



**Bayerische
Staatssammlung**

für Paläontologie und Geologie

- München, 01.07.2017
- Manuscript received 29.08.2016; revision accepted 08.12.2016
- ISSN 0373-9627
- ISBN 978-3-946705-00-0

Paläoökologie einer mergeligen Korallen-Assoziation aus dem Mitteldevon der Eifel (Hillesheimer Mulde), Rheinisches Schiefergebirge

Martin Nose^{1*}, Stefan Schröder² & Ulrike Fischer¹

¹Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie und GeoBio-Center^{LMU}, Richard-Wagner-Straße 10, 80333 München

²Auf dem Rosenhügel 15, 50977 Köln

*Corresponding author; E-mail: m.nose@lrz.uni-muenchen.de

Zitteliana 89, 113–131.

Zusammenfassung

Im Steinbruch „Meerbüsch“ bei Kerpen in der Hillesheimer Mulde wurde an der Basis der Dreimühlen-Formation (unteres Givetium) ein korallenreicher Faunenhorizont (Binz-Horizont) faziell und paläoökologisch analysiert. Das wenige Meter mächtige Profil setzt sich v.a. aus faunenreichen Kalkmergeln mit geringmächtigen, in der Regel linsenförmigen Einschaltungen von überwiegend mikritischen Korallen-Krinoiden-Bioklast Wackestones/Floatstones/Rudstones zusammen. Die Fauna des Binz-Horizontes besteht im wesentlichen aus rugosen (v.a. cystimorphe Taxa) und tabulaten Korallen, Krinoiden, Stromatoporen, Brachiopoden, Trilobiten, Bryozoen und Kalkschwämmen (octactinellide Spicula). Im oberen Teil des Profils wurde auf der Grundlage einer semiquantitativen Faunenaufsammlung eine von rugosen und tabulaten Korallen dominierte Assoziation definiert (*Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation). Sedimentologische und faunistische Kriterien ergeben das Bild einer rezifalen Weichbodengemeinschaft, die sich unter Stillwasserbedingungen in moderater Wassertiefe (noch im Einflussbereich von Sturmwellen) und unter dem Einfluss sich immer wieder ändernder Umweltbedingungen (u.a. instabiles Weichbodensubstrat, episodisch erhöhte feinterrigene Sedimentationsraten, gelegentliche Stürme) entwickelte. Die Diversität der *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation ist trotz des eher instabilen Environments vergleichsweise hoch (Shannon-Index: 2,92, Gini-Simpson-Index: 0,9, „evenness“: 0,8) und korrespondiert mit biologischen Ungleichgewichtsmodellen wie der Hypothese der mittleren Störungshäufigkeit.

Schlüsselwörter: Mitteldevon, Korallen, Fazies, Paläoökologie, Hillesheimer Mulde, Eifel

Abstract

Nose M, Schröder S & Fischer U: Palaeoecology of a marly coral association from the Middle Devonian of the Eifel hills (Hillesheim syncline), Rhenish Slate Mountains, Germany

The basal part of the Dreimühlen formation (“Binz-Horizont”, lower Givetian) at „Meerbüsch“ quarry in the Hillesheim syncline of the Eifel hills, Rhenish Slate Mountains, rich in corals, has been investigated in terms of environmental controls and palaeoecology. The section, approx. 4.5 m thick, is mainly composed of fossiliferous calcareous marls and thin, mostly lense-like, intercalations of micritic (rarely spartic) coral-crinoid-bioclust wackestones/floatstones/rudstones. The macrofauna of the “Binz horizon” comprises rugose (mainly cystimorph taxa) and tabulate corals, crinoids, stromatoporoids, brachiopods, trilobites, bryozans and calcareous sponges (octactinellid spicules). Based on a semiquantitative faunal analysis in the upper part of the section, a *Mesophyllum*-Alveolitidae-association could be defined. Due to sedimentological and faunistic criteria a reefal soft bottom community growing under quite water conditions in moderate water depth (still affected by storm waves) and under the influence of changing environmental parameters (e.g. instable substrate, episodically elevated fine terrigenous sedimentation, occasional storms), could be reconstructed. However, the *Mesophyllum*-Alveolitidae-association is characterized by a relatively high diversity (Shannon index: 2.92, Gini-Simpson index: 0.9, evenness 0.8), which corresponds to biological non equilibrium models like the Intermediate Disturbance Hypothesis.

Key words: Middle Devonian, corals, facies, palaeoecology, Hillesheim syncline, Eifel hills

1. Einleitung

Für mehr als 200 Jahre ist das Devon der Eifeler Kalkmuldenzone im linksrheinischen Schiefergebirge berühmt für seinen Fossilreichtum. Mit der

Untersuchung der riffbildenden Devon-Fauna in der Eifel waren bereits im 19. Jhdt. zahlreiche Arbeiten befasst (u.a. Goldfuss 1826–1833, Steininger 1831, 1849, Frech 1886, Schlüter 1889). Die systematische Erforschung der Geologie und der Stratigraphie des

Eifeler Devons leitete Rudolf Richter in der ersten Hälfte des 20. Jhdts. ein (u.a. Richter 1914, 1916, 1942, 1954). Die taxonomische Bearbeitung des riffbildenden Makrobenthos fand ihre Fortsetzung bis in die jüngere Zeit in den Arbeiten von Wedekind (1921, 1924), Głinski (1955), Birenheide (1964, 1972, 1978, 1985), Birenheide & Lütte (1990), Lütte (1984, 1993), Lütte & Oekentorp (1988), Schröder (1995a, b, 1998), Schröder & Salerno (2001), Stadelmaier et al. (2005) und Salerno (2008). Fazielle und sedimentologische Aspekte rückten erst ab Mitte des 20. Jhdts. in den Fokus der Eifelforschung (u.a. Jux 1960; Struve 1963; Dickfeldt 1969; Winter 1971; Faber et al. 1977; Faber 1980; Utescher 1992; Schröder & Salerno 2001), begleitet von Übersichtsarbeiten, die sich überregional der Rifffaziesverteilung im europäischen Devon widmeten (u.a. Krebs 1971, 1974; Burchette 1981). Paläoökologische Studien im Devon der Eifel sind vergleichsweise selten. Hier sind vor allem die Arbeiten von Birenheide zu nennen, der umweltbedingte morphologische Veränderungen bzw. Anpassungen bei rugosen Korallen beschreibt (Birenheide 1962a, b, 1963). Insbesondere paläoökologische oder auch ökostratigraphische Analysen, die die Ausscheidung und Charakterisierung von Faunengemeinschaften zum Gegenstand haben, fehlen für die Eifel weitestgehend. Ausnahmen bilden hier z.B. die Arbeiten von Stadelmaier et al. (2005) und Salerno (2008). Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, anhand einer semi-quantitativen und morphologischen Erfassung des Faunenspektrums sowie der Fazies des mergeligen Korallenhorizontes an der Basis der Dreimühlen-Formation bestimmte Milieuparameter abzuleiten und ein Lebensbild der Faunengemeinschaft zu modellieren.

1.1 Lage, Geologie und Stratigraphie

Die Eifel ist Teil des linksrheinischen Schiefergebirges im Falten- und Überschiebungsgürtel der europäischen Varisziden. Tektonische Modelle des linksrheinischen Schiefergebirges zeigen die Eifeler N-S-Zone als ca. 50 km breite, auffällig eingetiefte Struktur. Nördlich schließt sich, getrennt durch die Malsbendener Rücküberschiebung, die Eifel-Decke an. Noch weiter nördlich liegen die Inde- und die Aachener-Decke. Sämtliche Einheiten befinden sich oberhalb einer nach Süden bis in maximal 15 km Tiefe reichenden Scherzone. Diese Scherzone setzt sich auch nach Westen fort (= „Faille du Midi“ im Westen bzw. Aachener Überschiebungs-System im Osten). Die Strukturen der überlagernden Einheiten sind im Zusammenhang mit der variszischen Orogenese zu deuten, wobei die kollisionsbedingte Krustenverkürzung mit Aufschiebungen, Faltungen und abgescherten Decken kompensiert wird (v. Winterfeld 1994; Oncken & Weber 1995; Oncken et al. 1999; vgl. Salerno 2008). Innerhalb der Eifeler N-S-Zone definieren großräumige, NE-SW streichende Falten das Eifel-Synklinorium (= Eifeler Kalkmuldenzone). In den

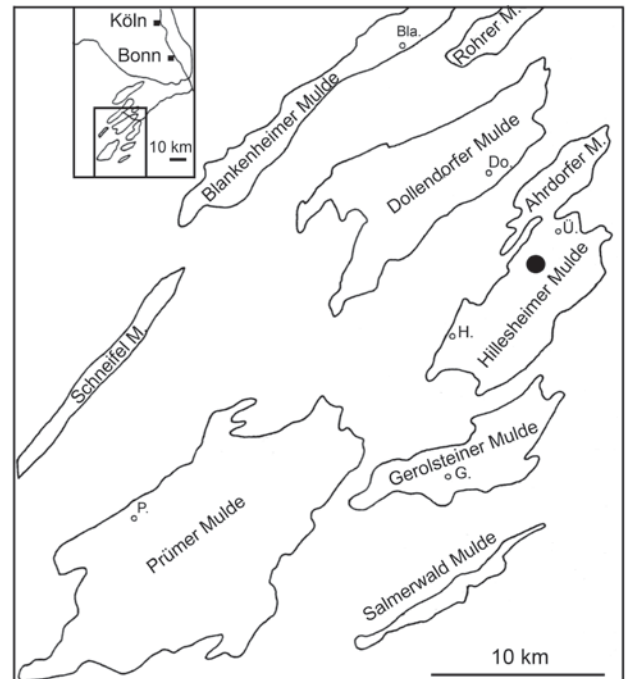


Abbildung 1: Lage der Eifeler Kalkmuldenzone. Die Umrisse grenzen die mittel- bis oberdevonische „Füllung“ der Mulden gegen das umgebende Unterdevon ab. Schwarzer Punkt: Lage des „Meerbüsch“-Steinbruchs (siehe auch Textfigur 2). H. = Hillesheim, Ü. = Üxheim, G. = Gerolstein, Do. = Dollendorf, P. = Prüm, Bla. = Blankenheim.

Mulden-Kernen sind hauptsächlich mitteldevonische, in beschränktem Umfang auch oberdevonische Ablagerungen überliefert. In den Sattel-Strukturen treten Gesteine des Unter-Devon auf.

Das Arbeitsgebiet liegt in der Hillesheimer Mulde, NE der Ortschaft Hillesheim. Die hier vorgestellte Fauna entstammt dem basalen, mergeligen Bereich im Kalksteinbruch „Meerbüsch“, der am Nordostrand einer Anhöhe 2 km NE von Kerpen gelegen ist (vgl. TK25, Blatt 5606 Üxheim; R²⁵53325, H⁵⁵76850; Abb. 1, 2). Die gesamte, im Steinbruch aufgeschlossene Abfolge wird von Kasig (1997) in die obere Cürten-Formation (Forstberg- und Meerbüsch-Horizont) gestellt. Basierend auf den Ergebnissen von Hotz et al. (1955), dem Fehlen von für die Cürten-Formation typischen Brachiopoden als auch die Dominanz des ökostratigraphisch signifikanten Rugosen-Taxons *Mesophyllum* im basalen Bereich des Kalksteinbruchs lassen diese Ansicht jedoch fragwürdig erscheinen. Aufgrund der genannten Charakteristika ist vielmehr davon auszugehen, dass die Fundschicht der basalen Dreimühlen-Formation (Binz-Horizont = „Oberer Korallenkalk“ nach Schulz 1883) zuzuordnen ist und die Schichtfolge im Steinbruch „Meerbüsch“ die gesamte Dreimühlen-Formation und Teile der Rodert-Formation umfasst (vgl. Hotz et al. 1955). Bezüglich der allgemeinen Stratigraphie im Devon der Eifeler Kalkmuldenzone sei auf die Arbeiten von Struve & Werner (1984), Bultynck et al. (1988), Struve & Weddige (1996) und Struve et al. (1997) verwiesen.

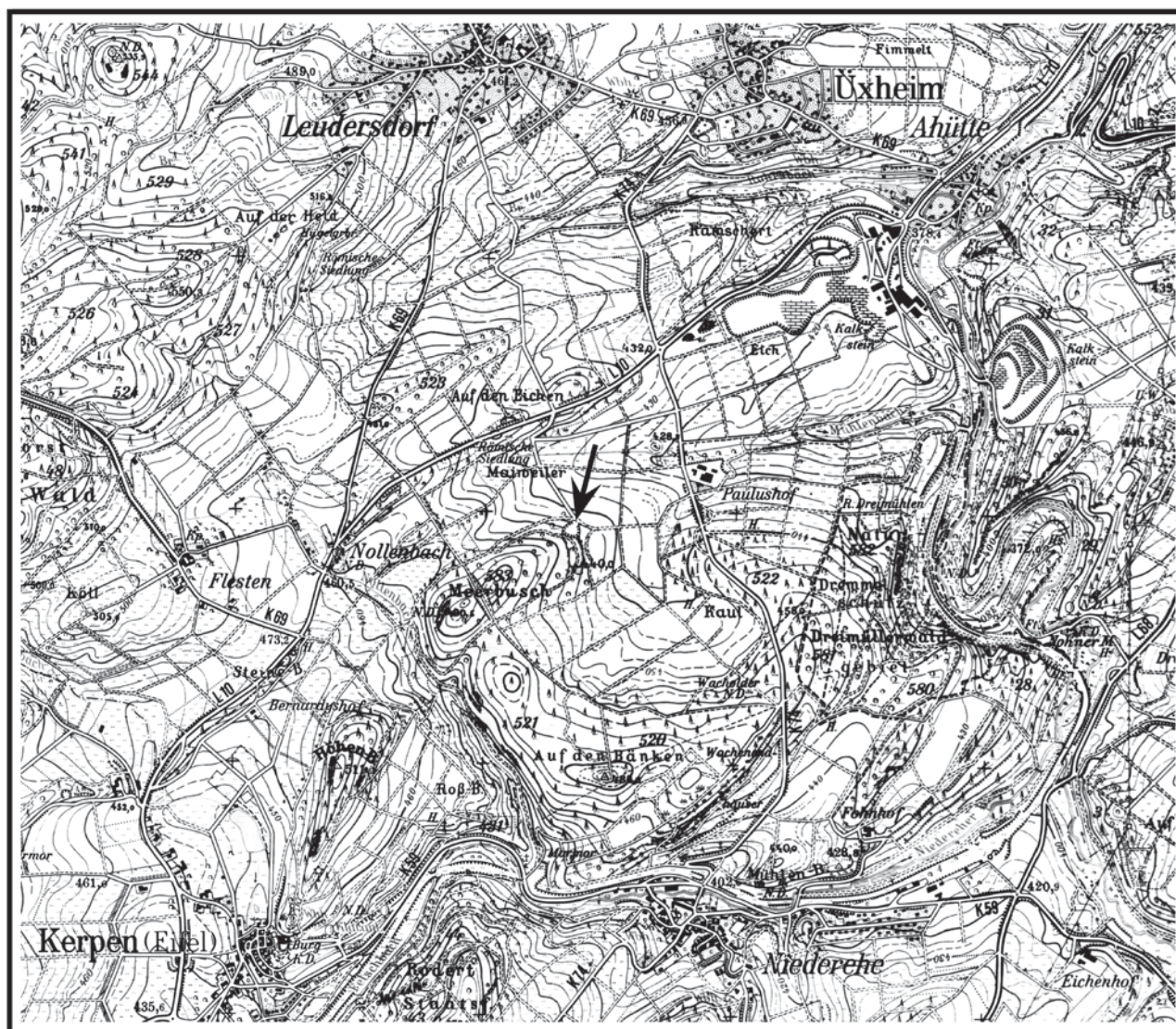


Abbildung 2: Topographischer Kartenausschnitt (TK 25 Bl. 5606 Üxheim) mit Lage des Steinbruchs „Meerbüsch“ (Pfeil).

