

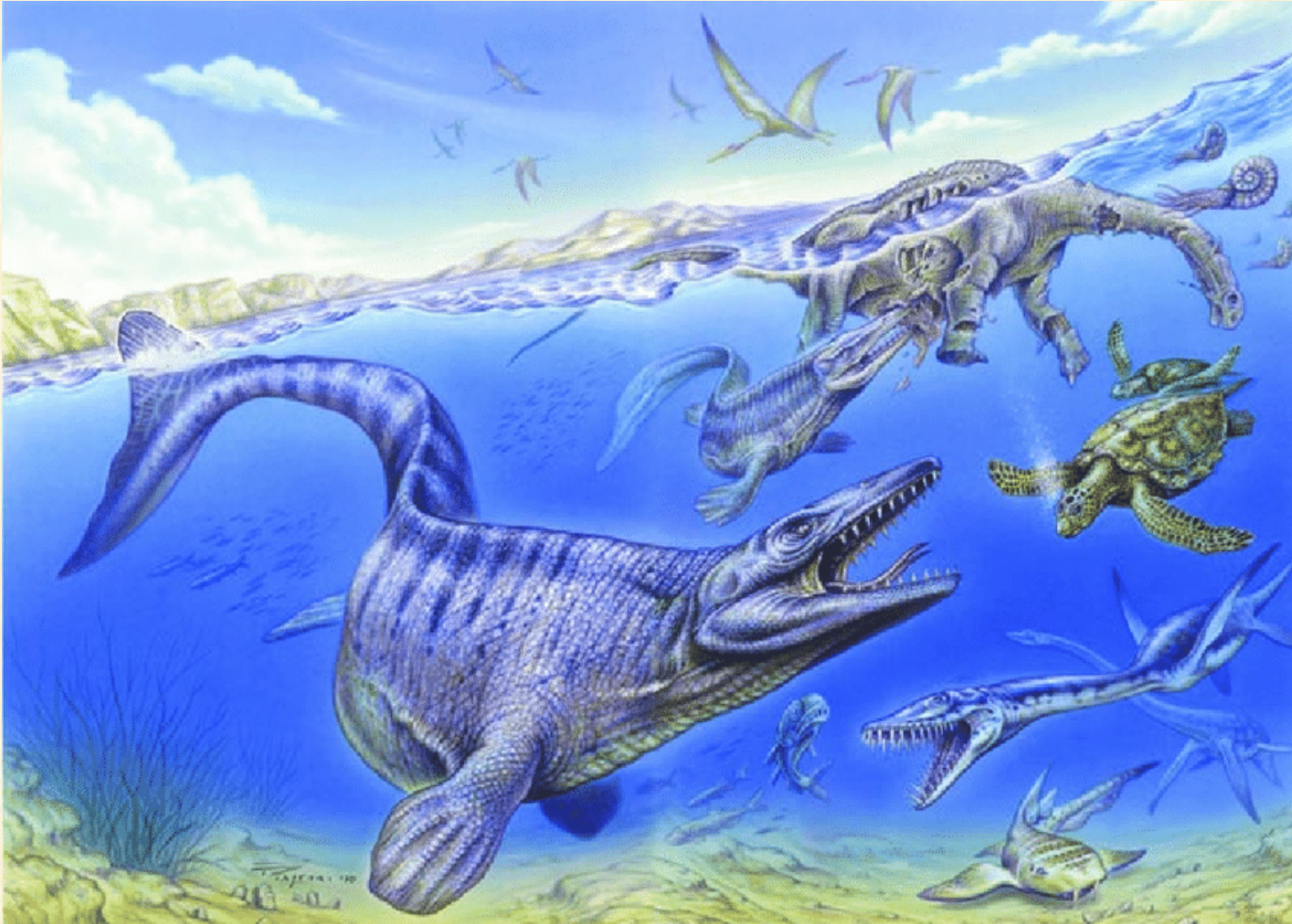
**ST.0203 Paläontologie**  
**ST.0218 Paläontologie Praktikum**

**4. Paläoökologie + Graptolithida**

# Paläoökologie: Einführung

Die **Paläoökologie** (auch **Palökologie**) ist die Wissenschaft zur Erforschung der Beziehungen fossiler Organismen zu einander und zu ihrer Umwelt. Wichtige Teilaspekte der Paläoökologie erforschen **Habitat** und **Klima** (die physischen Parameter, die den Lebensraum eines Lebewesens kontrollieren), **Koevolution** (Interaktionen zwischen Lebewesen), und **Paläoökosysteme**.

La **paléoécologie** (aussi appelée **palécologie**) est la science qui étudie les relations entre les organismes fossiles et avec leur environnement. Des aspects importants de la paléoécologie portent sur l'**habitat** et le **climat** (les paramètres physiques qui contrôlent l'espace vital d'un être vivant) et les **paléoécosystèmes**.





# Paläoökologie: Salinität

Das **Habitat** ist der Lebensraum in dem ein Organismus lebt. Es kann im Bezug auf verschiedene physikalische Parameter beschrieben werden, aber auch im Bezug zur Landschaft oder anderen Lebewesen. Die folgenden Parameter sind besonders wichtig.

Die **Salinität** beschreibt die Menge an gelöstem Salz in aquatischen Lebensräumen. Es rangiert von **limnisch** (<0.05%), bis **hyposalin** (= **brakisch**, 0.05–3%), **marin** (3–5%) und **hypersalin** (>5%).

L'**habitat** est le milieu dans lequel vit un organisme. Il peut être décrite en fonction de divers paramètres physiques, mais aussi en fonction du paysage ou d'autres organismes vivants. Les paramètres suivants sont particulièrement importants.

La **salinité** décrit la quantité de sel dissous dans les habitats aquatiques. Elle varie de **limnique** (<0,05%) à **hyposaline** (= **saumâtre**, 0,05–3%), **marine** (3–5%) et l'**hypersaline** (>5%).

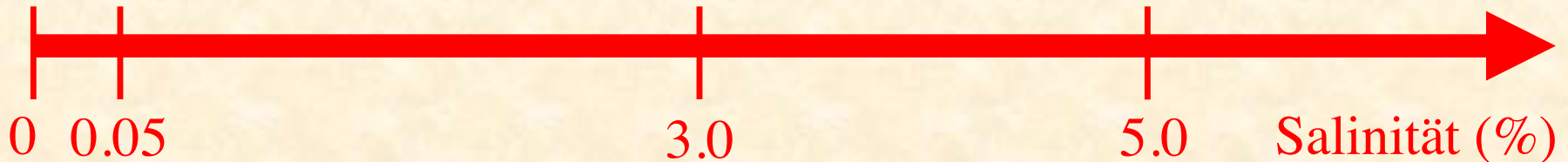


limnisch

hyposalin(e)

marin(e)

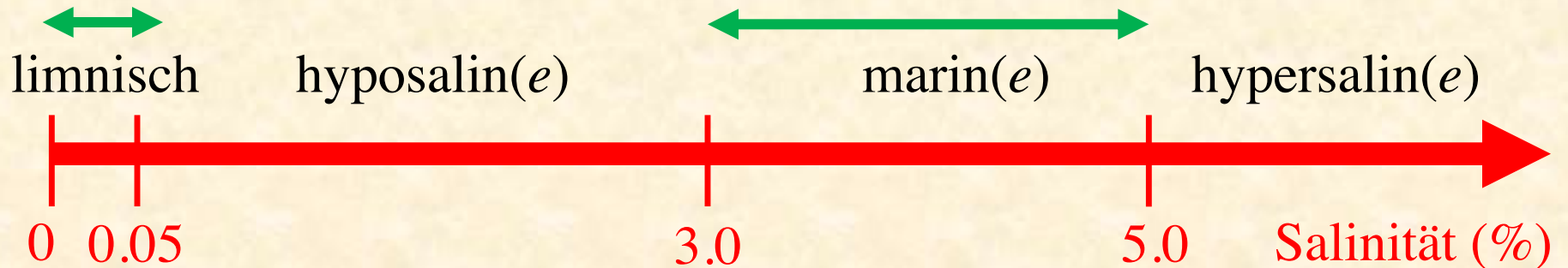
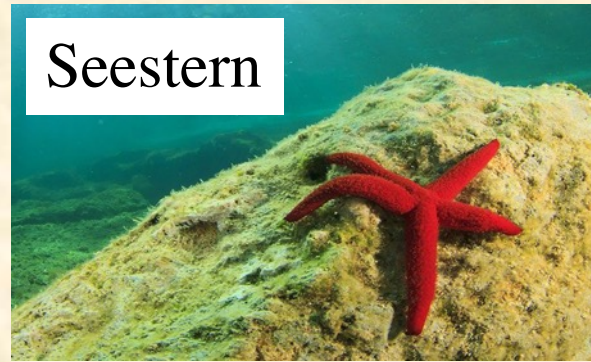
hypersalin(e)



# Paläoökologie: Salinität

Organismen, die eine bestimmte Salinität benötigen, sind **stenohalin**. Solche, die grosse Unterschiede tolerieren können, sind **euryhalin**. So ist eine Forelle, die sowohl im Meer als auch in Süßwasser leben kann, euryhalin. Ein marine Seestern oder eine Teichmuschel sind dagegen stenohalin.

Les organismes qui ont besoin d'une salinité particulière sont dits **sténohalins**. Ceux qui tolèrent de grandes différences peuvent être **euryhalins**. Ainsi, une truite qui peut vivre à la fois en mer et en eau douce est euryhaline. Une étoile de mer ou une moule d'étang, par contre, sont sténohalines.

