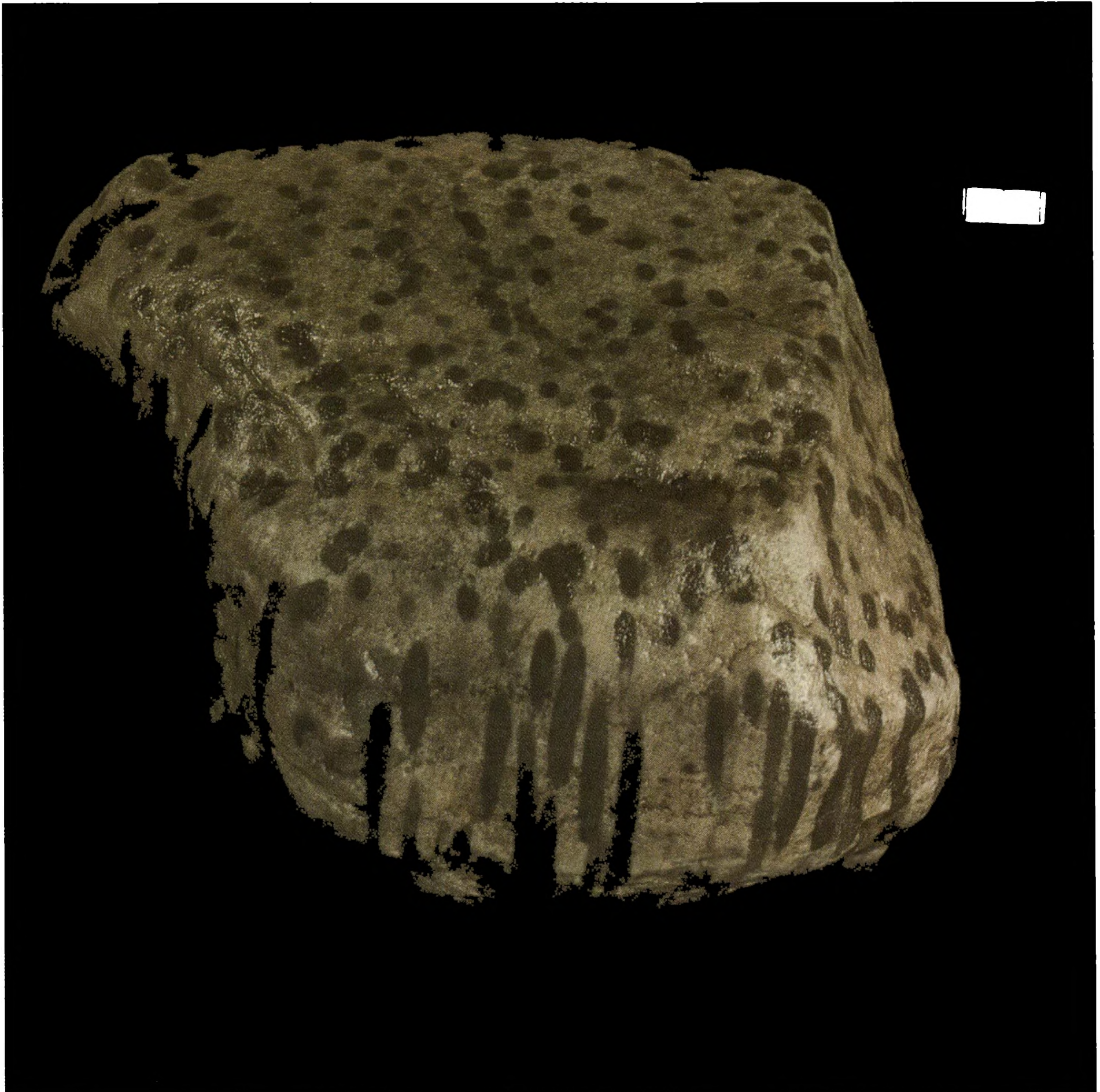


# ARCHIV FÜR GESCHIEBEKUNDE

Herausgegeben vom Geologisch-Paläontologischen Institut  
und Museum der Universität Hamburg  
und der Gesellschaft für Geschiebekunde (GfG)



Im Selbstverlag der GfG

Arch. Geschiebekde.	Band I	Heft 6	Seite 305–368	Hamburg Januar 1993
---------------------	--------	--------	------------------	------------------------

I n h a l t

BARTHOLOMAUS WA	Spurenfossilien unterkambrischer Sandsteine aus dem Sylter Kaolinsand sowie von Eiszeit-Geschieben ..... 307
HINZ-SCHALLREUTER I	Ein mittelkambrischer hesslandonider Ostrakod sowie zur Morphologie und systematischen Stellung der <i>Archaeocopa</i> ..... 329
KRUEGER H-H	Zwei neue Arten der Gattungen <i>Chasmops</i> und <i>Bolbochasmops</i> aus baltoskandischen Geschieben ..... 351 Anmerkung des Schriftleiters: Nomenklatorisches Geschlecht von <i>Chasmops</i> ..... 358
ZIBROWIUS H & VOIGT E	Ein Faksekalk-Geschiebe (Danium, Unter-Paläozän) aus der Umgebung von Hamburg mit Stylasteriden (Cnidaria: Hydrozoa) ..... 359

-----  
 ARCHIV FÜR GESCHIEBEKUNDE ist vorgesehen für Arbeiten aus dem 1988 gegründeten *Archiv für Geschiebekunde* am Geologisch-Paläontologischen Institut und Museum der Universität Hamburg und für mit dessen Aufgaben in Zusammenhang stehende Veröffentlichungen. Es wird herausgegeben von der genannten Institution und der *Gesellschaft für Geschiebekunde e.V. (GfG)*. Mehrere in zwangloser Folge erscheinende Hefte werden zu einem Band vereinigt.

ISSN 0936-2967.

S c h r i f t l e i t u n g: PD Dr.R.Schallreuter, Hamburg.  
 R e d a k t i o n s m i t g l i e d: G.PÖHLER, Hamburg.  
 Für den sachlichen Inhalt der Beiträge sind die Autoren verantwortlich.

V e r l a g: Selbstverlag der *Gesellschaft für Geschiebekunde*.  
 c/o Archiv für Geschiebekunde, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Hamburg, Bundesstr. 55 (Geomatikum), D-W-2000 Hamburg 13, Germany.

D r u c k: Zeitungsverlag Krause KG, Glückstädter Straße 10 (Pressehaus), D-W-2160 Stade. Das Farbklichee wurde dankenswerterweise von der Firma Reinhard Posdziech + Co, Wesloer Straße 112, D-W-2400 Lübeck 16, zur Verfügung gestellt.

Die Reihe ist erhältlich über den Verlag oder die Versandbuchhandlung D.W.Berger, Pommerweg 1, D-W-6369 Bad Vilbel 1.

P r e i s des Heftes: 30,- DM (GfG-Mitglieder: 25,- DM).  
 [Abonnementspreis: 20,- DM (GfG-Mitglieder: 15,- DM)].

-----  
 T i t e l b i l d: Ein Skolithossandsteingeschiebe von Bliesdorf, Schleswig-Holstein).