1.2 Allgemeine Paläogeographie

Der ardennisch-rheinische Schelf, dem auch die Eifel N-S-Zone angehört, entwickelt sich am Südrand des Old-Red-Kontinents. Struve (1963) entwickelt für die Eifel ein vergleichsweise komplexes Modell einer durch Hochgebiete gegliederten Meeresstraße. Sedimentologische Hinweise auf Hochgebiete oder festländische Bereiche fehlen allerdings weitgehend (vgl. Meyer & Stets 1980). Einfachere paläogeographische Modelle gehen von der Küstenlinie des Old-Red-Kontinents parallel verlaufenden Faziesgürteln aus mit einer zunehmenden Vertiefung becken- bzw. ozeanwärts in südöstlicher Richtung (z.B. Krebs 1974; vgl. Salerno 2008). In der paläogeographischen Rekonstruktion für das Eifelium beeinflusst eine sich im Osten im Zusammenhang mit einem Hochgebiet (? Istaevonia sensu Struve) entwickelnde Karbonatplattform die Sedimentation im Bereich der Eifel (Faber et al. 1977). Diese Situation erfährt im Givetium keine grundlegenden Än-

derungen auch wenn der siliziklastische Einfluß vom Old-Red-Festland im Zuge des generellen transgressiven Trends kontinuierlich abnimmt (Burchette 1981; Johnson et al. 1985; vgl. Salerno 2008).

1.3 Methodik

Die Probennahme erfolgte ausschließlich in einem Faunen-reichen Mergelhorizont im N-Teil des Kalksteinbruchs „Meerbüsch“ (Binz-Horizont, Dreimühlen-Formation; s. Abb. 3, 4). In den kompakten Kalkbänken wurden Faziesproben gewonnen, die auch die laterale lithologische Variabilität mit abbilden. In den Mergel- bzw. Kalkmergelhorizonten wurde eine semiquantitative Faunenaufsammlung durchgeführt sowie entsprechende Schlämmpfropfen genommen zur Erfassung des Mikrofossilspektrums. Die Makrofauna besteht vornehmlich aus rugosen und tabulaten Korallen. Bezüglich der tabulaten Korallen konnte bereits im Gelände eine erste Unterscheidung zwischen alveolitiden, heliolitiden, autoporiden und

thamnoporiden Formen vorgenommen werden. Die Proben stammen größtenteils aus dem Hangschutt. Direkt oberhalb war allerdings die Aufnahme eines ca. 4,5 m mächtigen Teilprofils in den korallenreichen Kalkmergeln möglich. Ein Vergleich der Faunenelemente aus dem Anstehenden und dem Hangschutt lässt den Schluss zu, dass die aufgesammelte Fauna für die paläoökologische Analyse nahezu vollständig aus einem ca. 3 m mächtigen Mergelpaket innerhalb der aufgeschlossenen Abfolge stammt (s. Abb. 3, 4 und Kapitel 3). Für die Faunenanalyse wurden 428 Exemplare solitärer und kolonialer Rugosa sowie 252 Kolonien Tabulata aufgesammelt. Ästige Tabulata (i.w. *Thamnopora*) liegen in der Regel nur als Fragmente vor. Diesbezüglich fand ein Korrekturfaktor von 0,35 Anwendung, der letztlich zu einer ungefähren Anzahl an *Thamnopora*-Kolonien von 40 führte. Stromatoporen und Brachiopoden belaufen sich auf insgesamt 60 Individuen. Weitere Elemente sind Krinoiden, Bryozoen und Trilobiten, deren hoher Fragmentierungsgrad bzw. unvollständige Erhaltung eine Berücksichtigung in der Faunenanalyse nicht zuließen.

Eine Beprobung innerhalb eines einzelnen, möglichst geringmächtigen Horizontes bzw. auf einer einzigen Schichtfläche war nicht möglich. Aufgrund der weitgehend homogen verteilten Fauna, der kontinuierlichen Sedimentation und der eher monotonen Faziesverhältnisse innerhalb der Fundschicht kann jedoch davon ausgegangen werden, dass keine signifikanten, längerfristigen Habitatänderungen im dokumentierten Zeitabschnitt geschehen sind. Demnach handelt es sich hier um eine kontinuierliche Langzeit-Durchschnitts-Assoziation (*time averaged assemblage*, Fürsich & Aberhan 1990; Kidwell & Bosence 1991; Kidwell 1998), wobei sich allerdings nur Individuen einer einzigen, temporär persistenten Lebensgemeinschaft vermischt haben (*within-habitat time averaged assemblage* sensu Walker & Bambach 1971). Es wurden verschiedene Diversitätsindizes berechnet, die beide Aspekte der Diversität, Artenzahl und Dominanz, berücksichtigen. Neben der Ausgeglichenheit („equitability“ oder „evenness“) wurden der Gini-Simpson-Index und der Shannon-Index zur paläoökologischen Bewertung der Fossilgemeinschaft erhoben (vgl. Hill 1973; Cody & Diamond 1975; Dodd & Stanton 1981; Etter 1994; Heip et al. 1998; Boenigk & Wodniok 2014; s. Abb. 5).

Das Material (Fossilien und Faziesproben) ist unter den Nummern SNSB-BSPG 2016 XVII 1–810 und SNSB-BSPG 2001 I 6 in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie München (BSPG) hinterlegt.

2. Profilabfolge, Fazies und Fauna des Binz-Horizontes im Steinbruch „Meerbüsch“

Im Nordteil des Steinbruchs „Meerbüsch“ konnte ein ca. 4,5 m mächtiges Profil im Binz-Horizont der

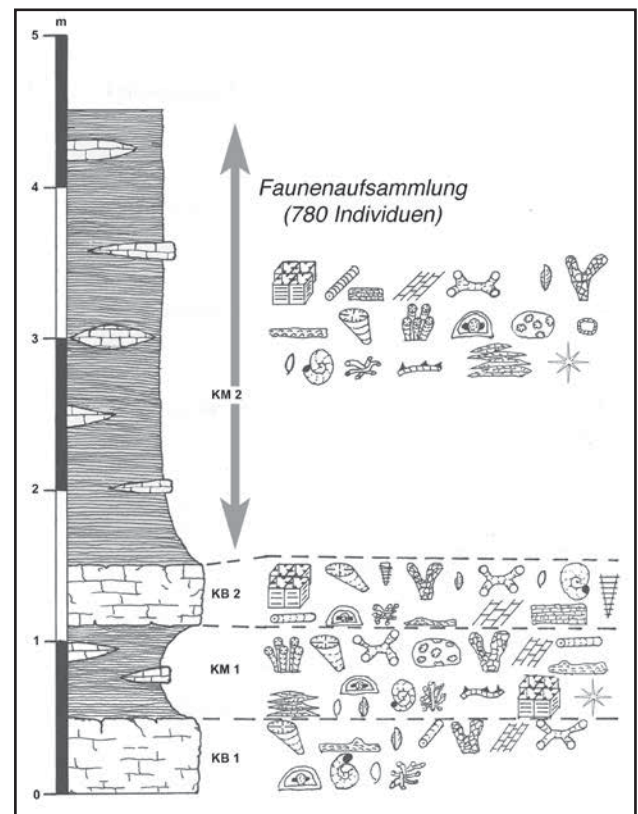
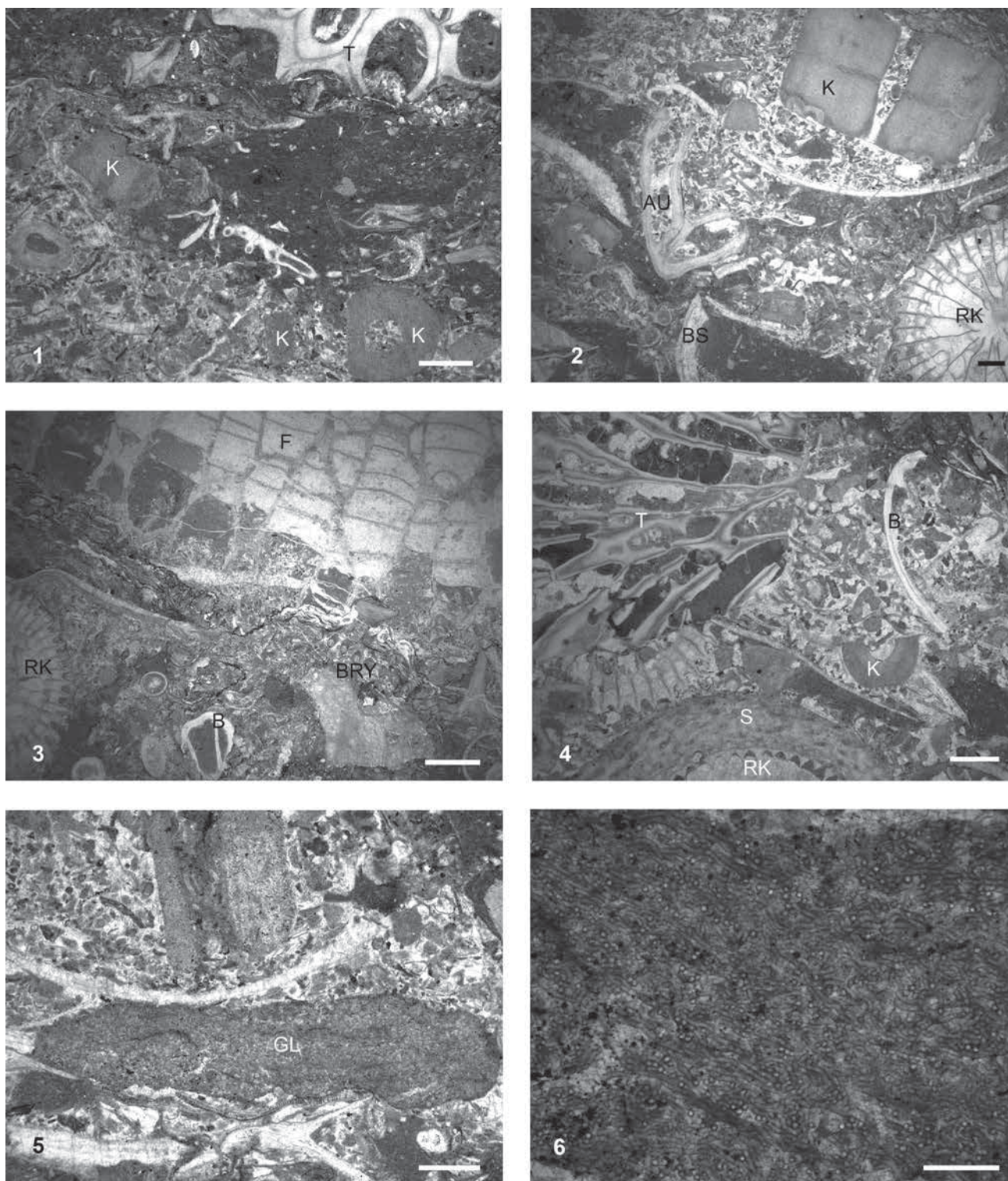


Abbildung 3: Profilabfolge an der Basis der mitteldevonischen Abfolge im Steinbruch „Meerbüsch“, Dreimühlen-Formation (Binz-Horizont).



Abbildung 4: Legende zu Abb. 3.