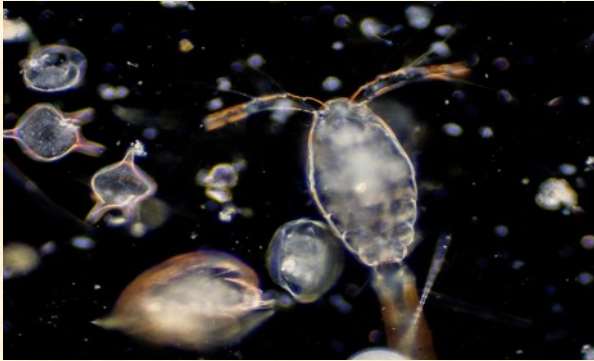




# Paläoökologie: Mobilität

Aquatische Organismen sind generell entweder **vagil** (= frei beweglich) oder **sessil** (= angewachsen). Vagile Organismen sind entweder **nektonisch** (= aktiv schwimmend), **planktonisch** (= passiv schwimmen), oder **bentisch** (= leben auf oder im Sediment). Im Regelfall leben sessile Organismen **bentisch**, selten aber auch **pseudoplanktonisch** (= sie leben auf Treibgut). Sessile Organismen sind meist an das Substrat **angeheftet**, im Extremfall **inkrustierend** (= direkt mit der Schale an das Substrat angewachsen).

Les organismes aquatiques sont généralement **vagiles** (= librement mobiles) ou **sessiles** (= fixes). Les organismes vagiles sont soit **nectoniques** (= nage active), **planctoniques** (= nage passive), ou **benthiques** (= vivent sur ou dans les sédiments). En règle générale, les organismes sessiles sont **benthiques**, mais quelques fois aussi **pseudoplanctoniques** (= ils vivent sur des épaves). Les organismes sessiles sont généralement **fixés au substrat**, ou **incrustant** dans les cas extrêmes (= directement fixés au substrat avec la coquille).



vagil/planktonisch



vagil/bentisch



vagil/nektonisch



sessil/angeheftet



sessil/inkrustierend



# Paläoökologie: Lebensraum

Der Lebensraum aller Organismen wird in Lebenszonen unterteilt. Zu den wichtigsten gehören die **terrestrische/kontinentale** (= an Land), **intertidale** (= in der Gezeitenzone), **neritische** (= auf dem Kontinentalshelf, meist weniger als 200m Wassertiefe), und die **pelagische** (= auf dem offenen Meer, meist mehr als 2000m Wassertiefe) Lebenszonen.

L'habitat de tous les organismes est divisé en zones de vie. Parmi les plus importantes figurent les zones de vie **terrestre/continentale** (= sur terre), **intertidale** (= dans la zone de marée), **néritique** (= sur le plateau continental, généralement à moins de 200 m de profondeur) et **pélagique** (= en haute mer, généralement à plus de 2000 m de profondeur).



intertidal



neritisch



pelagisch



terrestrisch/kontinental

# Paläoökologie: Licht

Im aquatischen Milieu unterscheidet man zwischen der **photischen** (= genug Licht für Photosynthese), **dysphotischen** (= Licht vorhanden, aber nicht genug für die Photosynthese), und der **aphotischen Zone** (= weniger als 1% des Sonnenlichts). Im klarem Wasser penetriert blaues Licht am tiefsten, in trübem Wasser dagegen eher grünes Licht.

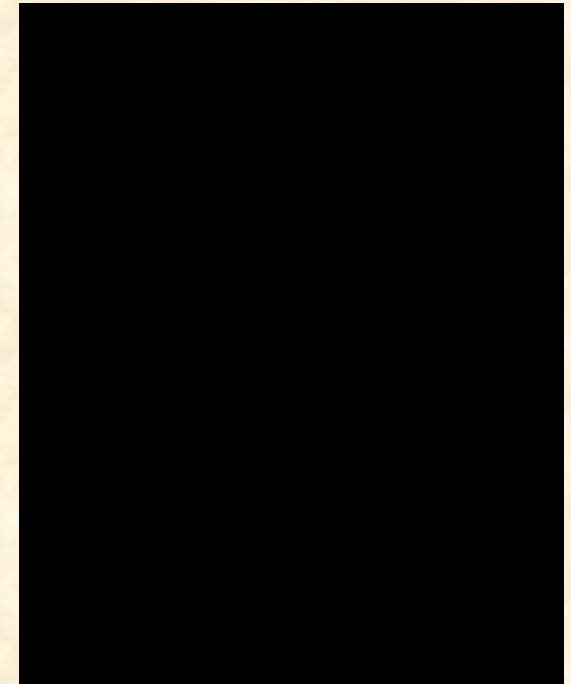
Dans le milieu aquatique, on distingue le **zone photique** (= avec assez de lumière pour permettre la photosynthèse), le **zone dysphotique** (= lumière présente mais pas assez pour la photosynthèse), et la **zone aphotique** (= moins de 1% de lumière du soleil). En eau claire, la lumière bleue pénètre le plus profondément, alors qu'en eau trouble, c'est la lumière verte.



photisch



dysphotisch



aphotisch



# Paläoökologie: Sauerstoff

Die Anwesenheit von Sauerstoff ist ein wichtiger Faktor im aquatischen Milieu. Man unterscheidet zwischen **oxischen** (= sauerstoffreichen), **hypoxischen** (= sauerstoffarmen), und **anoxisch** (= sauerstofffreien) Bereichen.

La présence d'oxygène est un facteur important dans l'environnement aquatique. On distingue les zones **oxiques** (= riches en oxygène), **hypoxiques** (= pauvres en oxygène) et **anoxiques** (= sans oxygène).



oxisches Wasser



anoxisches Wasser



oxisches Sediment



anoxisches Sediment



# Paläoökologie: Vermehrung

Fast alle Tiere und Pflanzen vermehren sich **sexuell**, aber viele tun dies auch **asexuell** (= klonal). Die meisten Tiere leben **solitär** (= allein), aber viele asexuell entstandene Organismen leben **kolonial**. Man unterscheidet weiterhin zwischen der **r-Strategie** (= viele Nachkömmlinge mit geringen Überlebenschancen) und der **K-Strategie** (= wenige Nachkömmlinge mit hohen Überlebenschancen).

Presque tous les animaux et les plantes se reproduisent de manière **sexuée**, mais beaucoup le font aussi de façon **asexuée** (= clonage). La plupart des animaux sont **solitaires** (= seuls), mais de nombreux organismes asexués vivent en **colonies**. De plus, on distingue la **stratégie r** (= beaucoup de descendants avec de faibles chances de survie) et la **stratégie K** (= peu de descendants avec de fortes chances de survie).



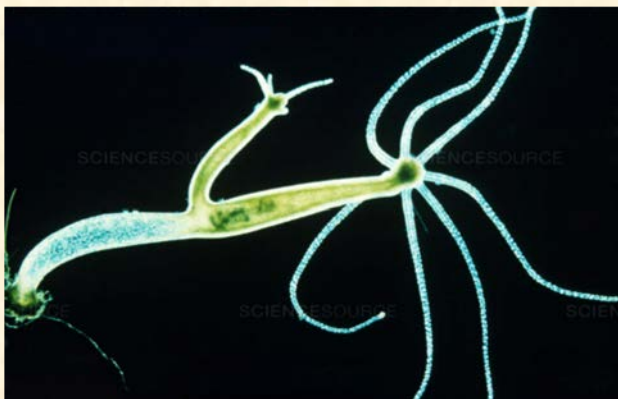
sexuell



r-Strategie



solitär



r-Strategie



K-Strategie



kolonial



# Paläoökologie: Faziesfossilien

Der Begriff **Fazies** wurde primär eingeführt für die Gesamtheit aller Merkmale eines Gesteins. Da die Fazies eines Gesteins direkt vom Milieu abhängt, in denen es geformt wurde, wird der Begriff Fazies heutzutage dem Begriff Milieu gleichgesetzt. Fossilien, welche besonders gute Faziesindikatoren sind, also gute Indakatoren für das Milieu, werden als **Faziesfossilien** bezeichnet. Gute Faziesfossilien besitzen eine Reihe von Merkmalen.

**1. Häufigkeit:** Die Häufigkeit eines Fossils hängt stark mit seiner Grösse zusammen. Im Allgemeinen sind grosse Organismen selten, kleine dagegen sehr häufig. Kleinere Organismen, besonders Mikroorganismen, sind in dieser Hinsicht deshalb die besseren Faziesfossilien.

Le terme **faciès** a été introduit principalement pour l'ensemble des caractéristiques d'une roche. Comme le faciès d'une roche dépend directement du milieu dans lequel elle s'est formée, la notion de faciès est maintenant assimilée à la notion d'environnement. Les fossiles, qui sont de particulièrement bons indicateurs du faciès, c'est-à-dire de bons indicateurs de l'environnement, sont appelés **fossiles de faciès**. Les bons fossiles index ont un certain nombre de caractéristiques.

**1. Fréquence :** La fréquence d'un fossile est fortement liée à sa taille. En général, les gros organismes sont rares, les petits très communs. Les organismes plus petits, en particulier les microorganismes, sont donc les meilleurs fossiles de faciès à cet égard.

