

Juwelen des Jurameeres: Trigonien aus Anwil

Joyaux de la mer jurassique: les trigonies d'Anwil

Peter Bitterli-Dreher

Neben vielen Ammoniten enthält die Anwil-Bank der Fundstelle Aechtelmatt bei Anwil auch häufig Muscheln. Darunter befinden sich Trigonien mit attraktiven Schalen, die bei den Sammlern sehr beliebt sind. Die Trigonien gehören zu einer Muschelfamilie, deren älteste Vorfahren bereits im späten Silur vor rund 425 Millionen lebten. Allerdings fanden sie lange Zeit keine grosse Verbreitung, denn im Paläozoikum dominierten die Brachiopoden oder Armfüsser die Biotope der Meeresböden. Erst im Verlauf des Mesozoikums blühten die Trigonien auf und fanden allmählich grössere Verbreitung. Beim Massensterben am Ende der Kreidezeit wurden sie allerdings beinahe ausgelöscht, nur die Gattung *Eotrigonia* überlebte. Aus dieser Familie entstand schliesslich die Gattung *Neotrigonia*, welche heute im Schelfmeer rund um Australien lebt. Man kann die Trigonien darum als «lebende Fossilien» betrachten.

Outre de nombreuses ammonites, les bivalves sont aussi fréquents dans le Banc d'Anwil du gisement d'Aechtelmatt près du village d'Anwil. Parmi eux, on compte les trigonies aux coquilles attrayantes tant appréciées des collectionneurs. Les trigonies appartiennent à une famille de bivalves dont les ancêtres les plus anciens vivaient déjà au Silurien tardif, il y a près de 425 millions d'années. Leur propagation est toutefois restée discrète pendant longtemps car les brachiopodes dominaient le biotope des fonds marins au Paléozoïque. Ce n'est qu'au cours du Mésozoïque que les trigonies se sont épanouies et ont connu une propagation croissante. Elles ont toutefois presque disparu lors de l'extinction majeure de la fin du Crétacé, le genre *Eotrigonia* est le seul ayant survécu. De cette famille naquit finalement le genre *Neotrigonia* qui vit actuellement dans la mer épicontinentale autour de l'Australie. On peut donc considérer les trigonies comme étant des «fossiles vivants».



Bild 1: Zwei Klappen von *Trigonion* cf. *elongata*. Die unten liegende, linke zeigt das schizodonte Schloss der Muschel mit dem «Spaltzahn» in der Mitte.

Ill. 1: deux valves de *Trigonion* cf. *elongata*. La charnière schizodonte du bivalve avec la dent cardinale au milieu est visible dans celle de gauche en bas.

 Bitterli-Dreher, An-110



Bild 2: Schalenpaar von *Trigonion* cf. *elongata* mit linker und rechter Klappe. Die Klappen sind oft unterschiedlich, in dem bei der oberen, gemäss der paläontologischen Definition linken Klappe, die Flankenrippen nicht bis an die markante Rippe (Marginal Carina) reichen. So bleibt ein Streifen frei von Rippen (der sogen. «Antecarinal Space»).

Ill. 2: valves de *Trigonion* cf. *elongata* avec les valves gauche et droite. Ces dernières présentent souvent des différences, les côtes du flanc de la valve supérieure, à savoir la gauche selon la définition paléontologique, ne se prolongent pas jusqu'à la carène marginale marquée. Une bande exempte de côtes est visible (ledit sillon précarénaire).

 Bitterli-Dreher, An-113.

Einleitung

Die Muschel-Gattung *Trigonia* tritt erstmals während der mittleren Triaszeit auf. Sie hatte sich aus paläozoischen Muscheln der Superfamilie Trigoniacea entwickelt. Die taxonomische Einteilung der allgemein als Trigonien bezeichneten Muscheln kann der folgenden Tabelle 1 entnommen werden:

Introduction

Les bivalves du genre *Trigonia* apparaissent pour la première fois au cours du Trias moyen. Ce genre s'est développé à partir de bivalves paléozoïques de la superfamilie des Trigoniacea. La classification taxonomique des bivalves appelés communément trigonies est présentée dans la table 1 :

Tabelle 1: Taxonomie der Ordnung Trigonioida / Table 1: taxonomie de l'ordre des Trigonioida

Unterklasse / Sous-classe:	Heteroconchia	HERTWIG 1895
Superordnung / Super-ordre:	Palaeoheterodonta	NEWELL 1965
Ordnung / Ordre:	Trigonioida	DALL 1889
Superfamilie / Superfamille:	Trigoniacea	LAMARCK 1819
Familie / Famille:	Trigoniidae	LAMARCK 1819
Subfamilie / Sous-famille:	Trigoniinae	KOBAYASHI 1954
Gattung / Genre:	<i>Trigonia</i>	BRUGUIÈRE 1789

In diesem Artikel werden vor allem Muscheln der Gattung *Trigonia* aus der Anwil-Bank des Schelmenloch-Members (Ifenthal-Formation) vorgestellt (BITTERLI 2012). Zum Vergleich sind auch einige Trigonien anderer europäischer Fundorte beigefügt. Die Trigonien im Eisenoolith der Anwil-Bank liegen in «sekundärer» Schalenerhaltung vor. Die ursprünglich aragonitischen Schalen der Muscheln wurden bei der Gesteinswerdung (Diagenese) durch Kalzit ersetzt. So ist es möglich, die nun kalzitischen Schalen mit Ätzkali aus dem tonhaltigen Gestein herauszulösen, was eine perfekte Präparation der Muscheln, insbesondere der Schalenskulpturen und des Schalenschlosses ergibt (Bilder 1 bis 4).

Cet article traite en particulier des bivalves du genre *Trigonia* provenant du Banc d'Anwil du Membre de Schelmenloch (Formation d'Ifenthal) (BITTERLI 2012). A titre de comparaison, quelques trigonies d'autres gisements européens y ont été ajoutées. Les trigonies de l'oolithe ferrugineuse du Banc d'Anwil ont conservé une coquille «secondaire». La coquille initiale en aragonite des bivalves a été remplacée par de la calcite au cours de la pétrification (diagénèse). Il est ainsi possible d'éliminer la roche argileuse des coquilles calcitiques au moyen d'hydroxyde de potasse. Il en résulte une préparation parfaite des bivalves, des sculptures superficielles et de celles de la charnière en particulier (illustrations 1 à 4).



Bild 3: Klappe von *Trigonia elongata* mit der Schlitzbandschnecke *Bathrotomaria subornata*, die in der Trigonienschale liegt.

Ill. 3: valve de *Trigonia elongata* avec le *Pleurotomariidé* *Bathrotomaria subornata* qui se trouve dans la coquille.

 Bitterli-Dreher, An-24



Bild 4: Leicht geöffnete Schale von *Trigonia elongata*. Gut sichtbar der konkave Escutcheon und die Zähne des Schalenschlosses.

Ill. 4: coquille légèrement ouverte de *Trigonia elongata*. L'écusson concave et les dents de la charnière sont bien visibles.

 Bitterli-Dreher, An-23

Die Entwicklungsgeschichte der Trigonien

Die Entwicklung der Muscheln hängt wesentlich mit dem Bau der Kiemen und mit der Ausbildung des Schalenschlosses zusammen. Primitive Formen (z.B. die Nuculiden) haben zwei paarige Kiemenblätter, man spricht von protobranchiaten Kiemen («Federkiemen»). Sie sind sehr einfach aufgebaut

L'histoire évolutive des trigonies

Le développement des bivalves dépend fondamentalement de la structure des branchies et de la morphologie de la charnière. Les formes primitives (p. ex. les nuculidés) ont deux paires de lames branchiales, on parle de branchies cténidiales (Protobranches). Ces branchies sont très simples

und sind nicht in der Lage, Nahrung aus dem Meerwasser zu filtern. Die protobranchiaten Muscheln nehmen deshalb mit den Mundlappen Sediment vom Meeresboden auf und verdauen dessen organische Anteile. Man bezeichnet diese Muscheln als Detritusfresser. Diese «alten» Muscheln (Palaeotaxodonta) besitzen ein reihenzähniges Schloss (taxodont), ihre Mantellinie ist ohne Mantelbucht (integripalliat) und sie haben zwei gleich grosse Schliessmuskelabdrücke (homomyar). Dieser Muscheltyp lebte bereits in den Meeren des Ordoviciums vor mehr als 450 Millionen Jahren, aber es gibt ihn auch heute noch.

Im Verlauf des Ordoviciums entstand ein weiterer Zweig der Muscheln, die Actinodonten. Sie entwickelten filibranchiate Kiemen. Das sind Kiemen, die aus Doppelreihen von umgebogenen und damit längeren Kiemenfäden bestehen. Die Kiemenfäden sind voneinander getrennt, aber sie werden durch sogenannte Wimpernbürstchen locker verbunden (AMLER et al. 2000). Die filibranchiaten Kiemen sind in der Lage, Plankton aus dem Meerwasser zu filtern und dem Mund zuzuführen. Die actinodonten Muscheln wurden so zu Suspensionsfressern, die ihre Nahrung aus dem Meerwasser holen. Durch rythmisches Schlagen erzeugen die Wimpern (Cilien) in der Muschel einen gerichteten Wasserstrom, der mit dem Meerwasser Luft und Nahrung zuführt. Die Trigonien gehören zu den Actinodonten mit filibranchiaten Kiemen.

Die weitere Entwicklung schuf die eulamellibranchiaten Kiemen, bei denen die einzelnen Kiemenfäden durch Gewebebrücken verbunden sind. Sie bilden so netzartige Kiemen die wesentlich leistungsfähiger sind als die älteren Typen. Die Muscheln dieser Bauart werden als Heterodonta bezeichnet. Die gesteigerte Pumpleistung der eulamellibranchiaten Kiemen ermöglichte die Entwicklung von Siphos. Damit konnten sich die Muscheln tiefer ins Sediment eingraben und trotzdem, dank dem Wasserstrom durch den Siphon, Suspensionsfresser bleiben.

Die Ordnung Trigonioida (Tab. 1) ist eine alte Muschelgruppe, erste Vertreter erschienen im späten Silur vor rund 425 Millionen Jahren. Man kennt aus dem Paläozoikum drei Familien: Silurozodus, Schizodus und Eoschizodus. Es waren glattschalige Muscheln, die bereits ein schizodontes Schloss aufwiesen. Ihre Schale bestand aus Aragonit in Form einer Prismenschicht, die im Schaleninnern mit einer Perlmutternschicht bedeckt war. Sie standen in Konkurrenz zu den Brachiopoden, die die Meeresböden des Paläozoikums beherrschten. Beim Massensterben am Ende des Paläozoikums überlebten nur wenige Trigoniacea. Die Überlebenden bildeten aber den Ausgangspunkt für eine weit grössere Verbreitung während der Triaszeit.

