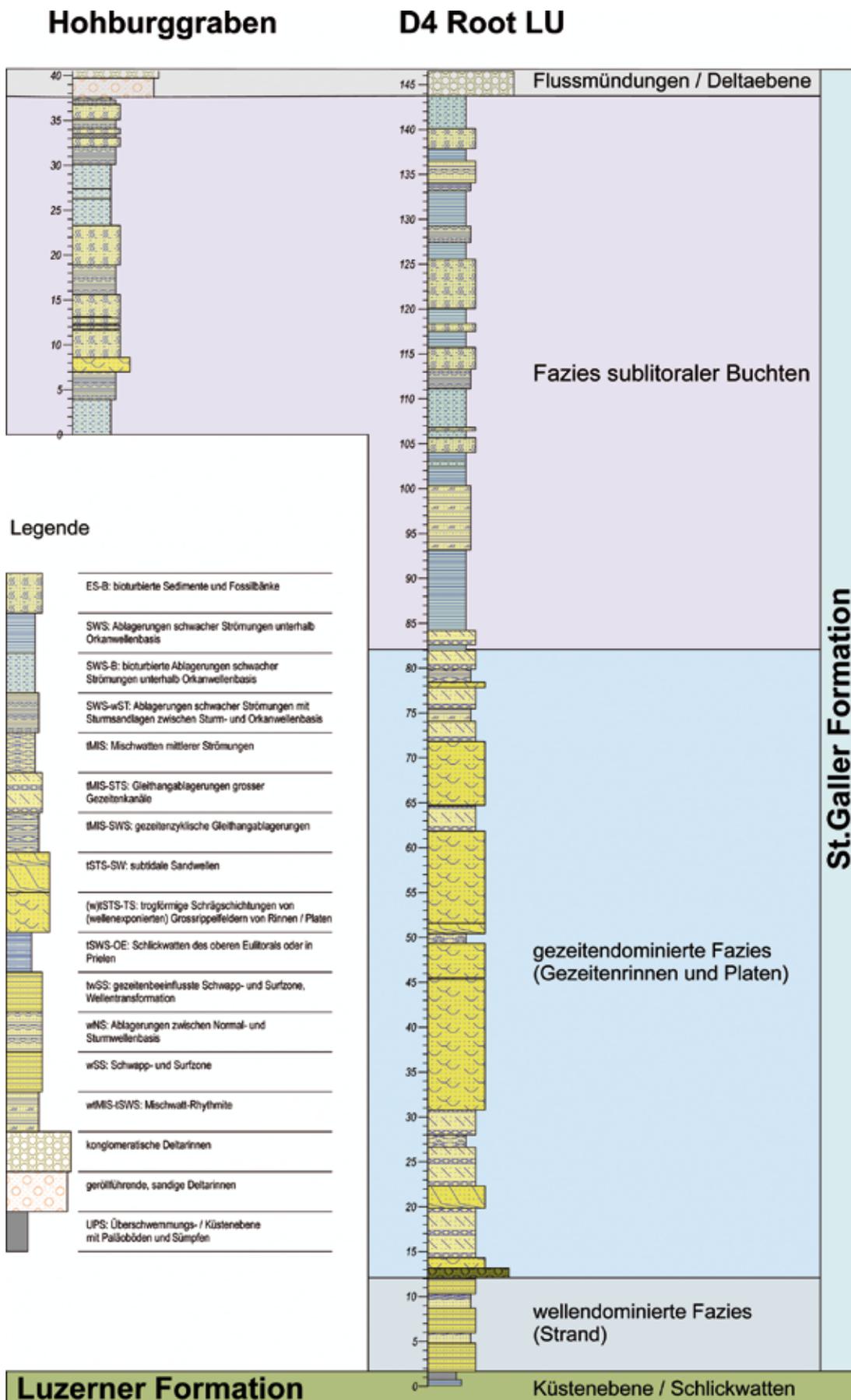


Abbildung 23: Vergleich des Profils im obersten Teil des Hohburggrabens (Belpberg-Schichten, Abb. 3) mit dem Bohrprofil D4 Root (Luzern, Keller 2007), das die gesamte St. Galler Formation umfasst.

U-förmige Grabgänge sind vorhanden. Die trophische Analyse ergab Suspensionsfresser/infaunal, das Architektur-Element ES-B.

Die vier nach oben seichter werdenden und folglich regressiven Sequenzen (shallowing upward) des Profils Hohburggrabens haben relativ konstante Mächtigkeiten von je 7 bis 8 m und führen jeweils vom Ablagerungsraum unterhalb der Orkanwellenbasis über die Übergangszone bis hin in den Vorstrand. Unter Berücksichtigung einer Kompaktion von rund 30% errechnen sich daraus Differenzen der Paläowassertiefen vom tieferen Buchtteil unterhalb der Orkanwellenbasis bis hin in den Vorstrand von rund 10 bis 12 m, womit für den deltanahen Raum die bisherigen Vorstellungen aus dem Gebiet von Luzern bestätigt werden (Kap. 4.1 und 9.4.3 sowie Tab. 15).

Unter der Annahme einer mehr oder weniger kontinuierlichen Subsidenz wären diese nach oben seichter werdenden Sequenzen autozyklisch alleine durch die Verlagerung deltatischer Loben erklärbar, wofür es mehrere Anzeichen (Kap. 4.2) gibt. Als plausible Erklärung möglich sind aber auch punctuated aggradational cycles (PACs), die durch Überlagerung allo- und autozyklischer Mechanismen entstehen (Goodwin & Anderson 1985) und die bereits von Keller (1989) als wahrscheinliche Ursache kleinmassstäblicher, regressiver Sequenzen für die Obere Meeresmolasse eruiert wurden. Eine genauere Ursachenbestimmung würde jedoch den Rahmen dieser paläontologisch orientierten Arbeit sprengen und wäre nur durch detailliertere Vergleiche verschiedener Profile im ganzen Becken erreichbar. Solche nach oben seichter werdende Sequenzen sind aber generell typisch für deltatische Sedimentationsräume (z.B. van Tassel 1994).

Als Ganzes repräsentiert die Abfolge des Hohburggrabens jedoch die während der jüngeren, als St. Galler Formation (Keller 1989) bezeichneten, grossmassstäblichen Transgressions-Regressionsequenz der OMM („base-level“-Zyklus 2 von Frieling et al. 2009) sedimentierten Ablagerungen interdeltatischer Buchten, die oben durch die markante OMM-Regression abgeschlossen werden.

9.5 Vergleich mit anderen Gebieten

9.5.1 Verteilung der trophischen Struktur im ternären Diagramm

Keller (1989) hat die Verteilung der trophischen Struktur der Faunen in der Bucht-Fazies zwischen Napf und Bodensee in ternären Diagrammen dargestellt (Abb. 21) und konnte zeigen, dass jede Fazies eine typische trophische Struktur aufweist.

Zum Vergleich haben wir den auch sedimentologisch bearbeiteten Fundort Hohburggraben ebenfalls nach Architektur-Elementen gruppiert in trophischen Diagrammen dargestellt (Abb. 22). Generell bestätigt unsere Analyse die Resultate von Keller (1989). Ein

Vergleich der beiden Architektur-Elemente ES-B und SWS-wST in Abbildung 22 mit der Arbeit von Keller (1989) in der Abbildung 21 zeigt die nachstehenden Unterschiede (jeweils aus Sicht der Fundschichten aus dem Hohburggraben).

- Ernährungsweisen:
 - ES-B: Der Anteil der Räuber, der Detritusfresser und der gemischten Ernährungsweise ist geringer.
 - SWS-wST: Die Suspensionsfresser haben im Hohburggraben einen grossen Anteil und auch bei der gemischten Ernährungsweise ist ein kleiner Anteil vorhanden – im Gegensatz zu Keller (1989), wo dieses Architektur-Element auf Räuber-Suspensionsfresser beschränkt ist.
- Substratnischen:
 - ES-B: Die vagil-epifaunale und infaunale Substratnische ist im Hohburggraben weniger ausgeprägt.
 - SWS-wST: Im Hohburggraben besitzt dieses Architektur-Element einen grösseren Anteil an Infauna und weist auch noch einen Anteil an vagil-infaunalen Elementen auf.

Dieses Bild steht in sehr guter Übereinstimmung mit der sedimentologischen Analyse (Kap. 4.2) mit einer geringen Anzahl von Architektur-Elementen aus den Faziesräumen sublitoraler, deltatischer und interdeltatischer Buchten.

9.5.2 Vergleich mit dem Gebiet zwischen Napf und Bodensee

Die Molluskenfaunen zwischen Napf und Bodensee, insbesondere von Luzern und St. Gallen, aber auch von Fribourg gleichen derjenigen der BS sehr, was die Sammlung des NMBE betrifft. Es kommen fast ausschliesslich dieselben Arten vor. Die Erhaltung oberflächennaher Fundorte ist vergleichbar, obwohl in St. Gallen und z.T. in Luzern etwas mehr Reste der Aragonitschalen überliefert sind. Bessere Schalenerhaltung mit Farbpigmenten fand sich in tiefen Baugruben und Tunnels (Kantonsspital, Reussporttunnel) in Luzern.