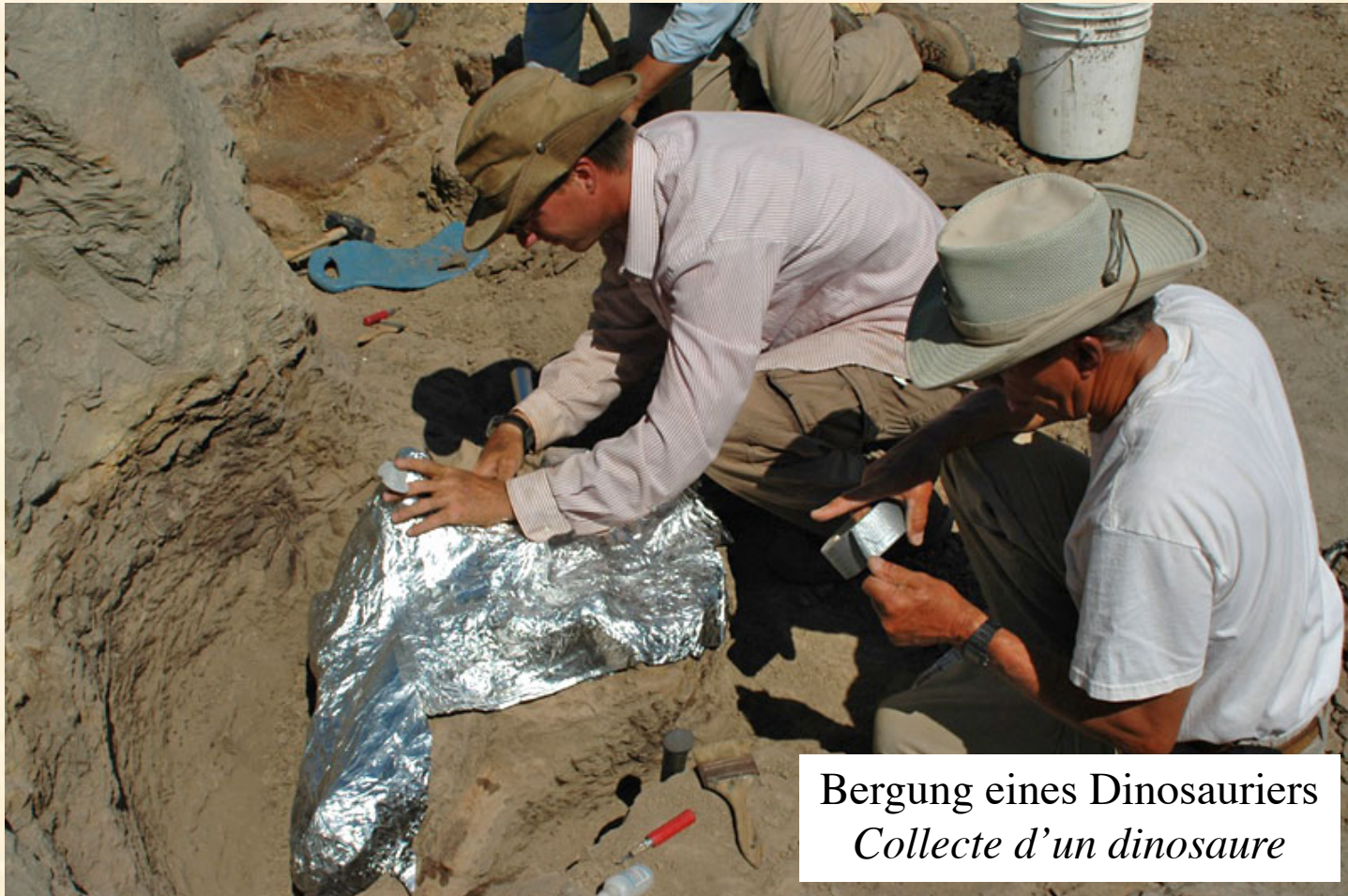




# Paläoökologie: Faziesfossilien

**2. Leichte Bergung und Präparation:** Kleinere Fossilien sind leichter zu bergen, da ein Handstück oft schon genügt, um eine Probe zu erhalten. Viele Fossilien können mit Wasser, Seifen, oder Säuren leicht aus dem Stein herausgewaschen werden, andere brauchen dagegen eine aufwendige Aufbereitung im Labor. In schlecht konsolidierten Gesteinen sind Mikrofossilien entsprechend von Vorteil. In gut konsolidierten Gesteinen dagegen eher Mesofossilien.

**2. Préparation et collectes simples :** les petits fossiles sont plus faciles à récupérer, parce qu'une poignée de main suffit souvent pour obtenir un échantillon. De nombreux fossiles peuvent facilement être nettoyés de la pierre avec de l'eau, des savons ou des acides, tandis que d'autres nécessitent une préparation approfondie en laboratoire. Les microfossiles sont avantageux dans les roches mal consolidées. Par contre, dans les roches bien consolidées, les mésofossiles sont plus courants.

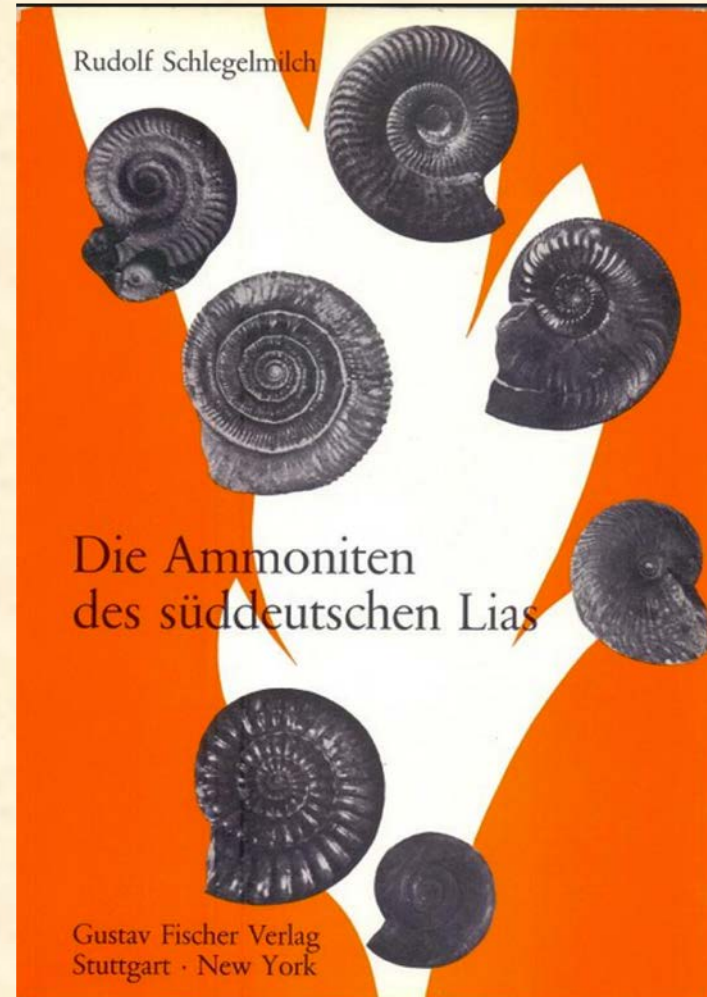


Bergung eines Dinosauriers  
*Collecte d'un dinosaure*

# Paläoökologie: Faziesfossilien

**3. Leichte Bestimmbarkeit:** Um als Faziesfossil eingesetzt zu werden, muss jeder Fund zuerst korrekt bestimmt (=identifiziert) werden. Morphologisch komplexe Organismen sind am einfachsten zu bestimmen, da sie viele Merkmale aufweisen. Makro- und Mesofossilien können häufig schon im Gelände bestimmt werden.

**3. Identification facile :** pour être utilisée comme un fossile de faciès, chaque trouvaille doit d'abord être correctement déterminée (=identifiée). Les organismes morphologiquement complexes sont les plus faciles à identifier car ils présentent de nombreuses caractéristiques. Les macro- et mésofossiles peuvent souvent être déterminés sur le terrain.