Die Trigonien der Triaszeit gehören zu den Familien Myophoriidae und Trigoniidae. In einigen Schichten beobachtet man eigentliche Massenvorkommen von Myophorien. So beispielsweise *Neoschizodus orbicularis*, die in den «Orbicularismergel» (Kaiseraugst-Formation) stellenweise massenhaft vorkommt. Die Myophorien der Triaszeit sind oft nur als Steinkerne erhalten, da die Aragonit-Schalen der Muscheln während der Diagenese herausgelöst wurden. Im Gansingen-Member (Klettgau-Formation) (Keuper) des Mettauer-Tales findet sich eine Lage, die reich an Muscheln ist. In dieser beobachtet man Hohlräume, die durch die Lösung der Schalen von *Costatoria vestita*, einer Trigoniacea, entstanden sind. WILDI 1976 hat die Hohlräume ausgegossen und die Füllungen aus dem Gestein gelöst. Diese Myophorien aus dem Keuper sind kräftig ornamentiert (Tafel 1 in WILDI 1976), sie sind die Vorläufer der Trigonien und Myophorien der Jurazeit.

et incapables de filtrer la nourriture de l'eau de mer. Les bivalves Protobranches absorbent pour cette raison les sédiments du fond marin avec les lobes buccaux et en digèrent la partie organique. Ils sont désignés par le terme détritivore. Ces «anciens» bivalves (Palaeotaxodonta) possèdent une charnière à rangées de dents isomorphes (taxodonte), leur ligne palléale est continue (integripalliée) et ils présentent deux empreintes des muscles adducteurs de même taille (homomyaire). Ce type de bivalves vivait déjà dans les mers de l'Ordovicien, il y a plus de 450 millions d'années et existe encore de nos jours.

Au cours de l'Ordovicien, une branche de bivalves supplémentaires est apparue, les Actinodontes. Ils développèrent des branchies en filaments. Il s'agit de branchies constituées à partir de doubles rangées de filaments branchiaux recourbés et donc plus longs. Les filaments sont séparés l'un de l'autre mais reliés de manière souple par des cils (AMLER et al. 2000). Les branchies en filaments sont en mesure de filtrer le plancton de l'eau de mer et de l'amener vers la bouche. Les bivalves Actinodontes sont ainsi devenus suspensivores, ils tirent leur alimentation de l'eau de mer. Par des mouvements rythmés, les cils produisent au sein du bivalve un courant d'eau de mer orienté, qui le fournit en air et aliments. Les trigonies font partie des Actinodontes dites filibranches.

Le stade de développement suivant vit l'apparition des branchies de type eulamellibranches dans lesquels les filaments branchiaux individuels sont reliés par un pont de tissu. Ils forment ainsi des branchies réticulées nettement plus performantes que celles des espèces plus anciennes. De tels bivalves sont appelés hétérodontes. L'amélioration de la performance de pompage des branchies de type eulamellibranches a permis le développement de siphons. Ainsi, les bivalves ont pu s'enfouir plus profondément dans le sédiment tout en restant des animaux suspensivores grâce au courant d'eau circulant par le siphon.

L'ordre des Trigonioida (tab. 1) est un ancien groupe de bivalves dont les premiers représentants apparurent au cours du Silurien tardif il y a près de 425 millions d'années. On connaît trois familles du Paléozoïque: Silurozodus, Schizodus et Eoschizodus. Il s'agissait de bivalves à la coquille lisse qui présentaient déjà une charnière schizodonte. Leur coquille était constituée d'aragonite sous la forme d'une couche de prismes et recouverte à l'intérieur d'une couche de nacre. Ils se trouvaient en concurrence avec les brachiopodes qui dominaient les fonds marins du Paléozoïque. Seules quelques Trigoniacea survécurent à l'extinction majeure de la fin du Paléozoïque. Les survivants formèrent en revanche le point de départ pour une propagation bien plus vaste durant le Trias.

Les trigonies de cette période appartiennent aux familles des Myophoriidae et des Trigoniidae. Dans certaines couches, on observe de véritables colonies de myophories comme *Neoschizodus orbicularis* qui apparaît par endroit en masse dans la «Marne à Orbicularis» (Orbicularismergel auct.) de la Formation de Kaiseraugst. Les myophories du Trias ne sont souvent conservées que sous la forme de moule interne puisque la coquille d'aragonite a été dissoute lors de la diagénèse. Une couche riche en bivalves se trouve dans le Membre de Gansingen de la Formation de Klettgau (Keuper) du Mettauertal. On peut y observer des cavités conséquentes à la dissolution des coquilles de *Costatoria vestita*, une Trigoniacea. WILDI 1976 a moulé les cavités et dégagé le moulage de la roche. Ces myophories du Keuper sont bien ornementées (tableau 1 dans WILDI 1976) et sont les ancêtres des trigonies et myophories du Jurassique.

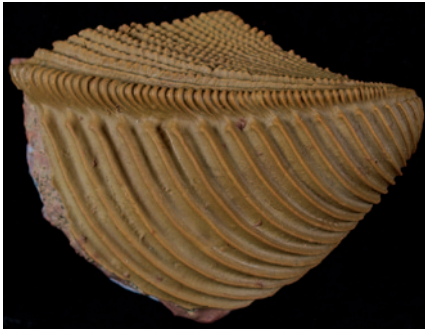


Bild 5a: *Trigonion elongata*.
Anwil-Bank, Ifenthal-Formation.
Aechtelmatt, Anwil.

Ill. 5a: *Trigonion elongata*.
Banc d'Anwil, Formation d'Ifenthal.
Aechtelmatt, Anwil.

 Bitterli-Dreher, An-23



Bild 5b: *Scaphotrigonia navis*. *Braunjura* α , Frühes Aalenien. Teufelsloch, Bad Boll, BRD. L = 67 mm (Breite der Schale).

Ill. 5b: *Scaphotrigonia navis*. *Braunjura* α , Aalenien précoce. Teufelsloch, Bad Boll, BRD. L = 67 mm (Largeur de la coquille).

 Bitterli-Dreher, A-229



Bild 5c: *Myophorella irregularis*. Callovien (Lamberti-Zone), Marnes de Dives. Villers-sur-Mer, Calvados, F. L = 64 mm (Breite der Schale).

Ill. 5c: *Myophorella irregularis*. Callovien (Zone à Lamberti), Marnes de Dives. Villers-sur-Mer, Calvados, F. L = 64 mm (Largeur de la coquille).

 Bitterli-Dreher, A-245

Die Jurazeit ist die eigentliche Blütezeit der Familie Trigonidae. Die Gattungen *Trigonion* (Bild 5a), *Scaphotrigonia* (Bild 5b) und *Myophoria* (Bild 5c) treten in einzelnen Schichten häufig auf. Vor allem in kondensierten Abfolgen (oft Eisenoolithe) sind Trigonien ein wichtiges Faunenelement. Bereits in der Kreidezeit ging aber die Population zurück und nach dem Massensterben am Ende der Kreidezeit hat lediglich eine Gattung überlebt (*Eotrigonia*). In den Gesteinen der Tertiärzeit finden sich Trigonien nur noch in einem Rückzugsgebiet rund um den australischen Kontinent. Aus der Gattung *Eotrigonia* entstand schliesslich die heute noch lebende Gattung *Neotrigonia*. Nachfolgend wird diese kurz beschrieben, denn mit Hilfe der heute noch lebenden Neotrigonien können Bau und Lebensweise der fossilen Trigonien wesentlich besser verstanden werden.

Neotrigonia: Ein lebendes Fossil

Lange Zeit wurde angenommen, dass die Trigonien am Ende der Kreidezeit ausgestorben seien. Aber 1802 wurden im Meer vor Tasmanien lebende Exemplare gefunden, Lamarck klassierte sie als *Neotrigonia margaritacea*. Im Verlaufe der Zeit wurden in tertiären Ablagerungen Australiens und Neuseelands Übergangsformen entdeckt (*Eotrigonia*), so dass heute eine durchgehende Überlieferung seit dem Paläozoikum gesichert ist. Heute leben im Meer rund um Australien noch 8 Arten (HUBER 2012), die alle zur Gattung *Neotrigonia* gehören (Bild 6a). Diese lebenden Muscheln ermöglichen es, die Weichteile zu studieren, die bei Fossilien nur erahnt werden können.

Dabei zeigt sich folgender Aufbau: Neotrigonien sind bis etwa 40 mm gross und besitzen eine verhältnismässig dicke Schale. Auffälligstes Merkmal der Schale ist eine Lage aus Perlmutter auf der Schaleninnenseite (Bild 6b). Der Mantelrand der Muschel ist mit Tentakeln bestückt, ein Siphon fehlt. *Neotrigonia* besitzen einen vergleichsweise kräftigen Fuss, mit dem sie auch Sprünge machen können. Er erlaubt es den *Neotrigonia*, sich in sandig-siltigen Meeresböden einzugraben. Wenn der kräftige Fuss ausgestreckt wird, müssen die Schalen weit geöffnet werden. Damit die Stabilität der Schalenklappen trotzdem gewährleistet wird, entwickelten die Trigonien ein kräftiges Schalenschloss mit einem für die Familie typischen, massiven Spaltzahn (schizodontes Schloss, Bild 6b). Experimente zeigten, dass Neotrigonien die Schalen bis etwa 15° öffnen können. Junge *Neotrigonia* heften sich mit einem Byssus am Meeresboden fest. Das

Le Jurassique est l'époque qui a vu la véritable apogée de la famille des Trigonidae. Les genres *Trigonion* (ill. 5a), *Scaphotrigonia* (ill. 5b) et *Myophoria* (ill. 5c) apparaissent en quantité dans certaines couches. Les trigonies sont des éléments faunistiques importants, surtout dans les successions condensées (souvent des oolites ferrugineuses). La population déclina déjà au Crétacé et après l'extinction majeure à la fin de cette même époque, seul un genre survécut (*Eotrigonia*). Dans les roches du Tertiaire, les trigonies ne se trouvent plus que dans les zones refuge autour du continent australien. Le genre *Neotrigonia* qui vit encore de nos jours descend finalement du genre *Eotrigonia*. Il est décrit brièvement ici et permet de mieux comprendre la structure et le mode de vie des trigonies fossiles.

Neotrigonia: un fossile vivant

On supposait pendant longtemps que les trigonies avaient disparu à la fin du Crétacé. Mais en 1802, un exemplaire vivant a été découvert dans la mer au large de la Tasmanie, LAMARCK le classa comme *Neotrigonia margaritacea*. Au cours du temps, des formes transitoires (*Eotrigonia*) ont été découvertes dans les dépôts tertiaires d'Australie et de Nouvelle-Zélande, si bien que la continuité est aujourd'hui assurée depuis le Paléozoïque. De nos jours, huit espèces vivent encore autour de l'Australie (HUBER 2012), elles appartiennent toutes au genre *Neotrigonia* (ill. 6a). Ces bivalves vivants permettent l'étude des parties molles qui ne peuvent être qu'entretenues dans les fossiles. Leur morphologie est la suivante: les *Neotrigonia* mesurent jusqu'à près de 40 mm et possèdent une coquille relativement épaisse. La couche de nacre qui recouvre l'intérieur des valves est la caractéristique la plus visible (ill. 6b). Le bord du manteau du bivalve comprend des tentacules tandis qu'un siphon fait défaut. Les *Neotrigonia* possèdent un pied relativement fort avec lequel elles peuvent aussi faire des bonds. Il leur permet de s'enfouir dans les fonds marins sableux-limoneux. Lorsque le pied est étendu, les valves doivent être largement ouvertes. Afin de tout de même garantir la stabilité des valves, les trigonies ont développé une charnière robuste avec une dent cardinale massive (charnière schizodonte, ill. 6b) typique pour cette famille. Des expériences ont montré que les néotrigonies pouvaient ouvrir les valves d'environ 15°. Les jeunes *Neotrigonia* se fixent au fond marin avec un byssus. Il s'agit d'un ensemble de fibres sécrétées par la



Bild 6a: Schale von *Neotrigonia bednalli* aus dem Schelfmeer vor Tasmanien. Die Schalenoberfläche ist mit kleinen Plättchen förmigen Noppen besetzt, die leicht schräg stehen. Länge der Schale 33 mm.