Dreimühlen-Formation aufgenommen werden. Das Profil beginnt mit einer ca. 0,5 m mächtigen hellgrauen Kalkbank (KB 1), die im angewitterten Zustand eine ockergelbe Farbe aufweist. Die Fazies lässt sich als schlecht sortierte Bioklast Wacke- bis Rudstones beschreiben. Das diverse Komponentenspektrum setzt sich aus tabulaten Korallenresten (v.a. alveoliti-



Tafel 1: Fazies der oberen Karbonatbank (KB 2: Figs 3,4) und der linsenförmigen Karbonateinschlüssen im oberen Kalkmergelhorizont (KM 2: Figs 1-2, 5-6). **(1)** Bioklast Wacke- bis Grain-/Rudstone. In dem schlecht sortierten Schuttkalk dominieren Krinoidenreste (K), Bruchstücke tabularer Korallen (u.a. thamnoporide, T) und Schalenreste. Die scharf abgegrenzten komponenten- und korngestützten Gefügebereiche deuten auf ausgeprägte Bioturbation hin, Maßstab 1 mm, SNSB-BSPG 2016 XVII 2; **(2)** Bioklast Rudstone mit Resten rugoser Korallen (*Thamnophyllum caespitosum*, RK), auloporiden Tabulata (AU), Krinoidenstielgliedern (K) und Brachiopodenschalen (BS), Maßstab: 1 mm, SNSB-BSPG 2016 XVII 2; **(3)** Bioklast Rudstone mit großem *Favosites*-Rest (F), rugosen Korallen (*T. caespitosum*, RK), Brachiopoden (B) und Bryozoen (BRY), Maßstab 2 mm, SNSB-BSPG 2016 XVII 3; **(4)** Bioklast Rudstone mit Resten von thamnoporiden Korallen (T), rugosen Korallen (RK), Brachiopoden (B), Krinoiden (K) und Stromatoporen (rugose Koralle umwachsend, S), Maßstab: 1 mm, SNSB-BSPG 2016 XVII 4; **(5)** Bioklast Grain- bis Rudstone mit länglichem *Girvanella*-„Lump“ (GL), Maßstab: 1 mm, SNSB-BSPG 2016 XVII 2; **(6)** *Girvanella* sp., Vergrößerung von (5), Maßstab: 0,25 mm.

de und auloporide Formen, u.a. *Alveolites mailleuxi*), Krinoiden, Brachiopoden, Bryozoen, Kleingastropoden und Trilobiten zusammen. In der zumeist mikri-

tischen Grundmasse finden sich tubuläre Algen (?Is-sinellen, Palaeoberesellen), Cyanobakterien-Lumps (*Girvanella* sp.), Ostrakoden sowie problematische

Mikroorganismen wie *Thaumtoporella? malevken-sis* (vgl. Schlagintweit et al. 2013). Bereichsweise starke Bioturbation bedingt sehr heterogene Verteilungsmuster der biogenen Komponenten.

Darüber folgt ein zurückwitternder, hell- bis dunkelgrauer Kalkmergelhorizont (gelbliche Verwitterungsfarbe; KM 1) mit einer Mächtigkeit von ca. 60 cm. In den Mergeln treten immer wieder linsenförmige, 10–15 cm dicke Kalkbänkchen auf. Deren Gefügespektrum reicht von mikritischen Wacke- und Floatstones (teilweise auch Boundstones) bis zu grobklastischen, gut ausgewaschenen Grain- und Rudstones. Die Komponenten umfassen v.a. tabulate Korallen (alveolitide, auloporide und thamnoporide Formen, u.a. *Thamnopora cervicornis*, *Th. nicholsoni*, *Platyaxum* cf. *escharoides*, *Remesia crispa*), Krinoiden und Bryozoen. In geringeren Häufigkeiten treten Gastropoden, Brachiopoden, Trilobiten und rugose Einzelkorallen auf. In der bereichsweise dolomitisierten Grundmasse sind regelmäßig Cyanobakterien-Lumps (*Girvanella* sp.) zu finden. Kalkalgen sind durch seltene Funde von *Flabellia ufen-sis* vertreten.

Über dem Kalkmergelhorizont folgt wiederum eine ca. 40 cm mächtige hellgraue, gelblich verwitternde Kalkbank (KB 2), die faziell ähnlich variabel ausgebildet ist wie die untere Kalkbank (KB 1) und die lateral auskeilenden Kalkbänkchen im Kalkmergel-Horizont KM 1. Es handelt sich um Korallen-Bioklast Wacke- bis Grainstones bzw. Float- bis Rudstones. Neben alveolitiden und thamnoporoiden Tabulaten-Fragmenten treten regelmäßig Nester von auloporiden Tabulaten auf. Eher selten sind rugose Einzelkorallen und Stromatoporen anzutreffen. Weitere Bioklasten umfassen Reste von Krinoiden (v.a. Stielglieder), Brachiopoden, Trilobiten, Bryozoen (*Fistulipora* sp.) und Tentakuliten. Unter den Mikroorganismen fallen vor allem kleine Lumps und Mikroonkoide von *Girvanella* sp. auf. Des weiteren treten selten die Cyanobakterie *Bevocastria* sp. und tubulare Algen (*Kamaena* sp.) auf. Scharf abgegrenzte, irregulär verlaufende, mikritische und sparitische Bereiche deuten auf eine intensive Bioturbation hin (Tafel 1, Figs 3, 4).

Die Kalkbank (KB 2) wird überlagert von einem ca. 3 m mächtigen Kalkmergelpaket (KM 2) in dem bioklastreiche Kalksteinlinsen regellos verteilt auftreten. Diese setzen sich im wesentlichen zusammen aus Korallen-Krinoiden-Bioklast Float- bis Rudstones. Das Spektrum riffbildender Organismen umfasst phaceloide Rugosa (z.B. *Thamnophyllum caespitosum*), Stromatoporen (z.B. *Salirella buechelien-sis*) und vereinzelt tabulate Korallen (alveolitide und thamnoporide Formen). Des weiteren treten Trilobitenreste, Brachiopoden (cf. *Subrensselandia* sp.) und Kleingastropoden auf. Die Cyanobakterie *Girvanella* tritt in Form von z.T. recht großen Lumps (bis 6 mm) und Mikroonkoiden auf (Tafel 1, Figs 1, 2, 5, 6). Die Kalklinsen zeichnen sich durch eine schlechte Sortierung und intensive Bioturbation aus. Die Kalkmergel selbst führen ein sehr ähnliches Komponen-

tenspektrum aus tabulaten und rugosen Korallen, wenigen plattigen Stromatoporen und Brachiopoden sowie fenestellate Bryozoen. Allerdings zeichnet sich eine gewisse Präferenz der heliolitiden und alveolitiden Tabulata sowie der kolonialen Rugosa für die tonreicheren Partien dieses Profilabschnittes ab. Der mit Abstand größte Teil der für die Makrofaunenanalyse verwendeten Fossilien (780 Individuen) stammt aus diesem Kalkmergelhorizont (s. Abb. 3). Die Schlämmrückstände des Kalkmergels führen vor allem Krinodenreste, glattschalige Ostrakoden und Schwammnadeln. Bei letzteren handelt es sich v.a. um octactinellide Spicula, die den Nachweis für heteractinide Kalkschwämme liefern (*Astraeospongi-um* sp.).

Im gesamten, hier beschriebenen Profilabschnitt innerhalb des „Binz“-Horizontes der Dreimühlen-Formation konnten insgesamt 63 Arten bestimmt werden, die sich auf rugose und tabulate Korallen, Stromatoporen, Chaetetiden, Brachiopoden, Bryozoen, Trilobiten, Cyanobakterien, Kalkalgen und Kalkschwämme verteilen. Ein Teil der tabulaten Korallen (einige Alveolitidae), der Stromatoporen und der Brachiopoden (Spiriferida) konnten erhaltungsbedingt bzw. im Rahmen dieser Studie nicht näher bestimmt werden. Hier sind noch zusätzliche Arten zu vermuten. Eine vorläufige Aufstellung der Taxa findet sich in Tabelle 1.

3. *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation: Faunenzusammensetzung, Häufigkeitsverteilung und Diversität

Im oberen Abschnitt (Kalkmergelpaket KM 2) des untersuchten Profilabschnittes in der Dreimühlen-Formation wurde eine semiquantitative Faunenaufsammlung bzw. Faunenanalyse durchgeführt (siehe oben). Die Fauna wird von solitären rugosen Korallen (20 Arten, ca. 51 %) dominiert, unter denen wiederum eine Art der Gattung *Mesophyllum* (*M. (Cystiphyllodes) secundum pseudoseptatum*) vorherrscht. Weitere solitäre Rugosa mit deutlich geringeren Häufigkeiten sind *M. (Mesophyllum) maximum laeve*, *Glossophyllum* aff. *ceratites*, *Acanthophyllum concavum* und *Stringophyllum acanthicum* (Tafel 2, 3, Tabelle 2). Koloniale phaceloide Formen sind durch *Disphyllum caespitosum* und *Thamnophyllum caespitosum* vertreten (ca. 5%). Die tabulate Korallenfauna mit einem Gesamtanteil von ca. 38 % setzt sich i.w. aus alveolitiden, auloporiden und favositiden Formen zusammen. Daneben treten heliolitide Korallen auf. Alveolitide (u.a. *Alveolites* cf. *suborbicularis* und Alveolitidae indet.) sowie auloporide Korallen (v.a. *Aulopora serpens serpens*, *Aulopora serpens minor*) stellen die dominierenden Anteile an der Tabulatenfauna. Die Tabulatenfauna umfasst insgesamt 17 Arten. Faunenelemente mit deutlich ge-

Tabelle 1a: Faunenliste des Binz-Horizontes (basale Dreimühlen-Formation) im Steinbruch „Meerbüsch“ - KorallenRugose Korallen:*Acanthophyllum* ? sp. (Art mit septalen Flanschleisten)*Acanthophyllum concavum* (Walther, 1928)*Aristophyllum* ? sp.*Calceola sandalina* (Linnaeus, 1771)*Disphyllum* sp.*Dohmophyllum* cf. *difficile* (Wedekind, 1925)*Dohmophyllum difficile* (Wedekind, 1925)*Dohmophyllum helianthoides* (Goldfuss, 1826)*Dohmophyllum* sp.*Glossophyllum* sp. aff. *ceratites* (Goldfuss, 1826)

Die untersuchte Population steht morphologisch zwischen *G. soetenicum* (Schlüter 1885) und *G. ceratites*. Es unterscheidet sich von *soetenicum* durch dichter stehende, regelmäßig angeordnete Böden und ein häufig verkürztes Hauptseptum. Andererseits kommen Septenverdickungen vor (meist unregelmäßig, oder seltener als grobe Carinae), die bei beiden Arten üblicherweise fehlen oder aber bisher sehr selten beobachtet wurden. Zuordnung zu *ceratites* erfolgt aufgrund der Struktur des Tabulariums und dem verkürzten Hauptseptum. Allerdings ist das *ceratites* nach Lütke (1987) bisher aus dem tieferen Givetium kaum bekannt geworden (daher auch die „aff.“-Bestimmung). In der Gesamt-Fauna eine recht häufige Art.

Glossophyllum sp.*Grypophyllum* sp.*Mesophyllum* (*Cystiphyllodes*) cf. *antilibatum* (Quenstedt, 1879)*Mesophyllum* (*Mesophyllum*) *maximum laeve* (Schulz, 1883)

Sehr häufig und z.T. große, typisch entwickelte Stücke. Darunter aber auch einige (juvenile?) Polypare mit geringem Durchmesser (vgl. Birenheide 1964: Taf. 8 Fig. 35). Verbreitungs-Schwerpunkt innerhalb der Dreimühlen-Fm.

Mesophyllum (*Cystiphyllodes*) *macrocystis macrocystis* (Schlüter, 1889)*Mesophyllum* (*Cystiphyllodes*) cf. *macrocystis macrocystis* (Schlüter, 1889)

Wenige Polypare mit geringen Verdickungen und kleinen Dissepimenten; wenig exzentrisch gelegene Polypar-Achse. Diese Entwicklungslinie scheint jedoch typisch für das tiefere Givetium zu sein und lässt sich möglicherweise auf Unter-Art Niveau fassen.

Mesophyllum (*Cystiphyllodes*) *secundum conistructum* (Quenstedt, 1879)*Mesophyllum* (*Cystiphyllodes*) *secundum pseudoseptatum* (Schulz, 1883)

Massenvorkommen! Sehr häufige Art mit bekanntem Verbreitungs-Schwerpunkt in der Dreimühlen-Formation der Süd-Eifel.

Mesophyllum (*Cystiphyllodes*) cf. *secundum pseudoseptatum* (Schulz, 1883)*Mesophyllum* (*Cystiphyllodes*) *secundum secundum* (Goldfuss, 1826)*Stringophyllum acanthicum* (Frech, 1885)*Thamnophyllum caespitosum* (Goldfuss, 1826)Tabulate Korallen:*Alveolitidae* indet.*Alveolites* cf. *suborbicularis* Lamarck, 1801

insgesamt häufig, mit hemisphärischen bis fladig-inkrustierenden Formen (stark morphovariabel).

Alveolites maillieuxi (Lecompte, 1933)*Aulopora* cf. *liniformis* Lecompte, 1939*Aulopora* cf. *parva* Lecompte, 1939*Aulopora serpens minor* Goldfuss, 1829*Aulopora serpens serpens* Goldfuss, 1829*Favosites goldfussi* d'Orbigny, 1850*Heliolites porosus* (Goldfuss, 1826)*Mastopora compacta* (Chernysev, 1941)*Platyaxum* (*Platyaxum*) *escharoides* (Steininger, 1849)*Remesia crispa* (Schlüter, 1885)*Syringocystis* sp.*Syringoporella* sp.*Thamnopora cervicornis* (Blainville, 1830)*Thamnopora nicholsoni* (Frech, 1885)*Thamnopora urensis* Dubatolov, 1959*Thamnopora* sp.

Tabelle 1b: Faunenliste des Binz-Horizontes (basale Dreimühlen-Formation) im Steinbruch „Meerbüsch“ - Begleitorganismen.

Stromatoporen:

Actinostroma cf. *papillosum* (Bargatzky, 1881)

Actinostroma sp.

Salirella buecheliensis (Bargatzky, 1881)

?*Dendrostroma* sp.

Stachyodes sp.

„Stromatoporen“ indet.

Chaetetiden:

Rhaphidopora sp.

Calcarea (Heteractinida):

Astraeospongium sp.

Brachiopoden:

Spinatrypina cf. *soetenica* (Struve, 1964)

Spinatrypina cf. *girzenensis* Copper, 1967

Athyris sp.

Uncinulus (*Kransia*?) aff. *implexus* (Sowerby, 1840)

Spiriferide Brachiopoden indet.

Bryozoen:

Fistulipora sp.

Fenestella sp.

Trilobiten:

Phacops sp.

Dechenella sp.

Kalzifizierende Cyanobakterien:

Girvanella sp.

Bevoacstria sp.

Kalkalgen und Problematika:

Flabellia ufensis Shuysky, 1973

Issinella? *devonica* Reitlinger, 1954

Kamaena sp.