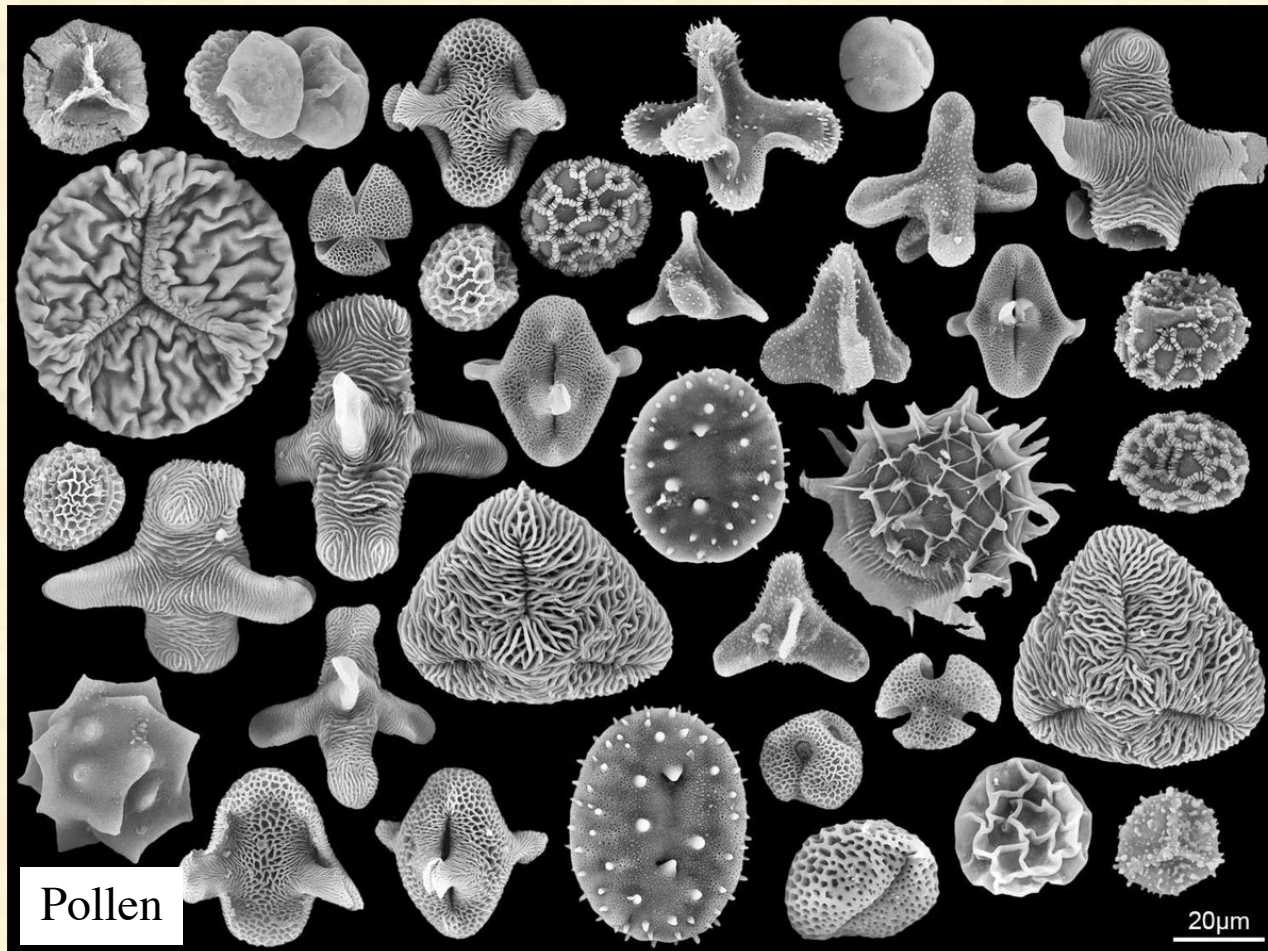




# Paläoökologie: Faziesfossilien

**4. Schlechte Transportfähigkeit:** Gute Faziesfossilien sollten **autochton** (= ohne Transport) eingebettet sein, damit das Milieu, in dem ein Gestein entstanden ist, korrekt bestimmt werden kann. Hierfür eignen sich besonders das Benthos, vor allem inkrustierende Organismen. **Allochton** (= mit Transport) eingebettete Fossilien, wie z. B. vom Wind verwehte Pollen, sollten hingegen vermieden werden, da sie die regionale Fazies verfälschen können.

**4. Faible transportabilité :** Les bons fossiles de faciès doivent être encastés de façon **autochtone** (= sans transport), afin que l'environnement dans lequel une roche a été formée puisse être correctement déterminé. Le benthos, en particulier les organismes incrustants, est particulièrement adapté à cet usage. Les fossiles incrustés **allochtones** (= avec transport), par exemple le pollen emporté par le vent, doivent être évités, car ils peuvent falsifier le faciès régional.

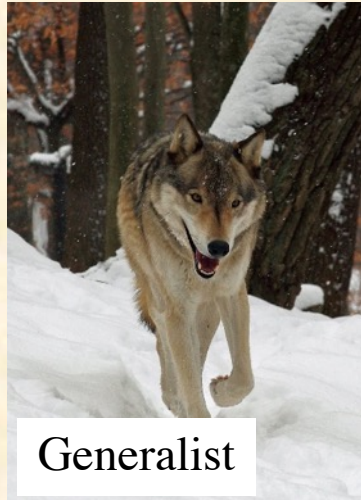




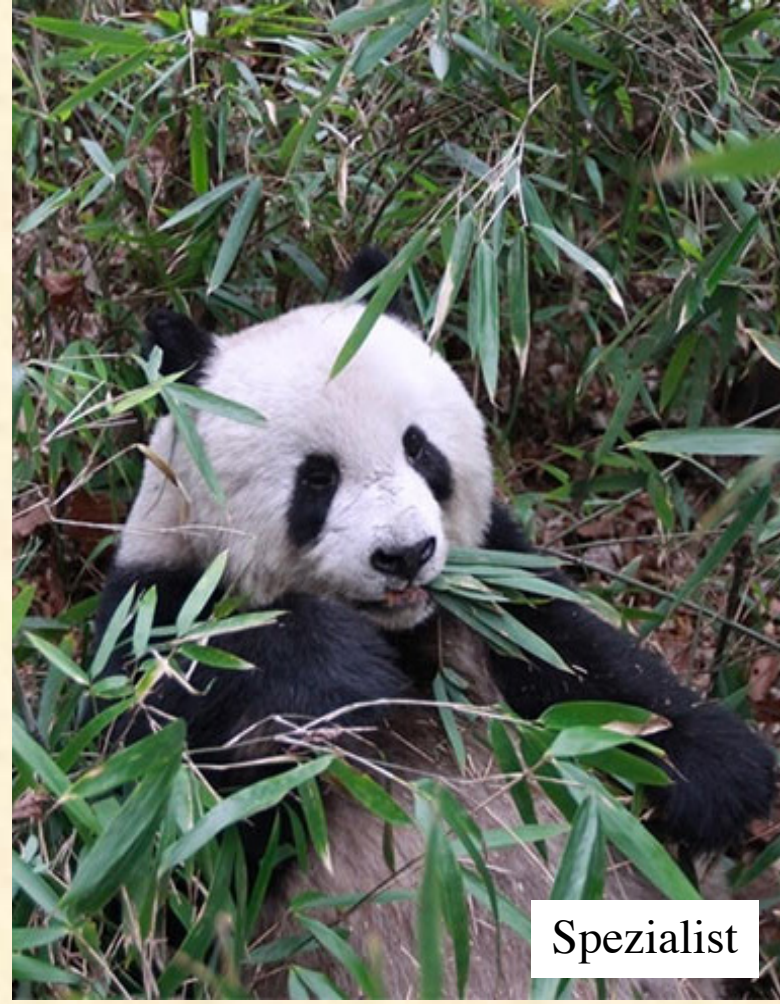
# Paläoökologie: Faziesfossilien

**5. Faziesabhängigkeit:** Viele Organismen kommen in mehreren Milieus vor, andere dagegen nur in Bestimmten. So ist der Wolf ein **Generalist**, der in Steppen, Wüsten und Wäldern von der Arktis bis zum Äquator lebt. Der Riesenpanda dagegen ist ein **Spezialist**, der nur in subtropischen Bambuswäldern vorkommt. Je spezifischer ein Organismus, umso aussagekräftiger ist es über sein Milieu.

**5. la dépendance au faciès :** de nombreux organismes sont présents dans plusieurs milieux, d'autres seulement dans certains milieux spécifiques. Le loup est un **généraliste** qui vit dans les steppes, les déserts et les forêts de l'Arctique à l'équateur. Le panda géant, par contre, est un **spécialiste** qui n'existe que dans les forêts subtropicales de bambous. Plus un organisme est spécifique, plus il est significatif pour son environnement.