In Abbildung 23 wird das deltanahere, sedimentologische Profil des Hohburggrabens mit dem interdeltatischen Bereich zwischen Napf und Hörnli am Beispiel der Pilotbohrung durch die St. Galler Formation in Root LU (Keller 2007) verglichen. Die Gegenüberstellung zeigt folgendes: Das Profil Hohburggraben repräsentiert lediglich die obersten 40 m der Gesamtfolge der dort ca. 145 m mächtigen St. Galler Formation. Es entspricht dem jüngeren, maximalen Vorstoss der St. Galler Formation sowie der finalen Regression. Die am Hohburggraben eruierten, nach oben seichter werdenden Sequenzen (Kap. 9.4.6) lassen sich nicht direkt mit den Abfolgen der Pilotbohrung D4 korrelieren, wodurch ein autozyklischer, deltatischer Mechanismus für die Sequenzen am Hohburggraben in den Vordergrund rückt.

10. Schlussfolgerungen

10.1 Die Belpberg-Schichten

Die marinen BS erstrecken sich zwischen Sense und Emme in der Umgebung von Bern (Abb. 2) und entstanden in einer breiten Bucht zwischen den beiden Braidplain Deltas des grossen Napf im Osten und des viel kleineren Guggisberg im Westen (Abb. 6). Die BS entsprechen dem mittleren bis oberen Burdigalium, d.h. dem oberen Eggenburgium bis oberen Ottnangium und werden mit dem sog. „Helvétien“ gleichgesetzt. Sie werden der St. Galler Formation zugeordnet (Abb. 1). Die Ablagerungen bestehen aus ca. 350 m mächtigen unterschiedlich sandigen Siltsteinen, unterschiedlich siltigen Sandsteinen sowie Konglomeraten. Silt- und Sandsteine sind horizont- und stellenweise äusserst fossilreich.

10.2 Analyse der Molluskenfauna

Die Fauna setzt sich vorwiegend aus Bivalven (91 Taxa nach Pfister & Wegmüller 1994, 1998, 1999, 2000, 2001), gefolgt von Gastropoden (94 Taxa nach Pfister & Wegmüller 2007a, 2007b) und seltener Ichnofossilien (Pfister & Keller 2010) usw. zusammen (Tab. 1 und 2). Die Molluskenfauna zeigt von Horizont zu Horizont eine unterschiedliche Artenzusammensetzung, Vielfalt, Dichte, Orientierung, Erhaltung usw.

Die Analyse der Fauna ergibt, dass die Bivalven zahlreichere sehr häufige Taxa (definitionsgemäss über 60 Exemplare) aufweisen als die Gastropoden: 1/4 aller Taxa gegenüber 1/8. Dominierend sind bei den Bivalven *Paphia deshayesi*, *Pitar islandicoides*, *Lutraria sanna* und Cardiiden (meist *Acanthocardia steiningeri*), bei den Gastropoden Turritellen, v.a. *Archimediella doublierii* und *Turritella studeri*. Selten (unter 10 Exemplaren) sind gut 1/3 der Bivalven-, aber fast 3/4 der Gastropoden-Taxa.

Die Molluskenfauna zeigt auch regionale Unterschiede: Am weitaus artenreichsten ist mit 78 Bivalven- und 79 Gastropoden-Taxa der Belpberg (teilweise wegen Grabungen, seltenen Taxa, Kleinformen usw.). Nur am Belpberg gefunden wurden knapp 31% der Bivalven- und 44% der Gastropoden-Taxa. Im Gebiet von Rüscheegg dominieren z.T. andere Molluskenarten, 6 scheinen nur in dieser Region vorzukommen. Im Gebiet östlich und nordöstlich vom Belpberg überwiegen wieder andere Taxa. 7 Arten scheinen nur dort aufzutreten, und zwar in besonders siltig-tonigen, weichen Ablagerungen, wie sie in den BS nur an wenigen Stellen auftreten. Diese Arten sind zum grössten Teil typisch für brackisches Milieu (z.B. *Brachidontes studeri*, *Spisula* cf. *subtruncata* var. *triangula*, *Mytilus aquitanicus*, *Agapilla picta*, *Granulolabium haeutligenense*).

Beim Faunenvergleich mit Westlicher und Zentraler Paratethys, Mediterraner Tethys und Atlantik

(Tab. 5) zeigt sich, dass von 77 sicher bestimmten Bivalven-Arten 33%, d.h. 25 Arten bisher scheinbar auf die Schweiz beschränkt sind, wovon 13 Arten und eine Varietät in Pfister & Wegmüller (1994, 1998, 1999, 2000, 2001) neu aufgestellt wurden. Bei den Gastropoden kommen von 38 sicher bestimmten Arten rund 32%, d.h. 12 Arten bisher scheinbar nur in der Schweiz vor. 3 Arten wurden in Pfister & Wegmüller (2007a, 2007b) neu beschrieben. Bei den Bivalven-Arten sind 32% mit Frankreich, 30% mit Österreich gemeinsam, bei den Gastropoden-Arten 47% mit Frankreich, 42% mit Österreich. Das widerspiegelt die paläogeographische Stellung der BS westlich des Übergangs der Westlichen in die Zentrale Paratethys (Abb. 5). Aber auch mit Norditalien ist die Molluskenfauna gut vergleichbar.

10.3 Sedimentologische Analyse

Die Fazies-Assoziation sublitoraler Buchten ist im jüngeren Teil der St. Galler Formation weit verbreitet und verzahnt mit Konglomeraten der OSM, besonders in den Deltas. Das oberste Drittel des Hohburggrabens am Belpberg wird sedimentologisch beschrieben und interpretiert (Abb. 3, Tab. 6). Im Profilabschnitt 0 bis 37,6 m wechseln im Wesentlichen die Architektur-Elemente SWS-B und ES-B. SWS und SWS-B sind typisch für ruhige Sedimentationsräume ohne grundberührenden Welleneinfluss mit schwachen Strömungen, sei es in einer geschützten Bucht, sei es im tieferen Wasser unterhalb der Orkanwellenbasis. In den beiden genannten Architektur-Elementen schalten sich oft nach oben SWS-wST ein, was gelegentlichem Sturm- oder Orkanwelleneinfluss entspricht. ES-B wird als ruhiger Sedimentationsraum in einer geschützten Bucht im unteren Vorstrand oder in tieferem Wasser offener Buchten interpretiert. Hier entstanden oft Fossilkonzentrationen. So ergeben sich nach oben seichter werdende Sequenzen durch Vorbau deltatischer Mündungsbarren oder Migration sandiger Platen. Zuoberst in diesem Profilabschnitt zeigt sich zunehmender Welleneinfluss.

Bei 37,6 m existiert eine Erosionsfläche, darüber wurden vereinzelte Wellenrippeln beobachtet, was für das Vorrücken deltatischer Mündungsbarren typisch ist. Darüberfolgende konglomeratische Sandsteine und Konglomerate repräsentieren bereits fluviatile Transportmechanismen der Delta-Verteilerinnen. Dieser Profilabschnitt versteht sich bereits als Mündungsgebiet eines Braidplain Deltas. Die Fossil-schichten entstanden wohl durch Begrabenwerden der Schalenkonzentrationen bei Stürmen oder auch bei Verlagerung von Deltaloben oder Mündungsbarren. Die Ablagerungen der Belpberg-Schichten lassen sich der Fazies interdeltatischer Buchten und Deltabuchten zuordnen.

10.4 Paläobiologie und Taphonomie

Die Artenzahl der Mollusken pro Schicht variiert von 1 bis 60. Auch die relative Häufigkeit der Molluskentaxa wechselt stark. Die Dichtepackung und Häufigkeit in Vol.% der Molluskenschalen variiert stark von Schicht zu Schicht (von >5 bis 50%, Tab. 7 und 8 im Anhang). In manchen Schichten ist ein sonst seltenes Taxon ungewöhnlich häufig, z.B. Turritellen, Ostreen und *Ensis*.

Auch die Artikulation ist sehr verschieden. Wo artikulierte Klappen dominieren und Lebensstellung häufig ist, kann auf ein Massensterben mit raschem Begrabenwerden geschlossen werden. Darauf weisen auch die seltenen Anbohrungen von Raubschnecken und Aufwuchs durch Bryozoen, noch seltener Serpuliden und Balaniden hin. Wo das Verhältnis von rechter zu linker Bivalvenklappe ermittelt werden konnte, ist es fast immer ausgeglichen, was auf fehlenden Transport hindeutet, wie auch die fehlende Rundung und Abrasion sowie die allgemein geringe Grössensortierung.

In den meisten Schichten wurden Mollusken in Lebensstellung beobachtet. Daher werden die Schalenkonzentrationen allgemein als mehr oder weniger autochthon angesehen. Im Übrigen ist die Orientierung der Schalen verschieden schief, in einzelnen Schichten konkordant, was dort auf beständige oder regelmässig variierende Strömungen oder sublitorale Wellenoszillation hinweist.