Ill. 6a: coquille de *Neotrigonia bednalli* de la mer épicontinentale de Tasmanie. La surface de la coquille est garnie de tubercules en forme de plaquettes, légèrement inclinés. Longueur de la coquille 33 mm.

 Bitterli-Dreher



Bild 6b: Perlmutterige Schaleninnenseite von *Neotrigonia bednalli*. Deutlich erkennbar das schizodonte Schloss. Die linke Klappe zeigt den dreieckigen Zahn («Spaltzahn»), der in die Vertiefung der rechten Klappe passt. Die runden Eintiefungen hinter den Schlosszähnen sind die Anwachsstellen der Schliessmuskeln.

Ill. 6b: intérieur nacré de la coquille de *Neotrigonia bednalli*. La charnière schizodonte est bien distincte. La dent triangulaire (dent cardinale) qui s'adapte dans la fossette de la valve droite se trouve dans la valve gauche. Les dépressions arrondies derrière les dents de la charnière sont les empreintes laissées par les muscles adducteurs.

 Bitterli-Dreher

sind Bündel von Fäden, die die Byssusdrüse der Muschel absondert und die mit dem Fuss am Meeresboden festgeheftet werden. Mit zunehmendem Alter bildet sich jedoch die Byssusdrüse bei *Neotrigonia* zurück.

Der Bauplan der Trigonien aus der Jurazeit (Familie Trigoniidae)

Die Trigonien der Jurazeit haben morphologisch komplexe Schalen entwickelt, was mit der eingegrabenen Lebensweise der Trigonien zusammenhängt. Ausgangspunkt des Schalenwachstums ist der Wirbel, der bei der Gattung *Trigonia* rückwärts gekrümmt ist (opisthogyr). Das Ligament, ein Gewebestrang aus Conchyolin und Aragonitlamellen, das die beiden Klappen zusammenhält, setzt bei *Trigonia* hinter dem Wirbel an. Bei gut erhaltenen Exemplaren kann ein kleines, glattes Feld erkannt werden (sogen. Nympe), auf dem das Ligament angewachsen war (Bild 7a). Für die Beschreibung der Schalenmorphologie wurden die Bezeichnungen aus FRANCIS 2000 übernommen.

Die Schale von *Trigonia* (im engeren Sinne) wird in die Area mit feinen Ornamenten und in die Flanke mit groben Rippen unterteilt. Die beiden Flächen werden durch eine kräftig ornamentierte Rippe, die «Marginal Carina», getrennt. Die Ornamente der Marginal Carina werden als Plicae bezeichnet, sie sind besonders bei jungen Schalen sehr fein strukturiert (Bild 8). In der Area verlaufen weitere Carinae. Die tiefste begrenzt ein Feld mit abweichenden Ornamenten, das als «Escutcheon» («Wappenschild») bezeichnet wird. Die begrenzende Carina heisst entsprechend «Escutcheon Carina». Die Ornamente des Escutcheon weichen bei einigen Arten von der übrigen Area ab, sie bestehen oft aus Rippen, die parallel zur Wachstumsrichtung liegen (Bild 7a).

Die Flanke umfasst den grösseren Teil der Schalenoberfläche. Sie ist bei *Trigonia* mit Rippen besetzt, bei den Schwesterfamilien *Myophoria* und *Scaphotrigonia* sind es

glande byssogène du bivalve, lesquelles permettent au pied de se fixer sur le fond marin. Cette glande des *Neotrigonia* s'atrophie toutefois avec l'âge.

La morphologie des trigonies du Jurassique (famille des Trigoniidae)

De par leur mode de vie enfoui, les trigonies du Jurassique ont développé des coquilles complexes du point de vue morphologique. Le point de départ de la croissance de la coquille est le crochet qui, pour le genre *Trigonia*, est recourbé vers l'arrière (opisthogyre). Le ligament des trigonies, un cordon de fibres constituées de conchyoline et de lamelles d'aragonite qui maintient les valves ensemble, est fixé derrière le crochet. Sur les exemplaires bien conservés, il est possible de reconnaître une petite surface lisse (ladite nympe ligamentaire) où le ligament était fixé (ill. 7a). Pour la description de la morphologie de la coquille, les désignations ont été reprises de FRANCIS 2000.

La coquille de *Trigonia* (au sens strict) comprend d'une part l'area à l'ornementation fine et d'autre part, le flanc aux côtes grossières. Les deux surfaces sont séparées par une côte à l'ornementation marquée, la carène marginale (marginal carina). Ces ornements sont appelés plicae (plis) et sont très finement structurés, en particulier sur les exemplaires juvéniles (ill. 8). D'autres carènes (carina) ornent l'area. La plus profonde délimite une zone à ornementation différente appelée écusson (escutcheon). Elle porte par conséquent le nom de carène d'écusson (escutcheon carina). Les ornements de l'écusson de certaines espèces diffèrent du reste de l'area, il s'agit souvent de côtes parallèles au sens de la croissance (ill. 7a).

Le flanc constitue la plus grande partie de la surface de la coquille. Celui des *Trigonia* comprend des côtes, ceux des familles-sœurs *Myophoria* et *Scaphotrigonia*, des guirlandes

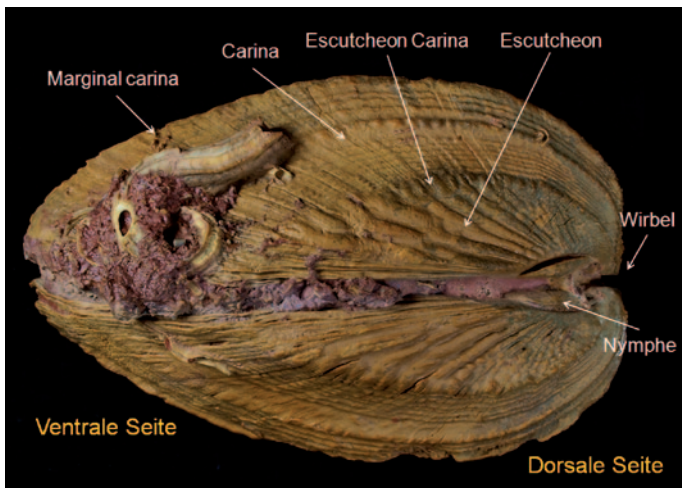


Bild 7a: Bezeichnungen der morphologischen Elemente auf der seitlichen Fläche einer Trigonion. Die gesamte Fläche wird als Area bezeichnet. Ein inneres Feld wird Escutcheon genannt, es enthält bei vielen Arten radiale Rippen. Eine berippte Kante, die Marginal Carina, trennt die Area vom Rest der Muschel. Im Innern der Area kann eine weitere Carina auftreten. Weiter ist die Nympe sichtbar, sie ist die Ansatzstelle des Ligaments.

Ill. 7a: désignation des éléments morphologiques sur la surface latérale d'une Trigonion. La surface dans son ensemble porte le nom d'area. Un champ intérieur est appelé écusson (escutcheon), de nombreuses espèces ont un écusson garni de côtes radiales. Une arête garnie de côtes, la carène marginale (marginal carina), sépare l'area du reste du bivalve. Une carène (carena) supplémentaire peut apparaître dans l'area. De plus, la nympe ligamentaire (nympe) est visible, elle constitue le point d'attache du ligament. Wirbel=crochet, Escutcheon Carina=carène d'écusson.

Bitterli-Dreher, An-114

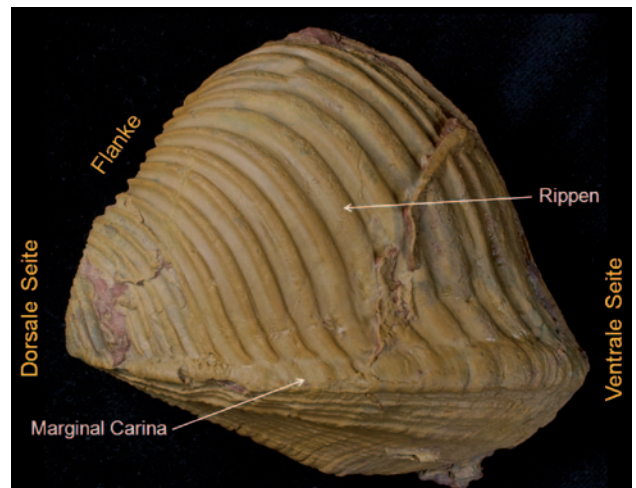


Bild 7b: Rippenbögen auf der Flanke einer Trigonion-Schale. Die Rippen sind meist asymmetrisch gebaut, was die Muschel beim Eingraben unterstützt.

Ill. 7b: arcs costaux sur le flanc de la coquille d'une trigonion. Les côtes sont le plus souvent asymétriques, ce qui aide le bivalve à s'enfouir. Flanke = flanc, Rippen = côtes, Dorsale Seite = face dorsale, Ventrale Seite = face ventrale, Marginal Carina = carène marginale.

Trigonion costata Bitterli-Dreher, An-114



Bild 8: Marginal Carina einer kleinen Trigonion elongata. Die kräftig ornamentierte Carina zeigt kleine, schräg gestellte Rippen (Plicae). Die Dichte dieser Rippen wird teilweise zur Charakterisierung verwendet. Unten die Flankenrippen, deren steile Vorderseite sichtbar ist.

Ill. 8: carène marginale d'une petite Trigonion elongata. La carène très ornementée présente de petites côtes inclinées (plicae). Leur densité sert de temps à autre à la caractérisation. Les côtes du flanc dont les faces avant sont visibles se trouvent en bas.

Bitterli-Dreher, An-23

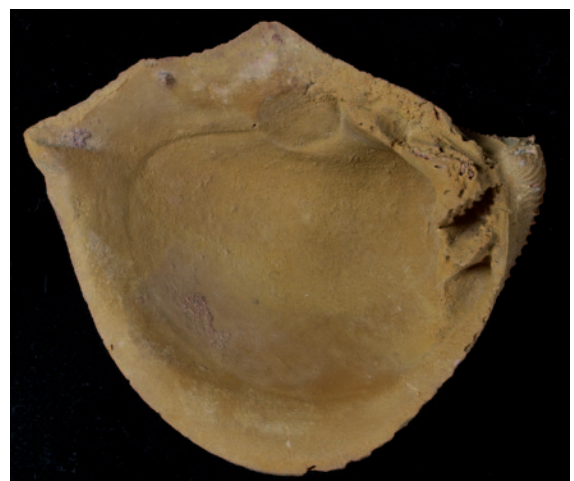


Bild 9: Der runde Bogen der Mantellinie bei einer Klappe von Trigonion costata. Die kleinen runden Vertiefungen (dunkel) beidseits des Schlosses sind die Anwachsstellen der Schliessmuskeln.