Generalist



Spezialist



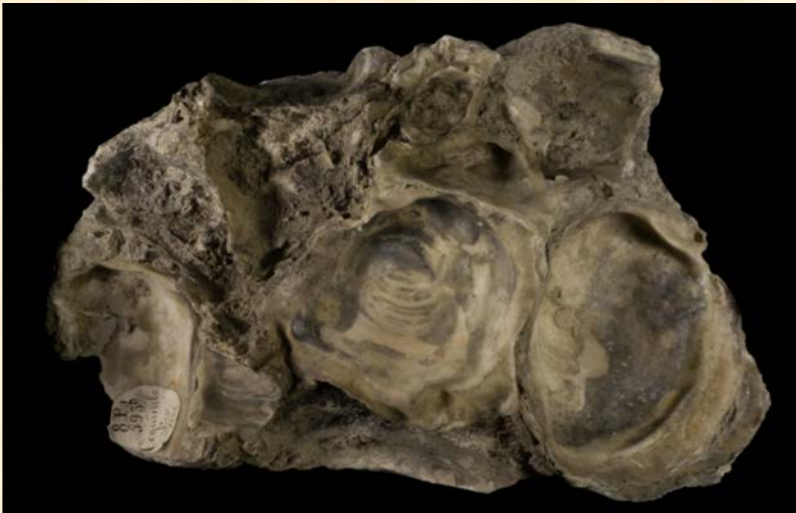
# Paläoökologie: Faziesfossilien



*Turitella* (Gastropoda): Faziesfossil für hypersaline Lagunen



*Lingula* (Brachiopoda): Faziesfossil für hypoxisches Wasser



*Ostrea* (Bivalvia): Faziesfossil für hyposaline Ästuare

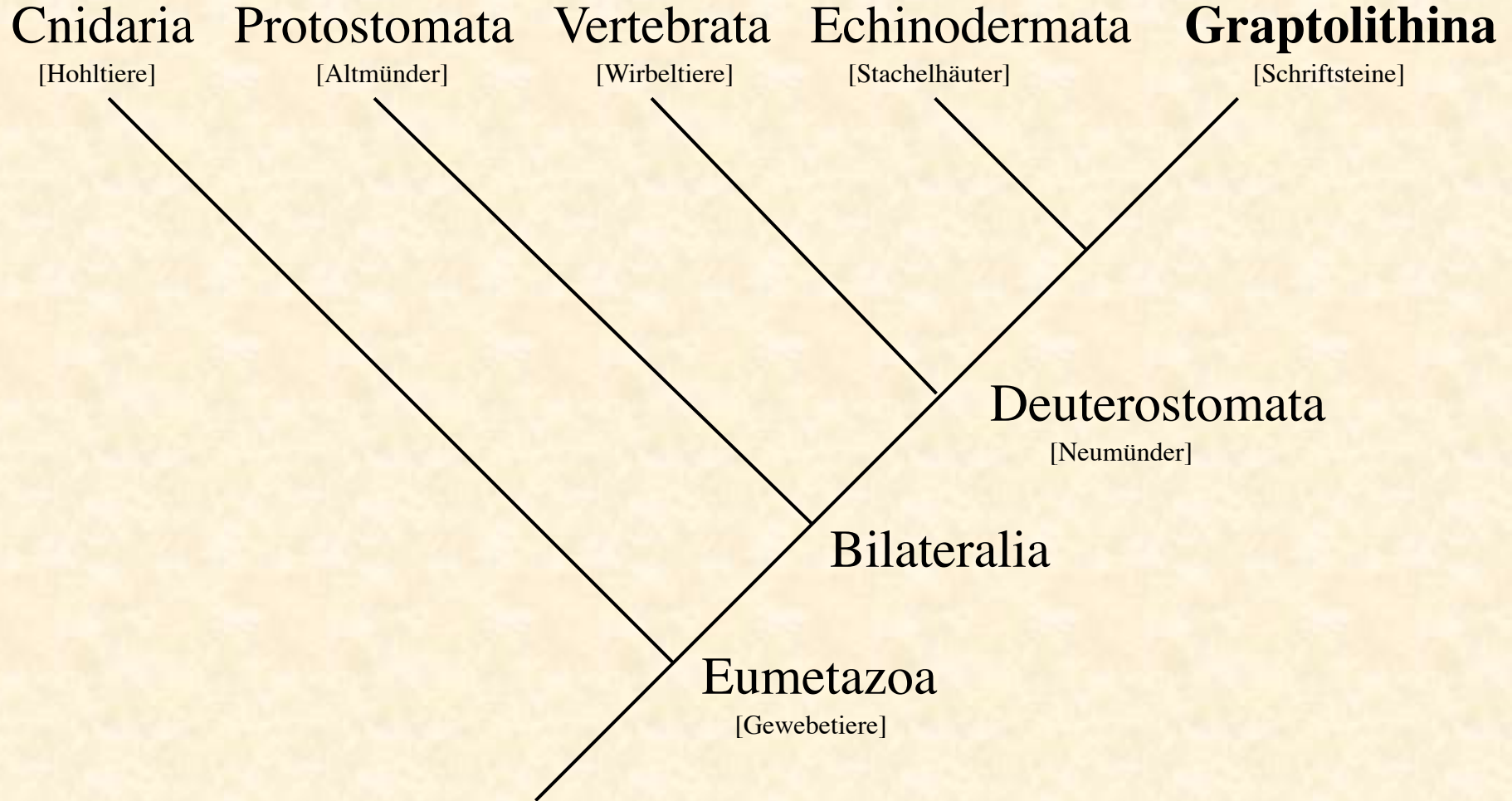


Kieselschwämme (Hexactinella): Faziesfossil für aphotisches Wasser

# Graptolithina: Phylogenie

**Graptolithen** (= **Schriftsteine**) sind eine Untergruppe der **Deuterostomata** und somit nahe Verwandte der Wirbeltiere. Ihre nächsten, lebenden Verwandten sind die **Pterobranchia** (Flügelkiemer).

Les **graptolites** sont un sous-groupe des **deutérostomiens** et donc des proches parents des **vertébrés**. Leurs parents vivants les plus proches sont les **ptérobranches**.





# Graptolithina: Diversität

Es gibt weniger **1'000** Arten von Graptolithen. Die Gruppe ist seit dem Spätpaläozoikum ausgestorben.

Il existe moins de **1 000** espèces de graptolites. Le groupe a disparu depuis le Paléozoïque tardif.





# Graptolithina: Morphologie

Die Weichteilanatomie der Graptolithen ist nicht bekannt, da sie fossil nicht erhalten ist. Ihre nächsten Verwandten, die Pterobranchia, formen asexuell wachsende **Kolonien**, welche aus **Zooiden** (= Einzeltieren) bestehen. Jedes Zooid hat einen einfachen Körperbau bestehend aus **Metasoma** (= Eingeweidesack), **Stolon**, **Kragen**, und **Tentakelkranz**. Die Zooiden einer Kolonie sind durch ihre Stolone mit einander verbunden. Der Tentakelkranz dient der Ernährung. Jedes Zooid formt eine **Röhre** aus chitinischem Material, in dem sich das Tier zurückziehen kann. Jedes Zooid ist 0.5 mm klein, die Kolonie nur wenige Zentimeter.

L'anatomie des tissus mous des graptolites n'est pas connue car elle n'est pas fossilisée. Leurs parents les plus proches, les Pterobranches, forment des **colonies** à croissance asexuée, qui se composent de **zoïdes** (= animaux isolés). Chaque zoïde a une organisation corporelle simple composée d'un **métasome**, d'un **stolon**, d'un **collier** et d'une **couronne de tentacules**. Les zoïdes d'une colonie sont reliés par leurs stolons. La couronne de tentacules sert à la nutrition. Chaque zoïde forme un **tube** de matière chitineuse dans lequel l'animal peut se réfugier. Chaque zoïde mesure 0,5 mm, et la colonie ne mesure que quelques centimètres.

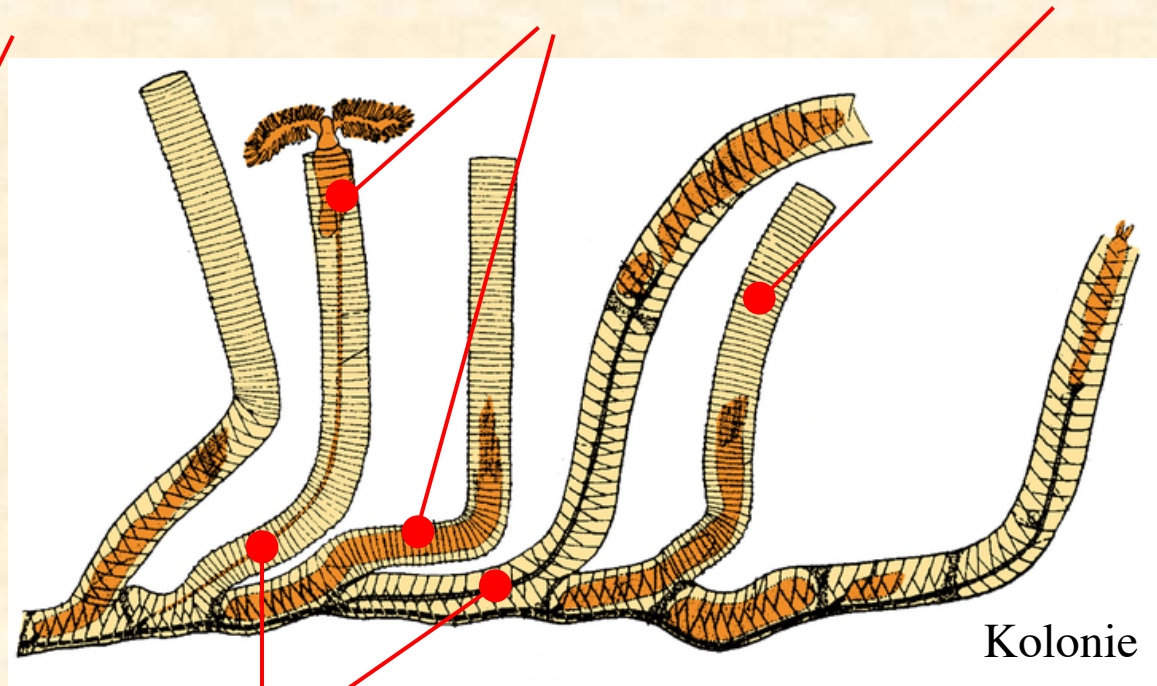
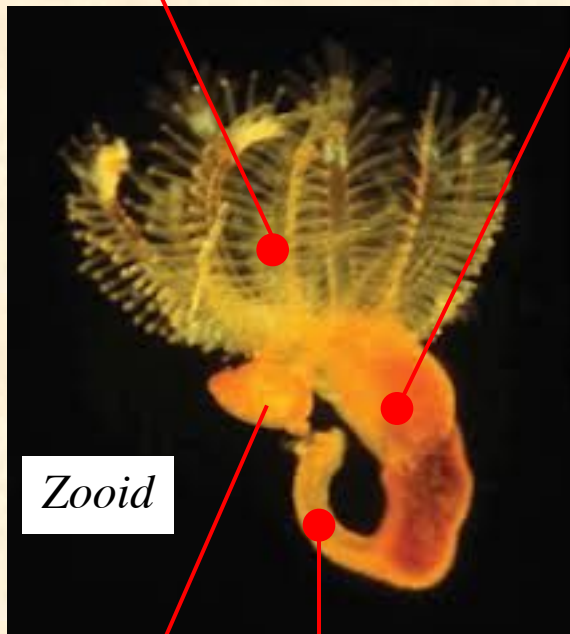
Tentakelring

Metasoma

Zooid

Röhre

*couronne de tentacules*



Kragen

Stolon

Stolon

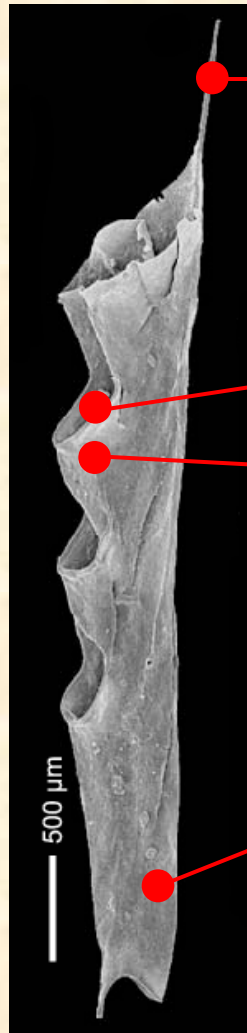
Kolonie



# Graptolithina: Morphologie: Rhabdosom

Das chitinische Skelett einer Graptolithenkolonie wird **Rhabdosom** genannt. Es besteht aus vielen **Theken**, in welchen vermutlich Zooide gelebt haben. Alle Theken reihen sich entlang der **Nema**. Die **Sicula** ist die sexuell entstandene, erste Theka in der Kolonie. Von ihr aus wächst die Kolonie asexuell in Gegenrichtung entlang der Nema heran. Alle Theken sind an der Basis miteinander verbunden.