Derartige Geschiebe sind besonders attraktiv, wenn die Skolithen andersartig gefärbt sind als die Matrix, was seltener der Fall ist. Das Stück stammt aus dem *Archiv für Geschiebekunde Hamburg* (Nr.G121). (SCHALLREUTER) Foto: LIERL



# Spurenfossilien unterkambrischer Sandsteine aus dem Sylter Kaolinsand sowie von Eiszeit-Geschieben

Werner A BARTHOLOMAUS

BARTHOLOMAUS WA 1993 Spurenfossilien unterkambrischer Sandsteine aus dem Sylter Kaolinsand sowie von Eiszeit-Geschieben [Trace Fossils in Lower Cambrian Sandstone Boulders from the Kaolinsand of Sylt and Pleistocene Geschiebes] - *Arch. Geschiebekde.* 1 (6): 307-328, 5 Tf., 6 Abb., 1 Tb., Hamburg. ISSN 0936-2967.

A review of trace fossils of Lower Cambrian age in geschiebes is given. As far as they are found in boulders of the pliocene Kaolinsand of the Isle of Sylt these trace-fossils are discussed in detail.

*Werner A. Bartholomäus, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hannover, Callinstr. 30, D-W-3000 Hannover, Germany.*

**Z u s a m m e n f a s s u n g:** Nach einer Übersicht über Spurenfossilien in unterkambrischen Geschieben werden Spurenfossilien der gleichen Gesteine, soweit sie von Geröllen des Neogen bekannt sind, intensiver behandelt. Bei den bankweise überwiegend exklusiv auftretenden *Domichnia Skolithos*, *Monocraterion* und *Diplocraterion* können, in unterschiedlicher Häufigkeit, abwärtige, trichterförmige Sedimentschleppungen auftreten. Da es sich nicht um ein Konstruktionsmerkmal handelt, entfällt ihre spurensystematische Eignung.

Die unterkambrischen Sandsteine des Kaolinsandes können dem südschwedisch-Bornholmer Raum zugeordnet werden.

## 1. Einleitung

Nach ersten Beschreibungen von Körperfossilien begann mit TORELL die Beachtung der Spurenfossilien sowie spezieller Marken der nordischen Sandsteine des Kambrium (Übersicht bei ALPERT 1977). Die meisten von ihnen sind auch als eiszeitliche Geschiebe bekannt. Insbesondere handelt es sich um unter- bis mittelkambrische Schichten.

Ihre Verbreitung (Abb.1) erstreckt sich einmal untermeerisch in einem relativ schmalen Streifen zwischen Bornholm und dem Lagoda-See, zum andern entlang der Küste zwischen Schonen und der smäländischen Küste am Kalmarsund sowie den mittelschwedischen Vorkommen von Väster- und Östergötland und dem Sundgebiet mit Öland. Weitere Gebiete wie die Hedemark/S-Norwegen und den Skanden bis hinauf nach N-Norwegen und Schwedisch-Lappland (STODT 1987) kommen als Geschiebelieferanten weniger in Frage.

Das zweite zeitlich wichtige Auftreten dieser Gruppe umfaßt den ungleich längeren Zeitraum des jüngeren Tertiär (Neogen im alten Sinne). In Sedimenten dieses Zeitabschnittes herrscht in der groben Steinfraktion (> 20 cm) dieser Gesteinstyp sogar vor. Da sich Eisbeteiligung als Transportagens nicht direkt nachweisen läßt, handelt es sich nach dem sedimentologischen Befund um Gerölle. Für die beiden Abschnitte des Neogen, der für die Braunkohlenbildung wichtigen Zeit des Miozän und dem sich anschließenden Abschnitt des Pliozän unterscheiden sich allerdings die Ablagerungsräume für grobe Schüttungen, verursacht durch überregionale Verschiebungen der Meeresverbreitung in Verbindung mit tektonischen Teilbewegungen des nordeuropäischen Tertiärbeckens. Während kiesführende Braunkohlensande (Miozän) nur in Jütland, Schleswig und östlich der Elbe in S-Mecklenburg, Brandenburg bis zur Niederlausitz, Pommern bis zum südlichen Ostpreußen verbreitet sind, tritt kiesführender Kaolinsand

(Pliozän) nur in Schleswig-Holstein, der Deutschen Bucht, in Hamburg und im nördlichen Niedersachsen, vor allem dem Weser-Ems-Gebiet auf (Abb.2). Die Ostsee, von der besonders der westliche Teil mit zum Verbreitungsgebiet gehörte, ist wahrscheinlich erst in geologisch junger Zeit ausgeräumt worden (MEYER 1991).

Trotz der Verschiedenheit in Ablagerungsraum und -zeit sind die Unterschiede - geröllkundlich gesehen - für beide Neogenabschnitte so unbedeutend, daß die Aussagen über die hier zu behandelnden Sylter Sandsteine auch in deren Verbreitungsgebiet der mitteldeutschen Braunkohlensande und gleichalter anderer Vorkommen gelten.

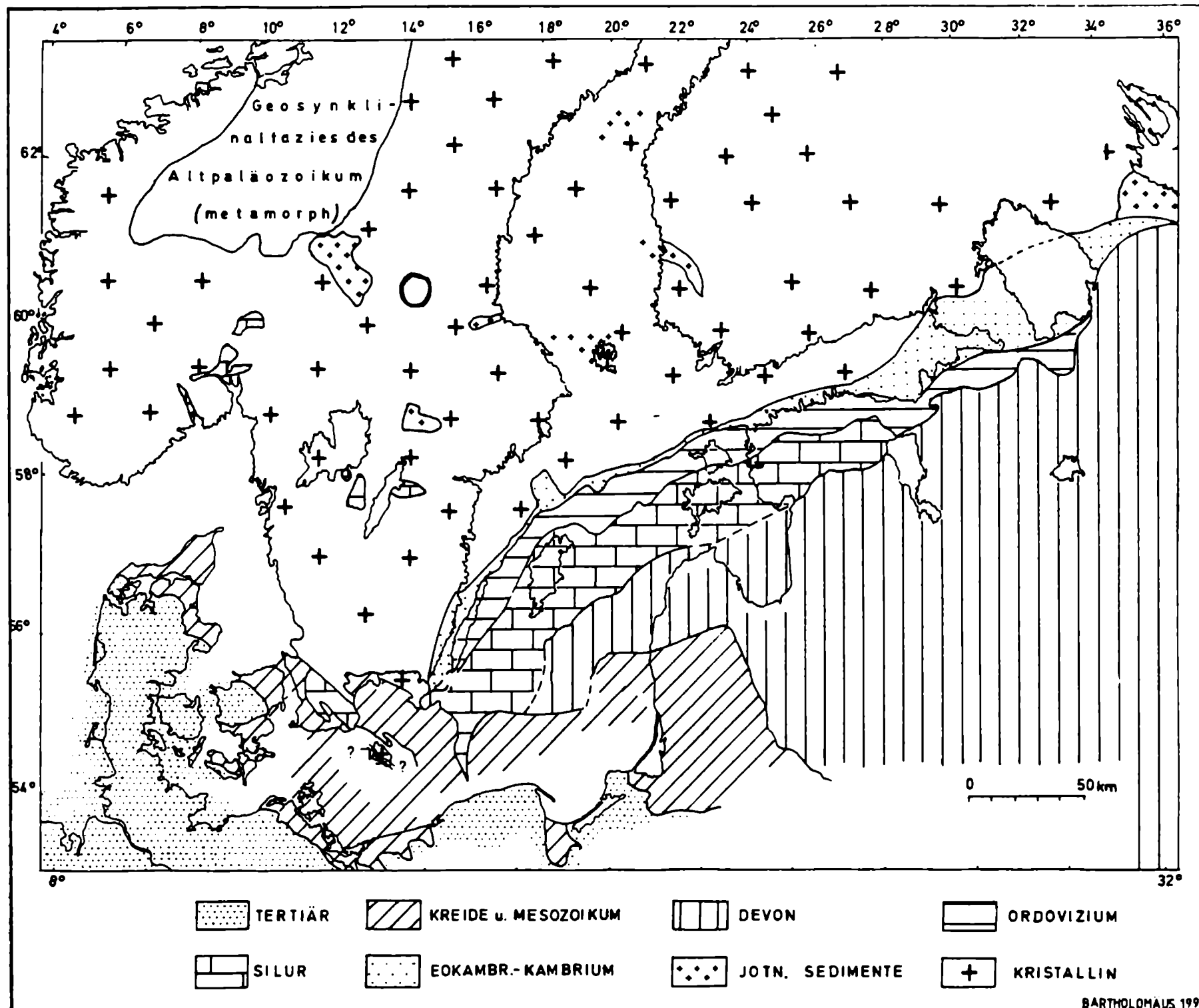


Abb. 1: Quartärabgedeckte Karte der Ostsee und Umgebung.