Thaumatoporella? *malevkensis* (Birina, 1948) nov. comb.

ringeren Häufigkeiten (Begleitfauna) sind Stromatoporen (ca. 4 %), Chaetetiden (< 1%), Brachiopoden (ca. 3,5 %), Bryozoen (ca. 1 %) und Trilobiten (ca. 1 %). Das Artenspektrum der Stromatoporen umfasst *Actinostroma* cf. *papillosum*, *Actinostroma* sp. und ?*Dendrostroma* sp., die Chaetetiden sind durch *Rhaphidopora* sp. vertreten. *Spinatrypa* cf. *soetenica*, *Spinatrypina* cf. *girzenensis*, *Athyris* sp., *Uncinulus* (*Kransia*?) sp. aff. *implexus* sowie unbestimmte spiriferide Formen stellen das Brachiopodenspektrum. Die wenigen Trilobitenreste (v.a. Pygidien) weisen *Dechenella* sp. und *Phacops* sp. nach.

Insgesamt besteht die Faunenvergesellschaftung unter Berücksichtigung von rugosen und tabulaten Korallen, Stromatoporen und Brachiopoden aus 36 Arten (Alpha-Diversität) bei einer Gesamtindividuenzahl von 780 (Abb. 3, 4, Tabelle 2). In Anbetracht der Häufigkeiten von Mesophyllen und alveolitiden Tabulata kann von einer *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation gesprochen werden. Trotz gewisser Dominanz der genannten Taxa, ist die Artenzahl und die Diversität vergleichsweise hoch, was die entsprechenden Indizes belegen. Die Ausgeglichenheit (*evenness*) liegt bei 0,8, der Gini-Simpson-Index bei gerundet 0,9 und der Shannon-Index bei 2,92.

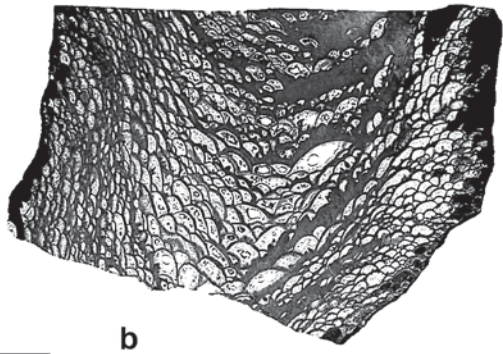
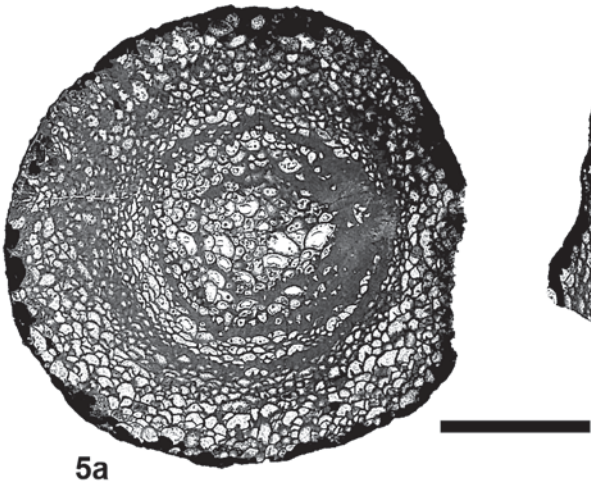
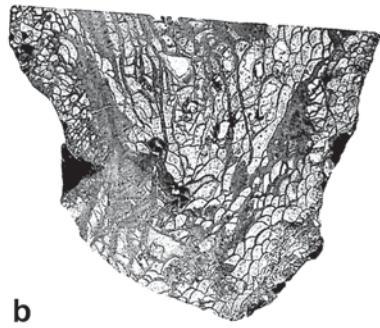
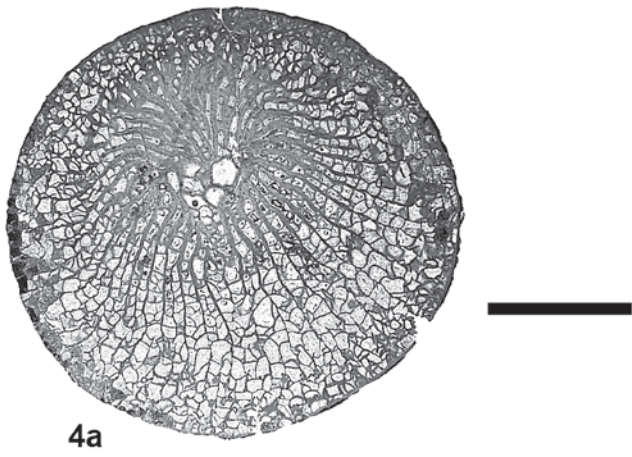
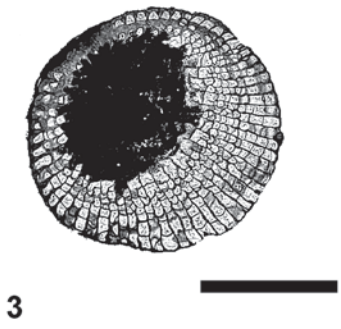
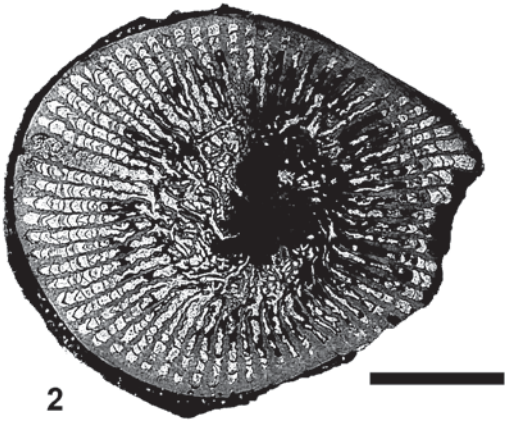
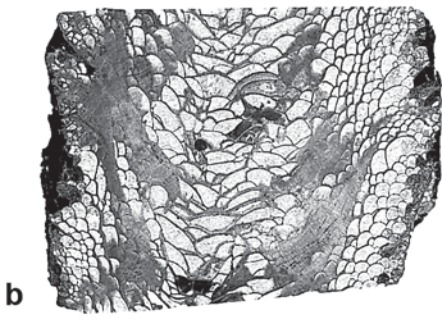
4. Funktionsmorphologische und paläoökologische Aspekte der Korallenfauna

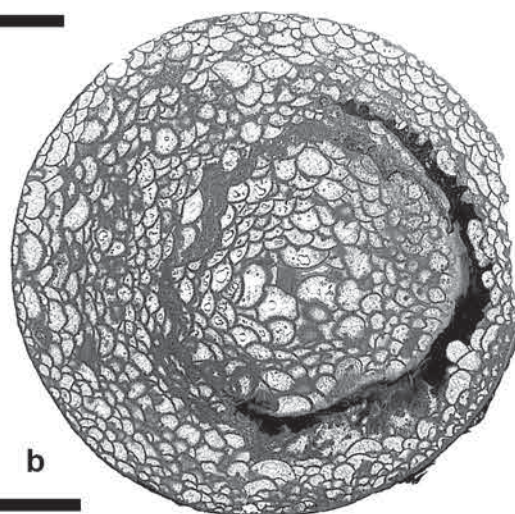
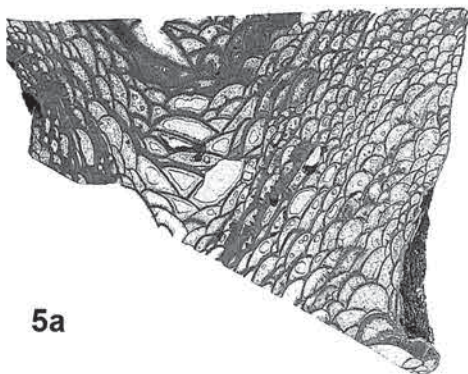
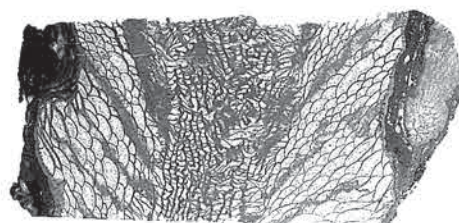
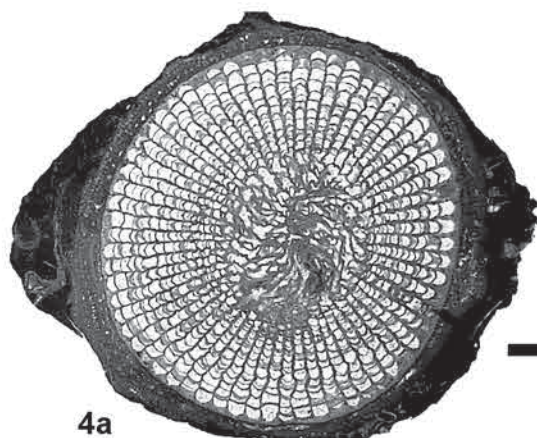
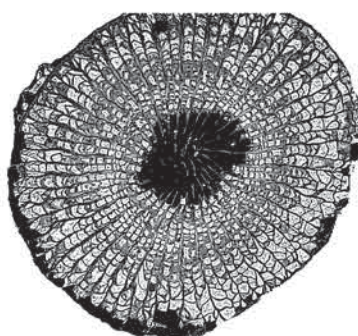
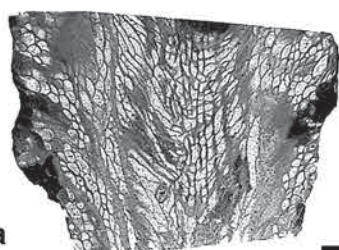
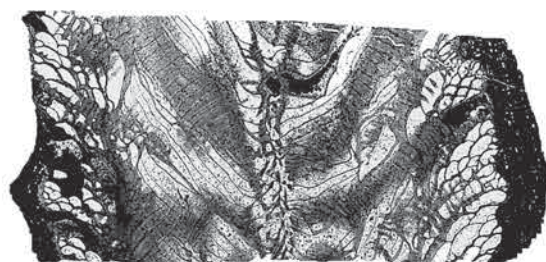
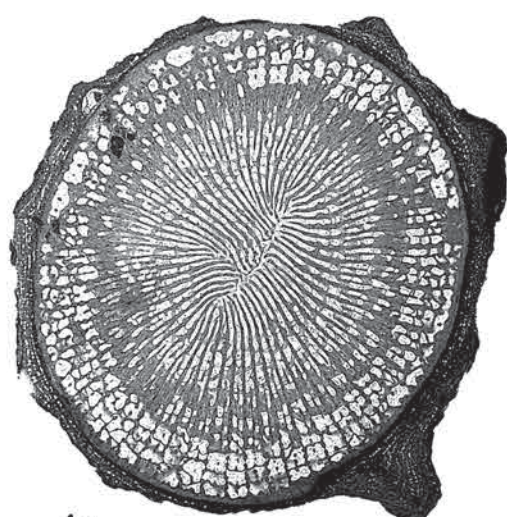
Paläozoische Korallen waren in den verschiedensten karbonatischen Faziesbereichen verbreitet, aber auch in Mergeln und Siltsteinen vertreten. In feinkörnigen, rein siliziklastischen Milieus sind sie seltener anzutreffen. Die überwiegende Mehrzahl lebte, in fortgeschrittenen Wachstumsstadien, frei liegend auf Weichsubstraten. Am häufigsten siedelten paläozoische Korallen in warmen Flachwassermilieus auch wenn sie mit dem weitgehenden Fehlen von Anheftungsmöglichkeiten keine dominanten Bestandteile von hochenergetischen Habitaten waren. Am erfolgreichsten waren sie in Schelf-Biostromen und -Biohermen. Paläozoische Korallen lebten im allgemeinen unter normalmarinen, gut durchlüfteten Bedingungen, einige Taxa tolerierten allerdings auch restriktive Verhältnisse wie z.B. reduzierte Sauerstoffgehalte und/oder erhöhte Salinitäten in lagunären Arealen oder Rückriffzonen. Eine kleine Gruppe von morphologisch distinkten Formen wird als typische Tiefwasserfauna interpretiert in dysaeroben und dysphotischen Environments. Sedimentation spielt eine sehr wichtige Rolle bei der Differenzierung und Zusammensetzung devonischer Riffgemeinschaften, wie intraspezifische Anpassungen (u.a. variierende Wachstumsraten) an erhöhte Hintergrundsedimentation zeigen (Scrutton 1998).

Tafel 2: Solitäre Rugosa aus der Dreimühlen-Formation (Binz-Horizont) im Steinbruch „Meerbüsch“ bei Kerpen (Hillesheimer Mulde).

(1) *Glossophyllum* sp. aff. *ceratites* (Goldfuss, 1826), a: Querschnitt, b: Längsschnitt, SNSB-BSPG 2016 XVII 5; (2) *Dohmophyllum helianthoides* (Goldfuss, 1826), Querschnitt, SNSB-BSPG 2016 XVII 6; (3) *Aristophyllum*? sp., SNSB-BSPG 2016 XVII 7; (4) *Mesophyllum* (*Mesophyllum*) *maximum laeve* (Schulz, 1883), a: Querschnitt, b: Längsschnitt, SNSB-BSPG 2016 XVII 8; (5) *Mesophyllum* (*Cystiphyllodes*) *secundum pseudoseptatum* (Schulz, 1883), a: Querschnitt, b: Längsschnitt, SNSB-BSPG 2016 XVII 9. Maßstäbe: 1 cm.