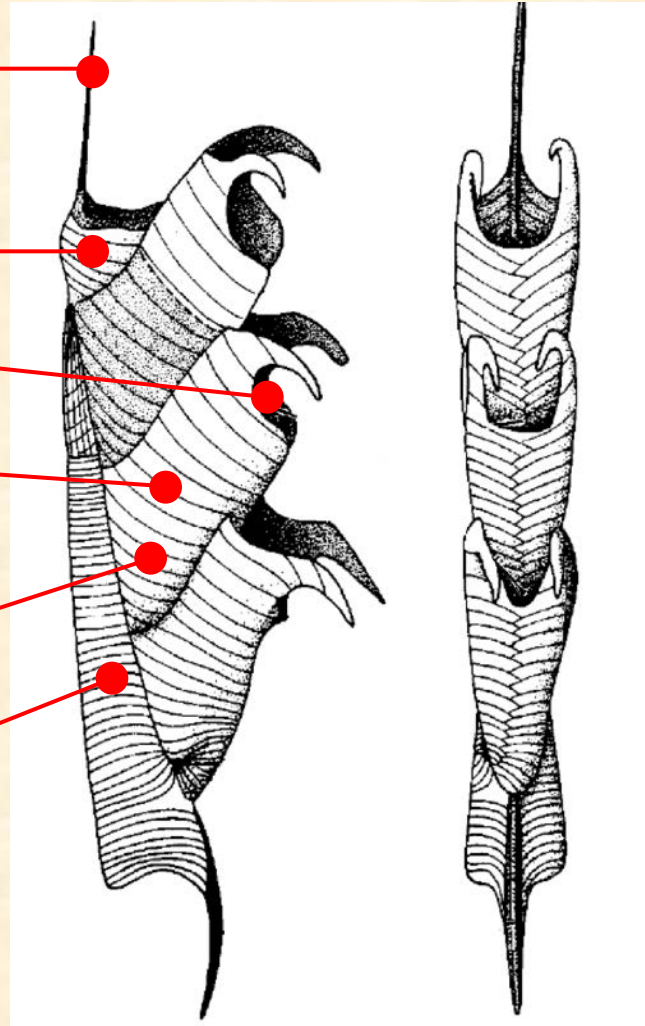
Le squelette chitineux d'une colonie de graptolites est appelé **rhabdosome**. Il se compose de nombreuses **thèques** dans lesquelles vivaient probablement les zooïdes. Toutes les thèques sont alignées le long de la **néma**. La **sicule** est la première **thèque** sexuellement développée de la colonie. De là, la colonie se développe asexuellement dans la direction opposée le long de la néma. Toutes les thèques sont connectées entre elles à la base.



SEM Aufnahme  
eines Rhabdosoms

Nema  
junges Zooid  
Mündung  
Theka  
Wachstumslinien  
Sicula

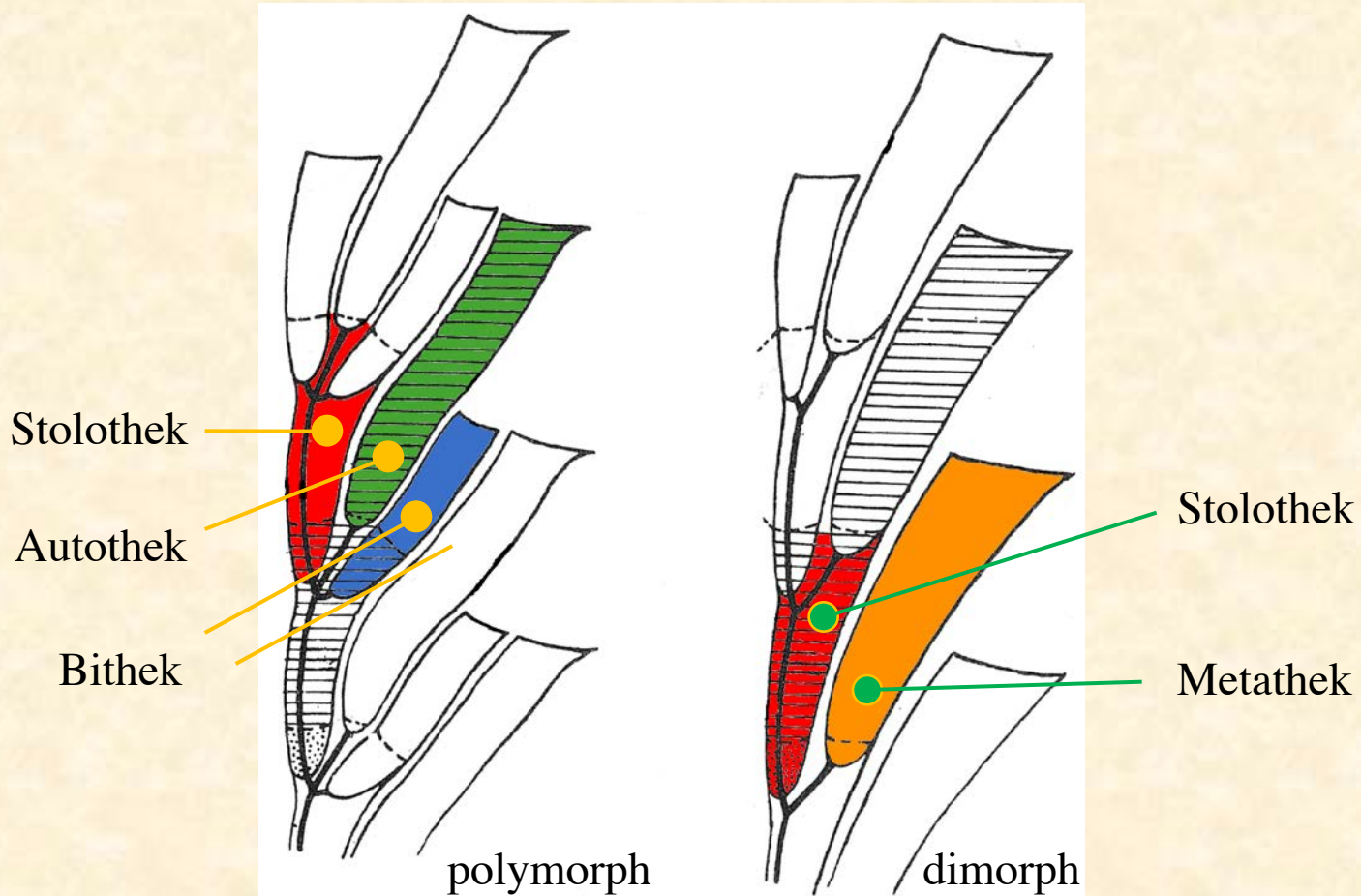
Schema  
eines Rhabdosoms



# Graptolithina: Morphologie: Rhabdosom

Die Theken einer Kolonie sind entweder **polymorph** oder **monomorph**. Bei polymorphen Formen entspringen jeweils drei Theken aus einer Stolotheke: eine **Autothek**, eine **Bithek**, und eine weitere **Stolotheke**. Die Autotheken sind grösser und werden meist als weibliche Zooide gedeutet. Die Bitheken dagegen sind kleiner, und waren vielleicht männliche Zooide. Bei dimorphen Formen entspringen dagegen nur zwei Theken einer Stolotheke: eine Metatheke, die eventuell zwittrig war, und eine weitere Stolotheke.

Les thèques d'une colonie sont soit **polymorphes**, soit **monomorphes**. Chez les formes polymorphes, trois thèques proviennent chacune d'une stolothèque : une **autothèque**, une **bithèque** et une autre **stolothèque**. Les autothèques sont plus grandes et sont généralement interprétées comme des zoïdes femelles. Les bithèques, par contre, sont plus petites et étaient peut-être des zoïdes mâles. En revanche, dans les formes dimorphiques, il n'y a que deux thèques dans une stolothèque : une métathèque, qui peut avoir été hermaphrodite, et une autre stolothèque.