## 2. Übersicht über die unterkambrischen Spurenfossilien in Geschieben

Folgende Gesteinsgruppen sollen nicht behandelt werden: Der sterile Nexö-Sandstein des Eokambrium/basales Kambrium von Bornholm und die unterkambrischen Sandsteine, die von der Geschiebeforschung lediglich wegen lithologischer Eigenheiten Bezeichnungen erhalten haben, wie der/die Tigersandstein(e) und der gelegentlich auch *Scolithos* enthaltende Kalmarsund (= Chiasma)-Sandstein vom Kalmarsund (MEYER 1987).

Weiter sollen Sandsteine mit Körperfossilführung, wie der *Mobergella*-Sandstein und *Lingula*-Sandstein, unberücksichtigt bleiben.

Vom Unterkambrium sind einige Problematika bekannt. Dazu gehören:



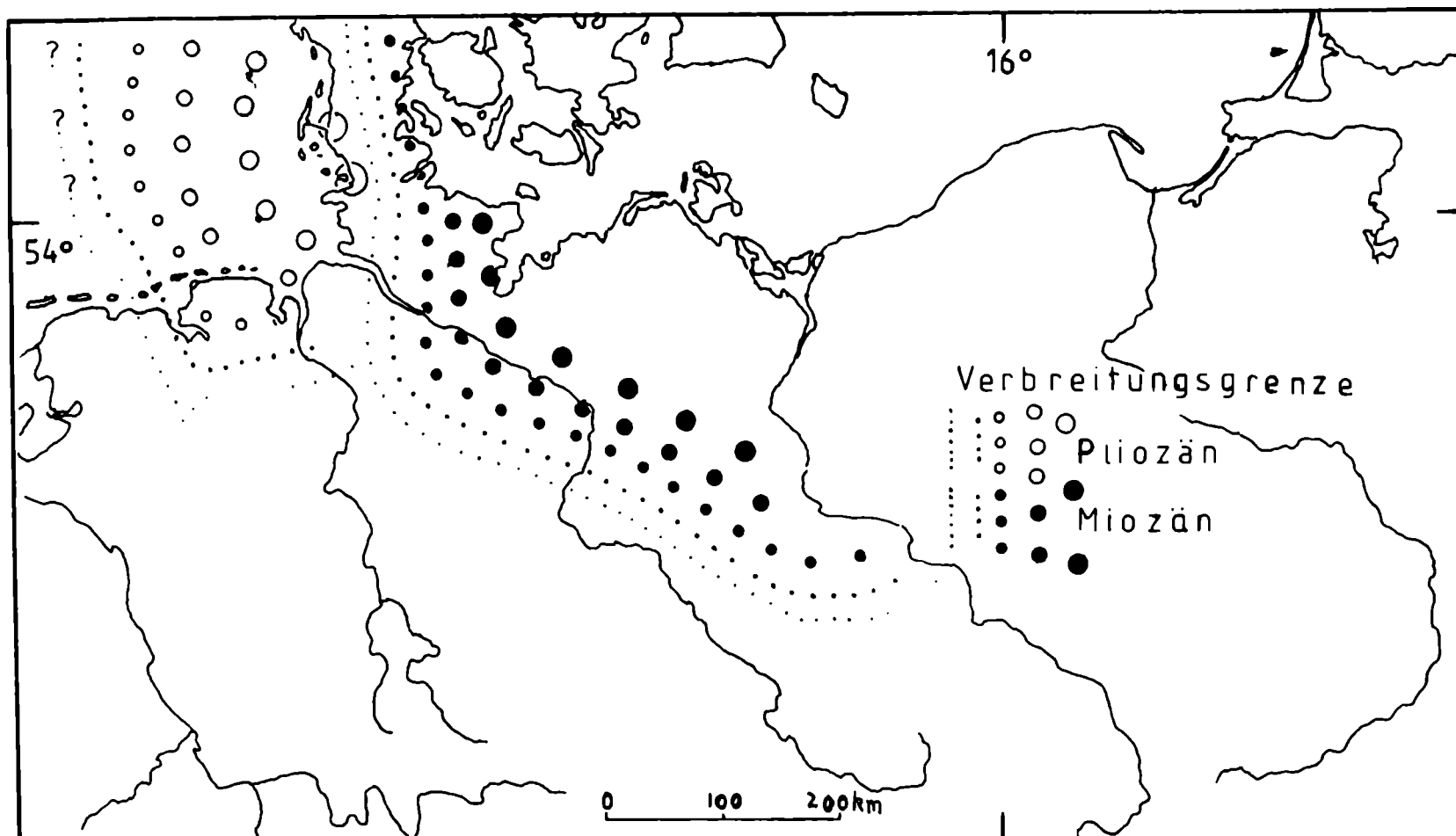


Abb. 2: Verbreitungsgrenze von nordischen Kiesanteilen in Braunkohlensanden (Unter-/Mittel-Miozän) und Kaolinsand (Pliozän) (nach verschiedenen Quellen).

***Spirocolex* TORELL**

NATHORST 1881: Tf.6, F.3; HANTZSCHEL 1975: Abb.108, F.3.

Diese Spur ist vom tonig-sandigen Unterkambrium Västergötlands bekannt. Da sie von Geschieben noch nicht erwähnt wurde, wird hier nicht darauf eingegangen. Das gilt auch für die in Form und Erzeuger *Rusophycus* nahestehende, jedoch langgestreckte Kriechspur

***Cruziana* D'ORBIGNY**

HANTZSCHEL 1975: Abb.34, F.1a-d,  
die u.a. von Bornholm bekannt ist, sowie die Kriech?spur

***Scolica* de QUATREFAGES**

HANTZSCHEL 1975: Abb:66, F.1-4,

die Zopffährte

***Halopoa* TORELL**

MARTINSSON 1965: Abb.29, HANTZSCHEL 1975: Abb.41, F.5,  
von Västergötland und

***Tigillites* ROUAULT**

HANTZSCHEL 1975: Abb.71, F.2,  
vom unterkambrischen Balkaquarzit von Bornholm.

Ebenso bleiben mittelkambrische Sandsteine unberücksichtigt. Dazu zählt der relativ kleine Geschiebe liefernde trilobitenführende

***Paradoxissimus*-Siltstein  
(Syn. Tessini-"Sandstein")**

HUCKE & VOIGT 1967, LIENAU 1990, GIEBLER 1991, des Mittelkambrium mit

HANTZSCHEL 1975: Abb:71, F.4d  
als spreitenförmiger Freßbaute und weiteren Spuren wie

*Cruziana* D'ORBIGNY  
(MARTINSSON 1965)

sowie stratigraphisch und regional eng dazugehörige Sandsteine mit anderer Trilobitenfauna wie der

*Liostracus*-Sandstein  
(RUDOLPH 1991).