Tafel 3 (Seite 122): Solitäre Rugosa aus der Dreimühlen-Formation (Binz-Horizont) im Steinbruch „Meerbüsch“ bei Kerpen (Hillesheimer Mulde). (1) *Stringophyllum acanthicum* (Frech, 1885), a: Querschnitt, b: Längsschnitt, SNSB-BSPG 2016 XVII 10; (2) *Mesophyllum* (*Cystiphyllodes*) cf. *antilibatum* (Quenstedt, 1879), a: Querschnitt, b: Längsschnitt, SNSB-BSPG 2016 XVII 11; (3) *Acanthophyllum concavum* (Walther, 1928), a: Längsschnitt, b: Querschnitt, SNSB-BSPG 2016 XVII 12; (4) *Dohmophyllum difficile* (Wedekind, 1925), a: Querschnitt, b: Längsschnitt, SNSB-BSPG 2016 XVII 13; (5) *Mesophyllum* (*Cystiphyllodes*) *secundum secundum* (Goldfuss, 1826), a: Längsschnitt, b: Querschnitt, SNSB-BSPG 2016 XVII 14. Maßstäbe: 1 cm





Gini-Simpson-Index:	$c = 1 - \sum (p_i)^2$
Shannon-Index:	$H' = \sum p_i * \ln p_i$
Evenness:	$H'/\ln S$

Abbildung 5: Diversitätsindizes; p_i = relativer Anteil der Art i , S = Artenzahl (vgl. Hill 1973, Cody & Diamond 1975, Dodd & Stanton 1981, Etter 1994, Heip et al. 1998, Boenigk & Wodniok 2014, Begon et al. 2017).

Tabelle 2: Zusammensetzung der *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation mit Häufigkeiten der einzelnen Taxa und Berechnungen der Diversitätsindizes. p = relativer Anteil der Art.

Taxon	p	p^2	$\ln(p)$	$p \times \ln(p)$
Rugosa				
<i>Acanthophyllum concavum</i>	0,03 (3 %)	0,0009	-3,51	-0,11
<i>Aristophyllum?</i> sp.	0,005 (0,5 %)	0,000025	-5,30	-0,026
<i>Calceola sandalina</i>	0,02 (2 %)	0,0004	-3,91	-0,078
<i>Disphyllum caespitosum</i>	0,04 (4 %)	0,0016	-3,22	-0,129
<i>Dohmophyllum helianthoides</i>	0,01 (1 %)	0,0001	-4,61	-0,046
<i>Dohmophyllum</i> sp.	0,01 (1 %)	0,0001	-4,61	-0,046
<i>Glossophyllum</i> aff. <i>ceratites</i>	0,06 (6 %)	0,0036	-2,81	-0,169
<i>Grypophyllum</i> sp.	0,01 (1 %)	0,0001	-4,61	-0,046
<i>Mesophyllum</i> (C.) cf. <i>antilibatum</i>	0,01 (1 %)	0,0001	-4,61	-0,046
<i>Mesophyllum</i> (C.) <i>macrocystis macrocystis</i>	0,01 (1 %)	0,0001	-4,61	-0,046
<i>Mesophyllum</i> (C.) <i>secundum conistructum</i>	0,01 (1 %)	0,0001	-4,61	-0,046
<i>Mesophyllum</i> (C.) <i>secundum pseudoseptatum</i>	0,25 (25 %)	0,0625	-1,39	-0,347
<i>Mesophyllum</i> (M.) <i>maximum laeve</i>	0,05 (5 %)	0,0025	-3,00	-0,15
<i>Mesophyllum</i> (C.) <i>secundum secundum</i>	0,01 (1 %)	0,0001	-4,61	-0,046
<i>Stringophyllum acanthicum</i>	0,02 (2 %)	0,0004	-3,91	-0,078
<i>Thamnophyllum caespitosum</i>	0,005 (0,5 %)	0,000025	-5,30	-0,026
Tabulata				
<i>Alveolites</i> cf. <i>suborbicularis</i>	0,04 (4 %)	0,0016	-3,22	-0,129
Alveolitidae, indet.	0,11 (11%)	0,0121	-2,21	-0,243
<i>Aulopora serpens serpens</i>	0,06 (6 %)	0,0036	-2,81	-0,169
<i>Aulopora serpens minor</i>	0,04 (4 %)	0,0016	-3,22	-0,129
<i>Aulopora</i> cf. <i>parva</i>	0,01 (1 %)	0,0001	-4,61	-0,046
<i>Aulopora</i> cf. <i>liniformis</i>	0,005 (0,5 %)	0,000025	-5,30	-0,026
<i>Favosites goldfussi</i>	0,05 (5 %)	0,0025	-3,00	-0,15
<i>Heliolites porosus</i>	0,01 (1 %)	0,0001	-4,61	-0,046
<i>Mastopora compacta</i>	0,0025 (0,25 %)	0,000006	-5,99	-0,015
<i>Thamnopora cervicornis</i>	0,02 (2 %)	0,0004	-3,91	-0,078
<i>Thamnopora nicholsoni</i>	0,01 (1 %)	0,0001	-4,61	-0,046
<i>Thamnopora</i> sp.	0,02 (2 %)	0,0004	-3,91	-0,078
Stromatoporen				
<i>Actinostroma</i> cf. <i>papillosum</i>	0,02 (2 %)	0,0004	-3,91	-0,078
<i>Actinostroma</i> sp.	0,01 (1 %)	0,0001	-4,61	-0,046
? <i>Dendrostroma</i> sp.	0,01 (1 %)	0,0001	-4,61	-0,046
Brachiopoden				
<i>Spinatrypina</i> cf. <i>soetenica</i>	0,01 (1 %)	0,0001	-4,61	-0,046
<i>Spinatrypina</i> cf. <i>girzenensis</i>	0,01 (1 %)	0,0001	-4,61	-0,046
<i>Athyris</i> sp.	0,005 (0,5 %)	0,000025	-5,30	-0,026
<i>Uncinulus</i> (Kransia?) aff. <i>implexus</i>	0,0025 (0,25 %)	0,000006	-5,99	-0,015
Spiriferide Brachiopoden indet.	0,005 (0,5 %)	0,000025	-5,30	-0,026
Summe	1 (100%)	0,096	-	-2,92
Diversitätsindizes	Gini-Simpson (1 - 0,096): 0,9			Shannon: 2,92

4.1 Rugose Korallen

Unter den rugosen Korallen dominieren eindeutig solitäre Formen mit zumeist gebogen-hornförmigen (ceratoid, trochoid) oder zylindrischen Formen. Die Polypare, je nach Art und Wuchstyp, erreichen Längen von wenigen Zentimetern bis ca. 40 cm (ein *Acanthophyllum*-Exemplar). Sie zeigen vielfach Einschnürungen und deutliche Anzeichen der Umorientierung während des Wachstums. Teilweise sind in Verbindung mit Einschnürungen (Verjüngungen) Umorientierungen von bis zu 90° zu beobachten (Abb. 6). Teilweise ist gar ein Trend zu scolecoiden Morphologien festzustellen. Diese Phänomene deuten auf z.T. plötzliche Änderungen der Lage und auf temporäre Änderungen der Milieubedingungen hin (Neumann 1988; Scrutton 1998; Young 1999a, b; Zaton et al. 2015). Das Substrat war offensichtlich durch eine nur geringe Festigkeit gekennzeichnet, die ein stabiles Siedeln auf dem Untergrund kaum ermöglichten. Des Öfteren sind die solitären Polypare in eine Richtung gebogen, was darauf hindeutet, dass sie sich unter dem eigenen Gewicht während des Wachstums gravitativ zu einer Seite neigten (ev. auch unter dem Einfluß von Strömungen). Zum Teil erreichten die Korallen eine Stabilisierung dadurch, dass sie zumindest mit der Basis im Sediment vergraben waren, worauf die oft geringe biogene Inkrustation der Polypare hinweist. Hubbard (1970) schätzt, dass maximal 1/3 des Koralliten exponiert über das Substrat ragte. Interessanterweise sind die Korallen dennoch niemals in Lebendstellung erhalten, was den Einfluß von stärkeren Wasserströmungen plausibel macht, womöglich in Verbindung mit gelegentlichen Stürmen (Scrutton 1998). Teilweise wurden auf Schichtflächen auch eingeregeltere große zylindrische Koralliten beschrieben. Vergleichsweise lange Perioden mit ruhigen stabilen Bedingungen für das semiinfaunale Wachstum der Korallen wurden hier offenbar von starken Sturmereignissen unterbrochen, die zur Freispülung und Ablagerung/Einregelung der Koralliten führten (Goodger et al. 1984). Einseitige Inkrustationen auf den Flanken der solitären Rugosa durch Bryozoen und/oder auloporiden Tabulaten machen solche Szenarien auch für die *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation in „Meerbüsch“ wahrscheinlich (Abb. 6).

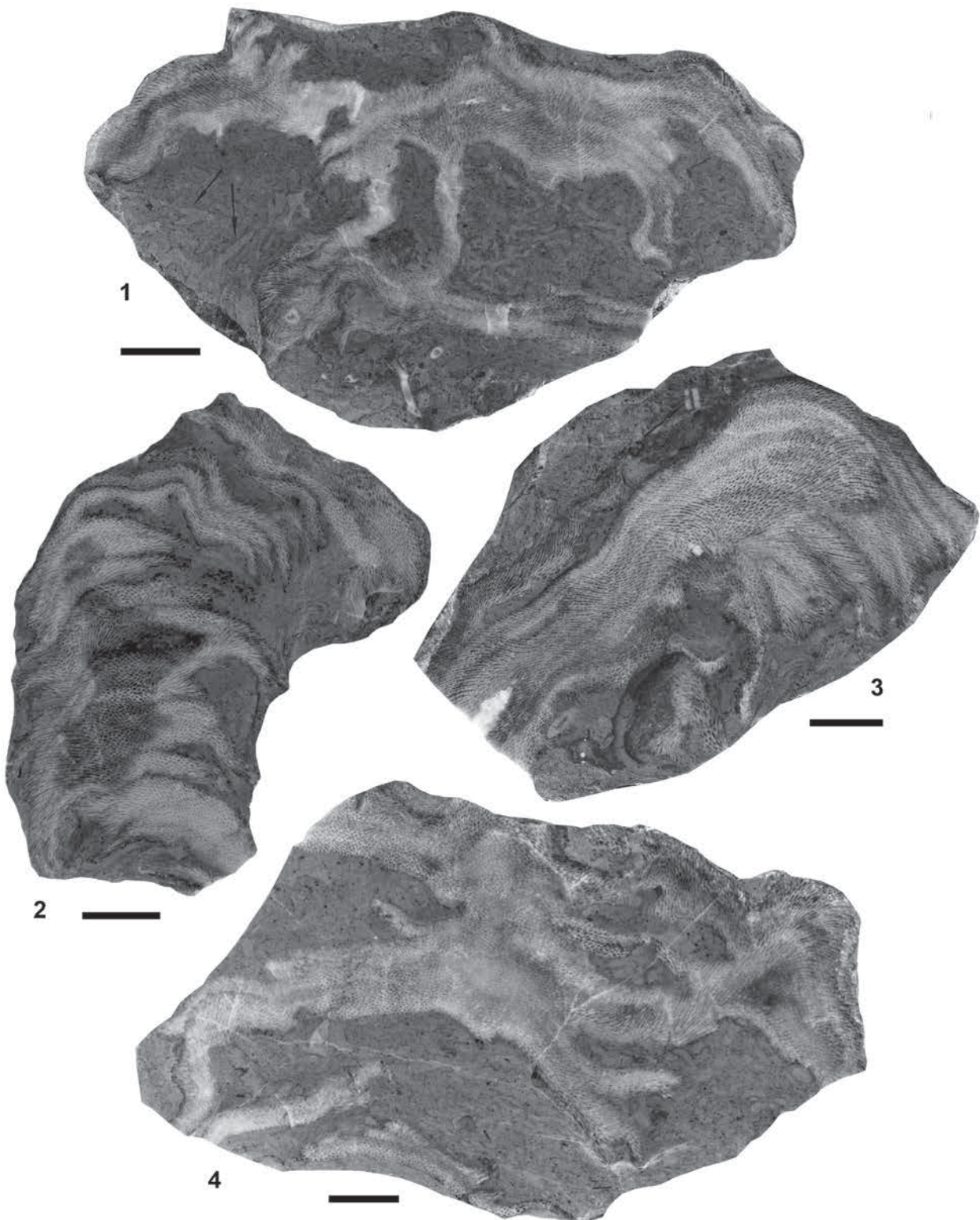
Die Einschnürungen könnten auf Wachstumsunterbrechungen in Folge von evtl. saisonal bzw. episodisch erhöhten Sedimentationsraten hindeuten. An einigen Exemplaren der solitären Formen lassen sich, v.a. an den Spitzen, Tendenzen zu Verankerungsstrukturen („Wurzeln“ oder „Schleppen“, vgl. Birenheide 1962a) erkennen. Im Regelfall sind diese, leider meist stark erodierten Auswüchse nur einseitig ausgebildet. Sie deuten auf das Bestreben der Polypare, sich entweder im weichen Sediment zu verankern (vgl. Neumann 1988) oder auch flächig bzw. mit mehreren Haltepunkten an entsprechenden Hartsubstraten anzuheften (vgl. Birenheide 1962a).



Abbildung 6: großes Exemplar der rugosen Einzelkoralle *Acanthophyllum* sp. mit markanten Wachstumsunterbrechungen und Reorientierungen. Der intensive Bewuchs mit z.B. auloporiden Korallen und tabularen Stromatoporen zeigt sich nur auf einer Seite des Koralliten. SNSB-BSPG 2001 I 6, Gesamtlänge: ca. 40 cm.

Auch die nicht seltenen calceoloiden Korallen (v.a. *Calceolola sandalina*) sind regelmäßig in mergeligen, sedimentbelasteten Milieus zu finden (vgl. Schemm-Gregory & Jansen 2007; Jakubowicz et al. 2015). Gudo (2001) vergleicht ihre flache Unterseite mit einer Art Schneeschuh, der ein Einsinken im weichen Substrat verhinderte. Gudo (2002) nimmt darüber hinaus an, dass *Calceolola sandalina* durch das Öffnen und Schließen des Operculums in der Lage war, sich von Sediment zu befreien. Eine Annahme, die auch von Galle & Ficner (2004) geteilt wird, wobei angenommen wird, dass sich hierdurch der Schwerpunkt des Koralliten verlagerte und damit eine Art Schaukelbewegung einherging, die auflagerndes Sediment entfernte. Das Schneeschuhprinzip wird auch für andere solitäre Formen postuliert, die durch breite Kelchflanken und relativ flache Morphologien auffallen, wie z.B. das in der vorliegenden Assoziation vorkommende *Dohmophyllum helianthoides* (vgl. Scrutton 1998).