# Graptolithina: Morphologie: Rhabdosom

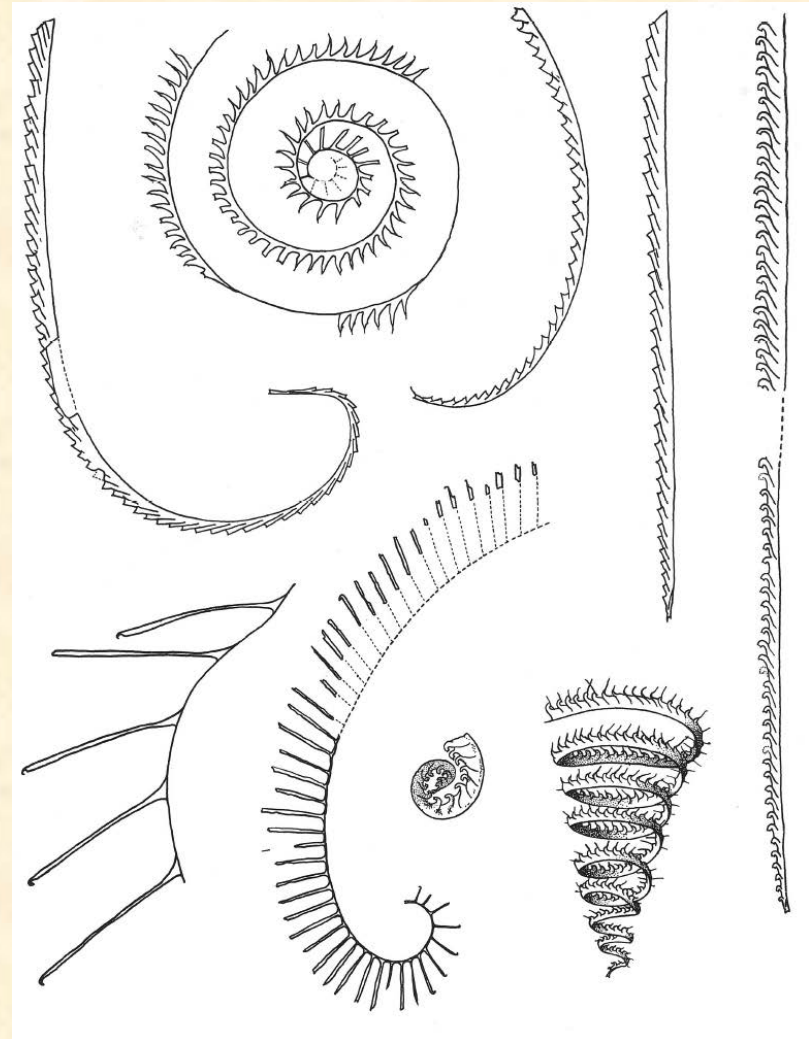
Das Rhabdosom der Graptolithen kann viele Wuchsformen aufweisen. Es rangiert von netzartig, bis verzweigt, spiral, oder astartig. Diese Wuchsform sind leicht im Fossil zu erkennen und sind diagnostisch für viele Gattungen und Arten.

Le rhabdosome des graptolites peut présenter de nombreuses formes/morphologies. Elle peut être réticulée ou ramifiée, en spirale ou en forme de nœud. Ces formes sont faciles à reconnaître chez le fossile et sont diagnostiques pour de nombreux genres et espèces.



netz- und buschartige Wuchsformen

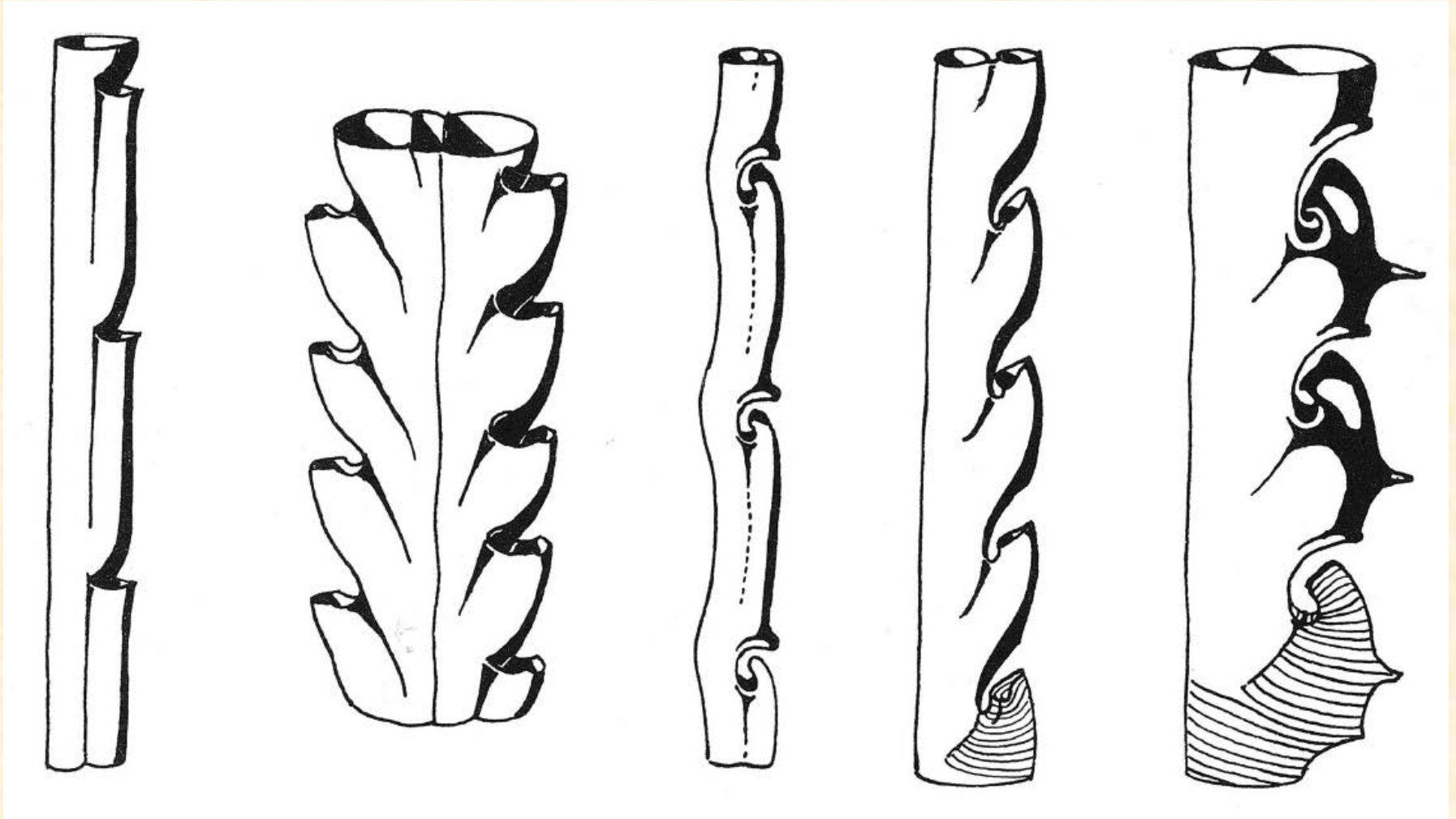
## spiral- und astartige Wuchsformen



# Graptolithina: Morphologie: Rhabdosom

Das Rhabdosom vieler Graptolithen unterscheiden sich auch im Detail. So können die Theken **monoserial** oder **biserial** angeordnet sein und die Form und Orientierung der Mündungen kann variieren.

Les rhabdosomes de beaucoup de graptolites diffèrent aussi en détail. Les thèques peuvent être **monosériées** ou **bisériées** et la forme et l'orientation des bouches peuvent varier.



Morphologische Details des Rhabdosoms

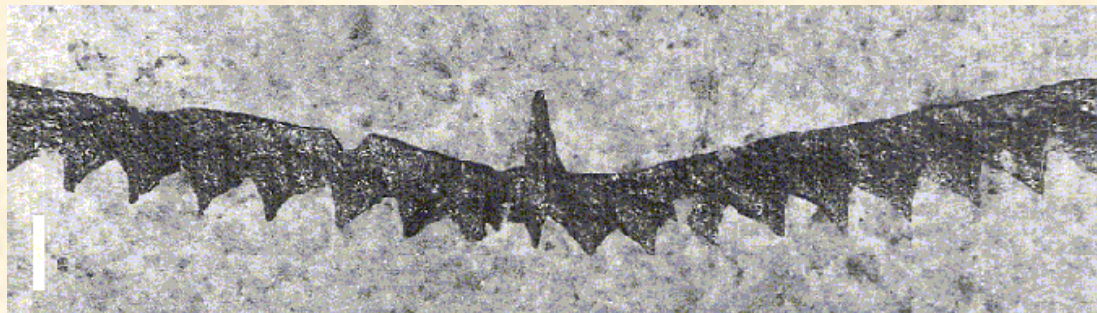


# Graptolithina: Ökologie

Alle Graptolithen waren vermutlich **marine Filtrierer**. Fein verzweigte Formen mit "Wurzel" waren sessil, einfache Formen ohne "Wurzel" dagegen planktonisch. Ihre massenhafte Vorkommen in pelagischen Sedimenten zeigt, dass sie wahrscheinlich eine wichtige Rolle in der Nahrungskette innehielten.

Tous les graptolites étaient probablement des **filtreurs marins**. Les formes finement ramifiées avec "racine" étaient sessiles, les formes simples sans "racine" étaient planktoniques. Leur présence massive dans les sédiments pélagiques montre qu'ils ont probablement joué un rôle important dans la chaîne alimentaire.

## benthische Wuchsform



planktonische Wuchsformen



# Graptolithina: Erhaltung

Das Rhabdosom der Graptolithen war aus chitinartigen Proteinen aufgebaut und nur schlecht erhaltbar. Graptolithen sind deshalb extreme selten in groben, oxischen Sedimenten. In feinen, anoxischen Sedimenten sind Graptolithen dagegen häufig als **dünnere Film** erhalten, selten **pyritisiert**, oder **dreidimensional**. Die Gruppe ist deshalb extrem häufig in pelagischen Sedimenten, denn im Paläozoikum waren diese zumeist anoxisch.