Tabelle 1 gibt einen Überblick über die bekanntesten Spurenfossilien des Unterkambrium. Soweit sie lediglich von Geschieben bekannt sind, sollen sie hier kurz erwähnt werden. Die Spuren, die auch im Kaolinsand auftreten, werden ausführlicher behandelt.

Formal lassen sich die Bauten und Spuren nach ihrer Orientierung in vertikal, horizontal und indifferent orientiert gliedern. Die Ausrichtung ist eng an die biologische Funktion und den Anlaß gebunden (vgl. FREY 1975, SEMP 1978). Man unterscheidet Wohnbauten (*Domichnia*), Freßbauten (*Fodinichnia*), Weidespuren (*Pascichnia*), Ruhespuren (*Cubichnia*) und Kriechspuren (*Repichnia*).

Die Erzeuger der in dieser Weise ethologisch klassifizierbaren Lebensspuren lassen sich analog dem Epi- und Endobenthos zurechnen.

Tabelle 1: Vergleich des Auftretens unterkambrischer Sandsteine mit Spurenfossilien als Geschiebe des nordeuropäischen Vereisungsgebietes (Gs.) und als Neogengerölle Jütlands, Nord- und Mitteldeutschlands (Gr.).

	Verbreitung		Klassifikation	Auftreten in				Spur.- Assoc.
	Gs.	Gr.		Fk	Sd	GS	T	
<i>Eophyton Linnaeanum</i>	X		M - h	+				
"Sandkegel"	X		? ? v		+			
<i>Xenusion</i>	0		K -	+				
<i>Oldhamia</i>	X		S P h	+		+		
<i>Plagiogmus</i>	X		S R h		+			
<i>Psammichnites</i>	X		S R h	+				
<i>Bergaueria</i>	X		S F h	+		+		
<i>Rusophycus</i>	X		S R h	+		+		
<i>Syringomorpha</i>	X		S F v-h	+	+			
<i>Skolithos</i>	XXX	XXX	S D v	+	+		+	
<i>Diplocraterion</i>	XX	XX	S D v	+			! !	
<i>Monocraterion</i>	XX	XX	S D v	+	+		+	
<i>Planolites</i>	X	X	S F h	+	+		+	
ungerichtete Durchwühlung	XX	XX	S F i	+	+			
vertikale Bauten mit Stopfgefüge	X	X	S F? v	+				

Leerstelle = noch nicht beobachtet, 0 = extrem selten, X = selten, XX = häufig, XXX = sehr häufig.

M = Schleifmarke, K = Körperfossil, S = Spurenfossil [D = Wohnbaute (*Domichnia*, F = Freßbaute (*Fodinichnia*), P = Weidespur (*Pascichnia*), C = Ruhespur (*Cubichnia*), R = Kriechspur (*Repichnia*)];

Orientierung: h = horizontal, v = vertikal, i = indifferent.

Fk = Feinkies, Sd = reiner Sand, GS = glaukonitischer Sand, T = Schluff, Ton.

*Eophyton Linnaeanum* TORELL  
(Tf.1)

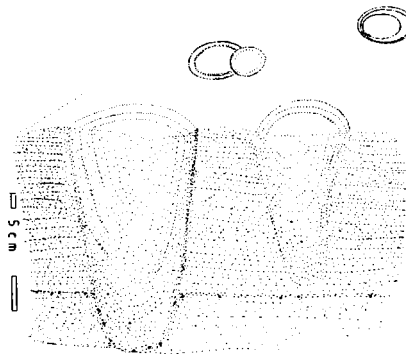
TORELL 1868: Tf.2, F.3; HADDING 1929: Abb.22; HANTZSCHEL 1975: Abb.103, F.1;  
non HANTZSCHEL 1964: Abb.9.

Nach heutiger Erkenntnis handelt es sich um eine Schleifmarke, die durch unbekanntes Driftmaterial erzeugt ist. TORELL beschrieb die Marke (1867/68) vom Mickwitzia-Sandstein Västergötlands, von wo die Verbreitung bis nach Närke heraufreicht. Der Erstbeschreiber bildete die Marke teils gebogen, teils gerade verlaufend ab. Auch wenn *Eophyton* bei linealgeradem Verlauf besonders spektakulär wirkt, so sind es doch die mehr oder weniger zahlreichen rillenförmigen Striemen, die die Marke von anderen unterscheiden. So ist das von HANTZSCHEL (1964: Abb.9) dargestellte Geschiebe eher ein mittelkambrischer *Paradoxissimus*-Siltstein (Tessini-"Sandstein"), der auch in der Geschiebeliteratur gelegentlich irrtümlich als *Eophyton*-Sandstein bezeichnet wird.

Dieses häufige Geschiebe enthält i.d.R. auf Schichtflächen lückenlos angeordnet, kurze, unterschiedlich tief eingeschnittene, undeutliche Marken, die keine Verwechslung erlauben. Über das Spuren- und Markeninventar dieses Gesteins äußerte sich GIEGLER 1991.  
Herkunft: Mittelschweden.

"Sandkegel"  
(Abb.3)

SCHUDEBEURS 1969b: Abb.30,32-34; 1989:  
Abb.3,12; WETZEL 1970: Tf.5-6;  
non BRUUN-PETERSEN 1973: Abb.2-4.



Es handelt sich um bislang schlecht beschriebene, rotationssymmetrische, stumpfkegel- bis konisch geformete Körper aus abwärtig geschleppter Schichtung in mehr oder weniger glaukonitischem Sandstein. Sie wurden durch SCHUDEBEURS 1989 biogen gedeutet. Gleichartige "Chevron"-Strukturen in pleistozänen Küstensanden haben CURRAN & FREY (1977: Tf. 1a) als wahrscheinlich physikalisch erzeugt gedeutet. Sie sind gleichfalls von heimischen Schmelzwasserablagerungen bekannt.  
Herkunft: Balkaquarzit/Bornholm.

Abb.3: Conusförmige "Sandkegel" in unterkambrischem Sandstein (nach SCHUDEBEURS 1989: Abb.12 und WETZEL 1970: Abb.5).

*Xenusion* POMPECKJ

SCHALLREUTER 1985, DZIK & KRUMBIEGEL 1989.

*Xenusion* hat als außergewöhnlich seltenes Fossil Eingang in das Emblem der diese Zeitschrift herausgebenden Gesellschaft gefunden. Es ist das bisher einzige bekannte Weichkörperfossil des epikontinentalen Sedimentationsraumes. Herkunft: unbekannt, wird den untersten Sandsteinen des Unterkambrium vom Kalmarsund zugerechnet.

*Oldhamia* FORBES  
(Tf.1)

GLAESSNER 1969; HANTZSCHEL 1975: Abb.53, F.3b; JAEGER & MARTINSSON 1980.



Diese Weidespur, wahrscheinlich durch Trilobiten erzeugt, tritt vorherrschend in Sanden und Peliten auf.  
Herkunft: westliches Skandinavien.

*Plagiognus* ROEDEL

(Tf.1)

HÖGBOM 1925; ROEDEL 1926, 1929; HANTZSCHEL 1964: Abb.6; 1975: Abb.59, F.4; HUCKE & VOIGT 1967: Tf.2, F.5; GLAESSNER 1969; BANKS 1970; PETERSON & CLARK 1974; JAEGER & MARTINSSON 1980: Abb.1-6; ? STODT 1987: Tf. 8, F.C; GIEBLER 1990: Abb.; LIENAU 1990: Tf.3, F.1.