Wenige Schichten (z.B. Nr. 24 im Hohburggraben) werden auf Grund kleiner Gerölle, vermehrter Bruchstücke, häufiger disartikulierter Schalen, öfter konkordanter Lage der Schalen und seltener Lebensstellung als Schuttströme interpretiert.

10.5 Trophische Analyse

Die trophische Analyse zeigt (Abb. 18 bis 20), dass mehr als 50% (meist 60–90%) der gesamten Fauna Suspensionsfresser sind. In den Schichten 23–25 des Hohburggrabens am Belpberg (Grabungsschichten) wurden mehr Räuber und Detritusfresser gefunden, doch dominieren immer noch die Suspensionsfresser. Einen Sonderfall stellt der Fundort Fallvorsassli bei Guggisberg dar, wo 65% Räuber (Raubschnecken) existieren. Die Fauna besteht fast nur aus Gastropoden, v.a. Turritellen, von denen sich die Räuber vermutlich ernährten.

Bei den Organismen, die die Substratnischen besetzten, überwiegen infaunale Suspensionsfresser (40–100%), gefolgt von vagilen Detritusfressern (0–60%), während epifaunale Suspensionsfresser maximal 40% erreichen, im Cheergraben am Belpberg sogar nur 25%. Dass die Infauna an fast allen untersuchten Fundorten arten- und individuenmässig stark dominiert, kann mit Stürmen erklärt werden, bei denen ein grosser Teil der Epifauna wegtransportiert und die Infauna begraben wurde. Wo über 50% vagi-

le Detritusfresser vorkommen, kann das auf die dort artenreichere Gastropodenfauna zurückgeführt werden. Am Fundort Häutligen dominiert die Epifauna, was v.a. durch vermehrtes Hartsubstrat auf Grund der Austernkonzentration (*Crassostrea gryphoides*) erklärbar ist.

Die Fossilschichten entstanden überwiegend im Architektur-Element ES-B der Bucht-Fazies. Es handelt sich dabei um niedrig-energetische Lebensräume generell unterhalb der Normalwellenbasis, die dem mittleren Sublitoral entsprechen. Sie sind durch stabile Lebensbedingungen und ein lebensfreundliches Milieu mit hoher Suspensionszufuhr aus den Deltas charakterisiert. 12 Fossilschichten mehrerer Fundorte zeigen die Ernährungsweise Suspension und die Substratnische infaunal, was auf eine relativ höhere Wasserturbulenz hindeutet, also eher flacheres Wasser (Tab. 14). 16 Schichten entsprechen der Ernährungsweise Detritus-/Suspensionsfresser bzw. gemischt und der Substratnische vagil infaunal, was einer gemässigten Wasserturbulenz und damit erhöhten Wassertiefe oder einem geschützten Bereich entspricht, wo vagile Detritusfresser häufiger vorkommen.

10.6 Paläoökologie

Aus paläoökologischer Sicht entstanden die Fossilschichten im Hohburg- und Cheergraben im flachen, zeitweise mässig tiefen Sublitoral bei vollmarinen Bedingungen. Das Substrat bestand aus weichen, aber physikalisch stabilen unterschiedlich sandigen Silten und unterschiedlich siltigen Sanden.

10.7 Austernkonzentrationen

An einigen Fundorten werden Konzentrationen von *Crassostrea gryphoides* beobachtet: Bei Häutligen beispielsweise existiert eine sehr dichtgepackte, autochthone Austernbank aus grossen (10–20 cm, maximal 50 cm langen) dickschaligen doppelten und einzelnen Klappen in einem gering verfestigten feinen Siltstein. Dunkle und rosa Farbpigmente sind oft an den Schalen erhalten. Daneben sind vollmarine und euryhaline Molluskenarten vertreten, die wechselnde Salinitätsverhältnisse anzeigen. Mehrere Molluskenarten weisen auf eine geschützte eulitorale oder seicht sublitorale Schlammfläche in der Nähe eines deltaisichen Mündungsarmes oder einer Lagune mit Seegraswiesen und vermutlich nahen Mangroven als Lebens- und Ablagerungsraum hin.

Bei Türli (Guggisberg) nahe dem Schüttungszentrums des Guggisberg-Schutfächers fanden sich sehr stark abgerollte *Crassostrea gryphoides* in feinsandigen Ablagerungen. Die Schalen wurden transportiert und im flachen, exponierten Wasser in Küstennähe abgelagert, möglicherweise sogar am Strand.

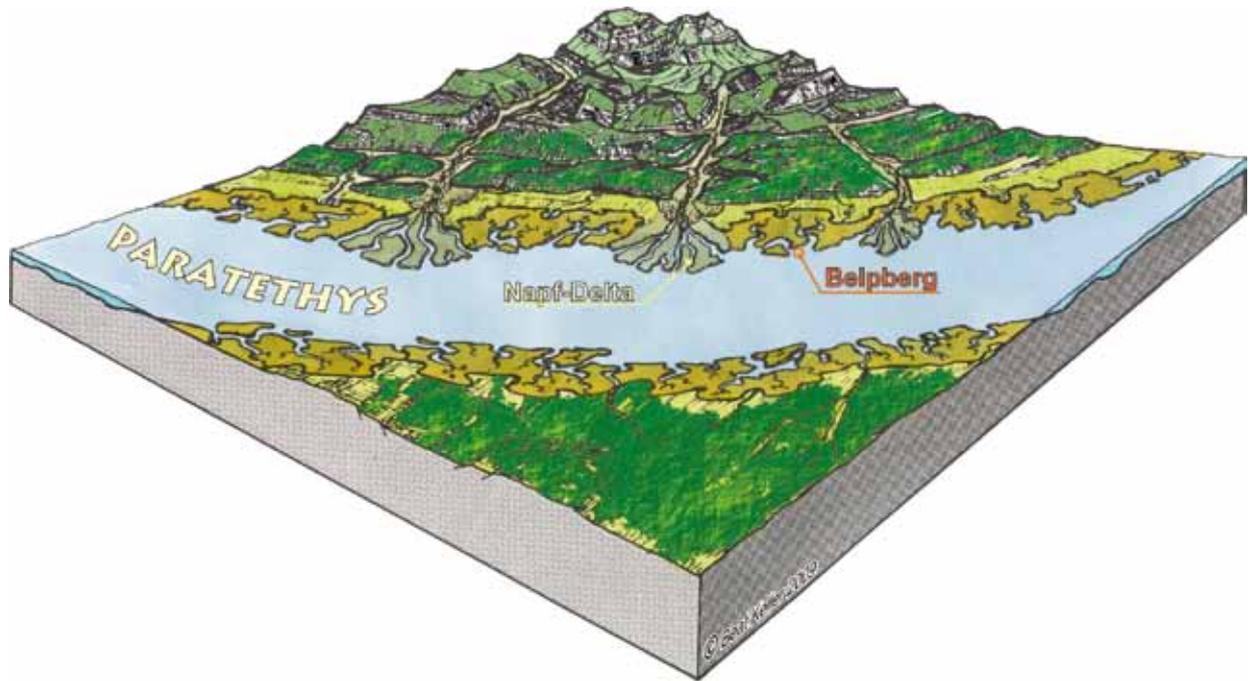


Abbildung 24: Blockmodell der paläogeographischen Situation der schweizerischen Paratethys zur Zeit des mittleren/oberen Burdigalium, mit Blickrichtung Alpen (aus Keller 1993).

10.8 Regionaler Vergleich

Ein Vergleich mit dem Gebiet zwischen Napf und Bodensee in sedimentologischer und trophischer Hinsicht zeigt, dass für die Fossilschichten im Hohburggraben eine geringere Anzahl Architektur-Elemente aus den Faziesräumen sublitoraler, deltatischer und interdeltatischer Buchten charakteristisch ist (ES-B und SWS-wST). Zudem ist der Anteil an Suspensionsfressern grösser und die infaunale Lebensweise der Organismen dominierend. Für die Fauna ausserhalb der Belpberg-Schichten wurden die Exemplare der Sammlung des NMBE bestimmt (besonders von St. Gallen, Luzern und Fribourg). Dabei ergaben sich fast ausschliesslich dieselben Arten. Die Erhaltung der Schalen ist nahe der Erdoberfläche vergleichbar, in St. Gallen allg. etwas besser. In tiefen Baugruben und Tunnels in Luzern ist mehr Schale, z.T. mit Farbpigmenten überliefert.

Die Gegenüberstellung des deltanahen Profils Hohburggraben mit dem überwiegend interdeltatischen Profil Root (Luzern) ergibt, dass das Profil Hohburggraben nur dem obersten Abschnitt entspricht und den jüngeren, maximalen Vorstoss der St. Galler Formation sowie die finale Regression nach Keller (1989) repräsentiert. Die beschriebenen Parasequenzen lassen sich nicht direkt mit Root korrelieren, was eher für einen autozyklischen, deltatischen Mechanismus spricht.

Abbildung 24 zeigt ein Blockmodell der paläogeographischen Situation der schweizerischen Paratethys zur Zeit des mittleren/oberen Burdigalium, mit Blickrichtung Alpen.