Ill. 9: arc arrondi de la ligne palléale dans une valve de Trigonion costata. Les petites dépressions arrondies (foncées) des deux côtés de la charnière sont les empreintes des muscles adducteurs.

Bitterli-Dreher, An-116



Bild 10a, *Trigonía elongata*: Linke Klappe mit kräftigem Dreieckszahn und seitlichen Gruben. Auf den Zähnen sind gut die leicht gebogenen Querrillen erkennbar, die ein Verdrehen der Klappen verhindern sollen.

Ill. 10a, *Trigonía elongata*: valve gauche avec dent cardinale triangulaire marquée et fossettes latérales. Des stries légèrement recourbées sont bien reconnaissables sur les dents, elles sont censées empêcher les valves de pivoter sur leur plan.

 Bitterli-Dreher, An-113



Bild 10b: Seitenansicht von *Trigonía elongata*. Der äussere Schlosszahn der rechten Schale ragt über den Schalenrand hinaus. Bei geschlossener Klappe steckt er in der Nut der anderen Schale. Der Zahn zeigt kräftige Rippen, die in Rippen des Kerbzahns der anderen Klappe passen.

Ill. 10b: vue latérale de *Trigonía elongata*. La dent apparente de la charnière de la valve droite forme un relief qui dépasse de la commissure de la coquille. Lorsque la coquille est fermée, elle s'ajuste dans la fossette de la valve opposée. La dent est garnie de côtes marquées qui s'ajustent dans celles de la fossette de l'autre valve.

 Bitterli-Dreher, An-110

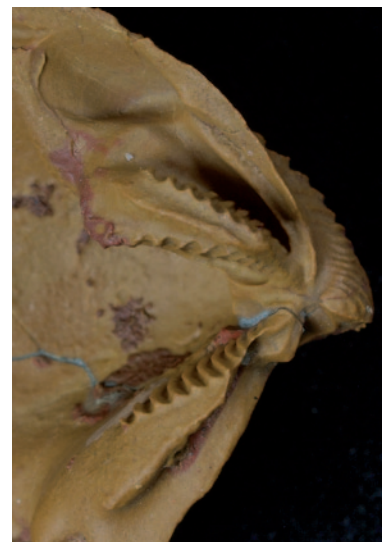


Bild 10c, *Trigonía costata*: Rechte Klappe von *Trigonía* mit den kräftig berippten, seitlichen Kerbzähnen.

Ill. 10c, *Trigonía costata*: valve droite de *Trigonía* dont la fossette présente des côtes latérales marquées.

 Bitterli-Dreher, An-117

Reihen von Knoten. Die Rippen von *Trigonía* sind meist asymmetrisch gebaut, was beim Eingraben der Muschel von Vorteil ist. Zwischen den Rippen und der Marginal Carina zeigt sich bei einigen Schalen ein schmaler Streifen ohne Ornamente, er wird «Antecarinal Space» genannt. Sind beide Klappen erhalten, zeigt die linke Klappe diesen Streifen (Bild 2). Die Ausgestaltung der Area variiert bei den einzelnen *Trigonien*-Gattungen erheblich. Innerhalb der Gattungen ist sie aber ähnlich gestaltet. Meist überlappen sich zwei Ornament-Typen: Radiale feine Rippen (Costae) und solche parallel zum Rand der Area. Durch die Überlagerung entsteht ein gitterartiges Muster (Bild 10).

Bei den *Trigonien* von Anwil kann auch die Innenseite der Schale präpariert werden. Dabei wird die Mantellinie der Muschel sichtbar (Bild 9). Die Mantellinie grenzt den Schalenbereich ab, auf dem der Mantel festgewachsen ist. Sie ist bei den *Trigonien* rund, ohne Einbuchtung. Man bezeichnet dies als integripalliate Mantellinie. Im Gegensatz dazu haben Muscheln mit Siphon eine sinupalliate Mantellinie, die eine Einbuchtung für den Siphon aufweist. Neben dem Schloss der *Trigonien* erkennt man zwei runde Vertiefungen, das sind die Ansatzstellen der Schliessmuskeln. *Trigonien* haben zwei gleich ausgestaltete Schliessmuskeln, sie gehören damit zur Gruppe der homomyaren Muscheln (Gleichmuskler).

Wie graben sich Muscheln ein?

Wie bereits mehrfach erwähnt, graben sich *Trigonien* ein. Aber wie macht das eine Muschel? Als erstes stösst die Muschel den Fuss ins Sediment, dann verschliesst sie die Mantelhöhle und wenn vorhanden auch den Siphon. Anschliessend zieht sie die Schalen zusammen, der Druck in der Mantelhöhle steigt und Blut wird in den Fuss gedrückt, der dadurch anschwillt und die Muschel im Sediment verankert. Das Wasser, das aus der Schale gepresst wird, verflüssigt das Sediment rund um die Muschel. Danach zieht sich

de tubercules. Les côtes des *Trigonía* sont le plus souvent asymétriques, ce qui représente un avantage lors de l'enfouissement du bivalve. Entre les côtes et la carène marginale, une bande étroite sans ornement apparaît sur certaines coquilles, il s'agit d'un sillon précarénulaire. Lorsque les deux valves sont conservées, cette bande se trouve sur celle de gauche (ill. 2). La configuration de l'area varie fortement d'un genre de *trigonies* à l'autre. Elle est en revanche similaire au sein d'un même genre. Deux types d'ornement se superposent la plupart du temps: de fines côtes radiales (costae) et celles qui sont parallèles au bord de l'area. Un motif faisant penser à un grillage résulte de cette superposition (ill. 10).

L'intérieur des coquilles de *trigonies* d'Anwil peut aussi être préparé, ce qui permet de voir la ligne palléale du bivalve (ill. 9). Cette dernière délimite la zone de la valve sur laquelle le manteau était fixé à la coquille. Les *trigonies* ont une ligne arrondie, sans sinus. On parle alors d'une ligne palléale integripalliée. Les bivalves avec siphon ont au contraire une ligne palléale sinupalliée dans laquelle l'échancrure laissée par le siphon est visible. A côté de la charnière des *trigonies*, on reconnaît deux dépressions arrondies qui correspondent aux points d'attache des muscles adducteurs. Les *trigonies* ont deux muscles adducteurs développés de manière similaire, elles appartiennent ainsi au groupe des bivalves homomyaires (dont les muscles sont de même taille).

Comment les bivalves s'enfouissent-ils?

Comme déjà mentionné à plusieurs reprises, les *trigonies* s'enfouissent. Mais comment un bivalve s'y prend-il? Il commence par presser le pied dans le sédiment, la cavité palléale se ferme ensuite, au même titre que le siphon le cas échéant. La coquille se contracte finalement, exerçant une pression dans la cavité palléale, le sang afflue dans le pied qui enfle et ancre le bivalve dans le sédiment. L'eau expulsée de la coquille fluidifie le sédiment autour du bivalve. Le pied

der Fuss zusammen und zieht die Muschel im aufgeweichten Sediment tiefer. Da die Muskeln nacheinander reagieren, rotiert die Muschel um zwei Drehpunkte hin- und her und gewinnt dadurch an Tiefe. Die meisten untief grabenden Muscheln haben im Verlauf der Evolution einen spitzen, nach vorne gerichteten Wirbel entwickelt, der verhindert, dass die Schale beim Rotieren nach oben ausweicht. Man spricht vom prosogyren Wirbel.

Die Trigonien haben diesen Entwicklungsschritt nicht mitgemacht, sie haben den entwicklungs geschichtlich älteren opisthogyren, das heisst nach hinten gebogenen Wirbel beibehalten. Sie haben diesen Nachteil mit der Bildung kräftiger Skulpturen kompensiert, die den Grabvorgang unterstützen. Es handelt es sich um die konzentrischen Rippen mit asymmetrischem Querschnitt. Die flache Seite der Rippen setzt bei der Vorwärtsrotation der Drehung kaum Widerstand entgegen, während die steile Seite bei der Rückwärtsrotation das Zurückweichen der Muschel behindert. Bei der rezenten *Neotrigonia* sind es Reihen kleiner Buckel oder Plättchen, die schräg auf der Schalenoberfläche stehen und die ebenfalls den Grabvorgang unterstützen. Die morphologische Gestaltung der Schalenoberfläche wurde so im Verlaufe der Evolution im Hinblick auf den Grabvorgang optimiert. Ein solcher Grabzyklus dauert bei *Neotrigonia* einige Minuten.

Diese Anpassungen betreffen auch das Schloss der Trigonien, das ausserordentlich kräftig gebaut ist. Es besteht aus Pfeilern und Nuten, die ineinanderpassen. Linke und rechte Klappe sind darum unterschiedlich gestaltet (Bild 10a und 10c). Der kräftige Bau des Schlosses wird weiter durch gebogene Rippen auf den Zähnen (sekundäre Zähnung) perfektioniert. Sie verhindern weitgehend ein Verdrehen der Klappen (Bild 10a bis Bild 10c). Die Muscheln können sich damit so weit öffnen, dass der voluminöse Fuss austreten kann. Bei *Neotrigonia* kann der Öffnungswinkel der beiden Klappen bis 15° betragen.

Bestimmung von Trigonien aus der Anwil-Bank

Die Bestimmung der Trigonien ist schwierig. In der Literatur finden sich zwar zahlreiche Beschreibungen, aber es ist oft nicht möglich eine *Trigonia* eindeutig einer Art zuzuweisen. Zudem sind viele der alten Werke nur schwer erhältlich. Eine nützliche Einführung bieten Arbeiten von PUGACZEWSKA 1976 und 1977, in denen die Trigonien von Polen eingehend beschrieben werden. Neue Massstäbe setzte aber FRANCIS 2000, der in einer Dissertation rund 3000 gut erhaltene, jurassische Trigonien aus Mitteleuropa untersucht und mit zahlreichen Parametern charakterisiert hat. Er kam zur Schlussfolgerung, dass die Trigonien der Jurazeit auf 22 Arten (Spezies) zusammengefasst werden können, die 7 Gattungen angehören. Die Schwierigkeiten der Charakterisierung von Trigonien illustriert gut die in Anwil häufige Art *Trigonia costata*, bei der FRANCIS 89 Synonyme aufführt! Die grosse Variabilität dieser Art führte dazu, dass bereits kleine Unterschiede zu neuen Artbezeichnungen führten. Die verbleibenden Arten sind auch in FRANCIS & HALLAM 2003 zusammenfassend dargestellt. Die wichtigsten Gattungen sind: *Trigonia*, *Myophorella* und *Vaugonia*. Im Material der Grabung Aechtelmatt 2011 wurden fast ausschliesslich Exemplare der Gattung *Trigonia* gefunden, daneben eine fragile *Myophorella* von nur 5 mm Grösse (Smgl. Tim Haye).