Auffällig ist das sehr häufige Auftreten von cystimorphen solitären Rugosa (*Mesophyllum*-Arten). Ihre Kelche werden nahezu völlig (v.a. adulte Exemplare) von blasenförmigen Dissepimenten ausgefüllt. Dissepimente stützen den Korallenpolypen und vergrößern die Fläche auf der Tentakel bzw. Cilien ansetzen können, was wiederum vermutlich die Fähigkeit zum Einfangen von partikulärer Nahrung als auch die Selbstreinigungsfunktion (Entledigung von sich ablagernden Sedimentpartikeln) steigerte (Sorauf 2003, 2007; Berkowski 2012). Die cystimorphen Korallen-taxa waren wegen ihrer ungleichmäßigen und größtenteils rudimentären Septenentwicklung nicht sehr fest mit ihrem Skelett verbunden und konnten so durch Eigenbewegungen dessen Wuchsform stark beeinflussen. Dies geht vermutlich mit einer guten Anpassungsfähigkeit bei sich ändernden Umweltbedingungen einher (Birenheide 1964).



Tafel 4: (1) – (4) *Alveolites* cf. *suborbicularis* Lamarck 1801, irreguläres Wachstum mit fladigen, pilzförmigen und knolligen Kolonien (mit Übergängen); bereichsweise „ausgefrante“ Kolonieränder deuten auf episodischen Sedimenteintrag und subsequentes Überwachsen des Sediments; das mikritische Sediment weist regelmäßig Bioturbationsspuren auf (Pfeile). **(1)** SNSB-BSPG 2016 XVII 15, **(2)** SNSB-BSPG 2016 XVII 16, **(3)** SNSB-BSPG 2016 XVII 17, **(4)** SNSB-BSPG 2016 XVII 18, Maßstäbe: 1 cm.

Die phaceloiden Koloniekorallen mit einer Stockgröße von ca. 20–30 cm sind ebenfalls häufig nicht in Lebendstellung überliefert, z.T. stecken sie um 180°

verdreht auf dem Kopf stehend im Sediment - vermutlich bedingt durch die Einwirkung seltener, aber starker Sturmereignisse. Die ästigen *Disphyllum*

und *Thamnophyllum*-Stöcke treten typischerweise in mergelbetonten bzw. sedimentbelasteten Arealen auf. Das i.w. axiale bzw. mediale Wachstum im Sinne von Scrutton (1998) war insbesondere in derartigen Milieus von Vorteil.

4.2 Tabulate Korallen

Unter den tabulaten sind es vor allem die alveolitiden Korallen, die durch eine sehr große, z.T. intraspezifische Morphovariabilität auffallen und somit eine starke Anpassungsfähigkeit an sich ändernde Umweltsituationen zeigen (vgl. Lecompte 1970). Alveolitide Korallen zeichneten sich in der Regel durch eine periphere Wachstumsstrategie aus (Scrutton 1998), was auch für die fladigen, z.T. sehr unregulären, z.T. brotlaibförmigen Morphologien von *Alveolites* und *Platyaxum* im vorliegenden Material gilt. Die v.a. periphere Ausbreitung der Kolonien ist von Vorteil bei der Ansiedlung auf relativ lockeren bzw. inkonsistenten Substraten („Schneeschuhrinzip“) sowie in Milieus mit limitierter Durchlichtung (die Existenz von Photosymbionten vorausgesetzt) bzw. vorwiegend vertikaler Nahrungszufuhr. Die periphere Wachstumsstrategie erlaubte es den alveolitiden Korallen letztendlich auch auf episodische Sedimentbedeckung und das partielle Absterben der Kolonien mit der raschen lateralen Ausbildung neuer Koralliten bzw. dem seitlichen Überwachsen der Sedimentoberfläche zu reagieren (vgl. Scrutton 1998, s. Tafel 4). Die Wuchstypen der alveolitiden Korallen deuten teilweise auf eine Inkrustation des Sediments hin. Offensichtlich wurden immer wieder teilweise von Sediment verschüttete Bereiche von lateral freiliegenden Korallenoberflächen seitlich überkrustet bzw. überwachsen, was letztendlich zu den unregulären Gesamtmorphologien führt. Einige alveolitide und favositide Korallen (*Alveolites* cf. *suborbicularis*, *Favosites goldfussi*) zeigen getreppte Kolonieränder („ragged margins“), die eine Anpassung an rhythmisch (?saisonal) variierende Sedimentationsraten anzeigen (vgl. Kershaw & Riding 1978; James & Bourque 1992; May 1993; Kershaw 1998; Scrutton 1998; Ernst et al. 2012; Tafel 4, Abb. 7).

Die *Favosites*-Kolonien zeigen insgesamt massive, kugelige, teils brotlaibförmige Morphotypen (Größe/Durchmesser bis 25 cm) mit gelegentlichen, partiellen Wachstumsunterbrechungen und leichten Reorientierungen (Abb. 7). Diese Wuchsform von *Favosites* war typisch für Stillwasserzonen (Lecompte 1970) und scheint insbesondere in weniger idealen Habitaten, u.a. auch in sedimentbelasteten Milieus entwickelt gewesen zu sein, wie z.B. vergleichende Studien an favositiden Korallen aus dem Mittelde von der USA (New York State) zeigen (vgl. Pandolfi 1984; Hubmann 1997). Favositide Tabulata lagen mehr oder weniger frei auf dem Meeresboden, sie waren in der Regel nicht in der Lage das Substrat zu inkrustieren. Favositide und alveolitide Tabulata sind bekannt für ihr regelmäßiges Auftreten in sediment-



Abbildung 7: Kolonie von *Favosites goldfussi* (d'Orbigny) mit episodisch-wulstartigen Wachstumszonen („getreppte“ Kolonieränder), SNSB-BSPG 2016 XVII 1. Durchmesser der Kolonie: 20 cm.

belasteten Milieus, *Favosites* trat z.T. auch in rein siliziklastischen Habitaten auf. Ihre kleinkelchigen, hoch integrierten Kolonien waren generell empfindlicher gegenüber Sedimenteintrag bzw. Sedimentbedeckung. Der hohe Integrationsgrad sowie die große Morphovariabilität ermöglichten allerdings gutes regeneratives Wachstum nach partieller Sedimentbedeckung und ein besseres Selbstreinigungsvermögen der kleinen, über Poren miteinander kommunizierenden Kelche (Hubmann 1996, 1997; Scrutton 1998). Nach Lecompte (1970) vertrug die Gattung *Favosites* den höchsten Schlammeintrag unter den tabulaten Korallen. Unter ihnen wiesen die favositiden Korallen auch die größten Wachstumsraten auf (5–18 mm/Jahr), was ebenfalls von Vorteil in sedimentgestressten Biotopen war (vgl. Scrutton 1998). Erhöhte Sedimentationsraten, z.T. auch in Verbindung mit siliziklastischem Eintrag, wurden auch von ästig-ramosen und dendroiden Formen mit medialer Wachstumsstrategie besser toleriert. Das Vertikalwachstum war gegenüber dem Horizontalwachstum erhöht und das eher enge abgerundete Profil der Korallenäste verhinderte ein Absetzen von Sediment auf der Oberfläche (vgl. Scrutton 1998; Stadelmaier et al. 2005). Die in der *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation vorkommenden *Thamnoporen* waren obligate mediale Wachstumsstrategen.

Auloporidae Korallen mit ihrer obligat peripheren Wachstumsstrategie (vgl. Scrutton 1998) siedelten i.d.R. als Epöken auf anderen tabulaten und rugosen Korallen. Allerdings können Auloporen in „Meerbüsch“ auch in Form von kleineren Bafflestone-Arealen in schlammiger Grundmasse auftreten, was auf die Fähigkeit einer Weichbodenbesiedlung hindeutet (vgl. May 1988).

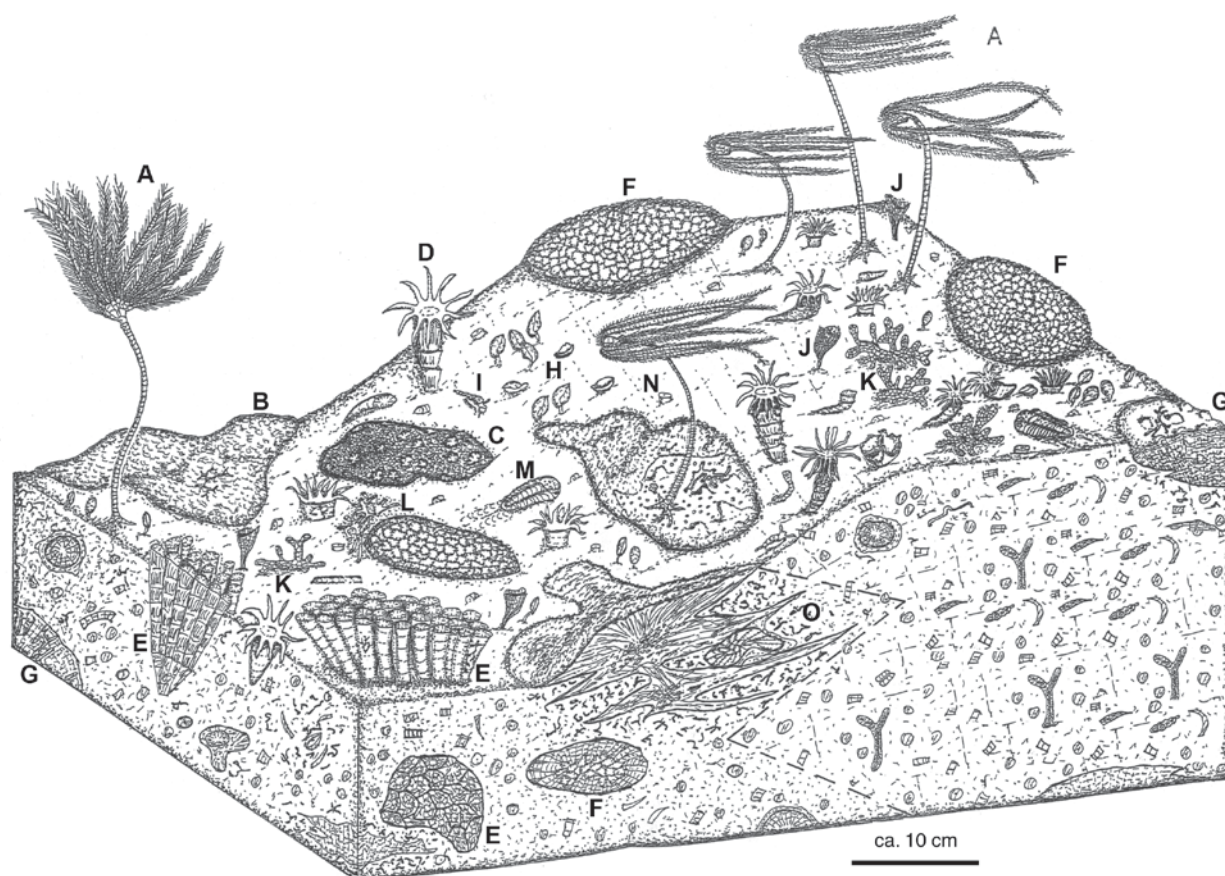


Abbildung 8: Lebensbild (Rekonstruktion) der *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation. A = Krinoiden, B = *Alveolites* cf. *suborbicularis*, C = *Heliolites porosus*, D = solitäre Rugosa, E = koloniale Rugosa, F = *Favosites goldfussi*, G = Stromatoporen, H = Brachiopoden, I = Gastropoden, J = *Fenestella* sp., K = thamnoporide Tabulata, L = Auloporide Tabulata, M = Trilobiten, N = Krinoidenreste, O = Bioturbation.

5. Modellhafte Rekonstruktion des Ablagerungsraums der *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation

Die o.g. sedimentologischen und faunistischen Kriterien belegen einen niederenergetischen, siliziklastisch beeinflussten schlammigen Siedlungsraum der *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation. Das Fehlen von welleninduzierten Sedimentstrukturen deutet auf ein Wachstum der Korallen unterhalb der normalen Wellenbasis, vermutlich im Bereich der Sturmwellenbasis hin. Die *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation lässt sich gut in das von Lecompte (1958) und Klovan (1964) entwickelte bathymetrische Zonierungsmodell oberdevonischer Riffgemeinschaften einhängen. Hier kennzeichnen v.a. alveolitide und thamnoporide Tabulata sowie phaceloide Rugosa eine Ruhigwasserzone deutlich unterhalb der Wellenbasis. Zusammen mit den in „Meerbusch“ vorkommenden, v.a. tabularen Stromatoporen ergibt sich für die *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation das Bild einer Lebensgemeinschaft, die in moderater Wassertiefe gerade noch im Einflussbereich von Sturmwellen existierte. In Anlehnung an die von Embry & Klovan (1972), auf der Basis des Zonierungsmodells von Lecompte (1958) und Klovan (1964),

ermittelten absoluten Wassertiefen, erscheint eine Tiefe von ungefähr 20 m wahrscheinlich. In dieses Bild passt auch das Vorkommen der octactinelliden Schwämme (*Astraeospongia* sp.). Sie waren an Weichböden in mergeligen Stillwasserzonen in der Nachbarschaft von Riffen gebunden und dienten offenbar auch als Untergrund für vagiles und sessiles Benthos (Rietschel 1968). Nicht zuletzt weisen auch die häufigen Cyanobakterien (*Girvanella*-Lumps und -Mikroonkoide) und andere Mikroorganismen (*Thaumaporella*? aff. *malevkensis*) auf eine zumindest zeitweise gute Durchlichtung in nur mäßiger Wassertiefe hin (vgl. Racki & Sobon-Podgorska 1993; Schlagintweit et al. 2013).

Bezüglich der bathymetrischen Einstufung der *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation fallen auch gewisse Übereinstimmungen mit mergeligen Korallenkalken des Grünwiese-Members (Ihmert-Formation) aus dem obersten Eifelium des rechtsrheinischen Schiefergebirges (NW-Sauerland) auf. Die ebenfalls teilweise von alveolitiden Tabulata und solitären Rugosa (v.a. *Mesophyllum*) dominierten Biostrome werden zwischen der Schönwetter- und der Sturmwellenbasis angesiedelt (May 1992, 1993).