Danksagung

Ursula Menkveld vom Naturhistorischen Museum der Burgergemeinde Bern (NMBE) danken wir ganz herzlich für die grosse, vielfältige Hilfe und Unterstützung. Christian Meyer und Beat Imhof vom ehemaligen Atelier Meyer + Imhof, Trimbach (heute Gebrüder Imhof, „Imhoffossils“, Trimbach) danken wir für die sedimentologische Grundaufnahme und Pascal Schoepfer, Damaskus für die detaillierte sedimentologische Aufnahme des Profils im Hohburggraben. Besten Dank auch an Peter Vollenweider vom NMBE für die Fotos anlässlich der Grabungen im Hohburg- und Cheergraben sowie an Mark Hohn und Thea Sonderegger, beide ebenfalls vom NMBE, für Grafikarbeiten an einigen Abbildungen. Ein besonderer Dank gilt auch Simon Schneider von der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie München für sein sorgfältiges, konstruktives Reviewing des Manuskriptes.

11. Literatur

- Allen P, Mange-Rajetzki M, Matter A, Homewood P. 1985. Dynamic palaeogeography of the open Burdigalian seaway, Swiss Molasse basin. *Eclogae geologicae Helveticae* 78, 351–381.
- Bachmann I. 1867. Ueber die in der Umgebung von Bern vorkommenden versteinerten Thierreste, Bern, J.-A. Weingart, 41 S.
- Barthelt D. 1989. Faziesanalyse und Untersuchung der Sedimentationsmechanismen in der Unteren Brackwasser-Molasse Oberbayerns. *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen A* 17, 118 S.

- Beck P. 1928. Ueber die Falkenfluhantiklinale bei Thun. *Eclogae geologicae Helvetiae* 21, 320–322.
- Beck P, Rutsch RF. 1949. Atlasblatt 21 des Geologischen Atlas der Schweiz 1:25'000. Blätter 336 Münsingen, 337 Konolfingen, 338 Gerzensee, 339 Heimberg, Schweizerische Geologische Kommission der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft.
- Beck P, Rutsch RF. 1958. Geologischer Atlas der Schweiz 1:25'000, Erläuterungen zu Atlasblatt 21, Schweizerische Geologische Kommission der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft, 58 S.
- Berger JP. 1989. Paleogeographic evolution of the Swiss Molasse Basin: a short review. *Geologicky Zbornik-Geologica carpathica* 40, 9–16.
- Berger JP. 1992a. Paléontologie de la Molasse de Suisse occidentale. Taxinomie, biostratigraphie, paléoclimatologie, paléoclimatologie. Thèse d'agregation, Université de Fribourg, Suisse, I–XII, 405 S.
- Berger JP. 1992b. Correlative chart of the European Oligocene and Miocene: Application to the Swiss Molasse Basin. *Eclogae geologicae Helvetiae* 85, 573–609.
- Berger JP. 1996. Cartes paléogéographiques-palinspastiques du bassin molassique Suisse (Oligocène inférieur-Miocène moyen). *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 202, 1–44.
- Berger JP, Reichenbacher B, Becker B, Grimm M, Grimm K, Picot L, Storni A, Pirkenseer C, Schaefer A. 2005. Eocene–Pliocene time scale and stratigraphy of the Upper Rhine Graben (URG) and the Swiss Molasse Basin (SMB). *International Journal of Earth Sciences (Geologische Rundschau)* 94, 711–731.
- Bieg U. 2005. Palaeoceanographic modeling in global and regional scale: An example from the Burdigalian Seaway Upper Marine Molasse (Early Miocene). Ph.D. Dissertation, Universität Tübingen, Deutschland, 107 S.
- Brett CE, Baird GC. 1997. Epiboles, outages, and ecological evolutionary events: Taphonomic, ecological, and biogeographic factors. In: CE Brett, GC Baird (Hrsg.), *Paleontological events, stratigraphic, ecologic and evolutionary implications*. New York, NY, Columbia University Press, 249–284.
- Brett CE, Baird GC, Speyer SE. 1997. Fossil Lagerstätten: Stratigraphic record of paleontological and taphonomic events. In: CE Brett, GC Baird (Hrsg.), *Paleontological events, stratigraphic, ecologic and evolutionary implications*. New York, NY, Columbia University Press, 3–40.
- Carbonnel G. 1970. Les Ostracodes du Miocène Rhodanien. *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de l'Université de Lyon* 32, 229 S.
- Carriol RP, Menkveld-Gfeller U. 2010. Balanoidea (Crustacea, Cirripedia) from the Upper Marine Molasse (Early Miocene) of the Bern area, Switzerland. *Contributions to Natural History* 13, 3–17.
- Charrier P. 1979. Etude paléontologique. In: P Charrier, N Palbras: *Un modèle d'évolution paléoclimatique et de dynamique sédimentaire dans les faluns miocènes de Touraine: Le Bassin de Savigné sur Lathan (I. et L.)*. Ph.D. Thèse No. 2657, Université de Paris, Orsay, Paris-sud, France, 205 S., I–XIV.
- Cummins H, Powell EN, Stanton RJ, Staff G. 1986. The rate of taphonomic loss in modern benthic habitats: How much of the potentially preservable community is preserved? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 52, 291–320.
- Davis RA Jr, Fitzgerald DM. 2004. *Beaches and Coasts*. Wiley-Blackwell Publishing, Malden (MA), Oxford, Victoria (Australia), 419 S.
- Della Valle G. 1965. Geologische Untersuchungen in der miozänen Molasse des Blasenfluhgebietes (Emmental, Kt. Bern). *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern, Neue Folge* 22, 87–181.
- Demarcq G, Schoepfer P. 1990. Les Pectinidés du Miocène de Suisse occidentale. *Eclogae geologicae Helvetiae* 83, 751–791.
- Diem B. 1985. Analytical method for estimating palaeowave climate and water depth from wave ripple marks. *Sedimentology* 32, 705–720.
- Fankhauser J. 1871. Nachweis der marinen Molasse im Emmenthal. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern*, 163–176.
- Fraaije RHB, Menkveld-Gfeller U, Bakel van BWM, Jagt JWM. 2010. Decapod crustaceans from the type area of the Helvetian Stage (lower Miocene) in the Bern area, Switzerland. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 36, 11 S.
- Frasson BA. 1947. Geologie der Umgebung von Schwarzenburg (Kanton Bern). Beiträge zur Geologischen Karte der Schweiz, Neue Folge, 38. Lieferung: I–X, 62 S.
- Frieling D, Aehnelt M, Scholz H, Reichenbacher B. 2009. Sequence stratigraphy of an alluvial fan-delta in the Upper Marine Molasse (Pfänder area, Late Burdigalian, Miocene). *Zeitschrift der deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften* 160, 333–357.
- Fürsich FT, Aberhan M. 1990. Significance of time-averaging for palaeocommunity analysis. *Lethaia* 23, 143–152.
- Fürsich FT, Flessa KW. 1987. Taphonomy of tidal flat molluscs in the Northern Gulf of California: Paleoenvironmental analysis despite the perils of preservation. *Palaios* 2, 543–559.
- Fürsich FT, Oschmann W. 1993. Shellbeds as tool in basin analysis: the Jurassic of Kachchh, Western India. *Journal of the Geological Society, London* 150, 169–185.
- Gerber E. 1922. Über die subalpine Molasse zwischen Aare und Sense. *Eclogae geologicae Helvetiae* 17, 346–347.
- Gerber E. 1923. Über die Zweiteilung der Meeresmolasse in der Umgebung von Bern. *Eclogae geologicae Helvetiae* 18, 246–249.
- Gerber E. 1925. Geologie des Gurnigels und der angrenzenden subalpinen Molasse. Beiträge zur Geologischen Karte der Schweiz, Neue Folge, 50. Lieferung, 2. Abteilung, 45 S.
- Gerber E. 1926. Über die Molasse im Amtsbezirk Bern oder lassen sich aus den Molasseprofilen diluviale Krustenbewegungen nachweisen? *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern* 1925, 38–58.
- Gerber E. 1929. Der Muschelsandstein des Biembachgrabens im Unteremmental und dessen stratigraphische Bedeutung. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern* 1928, 18–24.
- Gerber E. 1932a. Zur Stratigraphie und Tektonik der subalpinen Molasse von Rüscheegg (Kt. Bern). *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern* 1931, 67–80.
- Gerber E. 1932b. Andeutungen von Sedimentationszyklen in der Molasse des bernischen Mittellandes. *Eclogae geologicae Helvetiae* 25, 238–242.
- Gerber E. 1950. Geologischer Atlas der Schweiz 1:25'000, Erläuterungen zu den Blättern 142 Fraubrunnen, 143 Wynigen, 145 Burgdorf mit nördlichem Teil von Blatt 321 Bigenthal. (Atlasblatt 22), 87 S.
- Gerber ME. 1982. Geologie des Berner Sandsteins. (Das Burdigal zwischen Sense und Langete, Kanton Bern) *Inauguraldissertation, Universität Bern, Schweiz*, 122 S.
- Goodwin PW, Anderson EJ. 1985. Punctuated aggradational cycles: A general hypothesis of episodic stratigraphic accumulation. *Journal of Geology* 93, 515–533.
- Gruner GS. 1775. Die Naturgeschichte Helvetiens in der alten Welt. *Beiträge zur Naturgeschichte des Schweizerlandes*. Bern, Bey der Topographischen Gesellschaft, 101 S.
- Gruner U. 2001. Geologischer Atlas der Schweiz 1:25'000, Erläuterungen zu Atlasblatt 104 [mit Beiträgen von R Burkhalter]. Bundesamt für Wasser und Geologie, Geologische Landesaufnahme, Bern-Ittigen, 51 S.
- Habicht JKA. 1987. Internationales stratigraphisches Lexikon. Band Europa. Fasz. 7, Schweiz. Fasz. 7b, Schweizerisches Mittelland (Molasse). Schweizerische Geologische Kommission für Landeshydrologie und -geologie Wabern, 528 S.
- Haldemann EG. 1948. Geologie des Schallenberg-Honegg-Gebietes (oberes Emmental). *Inaugural-Dissertation Universität Bern, Schweiz*, 124 S.
- Harzhauser M. 2002. Marine und brachyhaline Gastropoden aus dem Karpatium des Korneuburger Beckens und der Kreuzstetterer Bucht (Österreich, Untermiozän). *Beiträge zur Paläontologie* 27, 61–159.
- Harzhauser M, Böhme M, Mandic O, Hofmann CC. 2002. The Karpatian (late Burdigalian) of the Korneuburg Basin. A palaeological and biostratigraphical synthesis. *Beiträge zur Paläontologie* 27, 441–456.