Le rhabdosome des graptolites était composé de protéines de type chitine et difficile à conserver. Les graptolites sont donc extrêmement rares dans les sédiments grossiers et oxiques. Cependant, dans les sédiments fins et anoxiques, les graptolites sont souvent conservés sous la forme d'un **film mince**, rarement **pyritisé** ou **tridimensionnel**. Le groupe est donc extrêmement commun dans les sédiments pélagiques, car ces derniers étaient majoritairement anoxiques au Paléozoïque.



dünnere Film



dreidimensional



Denis Bates



pyritisiert



# Graptolithina: Systematik

## 1: Dendroidea

- \* Rhabdosom netzartiges bis buschartig
- \* meist sessil
- \* meist polymorph
- \* fossil selten
- \* wahrscheinlich paraphyletisch
- \* Kambrium bis Karbon

## 2: Graptoloidea

- \* Rhabdosom mehr- bis einästig
- \* planktonisch
- \* monomorph
- \* häufig in pelagischen Sedimenten
- \* Ordovizium bis Devon



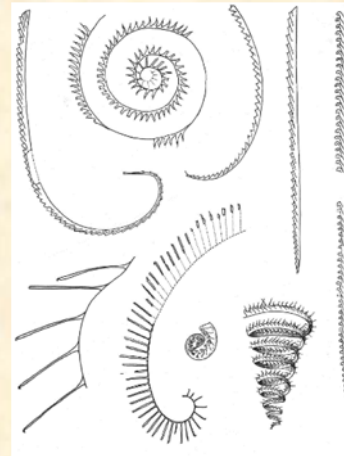
typische Dendoidea

## 1: Dendroidea

- \* Rhabdosome réticulaire à touffu
- \* surtout sessile
- \* principalement polymorphe
- \* fossile rare
- \* probablement paraphylétique
- \* Cambrien à Carbonifère

## 2: Graptoloidea

- \* Rhabdosome à plusieurs ou une branche
- \* planctonique
- \* monomorphe
- \* abondants dans les sédiments pélagiques
- \* Ordovicien au Dévonien

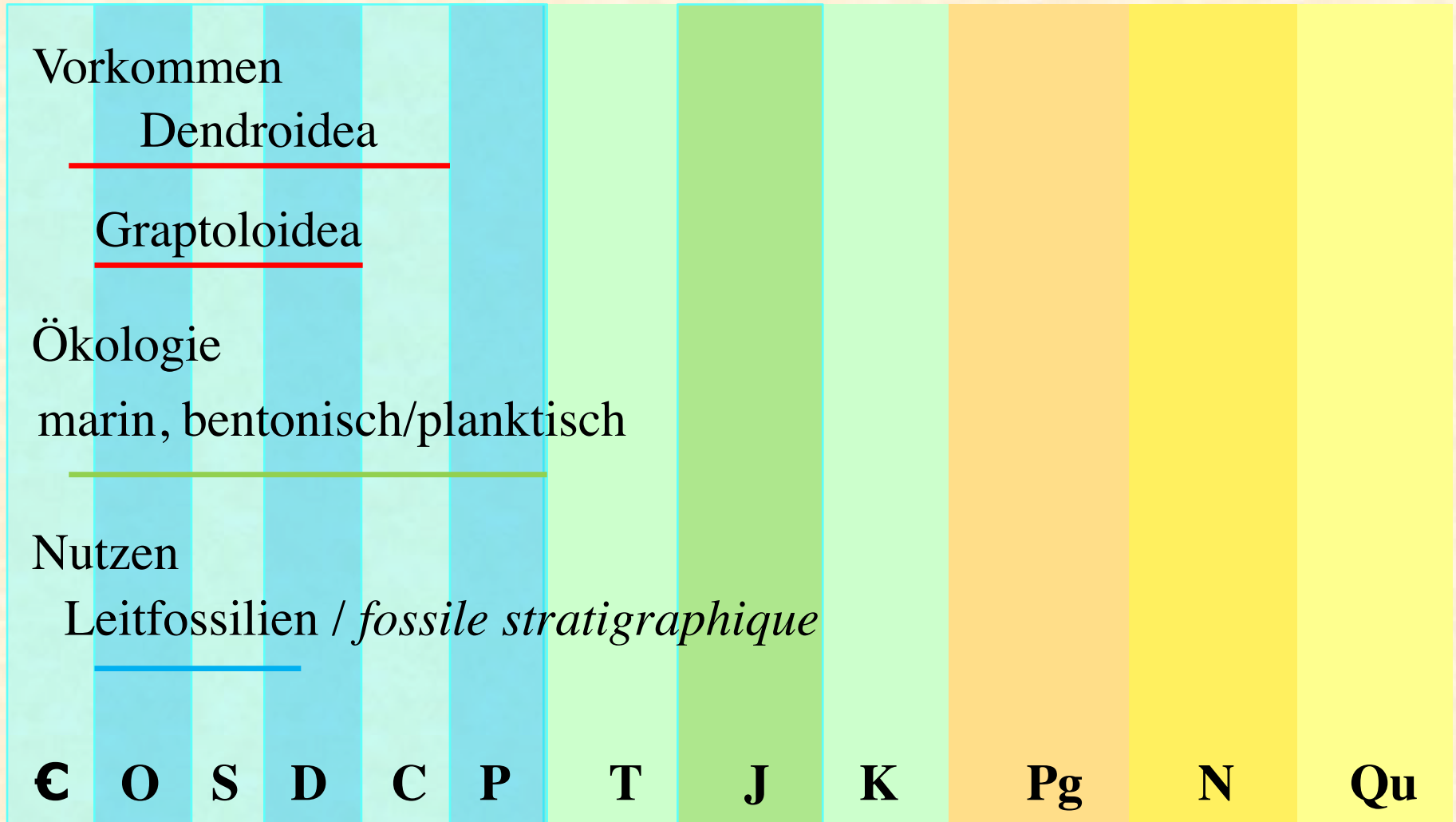


typische Graptoloidea

# Graptolithina: Evolution

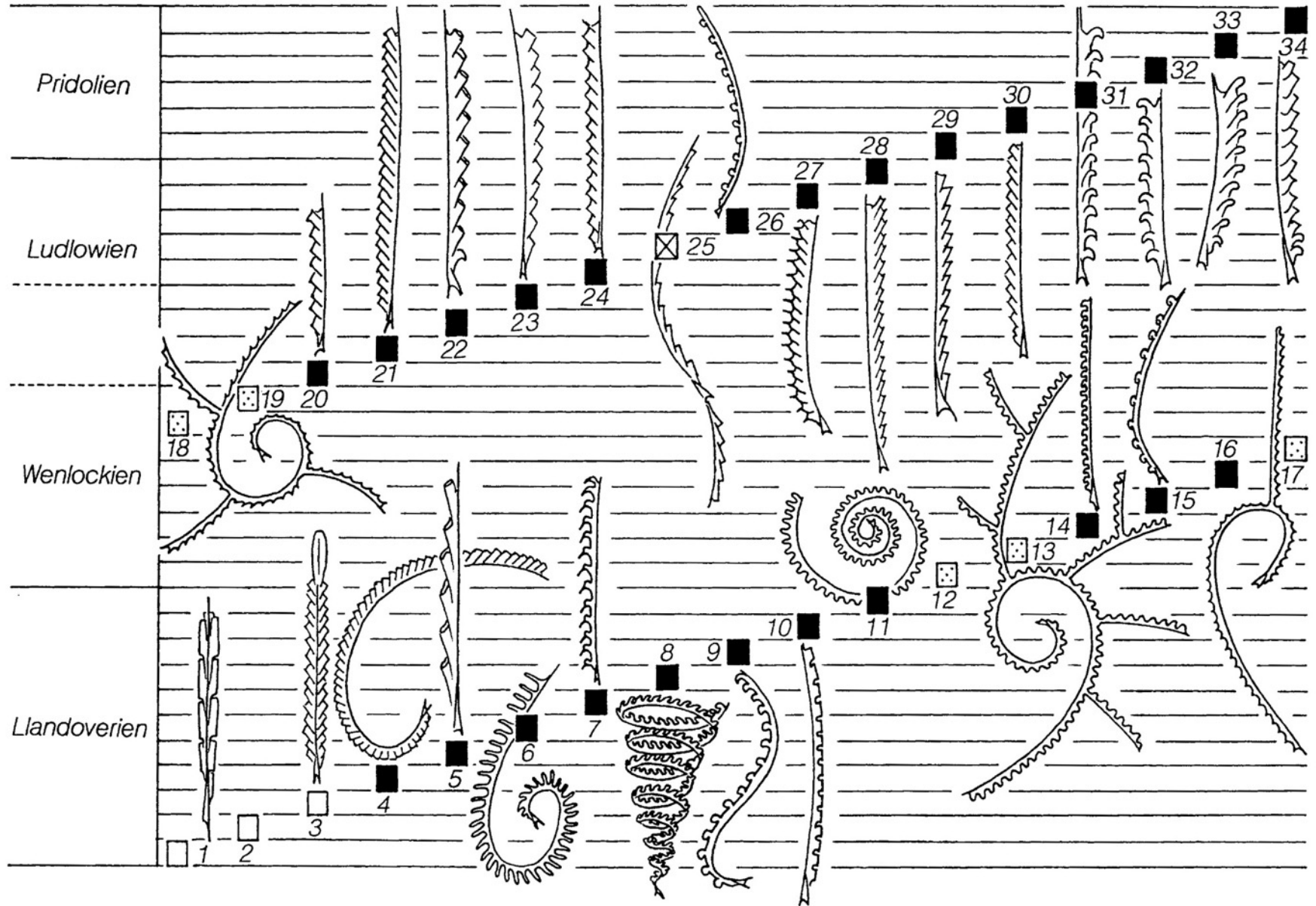
Es gab Graptolithen vom Kambrium bis zum Karbon. Die Gruppe war fortwährend marin und bentonisch/planktonisch. Die planktischen Formen sind besonders wichtige Leitfossilien in pelagischen Sedimenten des Ordoviziums bis Unterdevon.

Il y avait des graptolites du Cambrien au Carbonifère. Le groupe était continuellement marin et benthique/planctonique. Les formes planctoniques sont des fossiles stratigraphiques particulièrement importants dans les sédiments pélagiques de l'Ordovicien au Dévonien inférieur.





# Graptolithina: Evolution



Graptolithen als Leitfossilien des Silurs