FRANCIS hat zahlreiche Schalenparameter erfasst und damit Arten unterschieden. In der nachfolgenden Tabelle 2 sind seine wichtigsten Ergebnisse zu den Trigonien des Doggers zusammengefasst. Die Tabelle führt die Mittel- und Extremwerte der von FRANCIS diskutierten Arten auf. Es

se contracte ensuite et tire le bivalve vers le bas dans le sédiment ramolli. Puisque les muscles réagissent l'un après l'autre, le bivalve pivote sur deux axes de gauche à droite et gagne ainsi en profondeur. Au cours de l'évolution, la plupart des bivalves s'enfouissant à faible profondeur ont développé un crochet pointu recourbé vers l'avant qui empêche que la coquille ne s'oriente vers le haut lors de la rotation. On parle de crochet prosogyre.

Les trigonies n'ont pas évolué de la même manière, elles ont conservé des crochets opisthogyres, plus anciens sur le plan évolutif, qui sont enroulés vers l'arrière. Elles ont compensé cet inconvénient avec la formation de sculptures marquées qui favorisent l'enfouissement. Ce sont les côtes concentriques à la coupe transversale asymétrique. Le côté plat des côtes n'oppose pratiquement aucune résistance lors de la rotation en avant tandis que le côté fortement incliné empêche le retrait du bivalve lors de la rotation en arrière. Les *Neotrigonia* récentes disposent de guirlandes de petits tubercules ou plaquettes obliques disposés à la surface de la coquille, qui favorisent également le processus d'enfouissement. La configuration morphologique de la surface a été optimisée au cours de l'évolution dans cette même optique. Le cycle d'enfouissement des *Neotrigonia* dure quelques minutes.

Ces adaptations concernent également la charnière des trigonies qui présente une constitution particulièrement robuste. Elle est constituée de dents et fossettes qui s'adaptent les unes dans les autres. Les valves gauche et droite sont donc structurées différemment (ill. 10a et 10c). La structure robuste de la charnière est perfectionnée par des stries recourbées sur les dents (dents secondaires). Elles empêchent dans une large mesure les valves de pivoter sur leur plan (ill. 10a à 10c). Les bivalves peuvent donc s'ouvrir de telle sorte que le pied volumineux puisse sortir. L'angle d'ouverture des deux valves des *Neotrigonia* peut atteindre jusqu'à 15°.

Détermination des trigonies du Banc d'Anwil

La détermination des trigonies est compliquée. De nombreuses descriptions existent certes dans la littérature, mais il n'est souvent pas possible d'attribuer formellement une *Trigonia* à une espèce. De plus, un grand nombre des anciens ouvrages sont difficiles à obtenir. Les travaux de PUGACZEWSKA 1976 et 1977, dans lesquels les trigonies de Pologne sont décrites de manière détaillée, constituent une introduction utile. FRANCIS 2000 posa en revanche de nouveaux jalons dans une thèse de doctorat. Il étudia près de 3000 trigonies jurassiques bien conservées en provenance d'Europe centrale et les caractérisa avec de nombreux paramètres. Il parvint à la conclusion que les trigonies du Jurassique pouvaient être résumées à 22 espèces appartenant à 7 genres. L'espèce *Trigonia costata* fréquente à Anwil illustre bien les difficultés de caractérisation des trigonies, FRANCIS en a énuméré 89 synonymes! La grande variabilité de cette espèce conduisit au fait que de petites différences menaient déjà à de nouvelles désignations d'espèce. Les espèces restantes sont représentées de manière récapitulative dans FRANCIS & HALLAM 2003. Les genres principaux sont: *Trigonia*, *Myophorella* et *Vaugonia*. Dans le matériel de la fouille d'Aechtelmatt 2011 se trouvaient presque exclusivement des exemplaires du genre *Trigonia*, seule une *Myophorella* de quelques 5 mm (coll. Tim Haye) est incertaine.

FRANCIS a recensé de nombreux paramètres des coquilles et ainsi différencié les espèces. La table 2 ci-dessous donne une vue d'ensemble des principaux résultats pour les trigonies du Dogger. Elle mentionne les dimensions moyennes et

Tabelle 2:**Zusammenfassung der Daten in FRANCIS 2000 zu ausgewählten Trigonien-Arten aus dem Dogger Europas****Table 2:****vue d'ensemble des données de FRANCIS 2000 d'espèces choisies de trigonies du Dogger européen**

Bezeichnung / Désignation Mittelwert und extreme Grössen Valeur moyenne et dimensions extrêmes	L / l	L / H	EW / EL	Maximale Grösse Dimension maximale	Mittlere Grösse Dimension moyenne
<i>Trigonia costata</i>				L = 83.5 mm H = 91 mm	L = 50.2 mm H = 51.7 mm
Mittelwert / valeur moyenne	2.82	0.97	0.25		
Maximum 83.5 mm	2.78	0.91	0.24		
Minimum 13.5 mm	2.45	0.96			
Nur Callovien (13 Exemplare) Callovien uniquement (13 exemplaires)	2.30	0.89	0.31		
Nur Bathonien (15 Exemplare) Bathonien uniquement (15 exemplaires)	2.93	0.95			
<i>Trigonia elongata</i>				L = 60 mm H = 82 mm	L = 36.5 mm H = 45.5 mm
Mittelwert / valeur moyenne	2.17	0.80	0.31		
Maximum 60.0 mm	1.62	0.73	0.29		
Minimum 15.5 mm	2.06	0.81	0.29		
<i>Trigonia triangularis</i>				L = 92.5 mm H = 81.5 mm	L = 68.8 mm H = 64.7 mm
Mittelwert / valeur moyenne	3.75	1.06	0.22		
Maximum 92.5 mm	3.70	1.13	0.43		
Minimum 22.5 mm	3.21	1.18	0.25		
<i>Trigonia pulla</i>				L = 46 mm H = 40 mm	L = 26.2 mm H = 22.3 mm
Mittelwert / valeur moyenne	3.32	1.17	0.26		
Maximum 46 mm	2.30	1.15	0.40		
Minimum 7 mm	2.00	1.27	0.27		
<i>Trigonia acuta</i>				L = 95 mm H = 71 mm	L = 72 mm H = 56.4 mm
Mittelwert / valeur moyenne	3.49	1.28	0.17		
Bemerkungen: <i>Trigonia triangularis</i> (GOLDFUSS 1834) stammt aus dem späten Bajocien von Norddeutschland und ist ähnlich <i>Trigonia interlaevigata</i> QUENSTEDT aus Süddeutschland, die von QUENSTEDT 1858 aus dem Callovien von Ehningen bei Reutlingen beschrieben wurde. <i>Trigonia pulla</i> : Nur aus dem Bathonien von England und Westfrankreich bekannt. <i>Trigonia acuta</i> : Nur aus dem Bajocien und Bathonien von Yorkshire, GB bekannt. Remarques: <i>Trigonia triangularis</i> (GOLDFUSS 1834) provient du Bajocien tardif du nord de l'Allemagne et ressemble à <i>Trigonia interlaevigata</i> QUENSTEDT du sud de l'Allemagne, elle provient du Callovien d'Ehningen bei Reutlingen et a été décrite par QUENSTEDT 1858. <i>Trigonia pulla</i> : connue seulement du Bathonien d'Angleterre et de l'ouest de la France. <i>Trigonia acuta</i> : connue seulement du Bajocien et du Bathonien du Yorkshire, GB.				L = Länge der Klappe longueur de la valve H = Höhe der Klappe hauteur de la valve l = Dicke einer Klappe épaisseur d'une valve EL = Länge des Escutcheon longueur de l'écusson EW = Breite des Escutcheon largeur de l'écusson	

werden die Verhältnisse der wichtigsten Schalendimensionen zueinander aufgeführt. FRANCIS bildet diese Daten auch in entsprechenden Verteilungsplots ab. Für Details der Beschreibung wird auf die umfassende Arbeit von FRANCIS verwiesen (Internet: <http://ethos.bl.uk/OrderDetails.do?uin=uk.bl.ethos.368383>). Die Arbeit kann kostenlos heruntergeladen werden.

***Trigonia costata* (PARKINSON 1811)**

Trigonia costata ist eine sehr langlebige Art, die bereits in der Trias Südamerikas auftritt. In Europa finden sich erste Exemplare im Toarcien. Die Art hält dann bis ins frühe Callovien durch. Bei *Trigonia costata* sind Länge und Höhe der Klappen ähnlich. Die Schalen sind mässig aufgebläht. Das Verhältnis L/l liegt bei FRANCIS zwischen 2.30 und 2.93. Es ist vor allem bei grossen Schalen hoch. In Anwil variiert es zwischen 2.57 und 3.78. Einige Schalen sind damit wesentlich schlanker als die Mittelwerte von FRANCIS. Das Verhältnis L/H liegt bei FRANCIS bei 0.89 bis 0.97. In Anwil liegt L/H zwischen 0.92 und 1.09, die meisten Schalen liegen

extrêmes des espèces considérées par FRANCIS. Les rapports entre les dimensions les plus importantes des coquilles sont énumérés. FRANCIS illustre également ces données au moyen de courbe de répartition. Les descriptions détaillées peuvent être consultées dans l'étude approfondie de FRANCIS qui peut être téléchargée gratuitement (Internet: <http://ethos.bl.uk/OrderDetails.do?uin=uk.bl.ethos.368383>).