- Hofmann F. 1960. Materialherkunft, Transport und Sedimentation im schweizerischen Molassebecken. Jahrbuch der St. Galler naturwissenschaftlichen Gesellschaft 76, 49–76.
- Hözl O. 1958. Die Mollusken-Fauna des oberbayerischen Burdigals. *Geologica Bavarica* 38, 348 S.
- Hözl O. 1965. Die Molluskenfauna aus dem Grenzbereich Burdigal-Helvet im Kaltenbach-Gernergraben, Landkreis Miesbach/Oberbayern. *Geologica Bavarica* 55, 258–289.
- Homewood P, Allen P. 1981. Wave-, tide-, and current-controlled sandbodies of Miocene Molasse, Western Switzerland. *The American Association of Petroleum Geologists Bulletin* 65, 2534–2545.
- Homewood P, Keller B, Schoepfer P, Yang CS. 1989. Faciès, processus de sédimentation et reconstitution des conditions paléomarines dans la Molasse marine supérieure suisse. *Bulletin de la Société géologique de France* (8), 5, 1015–1027.
- Keller B. 1989. Fazies und Stratigraphie der Oberen Meeresmolasse (unteres Miozän) zwischen Napf und Bodensee, Inauguraldissertation Universität Bern, Schweiz, 402 S.
- Keller B. 1990. Wirkung von Wellen und Gezeiten bei der Ablagerung der Oberen Meeresmolasse. Löwendenkmal und Gletschergarten – zwei anschauliche geologische Studienobjekte. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Luzern* 31, 245–271.
- Keller B. 1993. Sempacher See: Geologie des Untergrundes. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Luzern* 33, 21–32.
- Keller B. 2000. Fazies der Molasse anhand eines Querschnitts durch das zentrale Schweizer Mittelland (Exkursion D am 27. April 2000). *Jahresbericht der Mitteilungen der oberrheinischen geologischen Vereinigung*, N. F. 82, 55–92.
- Keller B. 2007. Grösster saisonaler Diffusionsspeicher der Schweiz D4 in Root (LU): Geologie, Petrophysik, Hydrogeologie und Erfahrungen mit der Realisation des ersten Sondenfeldes. *Bulletin für Angewandte Geologie* 12, 43–62.
- Kellerhals P, Haefeli C, Rutsch RF. 1999. *Geologischer Atlas der Schweiz 1:25'000*, Blatt 104 Worb. *Landeshydrologie und -geologie*.
- Kidwell SM. 1991. The stratigraphy of shell concentrations. In: PA Allison, DE Briggs, Taphonomy. Releasing the data locked in the fossil record, 211–290.
- Kidwell SM, Fürsich FT, Aigner T. 1986. Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios* 1, 228–238.
- Kidwell SM, Bosence DW. 1991. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In: PA Allison, DE Briggs, Taphonomy. Releasing the data locked in the fossil record, New York, NY, Plenum Press, 115–209.
- Kissling E. 1890. Die versteinerten Thier- und Pflanzenreste der Umgebung von Bern. *Exkursionsbüchlein für Studierende*, K. J. Wyss Bern, 70 S.
- Kissling E. 1902. Meeresmolasse im Emmental. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern* 1901, 98–101.
- Kissling E. 1903. Schweizerische Molassekohlen westlich der Reuss. *Beiträge zur Geologie der Schweiz, Geotechnische Serie*, 2. Lieferung, I–VIII, 76 S.
- Kókay J. 1973. Faziostratotypen der Bántapusztaer Schichtengruppe. In: A Papp, F Rögl, J Seneš (Hrsg.), *Chronostratigraphie und Neostatotypen 3: M2 Ottnangien*. Bratislava, Verlag der Slowakischen Akademie der Wissenschaften Bratislava, 227–243.
- Kroh A, Menkveld-Gfeller U. 2006. Echinoids from the Belpberg Beds (Obere Meeresmolasse, Middle Burdigalian) in the area of Bern (Switzerland). *Eclogae geologicae Helveticae* 99, 193–203.
- Kuhlemann J, Kempf O. 2002. Post-Eocene evolution of the North Alpine Foreland Basin and its response to Alpine tectonics. *Sedimentary Geology* 152, 45–78.
- Latal C, Piller WE, Harzhauser M. 2006. Small-scaled environmental changes: indications from stable isotopes of gastropods (Early Miocene, Korneuburg Basin, Austria). *International Journal of Earth Sciences (Geologische Rundschau)* 95, 95–106.
- Liebau A. 1980. Paläobathymetrie und Ökofaktoren: Flachmeer-Zonierungen. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 160, 173–216.
- Mandic O, Harzhauser M, Spezzaferri S, Zuschin M. 2002. The paleoenvironment of an early Middle Miocene Paratethys sequence in NE Austria with special emphasis on paleoecology of mollusks and foraminifera. *Geobios, Mémoire spécial* 24, 193–206.
- Mandic O, Harzhauser M, Schlaf J, Piller WE, Schuster F, Wielandt-Schuster U, Nebelsick JH, Kroh A, Rögl F, Bassant P. 2004a. Palaeoenvironmental reconstruction of an epicontinental flooding – Burdigalian (Early Miocene) of the Mut basin (Southern Turkey). *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 248, 57–92.
- Mandic O, Harzhauser M, Roetzel R. 2004b. Taphonomy and sequence stratigraphy of spectacular shell accumulations from the type stratum of the Central Paratethys stage Eggenburgian (Lower Miocene, NE Austria). *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 246, 69–88.
- Matter A, Homewood P, Caron C, Rigassi D, Stuijvenberg van J, Weidmann M, Winkler W. 1980. Exkursion No. 5 Flysch and Molasse of Western and Central Switzerland, Introduction. In: D Aubert, S Ayrton, H Badoux, P Bearth, D Bernouilli, A Boriani, P Bugnon, M Burri, C Caron, V Dietrich, E Dolivo, A Escher, E Frank, M Frey, J Gabus, R Herb, P Homewood, H Laubscher, H Masson, A Matter, S Metzeltin, D Rigassi, JP Schaer, E Schläppi, A Steck, J van Stuijvenberg, V Trommsdorff, R Trümpy, M Weidmann, E Wenk, W Winkler, A Zingg: *Geology of Switzerland, guide-book*. – Schweizerische Geologische Kommission Basel, New York, Wepf & Co. Publishers, 265–293.
- Mayer K. 1853. Verzeichnis der in der marinen Molasse der schweizerisch-schwäbischen Hochfläche enthaltenen Mollusken. *Mitteilungen der naturforschenden Gesellschaft Bern*, 76 S.
- Mayer-Eymar K. 1858. Versuch einer neuen Klassifikation der Tertiärgebilde Europa's. *Verhandlungen der allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die gesamten Naturwissenschaften* 42, 165–199.
- Meon-Vilain H. 1968. Analyses sporo-polliniques dans l'Helvétien-type du Imihubel (Berne). *Eclogae geologicae Helveticae* 61, 435–457.
- Naef H, Diebold P, Schlanke S. 1985. Sedimentation und Tektonik im Tertiär der Nordschweiz. NAGRA (Nationale Genossenschaft für die Lagerung radioaktiver Abfälle): *Technischer Bericht* 85–14, 145 S.
- Nemec W. 1990. Deltas – remarks on terminology and classification. In: A Colella, DB Prior (Hrsg.), *Coarse-grained deltas*. Special Publications of the International Association of Sedimentologists 10, 3–12.
- Oertli HJ. 1956. Ostracoden aus der oligozänen und miozänen Molasse der Schweiz. *Schweizerische Palaeontologische Abhandlungen* 74, 119 S.
- Olzewski TD, West RR. 1997. Influence of transportation and time-averaging in fossil assemblages from the Pennsylvanian of Oklahoma. *Lethaia* 30, 315–329.
- Pfister T, Keller B. 2010. Spurenfossilien aus der Oberen Meeresmolasse (Burdigalien) um Bern, Schweiz. *Contributions to Natural History* 13, 37–79.
- Pfister T, Wegmüller U. 1994. Beschreibung, Vergleich und Verbreitung der Bivalven-Arten aus den Belpberg-Schichten (Obere Meeresmolasse, mittleres Burdigalien) der Umgebung von Bern, Schweiz. 1. Teil: Palaeotaxodonta und Pteriomorphia, exklusive Ostreacea. *Eclogae geologicae Helveticae* 87, 895–973.
- Pfister T, Wegmüller U. 1998. Beschreibung, Vergleich und Verbreitung der Bivalven-Arten aus den Belpberg-Schichten (Obere Meeresmolasse, mittleres Burdigalien) der Umgebung von Bern, Schweiz. 2. Teil: Ostreacea, Heterodonta *pro parte* (Lucinacea, Chamacea, Carditacea und Cardiacea). *Eclogae geologicae Helveticae* 91, 457–491.
- Pfister T, Wegmüller U. 1999. Beschreibung, Vergleich und Verbreitung der Bivalven-Arten aus den Belpberg-Schichten (Obere Meeresmolasse, mittleres Burdigalien) der Umgebung von Bern, Schweiz. 3. Teil: Heterodonta *pro parte* (Mactracea, Solenacea und Tellinacea). *Eclogae geologicae Helveticae* 92, 394–449.
- Pfister T, Wegmüller U. 2000. Beschreibung, Vergleich und Verbreitung der Bivalven-Arten aus den Belpberg-Schichten (Obere Meeresmolasse, mittleres Burdigalien) der Umgebung von Bern, Schweiz. 4. Teil: Veneracea. *Eclogae geologicae*