Die schichtparallel orientierte Spur wird heute als Infauna (Borstenwürmer?, Mollusken?) den Fraßbauten zugerechnet. Sie ist ausschließlich von eher glaukonitarmen (Fein)sanden bekannt, die zusätzlich vertikal orientierte, sehr feine Grabgänge enthalten können.

Herkunft: Öland, Västergötland, Brantevik/Schonen.

*Psammichnites* TORELL

(Tf.1)

TORELL 1868: Tf.1; 1870: 9; HADDING 1929: 103; HANTZSCHEL 1964: Abb.7; 1975: Abb.62, F.2c; SCHUDEBEURS 1969b: Abb.24; RUDOLPH 1985: Abb.; ? GIEBLER 1987: Tf.1.

Es handelt sich wohl um eine Kriechspur (Schnecke?), die auf Schichtflächen hellen Sandsteines, auch gehäuft auftritt. Zusätzlich können vertikale Röhrenbauten auftreten.

Herkunft: Brantevik/Schonen (Hardeberga-Sandstein), Närke/Mittelschweden.

*Bergaueria* PRANTL

(Tf.1)

non WETZEL 1970: Tf.5-6, HANTZSCHEL 1975: Abb.28, F.2; STODT 1987: Tf.9, F.A.

Es handelt sich um die Ruhespur von fraglichen Coelenteraten in tonigem Sandstein.

Herkunft: unbekannt.

*Rusophycus* HALL

(Tf.1)

BERGSTROM 1970: Abb.1-3, HANTZSCHEL 1975: Abb.63.

Es handelt sich um die Ruhespur von Trilobiten. Sie ist sowohl aus der Tief- als auch von der Flachwasserfazies des unterkambrischen Meeres bekannt.

Herkunft: Västergötland, Hardeberga-Sandstein/Schonen.

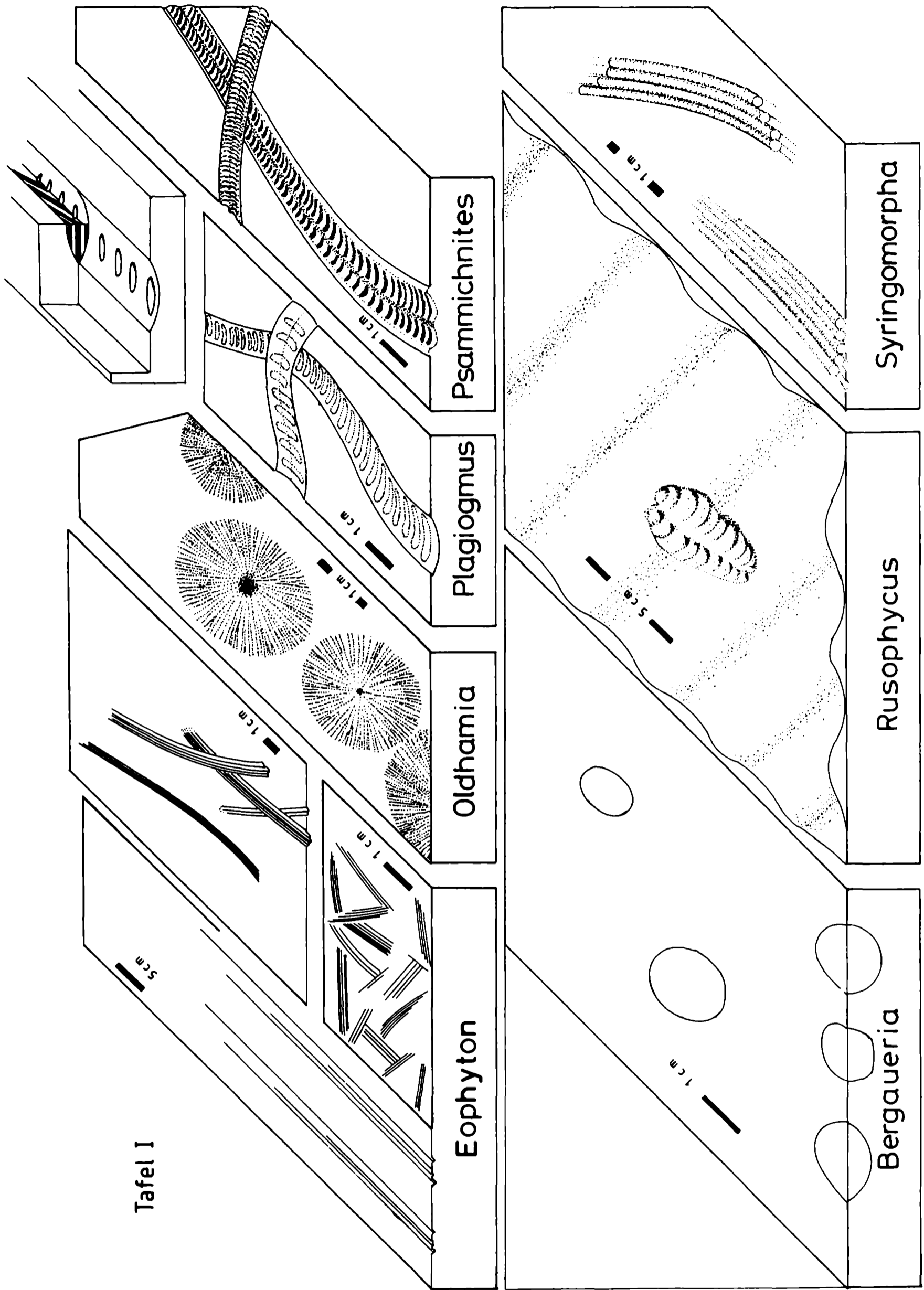
*Syringomorpha* NATHORST

(Tf.1)

NATHORST 1886; RICHTER 1927; HUCKE & VOIGT 1967: Tf.2, F.3-4; SCHUDEBEURS 1969b: Abb.19, MECKER 1969: Abb., HANTZSCHEL 1975: Abb.68, F.3; GRAGE 1978: Abb.S.28), ? GABA & PEK 1980: Abb.2.

Es handelt sich um die Fraßspur, möglicherweise eines Wurmes, die Überwiegend in glaukonitischen Sanden auftritt.

-----  
Tafel 1 (S.313). Horizontal orientierte Spurenfossilien und eine Marke aus unterkambrischen Geschieben (umgezeichnet nach Literaturangaben).



Herkunft: Schonen (Hardeberga-Sandstein, LINDSTRÖM & STAUDE 1971), Kalmarsund, Geschiebe von Öland.

#### Undefinierbare Bauten (Abb.4)

In Mittelsandsteinen können bevorzugt vertikal orientierte, röhrenförmige Bauten auftreten, die keinem strengen Bauprinzip unterliegen und damit kaum definierbar sind. Die Abbildung zeigt überwiegend vertikal, teil schräg, teils horizontal, teils umbiegende röhrenförmige Spuren (Kaliber 3-6 mm), die z.T. ein Stopfgefüge erkennen lassen. Es handelt sich deswegen eher um Freß- als um Wohnbauten. Die Schichtblätter sind teils aufwärtig, teils abwärtig, teils ungeschleppt, teils paketweise verdrückt.  
Herkunft: unbekannt.