***Trigonia costata* (PARKINSON 1811)**

Trigonia costata est une espèce très durable qui apparaît déjà dans le Trias sud-américain. En Europe, les premiers exemplaires se trouvent dans le Toarcien. Elle s'est ensuite maintenue jusqu'au Callovien précoce. La longueur et la hauteur des valves de *Trigonia costata* sont similaires. Les coquilles sont moyennement ballonnées. Le rapport L/l selon FRANCIS se situe entre 2.30 et 2.93. Il est surtout élevé pour les grandes coquilles. A Anwil, il varie entre 2.57 et 3.78. Quelques coquilles sont ainsi bien plus étroites que les valeurs moyennes de FRANCIS. Le rapport L/H se situe selon lui entre 0.89 et 0.97. A Anwil, L/H se situe entre 0.92

Tabelle 3: *Trigonia costata*, PARKINSON 1811 aus Anwil

Table 3: *Trigonia costata*, PARKINSON 1811 d'Anwil

	Grösse Grandeur	L / l	L / H	EW / EL	Bemerkungen Remarques
An-22	L = 44 mm H = 45 mm l = 15 mm	2.93	0.98	0.21	Escutcheon flach, Gittermuster mit dominierenden radialen Rippen. Écusson plat, motif en grillage avec côtes radiales dominantes.
An-114	L = 77 mm H = 74 mm l = 27 mm	3.03	1.06	0.26	Escutcheon flach mit kräftigen radialen Rippen. Marginal Carina verwachsen ohne Plicae. Gut erhaltene Lunula. Écusson plat avec des côtes radiales marquées. Carène marginal formée sans plicae. Lunule bien conservée.
An-116	L = 49 mm H = 49 mm l = 18 mm	2.72	1.00	0.24	Escutcheon flach. Gittermuster mit dominierenden, radialen Rippen. Écusson plat. Motif en grillage avec côtes radiales dominantes.
An-117	L = 55 mm H = 55 mm l = 17.5 mm	3.14	1.00	0.21	Escutcheon flach. Gittermuster mit dominierenden radialen Rippen. Écusson plat. Motif en grillage avec côtes radiales dominantes.
An-118	L = 74 mm H = 73 mm l = 25 mm	2.96	1.01	0.21	Escutcheon flach. Escutcheon-Carina schwach entwickelt. Radiale Rippen, kein Gittermuster. Écusson plat. Carène d'écusson peu développée. Côtes radiales, pas de motif en grillage.
An-120	L = 45 mm H = 45 mm l = 17 mm	2.64	1.00	0.19	Escutcheon schlecht erhalten. Écusson mal conservé.
An-122	L = 36 mm H = 39 mm l = 14 mm	2.57	0.92	0.21	Escutcheon schlecht erhalten. Écusson mal conservé.
An-124	L = 29 mm H = 30 mm l = 10.5 mm	2.76	0.97	0.28	Escutcheon gut erhalten mit deutlichem Gittermuster. Escutcheon-Carina gut entwickelt. EW/EL=0.28, also gross. Form zwischen <i>Tr. costata</i> und <i>Tr. elongata</i> . Écusson bien conservé avec motif en grillage distinct. Carène d'écusson bien développée. EW/EL=0.28, donc grand. Forme entre <i>Tr. costata</i> et <i>Tr. elongata</i> .
An-129	L = 87 mm H = 85 mm l = 23 mm	3.78	1.02	0.23	Escutcheon flach mit radialen Rippen. Escutcheon-Carina schwach entwickelt. Écusson plat avec des côtes radiales. Carène d'écusson peu développée.
An-130	L = 83 mm H = 81 mm l = 26 mm	3.19	1.02	0.23	Escutcheon konkav, schlecht erhalten. Radiale Rippen dominieren. Écusson concave, mal conservé. Côtes radiales dominantes.
An-131	L = 36.5 mm H = 35 mm l = 13 mm	2.81	1.04	0.24	Escutcheon konkav, schlecht erhalten. Gut erhaltene Escutcheon-Carina. Écusson concave, mal conservé. Carène d'écusson bien conservée.
Po-1	L = 95 mm H = 87 mm l = 28 mm	3.39	1.09	0.20	Extrem grosses Exemplar. Escutcheon flach mit kräftigen radialen Rippen. Escutcheon-Carina schlecht erhalten, aber eher schwach ausgeprägt. Exemplaire extrêmement grand. Écusson plat avec des côtes radiales marquées. Carène d'écusson mal conservée, mais plutôt faiblement développée.

aber etwa bei 1.0. Die Werte für den Escutcheon liegen bei FRANCIS 2000 zwischen 0.24 und 0.25 (für eine sehr kleine Schale von 13 mm = 0.31). Die Anwiler Schalen zeigen Werte von 0.19 bis 0.24 (1 kleines Exemplar 0.28). Dieses Verhältnis spielt eine Rolle bei der Unterscheidung von *Trigonia costata* und *Trigonia elongata*. In Tabelle 3 sind die Werte der weitgehend intakten Exemplare zusammengestellt. In Anwil treten einzelne sehr grosse Exemplare auf, eine Schale (Po-1) ist 95 mm hoch und 87 mm breit. Sie gehört zu den grössten, die in Europa gefunden wurden.

et 1.09, la plupart des coquilles se situent toutefois vers 1.0. Les valeurs de l'écusson se trouvent selon FRANCIS entre 0.24 et 0.25 (pour une très petite coquille de 13 mm = 0.31). Les coquilles d'Anwil présentent des valeurs de 0.19 à 0.24 (1 petit exemplaire, 0.28). Ce rapport joue un rôle pour la différenciation de *Trigonia costata* et *Trigonia elongata*. Les valeurs des exemplaires intacts dans une large mesure sont regroupées dans la table 3. De très grands exemplaires ont été découverts à Anwil, une coquille (Po-1) a une hauteur de 95 mm et une largeur de 87 mm. Elle compte parmi les plus grandes découvertes en Europe.



Bild 11a: *Trigonionella costata* mit geschlossener Schale. Erkennbar die Area mit dem Escutcheon und der Wirbel mit der Nympha (links vom Wirbel).

Ill. 11a: *Trigonionella costata* avec la coquille fermée. L'area est reconnaissable avec l'écusson et le crochet avec la nympha ligamentaire (à gauche du crochet).

 Bitterli-Dreher, An-22



Bild 11b: Grosse Schale von *Trigonionella costata*, Sicht auf die berippte Flanke und die Area. Bei älteren Tieren sind die Rippen breiter und weniger ausgeprägt.

Ill. 11b: grande coquille de *Trigonionella costata*, vue sur le flanc ornémenté de côtes et sur l'area. Les côtes des animaux plus âgés sont plus larges et moins prononcées.

 Bitterli-Dreher, An-114

Trigonionella elongata (SOWERBY 1823)

Trigonionella elongata ist durch die grössere Höhe der Schale gegenüber der Länge charakterisiert (L/H wird kleiner). Die Schale ist gegenüber *Trigonionella costata* aufgeblähter. Dies zeigt sich vor allem auch in der Breite des Escutcheon, der hochgezogen ist (EW/EL meist 0.3 und grösser). Weiter ist der Escutcheon oft eingesenkt (konkav) und mit einem Gittermuster überzogen. Bei *Trigonionella costata* zeigt er hingegen oft gut ausgeprägte, radiale Rippen. Die Marginal Carina ist kräftig ausgeprägt und mit regelmässigen angeordneten

Trigonionella elongata (SOWERBY 1823)

Trigonionella elongata se caractérise par la grande hauteur de la coquille par comparaison avec la longueur (L/H devient plus petit). La coquille est plus ballonnée par rapport à *Trigonionella costata*. Caractéristique visible surtout à la longueur de l'écusson qui est étiré vers la haut (EW/EL la plupart du temps 0.3 et plus grand). De plus, l'écusson est souvent concave et recouvert d'un motif en grillage. Celui de *Trigonionella costata* présente en revanche souvent des côtes radiales bien prononcées. La carène marginale est fortement



Bild 12a: *Trigonionella elongata* mit gestreckter Schale. Blick auf die Area mit kräftiger Mittelcarina, Escutcheon Carina und eingesenktem Escutcheon. Zwischen den Schalen ist ein Schlosszahn sichtbar.

Ill. 12a: *Trigonionella elongata* à la coquille ouverte. Vue sur l'area avec la carène médiane marquée, la carène d'écusson et l'écusson enfoncé. La dent de la charnière est visible entre les valves.

 Bitterli-Dreher, An-23



Bild 12b: *Trigonionella elongata*, Flankenansicht der rechten Klappe mit gebogenen Costae (Rippen) und prachtvoller Marginal Carina, die sehr gut ausgebildete Plicae zeigt.

Ill. 12b: *Trigonionella elongata*, vue sur le flanc de la valve droite avec les côtes recourbées (costae) et la superbe carène marginale aux plicae bien formés.

 Bitterli-Dreher, An-23

Tabelle 4: *Trigonia elongata*, SOWERBY 1823 aus Anwil**Table 4: *Trigonia elongata*, SOWERBY 1823 d'Anwil**

Nummer Numéro	Grösse Grandeur	L / l	L / H	EW / EL	Bemerkungen Remarques
An-23	L = 31 mm H = 37 mm l = 13 mm	2.38	0.84	0.33	Typische Schale von <i>Trigonia elongata</i> . Konkaver Escutcheon mit kräftiger Escutcheon-Carina und einem gut entwickelten Gittermuster. Coquille typique de <i>Trigonia elongata</i> . Écusson concave avec carène d'écusson marquée et un motif en grillage bien développé.
An-24	L = 47 mm H = 49 mm l = 19 mm	2.47	0.96	0.30	Escutcheon mit Gittermuster, radiale Richtung kräftiger aber keine Rippen. Kräftige Marginal Carina mit Antecarinal Space (Linke Klappe). Écusson avec motif en grillage, direction radiale plus marquée mais sans côte. Carène marginale marquée avec sillon précarénaire (valve gauche).
An-133	L = 71 mm H = 85 mm l = 25 mm	2.84	0.84	0.30	2 Klappen übereinander, gemessen wurde die aufliegende Schale. Escutcheon leicht konkav mit schwacher Escutcheon-Carina. Vorwiegend radiale Rippen, nur beim Schloss Gittermuster. Zuordnung unsicher. 2 valves superposées, la coquille recouvrante a été mesurée. Écusson légèrement concave avec une carène d'écusson discrète. Côtes radiales principalement, motif en grillage seulement vers la charnière. Classement incertain.
An-121	L ~ 43 mm H ~ 47 mm l = 15.5 mm	2.77	0.91	0.30	Gemessen wurde das vollständige Exemplar. Escutcheon flach. Kräftige Escutcheon-Carina mit Gittermuster bei dem die radialen Elemente dominieren. L'exemplaire complet a été mesuré. Écusson plat. Carène d'écusson marquée avec motif en grillage sur lequel dominant les éléments radiaux.
An-110	L ~ 48 mm H ~ 51 mm l = 18.5 mm	2.59	0.94	0.29	Zuordnung unsicher. Escutcheon konkav mit scharfer Escutcheon-Carina. Gittermuster mit Dominanz der radialen Elemente. Classement incertain. Écusson concave avec une carène d'écusson nette. Motif en grillage avec éléments radiaux dominants.
An-113	L = 45 mm H = 49 mm l = 18.5 mm	2.43	0.92	0.28	Escutcheon flach mit schwacher Escutcheon-Carina. Nur feine radiale Rippen. Trotz hohem EW/EL von 0.28 möglicherweise auch <i>Trigonia costata</i> . Écusson plat avec une carène d'écusson peu développée. Côtes radiales fines uniquement. Malgré le rapport EW/EL élevé de 0.28, il s'agit peut-être aussi d'une <i>Trigonia costata</i> .

Plicae (Abb. 12b). Die Unterscheidung von *Trigonia costata* und *Trigonia elongata* ist bei vielen Stücken schwierig, da die Schalenparameter nahe beieinanderliegen. Das beste Kriterium ist nach unseren Beobachtungen das Verhältnis EW/EL, also die Breite des Escutcheon geteilt durch die Länge. *Trigonia elongata* zeigt hier meist Verhältnisse von 0.29 und grösser.