- Helvetiae 93, 445–470.
- Pfister T, Wegmüller U. 2001. Beschreibung, Vergleich und Verbreitung der Bivalven-Arten aus den Belpberg-Schichten (Obere Meeresmolasse, mittleres Burdigalium) der Umgebung von Bern, Schweiz. 5. Teil: Heterodonta *pro parte* (Myacea, Hiatalacea, Pholadacea), Nachtrag zu Palaeotaxodonta (Nuculanacea, Nuculanacea), Pteriomorphia (Pectinacea) und Heterodonta (Carditacea, Cardiacea, Solenacea). *Eclogae geologicae Helvetiae* 94, 399–426.
- Pfister T, Wegmüller U. 2007a. Gastropoden aus den Belpberg-Schichten (Obere Meeresmolasse, mittleres Burdigalium) bei Bern, Schweiz. 1. Teil: Fissurelloidea bis Naticoidea. *Archiv für Molluskenkunde* 136, 79–149.
- Pfister T, Wegmüller U. 2007b. Gastropoden aus den Belpberg-Schichten (Obere Meeresmolasse, mittleres Burdigalium) bei Bern, Schweiz. 2. Teil: Tonnoidea bis Architectonicoidea. *Archiv für Molluskenkunde* 136, 151–209.
- Powell EN, Staff GM, Davies DS, Callender WR. 1989. Macrobenthic death assemblages in modern marine environments: Formation, interpretation, and application. *Review in Aquatic Sciences*, 555–589.
- Rutsch RF. 1926. Zur Stratigraphie und Tektonik der Molasse südlich von Bern. *Eclogae geologicae Helvetiae* 19, 673–678.
- Rutsch RF. 1928. Geologie des Belpbergs. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern 1927, 194 S.
- Rutsch RF. 1929. Die Gastropoden des subalpinen Helvétien der Schweiz und des Vorarlbergs. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 49, 77 S.
- Rutsch RF. 1933. Beiträge zur Geologie der Umgebung von Bern. Beiträge zur Geologischen Karte der Schweiz, Neue Folge 66, 20 S.
- Rutsch RF. 1947. Molasse und Quartär im Gebiet des Siegfriedblattes Rüeggisberg (Kanton Bern). Beiträge zur Geologischen Karte der Schweiz, Neue Folge 87, I–VII, 89 S.
- Rutsch RF. 1955. Die fazielle Bedeutung der Crassostreen (Ostreidae, Mollusca) im Helvétien der Umgebung von Bern. *Eclogae geologicae Helvetiae* 48, 453–464.
- Rutsch RF. 1958. Das Typusprofil des Helvétien. *Eclogae geologicae Helvetiae* 51, 107–118.
- Rutsch RF. 1967a. Geologischer Führer der Schweiz. Exkursion Nr. 15 Biel-Bern-Thun. Querprofil durch das Molassebecken vom Südrand des Kettenjuras bei Biel bis zum Alpennordrand im Gurnigelgebiet, Basel, Wepf & Co, 238–253.
- Rutsch RF. 1967b. Geologischer Atlas der Schweiz 1:25'000, Erläuterungen zu Atlasblatt 26 Neuenegg-Oberbalm-Schwarzenburg-Rüeggisberg, Schweizerische Geologische Kommission der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft, 60 S.
- Rutsch RF. 1971a. Helvetian. In: *Committee on Mediterranean Neogene Stratigraphy: Stratotypes of mediterranean neogene stages*. *Giornale di Geologia* (2a), 37, 1969, 93–105.
- Rutsch RF. 1971b. Région-type et facies de la Molasse. *Archive de Sciences de Genève* 24, 11–15.
- Rutsch RF, Drooger CW, Oertli NJ. 1958. Neue Helvétien-Faunen aus der Molasse zwischen Aare und Emme (Kt. Bern). (Foraminifera, Mollusca, Ostracoda). Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern, Neue Folge 16, 36 S.
- Rutsch RF, Frasson BA. 1953. Geologischer Atlas der Schweiz 1:25'000, Atlasblatt 26, Blätter 332 Neuenegg, 333 Oberbalm, 334 Schwarzenburg, 335 Rüeggisberg, Schweizerische Geologische Kommission der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft.
- Rutsch RF, Salaj J. 1974. Die Foraminiferenfauna aus dem Stratotyp des Helvétien (Mayer-Eymar 1858). *Eclogae geologicae Helvetiae* 67, 431–434.
- Rutsch RF, Salaj J. 1980. Validité du Stratotype de l'Helvétien d'Imihubel. *Actes du Vle Colloque Africain de Micropaléontologie – Tunis 1974*. *Annales des Mines et de la Géologie*, Tunis 28/III, 1980, 397–407.
- Rutsch RF, Schlüchter C. 1973. Stratigraphische Gliederung der Molasse im bernischen Mittelland. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern, Neue Folge 30, 85–90.
- Salaj J. 2004. New knowledge on the Helvetian Stratotype (Mayer et Eymar 1858) sensu Rutsch 1958. 5. Paleontologická konference, Zborník Abstraktov. Státny geologický ústav Dionýza Stúra, Bratislava, 89–91.
- Schlunegger F, Matter A, Mange MA. 1993. Alluvial fan sedimentation and structure of the southern Molasse Basin margin, Lake Thun area, Switzerland. *Eclogae geologicae Helvetiae* 86, 717–750.
- Schlunegger F, Burbank DW, Matter A, Engesser B, Mädden C. 1996. Magnetostratigraphic calibration of the Oligocene to Middle Miocene (30–15Ma) mammal biozones and depositional sequences of the Swiss Molasse Basin. *Eclogae geologicae Helvetiae* 89, 753–788.
- Schlunegger F, Matter A, Burbank DW, Klaper EM. 1997. Magnetostratigraphic constraints on relationships between evolution of the central Swiss Molasse basin and Alpine orogenic events. *Geological Society of America Bulletin* 109, 225–241.
- Schmid G. 1970. Geologie der Gegend von Guggisberg und der angrenzenden subalpinen Molasse. Beiträge zur Geologischen Karte der Schweiz, Neue Folge 139, 113 S.
- Schoepfer P. 1986. Sur l'âge de l'«Helvétien» du Guggisberg (BE): premières données micropaléontologiques. *Eclogae geologicae Helvetiae* 79, 913–916.
- Schoepfer P. 1989. Sédimentologie et stratigraphie de la Molasse Marine Supérieure entre le Gibriloux et l'Aar, Ph.D. Thèse No. 965, Université de Fribourg, Suisse, 211 S.
- Schoepfer P, Berger JP. 1989. Burdigalian and Helvetian in western Switzerland. *Geologicky Zbornik – Geologica Carpathica* 40, 17–21.
- Scott RW. 1976. Trophic classification of benthic communities. In: RW Scott, RR West, Structure and classification of paleocommunities. Stroudsbury, PV, Dowden, Hutchinson & Roos, Inc., 29–66.
- Staff GM, Powell EN. 1990. Local variability of taphonomic attributes in a parautochthonous assemblage: Can taphonomic signature distinguish a heterogeneous environment? *Journal of Paleontology* 64, 648–658.
- Steininger F, Čtyroký P, Ondrejčková A, Seneš J. 1971. Die Mollusken der Eggenburger Schichtengruppe. In: F Steininger, J Seneš: *Chronostratigraphie und Neostatotypen 2, M1 Eggenburgien*, Bratislava, Vydavateľstvo Slovenskej akadémie vied Bratislava, 356–591.
- Steininger F, Wessely G. 2000. From the Tethyan ocean to the Paratethys sea: Oligocene to neogene stratigraphy, paleogeography and paleobiogeography of the circum-Mediterranean region and the Oligocene to neogene basin evolution in Austria. *Mitteilungen der Österreichischen Geologischen Gesellschaft* 92, 95–116.
- Strunck P, Matter A. 2002. Depositional evolution of the western Swiss Molasse. *Eclogae geologicae Helvetiae* 95, 197–222.
- Studer B. 1825. Beiträge zu einer Monographie der Molasse, Bern, C. A. Jenni, 427 S.
- Studer B. 1853. Geologie der Schweiz. 2. Band: Nördliche Nebelzone der Alpen, Jura und Hügelland, Bern, Stämpfli, Zürich, Schulthess, vii + 497 S.
- Tassel van J. 1994. Cyclic deposition of the Devonian Catskill Delta of the Appalachians, USA. In: PL De Boer, DG Smith (Hrsg.): *Orbital forcing and cyclic sequences*. Special Publications of the International Association of Sedimentology 19, 395–411.
- Tercier J, Bieri P. 1961. Geologischer Atlas der Schweiz 1: 25'000, Feuille 36 Gurnigel. Schweizerische Geologische Kommission der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft.
- Vávra N, Pfister T. 2010. Bryozoenfunde aus der Oberen Meeresmolasse (Burdigalium) um Bern, Schweiz. *Contributions to Natural History* 13, 19–35.
- Wagoner van JC, Mitchum RM, Campion KM, Rahmanian VD. 1990. Siliciclastic Sequence Stratigraphy in Well Logs, Cores and Outcrop: Concepts for High Resolution Correlation of Time and Facies. *Methods in Exploration Series 7*. American Association of Petroleum Geologists Tulsa, OK., 55 S.
- Wielandt-Schuster U, Schuster F, Harzhauser M, Mandic O, Kroh A, Rögl F, Reisinger J, Liebetrau V, Steininger F, Piller WE. 2004. Stratigraphy and paleoecology of Oligocene and Early Miocene