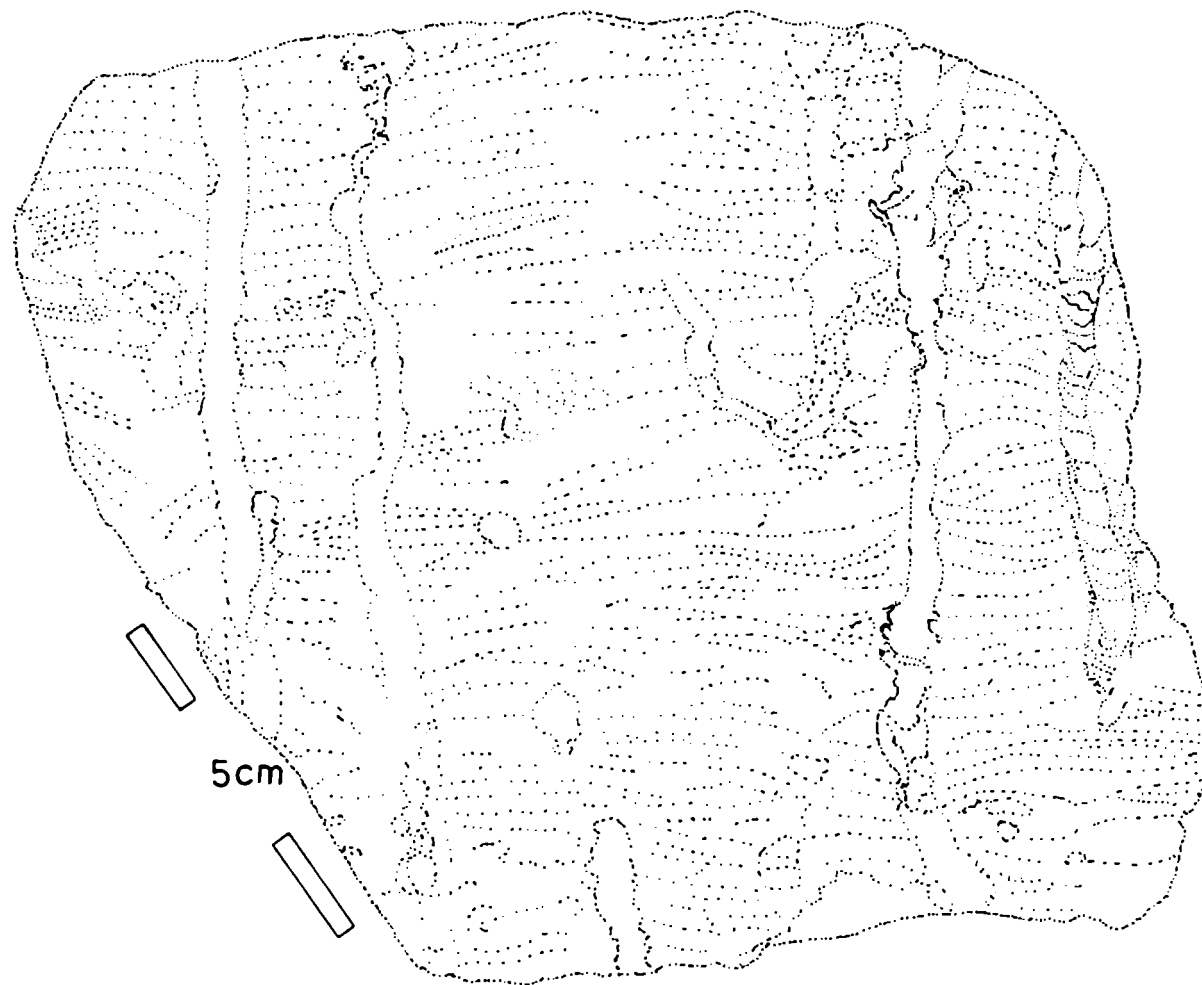


Abb.4. Undefinierbare Bauten in unterkambrischem Sandstein im Vertikalschnitt (Geschiebe aus Schleswig).

### 3. Spurenfossilien der Kaolinsandgerölle 3.1 Lithologie der Sandsteine

Die unterkambrischen Sandsteine (U.von HACHT 1978, 1979, 1984, 1985, 1987) bestehen überwiegend aus Mittelsand, aber Fein- und Grobsand, ja sogar Konglomerat aus feinem Feinkies (2-4 mm D) tritt ebenso auf. Feldspat und vereinzelte Glaukonitkörner können hinzutreten. Glaukonitreiche (bis 20 Vol. %) Fein- bis Mittelsande (Grünsandstein) treten aber durchaus auf. Weitverbreitet sind weiße, hellgrüne oder graue Gallen aus Ton bis Grobsilt (2 mm bis mehrere cm D), die überwiegend als plattig runde, weniger als eckige Partikel lagenweise eingestreut sind. Obwohl sich unter ihnen keine transportbedingten Armierungen aus Sedimentkorn (sandgespickte Tongerölle) nachweisen lassen, müssen sie wenigstens teilweise plastisch gewesen sein, da sie durch Bioturbation mit zerstört wurden. Je nach deren Ausmaß ist Schichtung überliefert.

Sowohl feinrhythmisch horizontale Schichtung, als auch Schrägschichtung treten auf. Schichtflächen sind nur selten durch Rippeln gegliedert. Weit verbreitet sind rote/braune Farbzonierungen, die diagentisch durch Ausfällung entstanden sind. Obwohl sie Schräg-/Schichtung vortäuschen, verlaufen sie



schräg zu ihr. Bei einem Durchmesser mehrerer dm haben sie oft die Geometrie ineinandergestapelter Schüsseln. Röhrenbauten, besonders von *Skolithos*, können durch farbigen Sand hangender Schichten verfüllt sein. Regelmäßig oder unregelmäßig verteilt sind punktförmige Nester (bis 1 cm) bindemittelfreier Bereiche. Hier sind bis auf ganz schwache Anätzungen/Quarzüberzüge diagenetische Vorgänge unterdrückt worden, so daß die detritisch geformten Quarzkörner beim Aufsägen herausfallen. Im Unterschied zu diesen Bereichen mit hohem Porenvolumen, sind die Sedimente ansonsten durchgehend durch homoaxiales Quarzwachstum zu porenfreien Kristallsandsteinen umgewandelt. In seltenen Fällen (in Bereichen vollständiger Einkieselung) ist unverwitterter Pyrit überliefert. In Glaukonitsandstein, treten selten diskusförmige Toneisenstein-konkretionen bis 10 cm Durchmesser auf.

Bei genauer Beachtung lassen sich bei dem überwiegenden Teil der Sandsteine fossile Lebensspuren nachweisen, von denen sich ein Teil nicht klassifizieren läßt. So sind auf Schichtflächen von glaukonithaltigen und -freien Sandsteinen gelegentlich mm-dünne, langgestreckte Weide?-Gänge als Hyporelief überliefert. Zu den bereits erwähnten undefinierbaren Bauten (Abb. 4) gehören weitständig angeordnete vertikale Bauten mit Stopfgefüge, die gelegentlich in violettroten Mittelsandsteinen anzutreffen sind.

Unter den Neogengeröllen lassen sich keine Glaukonitsandsteine mit vertikal orientierten Bauten beobachten. Lediglich weitständige, gerade bis schwach gebogene Röhren (Kaliber: 2-4 mm), ähnlich *Skolithos*, aber unorientiert, lassen sich in entschichteten glaukonithaltigen Feinsandsteinen gelegentlich nachweisen. Sie sind deutlich erkennbar mit tonig-schluffigen Wandauskleidungen (Stärke: 1/10 mm) ausgestattet. Wegen intensiver Verwitterung auf letzter Lagerstätte sind mürbe, z.B. tonige Gesteinsbereiche nicht vollständig erhalten.