Vergleicht man die fazielle Situation der *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation mit den von Struve

(1963) beschriebenen Riffzonen im Eifeler Devon, so zeigen sich gewisse Parallelen sowohl zum „Rasenriff“ (phaceloide und solitäre Rugosa, knollige Tabulata, viele Krinoiden) als auch zum „Rübenriff“ (häufig solitäre Rugosa). Sowohl die vielen Alveolitiden als auch die Häufigkeit der Mesophyllen mit tiefen Trichterkerlchen (u.a. *Mesophyllum* (C.) *secundum pseudoseptatum*) deuten allerdings auf größere Übereinstimmungen mit dem auch bathymetrisch flacheren „Rasenriff“ hin (vgl. Birenheide 1962b).

Die bioklastreichen, teils schlammgestützten Karbonateinschaltungen stellen eventuell distale Ausläufer von Tempestiten dar (vgl. Aigner 1982). Möglich ist auch, dass bodenberührende Wellen während seltener starker Sturmereignisse die fleckenhaft siedelnden Organismen mobilisierten und sie in direkter Nachbarschaft wieder als Schuttfahnen bzw. -inseln resedimentiert wurden. Letztlich spielt wohl auch die Vorort-Anreicherung von Hartteilen abgestorbener Riffbildner und -bewohner eine Rolle bei der Akkumulation von Bioklasten. Die schuttreichen Bereiche boten wiederum gute Voraussetzungen (Hartsubstrate) für die Wiederbesiedelung. Das Spektrum der Bioklasten in den Schuttkalkbänken und -linsen ist mehr oder weniger identisch mit dem Organismenspektrum innerhalb der Kalkmergel. Exotische Elemente, die einen Import aus benachbarten Ablagerungsräumen (z.B. Stromatoporen-reiche Riffkörper eines seichteren Environments), z.B. während Stürmen, anzeigen würden, fehlen.

Im direkten Umfeld dieser sich topographisch von der Umgebung leicht abhebenden Karbonatsande bzw. in schlamm/mergel-dominierten Arealen siedelten v.a. die solitären und phaceloiden Rugosa sowie die fladig-massiv wachsenden alveolitiden Tabulata. Die wenigen Stromatoporen und *Favosites goldfussi* zeigen eine gewisse Siedlungspräferenz für die sand-dominierten Bereiche (Abb. 8). Die Stromatoporen bedienten sich auch nicht selten der rugosen Einzelkorallen als geeignete Siedlungsfläche (Tafel 3, Abb. 6).

Der Lebensraum der *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation war auch geprägt von episodisch erhöhten Sedimentationsraten wie morphologische Anpassungen von rugosen und tabulaten Korallen zeigen (z.B. „getreppte“ Kolonieränder bei den Tabulata, s.o.). Die häufigen Krinoidenreste sowie die Begleitfauna mit Brachiopoden, Bryozoen und Trilobiten zeigen mesotrophe Bedingungen an, ev. gekoppelt mit dem terrigenen Toneintrag (vgl. Ernst et al. 2012).

Die vergleichsweise hohe Diversität der *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation steht zunächst im Widerspruch zu den eher ungünstigen (erhöhte, ev. saisonal schwankende Ton-Hintergrundsedimentationsraten), teils instabilen (Substratbeschaffenheit, episodische Schüttungen von bioklastischem Material) Umweltbedingungen. Diese Stressfaktoren bzw. instabilen Verhältnisse können die Entwicklung einer

höher diversen Faunen-Assoziation unterbinden, wie Beispiele nicht nur aus dem Paläozoikum, sondern auch aus dem Mesozoikum zeigen (u.a. Stadelmaier et al. 2005; Leinfelder et al. 2002). Episodische Störungen bzw. instabile Umweltbedingungen können allerdings bis zu einem gewissen Grad die Diversität einer Lebensgemeinschaft erhöhen. Eine intermediäre Störungsrate kann dazu führen, dass sich eine artenreichere Gemeinschaft etabliert. Unter stabilen, ungestörten Verhältnissen ist die Artenzahl mitunter reduziert, v.a. durch kompetitive Verdrängung bestimmter Arten. Letztere ist bei eher instabilen Verhältnissen mit gelegentlichen Störungen unterdrückt und erlaubt insgesamt die Ansiedlung einer artenreicheren Vergesellschaftung. Die im untersuchten Teilprofil des Binz-Horizontes in der Dreimühlen-Formation sich widerspiegelnden instabilen Umweltbedingungen unter Berücksichtigung der recht hohen Artenzahl und Diversität korrespondieren gut mit biologischen Ungleichgewichtsmodellen wie der Hypothese der mittleren Störungshäufigkeit („Intermediate Disturbance Hypothesis“, vgl. Connell 1978; Wilkinson 1999; Begon et al. 2017). Darüber hinaus ist anzumerken, dass im Devon sowohl Tabulata als auch Rugosa generell die höchsten Diversitäten im gesamten Paläozoikum erreichen, was sich natürlich auch insgesamt in den entsprechenden rezenten Lebensgemeinschaften niederschlagen mag (Scrutton 1998).

6. Schlussfolgerungen

Die basalen Bereiche der Dreimühlen-Formation (Binz-Horizont) im Steinbruch „Meerbüsch“ bei Kerpen, Eifel, bestehen im wesentlichen aus Kalkmergeln mit linsenförmigen Einschaltungen von Korallen-Krinoiden-Bioklast-Kalken (wackestones/floatstones/rudstones).

Die Fauna des Binz-Horizontes setzt sich zusammen aus rugosen und tabulaten Korallen, Stromatoporen, Chaetetiden, Bryozoen, Brachiopoden, Trilobiten, Krinoiden und Kalkschwämmen. Mikroorganismen umfassen Ostrakoden, Cyanobakterien und diverse Mikroproblematika. Insgesamt konnten min. 63 Arten nachgewiesen werden (einige Gruppen teilweise nur auf Familien- oder Ordnungsebene bestimmbar; z.B. Alveolitidae, Spiriferida).

Im höheren Teil der Abfolge konnte auf der Grundlage einer semiquantitativen Faunenanalyse eine mergelige *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation identifiziert werden. Sie setzt sich i.w. zusammen aus solitären Rugosa (v.a. cystimorphe Formen), tabulaten Korallen (alveolitide, thamnoporide, favositide und auloporide), phaceloiden Rugosa, Stromatoporen und Brachiopoden. Insgesamt wurden 36 Arten nachgewiesen (alveolitide Korallen teils nur auf Familienebene bestimmbar). Weitere Bestandteile der

Faunengemeinschaft sind Krinoiden und Bryozoen, die aufgrund ihres Fragmentierungsgrades und ihrer unvollständigen Erhaltung allerdings keinen Eingang in die Faunenanalyse fanden.

Die faziell-sedimentologischen Verhältnisse und die Zusammensetzung der *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation in Verbindung mit morphologischen Merkmalen bzw. morphologischen Anpassungen von rugosen und tabulaten Korallen erlauben die Rekonstruktion einer rezifalen Lebensgemeinschaft, die v.a. vom Substrat (instabile, kalkig-mergelige Weichböden mit lokalen biogenen Schuttanreicherungen) und episodisch schwankender feinklastischer Hintergrundsedimentation kontrolliert wird. Bathymetrisch kann die Assoziation in eine moderate Wassertiefe gerade noch im Einflussbereich von gelegentlichen starken Stürmen eingeordnet werden. Die Lebensgemeinschaft unterlag mehr oder weniger regelmäßigen Störungen, deren Häufigkeit bzw. Intensität allerdings ein moderates Maß nicht überstieg. In Anlehnung an biologische Ungleichgewichtsmodelle wie die Hypothese der mittleren Störungshäufigkeit kann dies als Erklärung für die vergleichsweise hohe Diversität der *Mesophyllum*-Alveolitidae-Assoziation dienen.

Danksagung

Die vorliegende Studie wurde im Rahmen des DFG-Forschungsprojektes: „Vergleichende paläoökologische Analyse und Dynamik rezifaler und nicht-rezifaler Benthosgemeinschaften aus dem Paläozoikum und dem Jura“ verfasst. Die Autoren danken der DFG für die bereitgestellten Mittel (Az: Le580/10). Ein besonderer Dank gilt Prof. Dr. K. Oekentorp (Münster) für die Hilfe bei der Bestimmung der tabulaten Korallen und Manuela Schellenberger (BSPG München) für die Anfertigung einiger Fotografien. Andreas May (Unna) sei für die kritische und konstruktive Durchsicht des Manuskripts gedankt. Diese Arbeit ist unserem Kollegen und Freund Winfried Werner gewidmet, in Dankbarkeit für viele schöne Jahre der fruchtbar-konstruktiven, kollegialen Zusammenarbeit in wissenschaftlichen Projekten und im Sammlungs- und Öffentlichkeitsbereich.

7. Literatur

- Aigner T. 1982. Calcareous tempestites: storm-dominated stratification, Upper Muschelkalk limestone (Middle Trias, SW Germany). In: G Einsele, A Seilacher (Eds), *Cyclic and Event Stratification*. Berlin, Heidelberg, New York, Springer-Verlag, 180–189.
- Begon M, Howarth RW, Townsend CR. 2017. *Ökologie*. 599 p. Berlin, Heidelberg (Springer Spektrum).
- Berkowski B. 2012. Life strategies and function of dissepiments in rugose coral *Cactatotoechus instabilis* from the Lower Devonian of Morocco. *Acta Palaeontologica Polonica* 57 (2), 391–400.
- Birenheide R. 1962a. Entwicklungs- und umweltbedingte Veränderungen bei den Korallen aus dem Eifeler Devon. *Natur und Museum* 92 (1), 21–28.
- Birenheide R. 1962b. Entwicklungs- und umweltbedingte Veränderungen bei den Korallen aus dem Eifeler Devon. *Natur und Museum* 92 (3), 87–125.
- Birenheide R. 1963. Standortwechsel von Korallen aus dem Eifelmeer. *Natur und Museum* 93 (10), 405–409.
- Birenheide R. 1964. Die ‚Cystimorpha‘ aus dem Eifeler Devon. *Abhandlungen der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft* 507, 1–120.
- Birenheide R. 1972. Ptenophyllidae (Rugosa) aus dem W-deutschen Mitteldevon. *Senckenbergiana lethaea* 53 (5), 405–437.
- Birenheide R. 1978. Rugose Korallen des Devon. In: K Krömmelbein (Ed), *Leitfossilien, begründet von Georg Gürich*, 2. Berlin-Stuttgart, Borntraeger, 1–265.
- Birenheide R. 1985. Chaetetida und tabulate Korallen des Devon. In: W Ziegler (Ed), *Leitfossilien, begründet von Georg Gürich*, 3. Berlin-Stuttgart, Borntraeger, 1–249.
- Birenheide R, Lütte BP. 1990. Rugose Korallen aus dem Mittel-Givetium (Mittel-Devon) des Rheinischen Schiefergebirges. *Senckenbergiana lethaea* 70 (1/3), 1–28.
- Boenigk J, Wodniok S. 2014. *Biodiversität und Erdgeschichte*. 401 p., Berlin (Springer).
- Bultynck P, Dreesen R, Groessens E, Struve W, Weddige K, Werner R, Ziegler W. 1988. Field Trip A (22–24 July 1988), Ardennes (Belgium) and Eifel Hills (Federal Republic of Germany). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 102, 7–85.
- Burchette TP. 1981. European Devonian reefs: a review of current concepts and models. In: DF Toomey (Ed), *European Fossil Reef Models*, SEPM Special Publication 30, 85–142.
- Cody ML, Diamond JM. 1975. *Ecology and evolution of communities*. Cambridge, Harvard University Press, 545 p.
- Connell JH. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199, 1302–1310.
- Dickfeldt L. 1969. *Stratigraphie und Fazies im Westteil der Söte-nicher Mulde (Devon/Eifel)*. Ph.D. Thesis, Johann Wolfgang Goethe Universität Frankfurt, Deutschland, 260 p.
- Dodd JR, Stanton RJ jr. 1981. *Paleoecology, concepts and applications*. New York, Wiley & Sons, 559 p.
- Embry AF, Klovan JE. 1972. Absolute water depth limits of Late Devonian paleoecological zones. *Geologische Rundschau* 61, 672–686.
- Ernst A, May A, Marks S. 2012. Bryozoans, corals and microfacies of Lower Eifelian (Middle Devonian) limestones at Kierspe, Germany. *Facies* 58, 727–758.
- Etter W. 1994. *Palökologie - eine methodische Einführung*. Basel, Birkhäuser-Verlag, 294 p.
- Faber P. 1980. Fazies-Gliederung und -Entwicklung im Mittel-Devon der Eifel (Rheinisches Schiefergebirge). *Mainzer geowissenschaftliche Mitteilungen* 8, 83–149.
- Faber P, Vogel K, Winter J. 1977. Beziehungen zwischen morphologischen Merkmalen der Brachiopoden und Fazies etc. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 154 (1), 21–60.
- Frech F. 1886. Die Cyathophylliden und Zaphrentiden des deutschen Mitteldevon, eingeleitet durch den Versuch einer Gliederung desselben. *Palaeontologische Abhandlungen* 3 (3), 115–234 (1–120).
- Fürsich FT, Aberhan M. 1990. Significance of time-averaging to palaeocommunity analysis. *Lethaia* 23, 143–152.
- Galle A, Ficner F. 2004. Middle Devonian *Calceola sandalina* (Linnaeus, 1771)(Anthozoa, Rugosa) from Moravia (Czech Republic): aspects of functional morphology, gerontic growth patterns, and epibionts. *Geodiversitas* 26 (1), 17–31.
- Glinski A. 1955. Cerioide Columnariidae (Tetracorallia) aus dem Eifelium der Eifel und des Bergischen Landes. *Senckenbergiana Lethaea* 36 (1/2), 73–114.
- Goldfuss GA. 1826–1833. *Petrefacta Germaniae*. Erster Theil. 12 nicht num. S. + 1–252.
- Goodger KB, Buglass A, Scrutton CT. 1984. Sequence of coralline faunas and depositional environments in the Middle Devonian Daddyhole limestone formation stratotype section, Torquay, Devon. *Proceedings of the Ussher Society* 6, 13–24.