***Trigonia cf. interlaevigata* (QUENSTEDT 1858)**

FRANCIS 2000 geht davon aus, dass *Trigonia interlaevigata* QUENSTEDT mit *Trigonia triangularis*, GOLDFUSS 1834 identisch ist (Bild 13b). Diese tritt im Bajocien Norddeutschlands auf. *Trigonia interlaevigata* QUENSTEDT stammt aber aus Süddeutschland, der Holotyp Quenstedts konkret aus den «Macrocephalus-Schichten» von Ehningen bei Reutlingen. FRANCIS 2000 nahm seinerzeit an, Ehningen sei in Norddeutschland (FRANCIS 2000, p. 89), weshalb er die beiden Arten zusammenfasste und sie auf ein enges Verbreitungsgebiet beschränkte.

marquée et présente des plicae disposés régulièrement (ill. 12b). La différenciation entre *Trigonia costata* et *Trigonia elongata* est difficile pour beaucoup d'exemplaires car les paramètres de la coquille ne diffèrent guère. Sur la base de nos observations, le meilleur critère est le rapport EW/EL, à savoir la largeur de l'écusson divisée par la longueur. *Trigonia elongata* présente ici la plupart du temps un rapport de 0.29 et plus grand.

***Trigonia cf. interlaevigata* (QUENSTEDT 1858)**

FRANCIS 2000 part du principe que *Trigonia interlaevigata* QUENSTEDT est identique à *Trigonia triangularis* (GOLDFUSS 1834) (ill. 13b). Cette dernière apparaît dans le Bajocien du nord de l'Allemagne. *Trigonia interlaevigata*, QUENSTEDT provient toutefois du sud de l'Allemagne, l'holotype QUENSTEDT vient en effet, des «Macrocephalus-Schichten» d'Ehningen bei Reutlingen. FRANCIS supposa en son temps qu'Ehningen se trouvait au nord de l'Allemagne (FRANCIS 2000, p. 89) et regroupa les deux espèces et les limita à une zone de propagation étroite.



Bild 13a: *Trigonía* cf. *interlaevigata* aus Anwil. Marginal Carina nur schwach ornamentiert, der Antecarinal Space zeigt eine feine Streifung. Die Rippen sind eher schwach ausgebildet. Der hintere Schalenrand ist leicht beschädigt.

Ill. 13a: *Trigonía* cf. *interlaevigata* d'Anwil. Carène marginale peu ornementée tandis que le sillon précarénaire est recouvert de stries fines. Les côtes sont plutôt faiblement marquées. L'arrière de la commissure de la coquille est légèrement endommagé.

Bitterli-Dreher, An-135



Bild 13b: *Trigonía triangularis* aus Bethel, Bielefeld, mit breitem, fein gestreiftem Antecarinal Space und kräftigen Rippen. Früher als *Trigonía subtriangularis* bezeichnet.

Ill. 13b: *Trigonía triangularis* de Bethel, Bielefeld, avec un sillon précarénaire large et finement strié, et des côtes marquées. Elle s'appelait *Trigonía subtriangularis* dans le passé.

Bitterli-Dreher, A-230

Tabelle 5: Vergleich *Trigonía interlaevigata*, QUENSTEDT 1858 aus Anwil mit *Trigonía triangularis*, GOLDFUSS 1834

Table 5: comparaison *Trigonía interlaevigata* (QUENSTEDT 1858) d'Anwil avec *Trigonía triangularis* (GOLDFUSS 1834)

Grösse Grandeur	L / l	L / H	EW / EL	Grösse Grandeur	Bemerkungen Remarques
<i>Trigonía interlaevigata</i> An-135	2.46	0.96	0.20	L = 64 mm H = 67 mm l = 26 mm	Die Werte für An-135 liegen unter den Mittelwerten von <i>Tr. triangularis</i> GOLDFUSS. Les valeurs d'An-135 se situent en dessous des valeurs moyennes de <i>Tr. triangularis</i> GOLDFUSS.
<i>Trigonía interlaevigata</i> A-45 (Haye)	2.85	0.95	0.20	L = 57 mm H = 60 mm l = 20 mm	Gut erhaltenes, etwas kleineres Exemplar aus der Anwil-Sammlung von Tim Haye. Verhältniszahlen sehr ähnlich An-135. Petit exemplaire bien conservé de la collection d'Anwil de Tim Haye. Les rapports sont très semblables à An-135.
Mittelwerte für Valeur moyenne pour <i>Tr. triangularis</i> (FRANCIS 2000)	3.75 (3.21-3.75)	1.06 (1.06-1.18)	0.22 (0.22-0.43)	Max. L = 92.5 mm H = 81.5 mm l = 25 mm	Mittelwerte aus 116 Exemplaren, alle aus dem späten Bajocien von Norddeutschland. Valeurs moyennes à partir de 116 exemplaires, tous du Bajocien tardif du nord de l'Allemagne.
<i>Trigonía triangularis</i> A-230	3.95	1.07	0.23	L = 73 mm H = 68 mm l = 18.5 mm	Exemplar aus der Tongrube Bethel, Bielefeld. Die Schalenmasse liegen im Spektrum von FRANCIS 2000, allerdings ist das Exemplar noch mehr aufgebläht. Exemplaire de l'argillère Bethel, Bielefeld. Les dimensions de la coquille se trouvent dans le spectre de FRANCIS 2000, l'exemplaire est toutefois encore plus ballonné.

Aus Anwil liegen mir bislang nur zwei Exemplare vor. Sie zeigen morphologische Daten, die sich von *Trigonia triangularis* unterscheiden. Der Antecarinal Space ist schmaler und die Schale ist weniger aufgebläht (Tabelle 5). Weiter sind die Rippen, die bei *Trigonia triangularis* sehr kräftig und breit ausgebildet sind, bei den Anwiler Exemplaren wesentlich feiner ausgeprägt (Bild 13a).

Das typische Merkmal von *Trigonia interlaevigata* ist ein nicht berippter Streifen neben der Marginal Carina (Antecarinal Space). Die Fläche ist bei den Anwiler Exemplaren fein gestreift und schmaler als bei *Trigonia triangularis*. Der Escutcheon ist deutlich zum Schaleninnern abgewinkelt und mit feinen, radialen Rippen überzogen. Nach Quenstedt ist die Art in Ehningen kleiner als *Trigonia costata*, allerdings führt FRANCIS 2000 Exemplare von mehr als 90 mm Länge an. Unterschiedlich ist aber vor allem auch die Form der Schalen, indem bei *Trigonia interlaevigata* die Schale höher als lang ist.

Auf Grund der Morphologie der Schale und wegen des stratigraphischen Auftretens im Intervall spätes Bathonien/frühes Callovien weisen wir dieses Exemplar der von Quenstedt definierten Art *Trigonia interlaevigata* zu, die FRANCIS 2000 wohl zu Unrecht fallen liess.

Die Lebewelt der Trigonien von Anwil

Trigonien sind in einzelnen Schichten der Jura-Formationen häufig. Sie finden sich in den Gesteinsabfolgen oft in Sedimenten, die zu Beginn einer Transgression, d.h. bei steigendem Meeresspiegel abgelagert wurden. Auch die Sedimente der Anwil-Bank entstanden während eines Meeresspiegelanstiegs im späten Bathonien und frühen Callovien. Die Burgunder Plattform des mittleren Doggers, ein Flachwassergebiet ähnlich den heutigen Bahamas (Hauptrogenstein-Formation), wurde zu jener Zeit zunehmend überflutet. Das schwäbische Meeresbecken dehnte sich dadurch immer weiter ins Gebiet des Juras aus. Die Anwil-Bank wurde vermutlich in einer Wassertiefe von 20–30 m gebildet. Typisch für Ablagerungen aus diesen Tiefen ist das Nebeneinander von bodenbewohnenden Organismen, wie Muscheln und Schnecken, und schwimmenden Tieren, wie Ammoniten und Belemniten, deren Schalen nach dem Absterben auf den Meeresboden fielen. Die Wirkung der Wellen ist in diesen Tiefen auf einzelne Ereignisse, wie etwa Stürme, beschränkt.

Das Sediment der Anwil-Bank wurde episodisch aufgearbeitet. Dies geschah durch Stürme oder durch interne Wellen. Letztere entstehen beim Ausgleich grossräumiger Temperatur- oder Salinitätsunterschiede im Wasserkörper. Dabei wurde das Sediment kräftig aufgearbeitet und erneut abgelagert. Muscheln (z.B. *Pleuromya*) die senkrecht im Sediment steckend lebten, wurden dabei freigelegt und anschliessend die vollständigen Tiere mit beiden Schalenklappen auf den Schichtflächen wieder abgelagert. Dort verendeten die Tiere, da sie sich im Sediment steckend nicht mehr in die senkrechte Lebensstellung drehen konnten (BITTERLI-DREHER 2016). Auch Ammoniten stecken zahlreich schräg zu den Schichtflächen im Sediment. Auf einzelnen Schichtflächen finden sich eisenoolithische Komponenten, die aus dem Sediment der Anwil-Bank aufgearbeitet wurden und die oft stark mit Serpuliden und Austern überkrustet sind. Alle diese Hinweise zeigen, dass das Sediment mehrmals aufgearbeitet wurde.

Viele Trigonien der Anwil-Bank sind vollständig erhalten, es treten aber auch zahlreiche einzelne Klappen auf. Manchmal finden sich auch zusammengehörende Schalenklappen, die auf- oder nebeneinanderliegen (Bild 1 und 2). Die Anwiler

Je dispose jusqu'à présent de deux exemplaires provenant d'Anwil. Ils présentent des caractères morphologiques qui diffèrent de *Trigonia triangularis*. Le sillon précarénaire est plus étroit et la coquille moins ballonnée (table 5). De plus, les côtes très marquées et larges de *Trigonia triangularis* apparaissent nettement plus fines sur les exemplaires d'Anwil (ill. 13a).

La caractéristique typique de *Trigonia interlaevigata* est une bande sans côtes, à côté de la carène marginale (sillon précarénaire). La surface des exemplaires d'Anwil est finement rayée et plus étroite que *Trigonia triangularis*. L'écusson forme un angle distinct vers l'intérieur de la coquille et est recouvert de fines côtes radiales. Selon QUENSTEDT, l'espèce d'Ehningen est plus petite que *Trigonia costata*, FRANCIS 2000 mentionne toutefois des exemplaires de plus de 90 mm. La forme de la coquille est en revanche différente puisque la coquille de *Trigonia interlaevigata* est plus haute que longue.

En raison de la morphologie de la coquille et de l'apparition stratigraphique dans l'intervalle Bathonien tardif/Callovien précoce, cet exemplaire, que FRANCIS a vraisemblablement abandonné à tort, est attribué à l'espèce *Trigonia interlaevigata* définie par QUENSTEDT.

Le monde vivant des trigonies d'Anwil

Les trigonies sont fréquentes dans certaines couches des formations jurassiques. On les trouve dans les successions de roches, souvent dans les sédiments qui se sont déposés au début d'une transgression, c'est-à-dire lors de l'augmentation du niveau de la mer. Les sédiments du Banc d'Anwil se sont aussi déposés lors d'une hausse du niveau de la mer au Bathonien tardif et au Callovien précoce. A cette époque, la Plateforme de Bourgogne du Dogger moyen, une région peu profonde similaire aux Bahamas d'aujourd'hui (Hauptrogenstein-Formation), fut inondée progressivement et le bassin océanique souabe empiéta alors de plus en plus sur le territoire du Jura. Le Banc d'Anwil s'est probablement formé à une profondeur de 20–30 m. La coexistence d'organismes occupant les fonds marins tels que bivalves et gastéropodes, et d'animaux nageant tels qu'ammonites et bélemnites dont les coquilles se sont déposées au fond de l'océan après leur mort, est typique des dépôts formés à ces profondeurs. L'effet des vagues s'y limitait à des événements isolés, les tempêtes notamment.