- sedimentary sequences of the Mesohellenic Basin (NW Greece). Courier Forschungs-Institut Senckenberg 248, 55 S.
- Zuschin M, Stackowitsch M, Stanton RJ. 2003. Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments. *Earth-Science Reviews* 63, 33–82.
- Zuschin M, Harzhauser M, Schlaf J, Piller WE, Schuster F, Wielandt-Schuster U, Nebelsick JH, Kroh A, Rögl F, Bassant P. 2005. Influence of size-sorting on diversity estimates from tempestitic shell beds in the Middle Miocene of Austria. *Palaios* 20, 142–158.
-

Anhang

Details der untersuchten Fundorte und Schichten mit den entsprechenden Architektur-Elementen bzw. Ernährungsweisen und Substratnischen (trophische Klassifikation). Die Klassifikation basiert auf den Werten der Ernährungsweise bzw. Substratnische der Abb. 18–20 und nicht auf der prozentualen Verteilung.

Tabelle 7: Hohburggraben: Taphonomische Attribute und Resultate der trophischen Analyse.

Schicht	Molluskenschalen				Trophische Analyse			Architektur-Element
	Artikulation	Lage / Lebensstellung	Dichtepackung	Volumen%	Ernährungsweise / Substratnische	%uale Verteilung		
12	artikulierte und disartikulierte	konkordant bis schief	verstreut bis locker gepackt	10	Suspension / infaunal	SUSP 92,86 / DET 7,14 / PRED 0 INSUS 57,14 / EPSUS 28,57 / VAGDET 14,29	ES-B (sec. Analyse: SWS-wST)	
14	mehr disartikulierte	eher konkordant	verstreut	5-10	Suspension – Detritus / infaunal – vagil	SUSP 69,23 / DET 26,92 / PRED 3,85 INSUS 50 / EPSUS 11,54 / VAGDET 38,46	ES-B	
17	meist disartikulierte, wenige in Lebensstellung (<i>Atrina</i>)	schief	locker bis dicht gepackt	30-40	Suspension – Räuber / infaunal – vagil	SUSP 80,77 / DET 7,69 / PRED 11,54 INSUS 48,08 / EPSUS 25 / VAGDET 26,92	SWS-wST (sec. Analyse: ES-B)	
19	eher disartikulierte als artikuliert, relativ häufig in Lebensstellung (<i>Panopea menardi</i> , <i>Lutraria acutifrons</i> und <i>Atrina</i> sp.)	alle Lagen	locker bis dicht gepackt	40-50	Suspension / infaunal	SUSP 100 / DET 0 / PRED 0 INSUS 75 / EPSUS 25 / VAGDET 0	ES-B (sec. Analyse: SWS-wST / -B)	
21	artikuliert und disartikulierte, z. T. in Lebensstellung	oft konkordant, auch schief	locker bis dicht gepackt	40-50	Räuber – Suspension – Grenze gemischt / infaunal – vagil	SUSP 78,13 / DET 9,38 / PRED 12,5 INSUS 57,81 / EPSUS 17,19 / VAGDET 25	SWS-wST (sec. Analyse: ES-B)	
23	mehr disartikulierte als artikuliert, z. T. in Lebensstellung	schief, seltener konkordant	locker bis dicht gepackt	40-50	gemischt / infaunal – vagil	SUSP 56,9 / DET 21,55 / PRED 21,55 INSUS 43,1 / EPSUS 13,79 / VAGDET 43,1	ES-B	
24	mehr disartikulierte, selten in Lebensstellung	überwiegend konkordant	locker bis dicht gepackt	20-30	gemischt / vagil - infaunal	SUSP 54,92 / DET 22,95 / PRED 22,13 INSUS 32,79 / EPSUS 18,03 / VAGDET 49,18	ES-B	

Schicht	Molluskenschalen				Trophische Analyse		
	Artikulation	Lage / Lebensstellung	Dichtepackung	Volumen%	Ernährungsweise / Substratnische	%uale Verteilung	Architektur- Element
25			verstreut	< 5	gemischt / infaunal – vagil	SUSP 50 / DET 18,97 / PRED 31,03 INSUS 31,03 / EPSUS 20,69 / VAGDET 48,28	ES-B
26			verstreut	< 5	Suspension – Räuber / infaunal – vagil	SUSP 68,18 / DET 9,09 / PRED 22,73 INSUS 59,09 / EPSUS 4,55 / VAGDET 36,36	SWS-wST (sec. Analyse: ES-B)
29	eher disartikuliert	eher konkordant	locker bis dicht gepackt	30	gemischt / infaunal – vagil	SUSP 78,26 / DET 10,87 / PRED 10,87 INSUS 63,04 / EPSUS 15,22 / VAGDET 21,74	ES-B
30-35	z.T. in Lebensstellung	schief oder konkordant	locker bis dicht gepackt	30-40	Suspension / infaunal – vagil	SUSP 83,33 / DET 12,5 / PRED 4,17 INSUS 58,3 / EPSUS 16,7 / VAGDET 25	ES-B
36					Suspension – Detritus / infaunal – vagil	SUSP 75 / DET 25 / PRED 0 INSUS 62,5 / EPSUS 12,5 / VAGDET 25	ES-B
40	artikuliert	schief	verstreut bis locker gepackt	> 5	Suspension / infaunal	SUSP 100 / DET 0 / PRED 0 NSUS 62,5 / EPSUS 37,5 / VAGDET 0	ES-B

Tabelle 7, Fortsetzung

Schicht	Molluskenschalen				Trophische Analyse			Architektur-Element
	Artikulation	Lage / Lebensstellung	Dichtepackung	Volumen%	Ernährungsweise / Substratnische	%uale Verteilung		
41-43	mehr artikuliert, oft in Lebensstellung	alle Lagen	verstreut bis locker gepackt	> 5	Suspension / infaunal	SUSP 85 / DET 5 / PRED 10 INSUS 65 / EPSUS 20 / VAGDET 15	ES-B	
43	siehe unter 41-43	siehe unter 41-43	siehe unter 41-43	siehe unter 41-43	Suspension / infaunal	SUSP 100 / DET 0 / PRED 0 INSUS 75 / EPSUS 25 / VAGDET 0	ES-B	
44	eher disartikuliert, z.T. in Lebensstellung	alle Lagen	locker bis dicht gepackt	15-25, maximal 40	Suspension / infaunal	SUSP 89,29 / DET 10,71 / PRED 0 INSUS 82,14 / EPSUS 3,57 / VAGDET 14,29	ES-B	
45	eher disartikuliert		verstreut	5	Suspension / infaunal	SUSP 100 / DET 0 / PRED 0 INSUS 66,67 / EPSUS 33,33 / VAGDET 0	ES-B (sed. Analyse: SWS-B)	
70					Detritus – Suspension / infaunal – vagil	SUSP 50 / DET 50 / PRED 0 INSUS 50 / EPSUS 0 / VAGDET 50	ES-B (sed. Analyse: SWS-wST)	
73	artikuliert und disartikuliert, z.T. in Lebensstellung	alle Lagen	locker bis dicht gepackt	30	Suspension / infaunal	SUSP 87,5 / DET 0 / PRED 12,5 INSUS 75 / EPSUS 12,5 / VAGDET 12,5	ES-B (sed. Analyse: SWS-wST)	