- Gudo M. 2001. Konstruktion und Evolution und riffbildendes Potential rugoser Korallen. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 228, 289 pp.
- Gudo M. 2002. Structural-functional aspects in the evolution of operculate corals (Rugosa). *Palaeontology* 45 (4), 671–687.
- Heip CHR, Herman PMJ, Soetaert K. 1998. Indices of diversity and evenness. *Océanis* 24 (4), 61–87.
- Hill MO. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54 (2), 427–432.
- Hotz E, Kräusel W, Struve W. 1955. Die Eifel-Mulden von Hillesheim und Ahrdorf. In: K Krömmelbein, E Hotz, W Kräusel, W Struve (Eds), *Zur Geologie der Eifelkalkmulden*. Beihefte zum Geologischen Jahrbuch 17, 45–192.
- Hubbard JAEB. 1970. Sedimentological factors affecting the distribution and growth of Viséan caninoid corals in northwest Ireland. *Palaeontology* 13, 191–209.
- Hubmann B. 1996. Einige pathologische Befunde an favositiden und heliolitiden Korallen des Grazer Paläozoikums. *Mitteilungen der Abteilung für Geologie und Paläontologie am Landesmuseum Joanneum* 54, 113–135.
- Hubmann B. 1997. Reaktionen favositider Korallen auf Sedimentbelastung: Fallstudie aus dem Devon des Grazer Paläozoikums, Österreich. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie* 1996 (5/6), 415–421.
- Jakubowicz M, Berkowski B, López-Correa M, Jarochowska E, Joachimski M, Belka Z. 2015. Stable isotope signatures of Middle Palaeozoic ahermatoyic rugose corals - Deciphering secondary alteration, vital fractionation effects, and palaeoecological implications. *PLOS One* 10 (9), 1–29.
- James NP, Bourque P. 1992. Reefs and mounds. In: RG Walker, NP James (Eds), *Facies models. Response to sea level change*, Geological Association of Canada, Waterloo, 323–347.
- Johnson JG, Klapper G, Sandberg CA. 1985. Devonian eustatic fluctuations in Euramerica. *Geological Society of America Bulletin* 96, 567–587.
- Jux U. 1960. Die devonischen Riffe im Rheinischen Schiefergebirge. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 110, 186–256.
- Kasig W. 1997. Nutzung der devonischen Karbonatgesteine durch den Menschen (Naturbausteine, Kalk und Zement, Erze, Wasser). 67. Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft, Exkursionsführer, *Terra Nostra* 97/7, 63–85.
- Kershaw S. 1998. The applications of stromatoporeid paleobiology in paleoenvironmental analysis. *Palaeontology* 41, 509–544.
- Kershaw S, Riding R. 1978. Parameterization of stromatoporeid shape. *Lethaia* 11, 233–242.
- Kidwell SM. 1998. Time-averaging in the marine fossil record: an overview of strategies and uncertainties. *Geobios* 30 (7), 977–995.
- Kidwell SM, Bosence DWJ. 1991. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In: PA Allison, DEG Briggs (Eds), *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*. New York, Plenum Press, 115–209.
- Klovan JE. 1964. Facies analysis of Redwater reef complex, Alberta, Canada. *Bulletin Canadian Petroleum Geology* 12 (1), 1–100.
- Krebs W. 1971. Devonian reef limestones in the eastern Rhenish Schiefergebirge.- *Sedimentology of parts of Central Europe*, Guidebook, VIII. International Sedimentological Congress 1971, Heidelberg, 45–81.
- Krebs W. 1974. Devonian carbonate complexes of central Europe. In: LF Laporte (Ed), *Reefs in time and space*. SEPM Special Publications 18, 155–208.
- Lecompte M. 1958. Les récifs Palaeozoïque en Belgique. *Geologische Rundschau* 47 (1), 384–401.
- Lecompte M. 1970. Die Riffe im Devon der Ardennen und ihre Bildungsbedingungen. *Geologica et Palaeontologica* 4, 25–71.
- Leinfelder RR, Schmid DU, Nose M, Werner W. 2002. Jurassic reef patterns - The expression of a changing globe. *Society for Sedimentary Geology, Special Publication* 72, 465–520.
- Lütte BP. 1984. Rugose Korallen aus dem Mittel-Devon der Sötenicher Mulde (Rheinisches Schiefergebirge, Nordeifel). *Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie* 61, 175–243.
- Lütte BP. 1993. Rugose Korallen aus dem Grenzbereich Eifelium/Givetium in der Nord-Eifel. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 164, 103–108.
- Lütte BP, Oekentorp KI. 1988. Rugose Korallen aus der Cürten-Formation (Givetium) der Sötenicher Mulde (Rheinisches Schiefergebirge, Nord-Eifel). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 176 (2), 213–243.
- May A. 1988. Fossilführung und Paläökologie des lagunären Massenkalles (Devon) im Sauerland (Rheinisches Schiefergebirge). *Paläontologische Zeitschrift* 62 (3/4), 175–192.
- May A. 1992. Paleoeecology of upper Eifelian and lower Givetian coral limestones in the Northwestern Sauerland (Devonian, Rhenish Massif). *Facies* 26, 103–116.
- May A. 1993. Stratigraphie, Stromatoporen-Fauna und Paläökologie von Korallenkalen aus dem Ober-Eifelium und Unter-Givetium (Devon) des nordwestlichen Sauerlandes (Rheinisches Schiefergebirge). *Geologie und Paläontologie in Westfalen* 24, 3–93.
- Meyer W, Stets J. 1980. Zur Paläogeographie von Unter- und Mitteldevon im westlichen und zentralen Rheinischen Schiefergebirge. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* 131, 725–751.
- Neumann BE. 1988. Some life strategies of Early Paleozoic rugose corals. *Lethaia* 21, 97–114.
- Oncken O, Weber K. 1995. Structure of the Rhenohercynian fold belt. In: RD Dallmayer, W Franke, K Weber, K. (Eds.), *Pre-Permian Geology of Central and Eastern Europe*. Berlin, Heidelberg, Springer, 50–58.
- Oncken O, Won Winterfeld C, Dittmar U. 1999. Accretion of a rifted passive margin: The Late Paleozoic Rhenohercynian fold and thrust belt (Middle European Variscides). *Tectonics* 18 (1), 75–91.
- Pandolfi JM. 1984. Environmental influence on growth form in some massive tabulate corals from the Hamilton Group (Middle Devonian) of New York State. *Palaeontographica Americana* 54, 538–542.
- Racki G, Sobon-Podgorska J. 1993. Givetian and Frasnian calcareous microbios of the Holy Cross Mountains. *Acta Palaeontologica Polonica* 37 (2–4), 255–289.
- Richter R. 1914. Das Übergreifen der pelagischen Trilobitengattungen *Tropidocoryphe* und *Thysanopeltis* in das normale Rheinische Mitteldevon der Eifel (und Belgiens). *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 1914, 85–96.
- Richter R. 1916. Die Entstehung der abgerollten „Daleider Versteinerungen“ und das Alter ihrer Mutterschichten. *Jahrbuch der königlich-preußischen geologischen Landesanstalt* 37, 247–259.
- Richter R. 1942. Geschichte und Aufgabe des Wettendorfer Richtschnittes. *Senckenbergiana* 25, 357–361.
- Richter R. 1954. Die Priorität in der Stratigraphie und der Fall Koblenzium/Siegenium-/Emsium. *Senckenbergiana* 34, 327–338.
- Rietschel S. 1968. Die Octactinellida und ihnen verwandte paläozoische Kalkschwämme (Porifera, Calcarea). *Paläontologische Zeitschrift* 42, 13–32.
- Salerno C. 2008. Stromatoporen-Fauna, Fazies und Paläoökologie von Plattformkarbonaten aus dem Unter-Givetium der Eifel (Devon, Rheinisches Schiefergebirge). *Zitteliana* B27, 3–129.
- Schemm-Gregory M, Jansen U. 2007. Portrait eines Fossils: *Calceola sandalina*. *Natur und Museum* 137 (1/2), 24–25.
- Schlagintweit F, Hladil J, Nose M, Salerno C. 2013. Palaeozoic record of *Thaumatoporella* Pia, 1927 (incertae sedis). *Geologica Croatica* 66 (3), 155–182.
- Schlüter CL. 1889. Die Anthozoen des rheinischen Mitteldevon. *Abhandlungen zur geologischen Spezialkarte von Preußen und den Thüringischen Staaten* 8 (4), 1–207.
- Schröder S. 1995a. Die Korallenfauna des Kirchen-Berges (Freilingen-Formation) in der Blankenheimer Mulde (Rheinisches Schiefergebirge/Eifel). *Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie* 77, 373–421.
- Schröder S. 1995b. Rugose Korallen aus der Freilingen-Formation der Dollendorfer Mulde (Ober-Eifelium/Mitteldevon; Eifel, Rheinisches Schiefergebirge). *Senckenbergiana lethaea* 75 (1/2), 33–75.

- Schröder S. 1998. Rugose Korallen und Stratigraphie des oberen Eifelium und unteren Givetium der Dollendorfer Mulde/Eifel (Mitteldevon; Rheinisches Schiefergebirge/Eifel). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 208, 1–135.
- Schröder S, Salerno C. 2001. Korallenfauna und Fazies givetischer Kalksteinabfolgen (Cürten-/Dreimühlen-Formation) der Dollendorfer Mulde (Devon, Rheinisches Schiefergebirge/Eifel). *Senckenbergiana lethaea* 81, 111–133.
- Schulz E. 1883. Die Eifelkalkmulde von Hillesheim. Nebst einem paläontologischen Anhang. *Jahrbuch der königlich-preußischen geologischen Landesanstalt* (1882) 3, 158–250.
- Scrutton CT. 1998. The Palaeozoic corals, II: structure, variation and palaeoecology. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society* 52 (1), 1–57.
- Sorauf JE. 2003. Dissepiments, Presepiments and Marginaria in the Rugosa (Cnidaria, Anthozoa). *Berichte des Instituts für Geologie und Paläontologie der Karl-Franzens-Universität Graz* 7, p. 100.
- Sorauf JE. 2007. The function of dissepiments and marginaria in the Rugosa (Cnidaria, Zoantharia). In: B Hubmann, WE Piller (eds). *Fossil and Coral Sponges, Proceedings of the 9th International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera, Graz 2003. Austrian Academy of Sciences, Schriftenreihe der Erdwissenschaftlichen Kommissionen* 17, 11–29.
- Stadelmaier M, Nose M, May A, Salerno C, Schröder S, Leinfelder RR. 2005. Ästige tabulate Korallen-Gemeinschaften aus dem Mitteldevon der Sötenicher Mulde (Eifel): Faunenzusammensetzung und fazielles Umfeld. *Zitteliana* B25, 5–38.
- Steininger J. 1831. Bemerkungen über die Versteinerungen, welche im Übergangsgebirge der Eifel gefunden werden. *Trier*, 1–44.
- Steininger J. 1849. Die Versteinerungen des Übergangsgebirges der Eifel. *Jahresbericht Schulcursus 1848/49 Gymnasium Trier*, 1–34.
- Struve W. 1963. Das Korallenmeer der Eifel vor 300 Mio. Jahren – Funde, Deutungen, Probleme. *Natur und Museum* 93, 237–276.
- Struve W, Werner R. 1984. Excursion with the paleontologists of P.R. China in the Eifel Hills 4.–6.10.1984, *Eifel Guide Book, Frankfurt*, 109 p.
- Struve W, Weddige K. 1996. Eifel, Formationen (nach Fuchs, Mittmeyer). In: K Weddige (Ed.), *Beiträge zu Gemeinschaftsaufgaben der deutschen Subkommission für Devon-Stratigraphie*, 1: Devon-Korrelationstabelle. *Senckenbergiana lethaea* 76 (1/2), 277, column R160di96.
- Struve W, Plodowski G, Weddige K. 1997. Biostratigraphische Stufengrenzen und Events in der Prümer und Hillesheimer Mulde. *Exkursionsführer*, 67. Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft. *Terra Nostra* 97/7, 123–167.
- Utescher T. 1992. Mikrofazielle Untersuchungen im Unter-/Mittel-Devon Grenzbereich des westlichen Rheinischen Schiefergebirges. *Decheniana* 145, 204–301.
- Walker KR, Bambach RK. 1971. The significance of fossil assemblages from fine-grained sediments: time-averaged communities. *Geological Society of America Abstracts with Program* 3, 783–784.
- Wedekind R. 1921. Beiträge zur Kenntnis der Mesophyllen. *Paläontologische Zeitschrift* 4 (1), 48–63.
- Wedekind R. 1924. Das Mitteldevon der Eifel. I. Die Tetrakorallen des unteren Mitteldevon. *Schriften der Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften* 14 (3), 1–85.
- Wilkinson DM. 1999. The disturbing history of intermediate disturbance. *Oikos* 84, 145–147.
- Winter J. 1971. Brachiopoden-Morphologie und Biotop – ein Vergleich quantitativer Brachiopoden-Spektren aus den Ahrdorf-Schichten (Eifelium) der Eifel. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 1971, 102–132.
- v. Winterfeld CH. 1994. Variszische Deckentektonik und devonische Beckengeometrie der Nordeifel – Ein quantitatives Modell. *Aachener Geowissenschaftliche Beiträge* 12, 1–319.
- Young GA. 1999a. Fossil colonial corals: growth patterns and coral-substrate relationships. – In: E Savazzi (Ed.), *Functional morphology of the Invertebrate skeleton*. New York, Wiley, 667–687.
- Young GA. 1999b. Fossil colonial corals: colony type and growth form. In: E Savazzi (Ed.), *Functional morphology of the Invertebrate skeleton*. New York, Wiley, 647–666.
- Zaton M, Borszcz T, Berkowski B, Rakocinski M, Zapalski MK, Zhuravlev AV. 2015. Paleoeology and sedimentary environment of the Late Devonian coral biostrome from the Devonian Field, Russia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 424, 61–75.