### 3.2 Spurenfossilien

#### *Skolithos* HALDEMAN (Tf.2)

TORELL 1868: Tf.2, F.1; 1870: 12; WESTERGARD 1931: Tf.7-9, Tf.10, F.1; HUCKE & VOIGT 1967: Tf.1, F.1; SCHUDEBEURS 1969b: Abb.1-3,16, NEBEN & KRUEGER 1979: Tf.114, GABA & PEK 1980: Tf.2, F.2; TIEDEMANN 1989: Abb.1-2; TROPPEZ 1986: Abb.1; non BENNHOLD 1935: Abb.1.

Eine moderne systematische Übersicht der Gattung *Skolithos* hat ALPERT (1974) zusammengestellt. Die Untersuchung von 30 Sandsteinen ergab folgende Zusammensetzung von Kolonien:

Röhrendicke: 2-5, überwiegend 3-4 mm, zu 29/30 gleich, zu 1/30 ungleich  
 Röhrenabstand: engständig: zu 19/30,  
 mittelständig: zu 3/30,  
 weitständig: zu 9/30  
 Röhrenlänge: wird immer durch die überlieferte Bankmächtigkeit mit wenigen cm bis max. 30 cm begrenzt. Röhren gehen auch durch Bänke mit mehreren Schrägschichtungskörpern.  
 Röhrenabstand: zu 4/5 gleich (Durchschnitt: 8 mm), zu 1/5 ungleich (Durchschnitt: 12 mm).  
 Röhrenorientierung: vertikal, ohne Beeinflussung durch Schrägschichtung, bei engständige Besiedlung besonders gerade und parallel, z.T. einheitlich mit wenigen Grad vom Lotrechten abweichend.  
 Korngröße: Mittelsand : 18/30;  
 Feinsand: 4/30;  
 Grobsand: 8/30;  
 feiner Feinkies: <1/30

Siedlungsdichte bei Kolonien vom Kaliber etwa 4 mm: häufig um 15000, max. um 50000 Individuen/qm, bei dünneren Röhren auch bis 80000 Individuen/m<sup>2</sup>.

An verschiedenen Blöcken lassen sich jeweils nur vereinzelt Röhren beobachten, deren Umgebung in zerrender Weise trichterförmig abwärts deformiert ist. Auf sie hat bereits R. RICHTER (1926: 202) hingewiesen. Im Gegensatz dazu stellt der Hinweis von BENNHOLD (1935: Abb. 1) eine Verwechslung mit *Monocraterion* dar.



Wie auch bei Geschieben (Abb. 5), treten besonders bei lockerer Besiedlung auch Röhren auf, deren Ausrichtung nicht vollständig vertikal ist. Dabei sind durch Überschneidungen und Kappungen in unterschiedlichem Niveau unterscheidbare Generationen nur selten beobachtbar.

Verbreitung: Unterkambrium. Skanden, Oslogebiet, Schweden, Bornholm, Estland.

Abb.5. *Scolithos* in einem Geschiebe von Celle/Niedersachsen.

*Monocraterion* TORELL  
(Tf.3, Tf.4, F.3)

WESTERGARD 1931: Tf.5-6; ? STEHMANN 1935: Abb.1-2; BENNHOLD 1935: Abb. 1-3; HUCKE & VOIGT 1967: Tf.1, F.2; SCHUDEBEURS 1969b: Abb.8-9; 1989: Abb.8,11; ? BRUUN-PETERSEN 1973: Abb.2-3, NEBEN & KRUEGER 1979: Tf. 113; GABA & PEK 1980: Abb.1; E.RICHTER 1986: Tf.1, F.1.

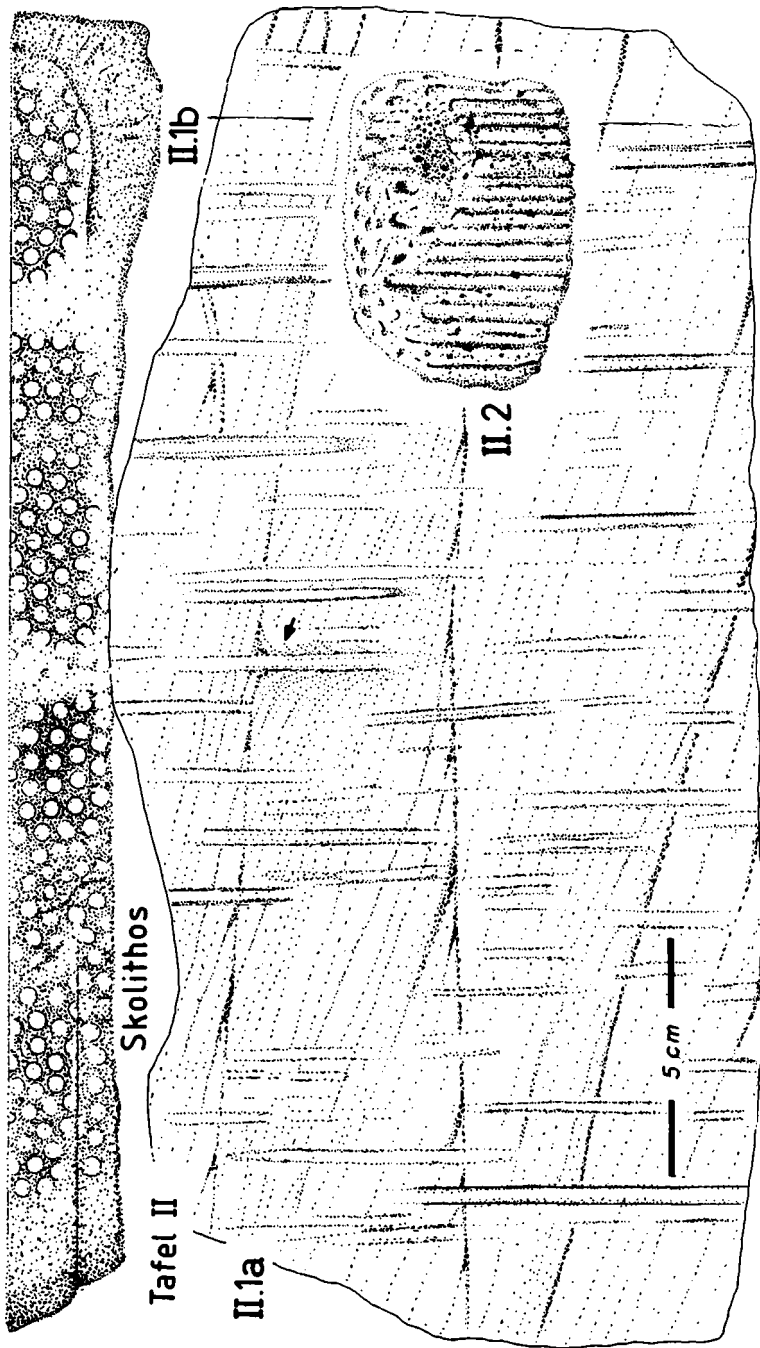
Röhren mit Trichteröffnungen können sich zwingenderweise nur an Kolonien mit lockerer Siedlungsdichte beobachten lassen, da ein Trichter am Eingang der vertikal orientierten Röhre seitlichen Raum beanspruchen würde. Nach Definition gehört zu *Monocraterion* dieser obere, also äußere Trichter, der sich im unbefestigten Sediment am Meeresboden ausbilden müsste, wenn die Röhre nicht stabilisiert ist. Von diesem Vorgang würde das unterlagernde Sediment allerdings unberührt bleiben. Bei dem vorliegenden Material lassen sich jedoch Trichter dieser Art nicht beobachten. Vielmehr existieren ausschließlich trichterförmige Schichtdeformationen rein zerrenden Charakters. Die überwiegend über die volle überlieferte Länge ausgebildeten Schleppungen/Sackungen müssen entweder bei der Anlage als Schleppung oder vor der Verfüllung mangels Stabilität durch Kollabieren entstanden sein. Nur in wenigen Fällen kappen die Schächte die sonst asymptotisch zulaufenden Sackungslinien, sind also während der Nutzung neu eingeschnitten.