Schicht	Molluskenschalen				Trophische Analyse			Architektur-Element
	Artikulation	Lage / Lebensstellung	Dichtepackung	Volumen%	Ernährungsweise / Substratrische	%uale Verteilung		
75	Ostrea artikuliert, Rest artikuliert und disartikuliert, Ostrea oft in Lebensstellung	alle Lagen	locker bis dicht gepackt	30-40	Suspension / infaunal	SUSP 81,82 / DET 13,64 / PRED 4,55	ES-B	
75-78?	siehe 75 bzw. 78	siehe 75 bzw. 78	siehe 75 bzw. 78	siehe 75 bzw. 78	Grenze Detritus – Räuber / vagil – infaunal	INSUS 54,55 / EPSUS 27,27 / VAGDET 18,18	ES-B	
78	disartikuliert	schief ?	locker bis dicht gepackt	30-40	gemischt / infaunal – vagil	SUSP 70,37 / DET 16,67 / PRED 12,96	ES-B (sed. Analyse: SWS-wST)	
80-82	Ensis meist artikuliert, selten in Lebensstellung	konkordant	locker gepackt	10-15	Suspension / infaunal	INSUS 57,41 / EPSUS 12,96 / VAGDET 29,63	ES-B	
84					Suspension / infaunal	SUSP 85,71 / DET 14,29 / PRED 0	ES-B (sed. Analyse: SWS-wST)	
						INSUS 85,71 / EPSUS 0 / VAGDET 14,29		
						SUSP 85,71 / DET 0 / PRED 14,29		
						INSUS 64,29 / EPSUS 21,43 / VAGDET 14,29		

Legende der Abkürzungen:

sed. = sedimentologisch

weitere Abkürzungen siehe Kap. 2.3

Tabelle 8: Cheergraben: Taphonomische Attribute und Resultate der trophischen Analyse.

Schicht	Molluskenschalen				Trophische Analyse		
	Artikulation	Lage / Lebensstellung	Dichtepackung	Volumen %	Ernährungsweise / Substratnische	%uale Verteilung	Architektur-Element
5-7	artikulierte und dis-artikulierte	schief	locker bis dicht gepackt	30	Suspension – Räuber / infaunal – vagil	SUSP 72,73 / DET 6,82 / PRED 20,45 INSUS 56,82 / EPSUS 11,36 / VAGDET 31,82	SWS-wST (sed. Analyse: ES-B)
15	meist artikuliert, wenige in Lebensstellung	fast immer konkordant, selten schief	locker bis dicht gepackt	30-40	gemischt / infaunal – vagil	SUSP 61,4 / DET 24,56 / PRED 14,04 INSUS 42,11 / EPSUS 15,79 / VAGDET 42,11	ES-B
16	mehr disartikuliert, 17% artikuliert, z.T. in Lebensstellung	meist schief, die Hälfte konvex unten	locker bis dicht gepackt	40-50	gemischt / infaunal – vagil	SUSP 60,32 / DET 19,84 / PRED 19,84 INSUS 42,06 / EPSUS 16,67 / VAGDET 41,27	ES-B
18	mehr artikuliert (65%), z.T. in Lebensstellung	alle Lagen	verstreut	5-10	Detritus – Suspension – Grenze gemischt / infaunal – vagil	SUSP 65,22 / DET 26,09 / PRED 8,7 INSUS 56,52 / EPSUS 4,35 / VAGDET 39,13	ES-B
19	oft artikuliert (50%), z.T. in Lebensstellung		verstreut	< 5	Detritus – Suspension / infaunal – vagil	SUSP 57,69 / DET 38,46 / PRED 3,85 INSUS 46,15 / EPSUS 15,38 / VAGDET 38,46	ES-B
21	artikuliert (v.a. <i>Pitar islandicoïdes</i>) zu disartikuliert = ca. 1:1, wenige in Lebensstellung	oft konkordant, z. T. schief, mehr konvex oben als konvex unten	locker bis dicht gepackt	50	gemischt / infaunal – vagil	SUSP 65,48 / DET 15,48 / PRED 19,05 INSUS 52,38 / EPSUS 9,52 / VAGDET 38,1	ES-B

Tab. 8, Fortsetzung

Schicht	Molluskenschalen				Trophische Analyse			Architektur-Element
	Artikulation	Lage / Lebensstellung	Dichtepackung	Volumen%	Ernährungsweise / Substratrische	%uale Verteilung		
23	meist disartikuliert, <i>Pitar</i> fast immer artikuliert	meist konkordant, sonst schief			Grenze Detritus – Suspension – gemischt / infaunal – vagil	SUSP 73,21 / DET 16,07 / PRED 10,71	ES-B	
25			verstreut bis locker gepackt	10	gemischt / vagil – infaunal	SUSP 57,14 / DET 28,57 / PRED 14,29	ES-B	
31	mehr disartikuliert	schief	locker bis dicht gepackt	20-30	Suspension / infaunal	SUSP 95,83 / DET 4,17 / PRED 0	ES-B	
34	<i>Psammotreta</i> oft artikuliert, <i>Fest</i> mehr disartikuliert, <i>Panopea</i> in Lebensstellung	schief	locker bis dicht gepackt	20-30	Suspension – Detritus / infaunal – vagil	SUSP 75 / DET 25 / PRED 0	ES-B	
41	eher disartikuliert, aber viel artikuliert	schief	locker bis dicht gepackt	40	Detritus – Suspension / vagil – infaunal	SUSP 69,44 / DET 25 / PRED 5,56	ES-B	
						INSUS 52,78 / EPSUS 13,89 / VAGDET 33,33		

Legende der Abkürzungen:

sed. = sedimentologisch

weitere Abkürzungen siehe Kap. 2.3

Tabelle 9: Aarwald: Taphonomische Attribute und Resultate der trophischen Analyse.

Schicht	Ernährungsweise / Substratnische	%uale Verteilung	Architektur-Element
12	Räuber / vagil – infaunal	SUSP 41,67 / DET 20,83 / PRED 37,5 INSUS 22,22 / EPSUS 13,89 / VAGDET 63,89	ES-B
A	Suspension – Detritus / infaunal – vagil	SUSP 73,33 / DET 20 / PRED 6,67 INSUS 53,33 / EPSUS 20 / VAGDET 26,67	ES-B
B	Räuber / vagil – infaunal	SUSP 44,44 / DET 13,89 / PRED 41,67 INSUS 31,94 / EPSUS 12,5 / VAGDET 55,56	ES-B

Legende: Abkürzungen siehe Kap. 2.3

Tabelle 10: Rohrholz: Taphonomische Attribute und Resultate der trophischen Analyse.

Fundort	Ernährungsweise / Substratnische	%uale Verteilung	Architektur-Element
Rohrholz	gemischt / vagil – infaunal	SUSP 51,28 / DET 20,51 / PRED 28,21 INSUS 42,31 / EPSUS 6,41 / VAGDET 51,28	ES-B

Legende: Abkürzungen siehe Kap. 2.3

Tabelle 11: Chramburgwald: Taphonomische Attribute und Resultate der trophischen Analyse.

Fundort	Ernährungsweise / Substratnische	%uale Verteilung	Architektur-Element
Chramburgwald	Grenze Suspension – Räuber / infaunal	SUSP 79,63 / DET 9,26 / PRED 11,11 INSUS 61,11 / EPSUS 20,37 / VAGDET 18,52	SWS-wST

Legende: Abkürzungen siehe Kap. 2.3

Tabelle 12: Häutligen: Taphonomische Attribute und Resultate der trophischen Analyse.

Fundort	Ernährungsweise / Substratnische	%uale Verteilung	Architektur-Element
Häutligen	Detritus – Suspension / epifaunal – vagil	SUSP 59,52 / DET 35,71 / PRED 4,76 INSUS 23,81 / EPSUS 28,57 / VAGDET 47,62	ES-B

Legende: Abkürzungen siehe Kap. 2.3

Tabelle 13: Fallvorsassli: Taphonomische Attribute und Resultate der trophischen Analyse.

Fundort	Ernährungsweise / Substratnische	%uale Verteilung	Architektur-Element
Fallvorsassli	Räuber / vagil	SUSP 12,5 / DET 21,88 / PRED 65,63 INSUS 6,25 / EPSUS 6,25 / VAGDET 87,50	ES-B

Legende: Abkürzungen siehe Kap. 2.3