Les sédiments du Banc d'Anwil étaient brassés de manière sporadique par des tempêtes ou des vagues internes qui se formaient lors de la compensation de différence de température ou de salinité à grande échelle dans l'eau. Les sédiments étaient alors fortement brassés avant de se redéposer. Des bivalves (p. ex. *Pleuromya*) qui vivaient enfouis à la verticale dans les sédiments, se sont vus dégagés et recouverts de leur vivant avec les deux valves à la surface des couches. Les animaux moururent puisqu'ils étaient coincés dans les sédiments et dans l'impossibilité de se redresser pour prendre leur position de vie verticale (BITTERLI-DREHER 2016). Les ammonites étaient aussi nombreuses à gésir inclinées par rapport aux couches dans les sédiments. Des composants à oolites ferrugineuses se trouvent sur certaines couches, ils ont été remaniés depuis les sédiments du Banc d'Anwil et sont souvent recouverts d'une croûte de Serpulidae et d'huîtres. Toutes ces indications montrent que les sédiments ont été remaniés à plusieurs reprises.

De nombreuses trigonies du Banc d'Anwil sont complètement conservées, on y trouve toutefois aussi de nombreuses valves isolées dont certaines correspondent l'une avec l'autre, elles sont superposées ou placées l'une à côté



Bild 14: *Trigonia costata* mit Serpuliden-Bewuchs auf dem vom Schloss abgewandten Teil der Area. Dieser Teil ragte bei der lebenden Muschel aus dem Sediment ins Meerwasser.

Ill. 14: *Trigonia costata* colonisée par des Serpulidae sur la partie de l'area opposée à la charnière. Cette partie des bivalves récents ressort de la surface des sédiments dans l'eau de mer.

🌀 Bitterli-Dreher, An-114

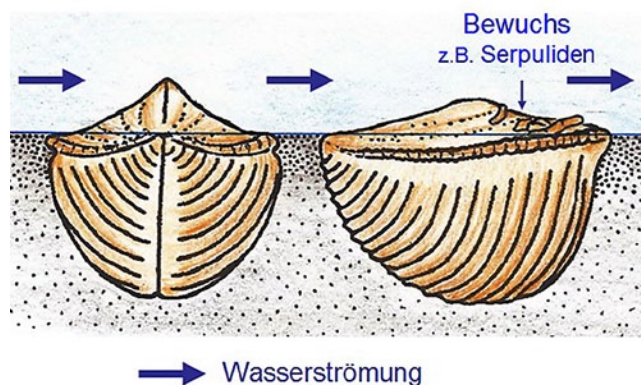


Bild 15: Lage einer *Trigonia* im Sediment des Meeresbodens. Der hinausragende Teil der Schale wird optimal vom Wasser umströmt. Die durch die Strömungen sauber gehaltene Fläche ist für die Besiedelung ideal. Nach Stanley 1977.

Ill. 15: position d'une *Trigonia* dans les sédiments au fond de la mer. La partie proéminente de la coquille est contournée de manière optimale par l'écoulement de l'eau. La surface ainsi maintenue propre par les courants est idéale pour la colonisation. Selon STANLEY 1977.

Trigonien haben wohl am Ort ihrer Einbettung gelebt und sind bei der Aufarbeitung nicht weit verfrachtet worden. Es finden sich jedenfalls keine Hinweise im Sediment, dass sie von weiter entfernten Biotopen eingeschwemmt wurden.

Die Schalen der Anwiler-Trigonien (Bild 14) zeigen oft auf einer Seite einen Bewuchs mit Resten sessiler Organismen, wie Serpuliden, Austern oder Algen. Dieser Bewuchs hängt damit zusammen, dass die Trigonien den Wasseraustausch durch die offene Schale bewerkstelligen mussten, da ihnen ein Siphon zur Versorgung fehlte. Bild 15 zeigt die Lage der Muschel im Sediment. Die eingegrabenen Muscheln ragten mit einem Teil der Area ins Meerwasser, sodass sessile

de l'autre (ill. 1 et 2). Les trigonies d'Anwil ont vraisemblablement vécu là où elles ont été ensevelies et n'ont pas été transportées bien loin lors du brassage. Les sédiments ne contiennent en tout cas aucun signe indiquant qu'elles auraient été entraînées par l'eau depuis des biotopes éloignés.

Les coquilles des trigonies d'Anwil (ill. 14) présentent souvent sur un côté, un recouvrement par des restes d'organismes sessiles tels des Serpulidae, des huîtres ou des algues. Ce recouvrement est en lien avec le fait que les trigonies devaient parvenir à échanger l'eau par la coquille ouverte puisqu'elles ne disposaient pas de siphon pour l'alimentation. L'illustration 15 montre la position

Organismen die harte Schalenoberfläche besiedeln konnten. Im Biotop der rezenten Neotrigonien, die in Tiefen von wenigen Metern bis gegen 100 Meter leben, werden die Muschel oft mit Sediment überschüttet (MORRISON 2011). Der Gezeitenstrom entfernt aber regelmässig das neu abgelagerte Sediment, so dass die Neotrigonien immer wieder freigelegt werden. Die Schalen der heutigen Neotrigonien sind darum selten bewachsen. Das beobachtet man auch bei den Trigonien, die aus Tongesteinen stammen, deren Ablagerungsmilieu tiefer und ruhiger war, als dasjenige von Anwil. Mit der grösseren Tiefe dürfte die Population inkrustierender Organismen stark abnehmen.

Zusammenfassung

Trigonien sind Muscheln, die sich über eine sehr lange Zeit der Erdgeschichte behauptet haben, obwohl sie wichtige Entwicklungsschritte der Bivalven, wie beispielsweise die Entwicklung eines Siphos, nicht verwirklichten. Sie haben aber die Nachteile, die daraus entstanden, durch Adaptionen der Schalenmorphologie und durch die Entwicklung eines raffinierten Schalenschlosses wettgemacht. Diese morphologischen Anpassungen ermöglichten es den Trigonien sich rasch und effizient ins Sediment einzugraben. Die Blütezeit der Trigonien war das Mesozoikum, während dem sie den grössten Individuenreichtum entwickelten. Die Zahl der Arten blieb aber auch in diesem Zeitabschnitt eher gering. Trotz dieser Einschränkungen haben die Trigonien bis heute überlebt und können durchaus als lebende Fossilien bezeichnet werden.

Ausgewählte Literatur / Choix de littérature

- AMLER, M., FISCHER, R. & ROGALLA, N. (2000): Muscheln. Enke im Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- BITTERLI-DREHER, P. (2012): Die Ifenthal-Formation im nördlichen Jura. Swiss Bull. angew. Geol. Vol 17/2, p.93–117.
- BITTERLI-DREHER, P. (2016): Exoten aus dem Tethys-Ozean: Phylloceraten aus dem späten Dogger und frühen Malm des Tafeljura. Mitt. Natf. Ges. beider Basel 16.
- FRANCIS, A.O. (2000): The Palaeobiology of the European Jurassic Trigoniidae. 323 pp, Ph. D. Thesis, University of Birmingham, UK.
- FRANCIS, A.O. & HALLAM A. (2003): Ecology and evolution of Jurassic trigonoid bivalves in Europe. Lethaia 36, p. 287–304.
- HUBER, M. (2010): Compendium of Bivalves. ConchBooks, Hakenheim.
- KAEVER, M., OEKENTORP, K. & SIEGFRIED, P. (1994): Fossilien Westfalens. Münster. Forsch. Geol. Paläont. 40/41.
- MORRISON, H.M. (2011): Description of *Neotrigonia jacksoni* n.sp. from the mid-central to northern coast of Western Australia (Bivalvia, Trogoniidae). Conchylia 41 (3/4), p. 2–12.
- PUGACZEWSKA, H. (1976): Trigoniidae of the Dogger of Leczyka (Central Poland). Acta Pal. Polonica, Vol. 21/1.
- PUGACZEWSKA, H. (1977): Additional Studies on the Jurassic Trigoniidae of Poland. Acta Pal. Polonica. Vol. 22/3.
- STANLEY, S.M. (1977): Coadaption in the Trigoniidae, a remarkable family of burrowing Bivalves. Palaeontology 20/4, p. 869–899.
- WILDI, W. (1976): Die Molluskenfauna des Gansinger Dolomites (Trias, Karnien, Mittlerer Keuper) im aargauischen Tafeljura (Nordschweiz). Eclogae geol. Helv. Vol. 69/3, p. 671–684.

Peter Bitterli, Wolfgalgen 4, 5304 Endingen

de la coquille dans le sédiment. Une partie de l'area des bivalves enfouis dépassait dans l'eau de mer, si bien que des organismes sessiles pouvaient coloniser la surface de la coquille.

Dans le biotope des néotrigonies récentes qui vivent à des profondeurs variant de quelques mètres à près de 100 mètres, les bivalves sont souvent recouverts de sédiments (MORRISON 2011). Le courant des marées rince toutefois les sédiments fraîchement déposés et dégage ainsi constamment les néotrigonies récentes. Leurs coquilles sont donc rarement colonisées. Cette observation peut aussi être faite sur les trigonies qui proviennent de roches argileuses dont le milieu de formation était plus profond et plus calme que celui d'Anwil. La population d'organismes formant des croûtes devraient fortement diminuer à plus grande profondeur.

Résumé

Les trigonies sont des bivalves qui se sont imposés sur une très longue période de l'histoire de la Terre bien qu'elles n'aient pas profité des étapes de développement importantes des bivalves comme celui d'un siphon. Elles ont pallié les inconvénients qui y étaient liés par des adaptations de la morphologie de la coquille et par le développement d'une charnière raffinée. Cette adaptation morphologique permit aux trigonies de s'enfouir rapidement et efficacement dans les sédiments. L'acmé des trigonies se situait au Mésozoïque au cours duquel elles développèrent la plus grande population d'individus. Le nombre d'espèces demeura toutefois plutôt restreint, même à cette époque. Malgré ces restrictions, les trigonies ont survécus jusqu'à aujourd'hui et peuvent tout à fait être qualifiées de fossiles vivants.

CONCLUSIONS

Specimens of the genus *Trigonia* from the iron-oolithic Anwil-Bank (Late Bathonian/Early Callovian) are described. They belong to 3 species: *Trigonia costata*, *Trigonia elongata* and *Trigonia interlaevigata*. Francis (2000) united *T. interlaevigata* (QUENSTEDT, 1858) with *T. triangularis* (GOLDFUSS, 1834) from Upper Bajocian formations in Germany. The Callovian specimens he added to *T. costata*. Two specimens from the Anwil-Bank with a marked antecarinal space shows indeed morphologic data clearly different from *T. costata* and are similar with the specimens described by Quenstedt 1858. So, the species *T. interlaevigata* (QUENSTEDT) is therefore not a synonym of *T. triangularis*, it is a valid species.

Traduction: Daniel Hêche