Bereits BENNHOLD (1935) erkannte die abwärts gerichteten trichterförmigen Schleppungszonen. Im Gegensatz zu CRIMES et al. (1977: Abb. 7) und MARCOS et al. 1991 lassen sich "diskordante Trichter" nicht wahrnehmen. Neben vorherrschend stark geschleppten treten nahezu ungeschleppte Umgebungen von Röhren auch unmittelbar benachbart auf (Tf.3, F.2). Auf den Schichtflächen der überwiegend horizontal und feinrhythmisch geschichteten, weißen Mittel-

-----  
Tafel 2 (S.317). *Skolithos* (Gerölle aus Kaolinsand/Sylt).

2.1: *Skolithos*-Kolonie im senkrechten Anschnitt (a) sowie im Blick auf die Bankoberseite (b). Schräggeschichtete Sedimentationseinheiten werden durch mindestens drei Diskordanzen gegliedert. Unter Dutzenden von angeschnittenen Röhren liegt eine mit geschleppt/gesackter Umgebung vor (Pfeil). Die Schleppung/Sackung endet oben an einer Diskordanz. Unterschiedliche Durchmesser im Vertikalschnitt sowie der scheinbare Unterschied in der Besiedlungsdichte zwischen beiden Blickweisen sind Anschnitteffekte. Ebenso bieten die angeschnittenen Röhren keinen Hinweis auf ihre tatsächliche Länge. Wahrscheinlich gehen alle Röhren über die volle Bankmächtigkeit.

2.2: *Skolithos*-Kolonie in grobkörnigem Sediment.





sandsteine bilden diese Schleppungen einfach bis mehrfach ineinandergeschachtelte Ringe (Tf.3, F.1), die von lithologisch unterscheidbaren Hangendlagen herabgeschleppt wurden. Sie bezeugen, daß die freiliegende Schicht nicht im Niveau eines gedachten Mündungstrichter liegt, denn jeder beliebige hierzu parallele Anschnitt würde ein gleiches Kreismuster liefern. Da mehrere Röhren sich zu einem gemeinsamen Trichterkörper vereinigen können, entstehen auch unrunde Kreisschnitte. Mit durchschnittlich Kaliber 3-5 mm, liegt die Spur im Bereich von *Skolithos*, erreicht allerdings aber nicht deren Minimalkaliber.

Röhrenlänge: wird immer durch die überlieferte Bankmächtigkeit mit max 20 cm begrenzt. Röhren gehen auch durch Bänke aus mehreren Schrägschichtungskörpern.

Die Siedlungsdichte beträgt bis über 2000 Individuen/m<sup>2</sup>. Einzelne Spuren können vom Lotrechten abweichen.

Im Gegensatz zu *Skolithos* lassen sich etagenweise gegliedert verschiedene Besiedlungsgenerationen beobachten. Hierbei sind Röhren in ihrem trichterlosen unterem Teil gekappt, während jüngere vom Hangendsediment her bis an die überlieferte Schichtuntergrenze reichen (Tf.4, F.3).

Verbreitung: Unterkambrium; Skanden, Oslogebiet, Schweden, Bornholm, Estland.

***Diplocraterion* TORELL**  
(Tf.4,F.1, Tf.5,F.2)

WESTERGARD 1931: Tf.1-4, Tf.10, F.2-3; SCHUDEBEURS 1969b: Abb.10-12; HUCKE & VOIGT 1967: Tf.2,F.1-2; NEBEN & KRUEGER 1979:Tf.113; GABA & PEK 1980:Tf.2,F.1.

Durch den u-förmigen Gang unterscheidet sich *Diplocraterion* - bei gleicher Orientierung - von den geraden Röhrenbauten. Weiter gehört zur Definition eine verbindende Spreite. Da Spreiten allgemein auf Depositfresser hinweisen (vgl. R.RICHTER 1926), ist angezweifelt worden, daß es sich bei *Diplocraterion* um einen Suspensionsfresser handelt, der die Röhre lediglich bewohnt.

Für diesen Fall wäre *Diplocraterion* keine Wohnbaute (*Domichnium*), sondern eine Freißbaute (*Fodinichnium*). Haupteinwand gegen dieses Argument würde die sich aus der Orientierung ergebende unwirtschaftliche Arbeitsweise sein, da das Nährsubstrat natürlich horizontal verbreitet ist, so daß die erstgenannte Deutung wahrscheinlicher ist.

Bei den vorliegenden Blöcken weißen bis hellgrauen Mittelsandsteines reicht die Baute nicht ganz an die ebenflächig ausgebildete Bankunterseite heran. Die Bankoberseite ist dagegen je nach Siedlungsdichte tief durch kurze Furchen zerkratert, die durch hantelförmige Doppelöffnungen hervorgerufen wird. *Diplo-*

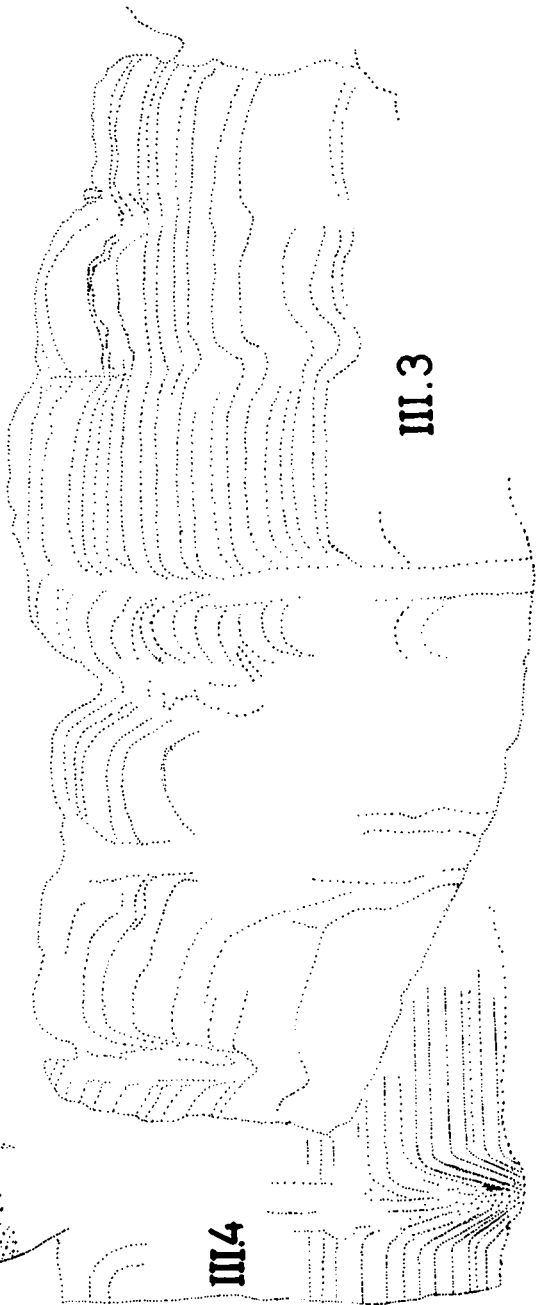
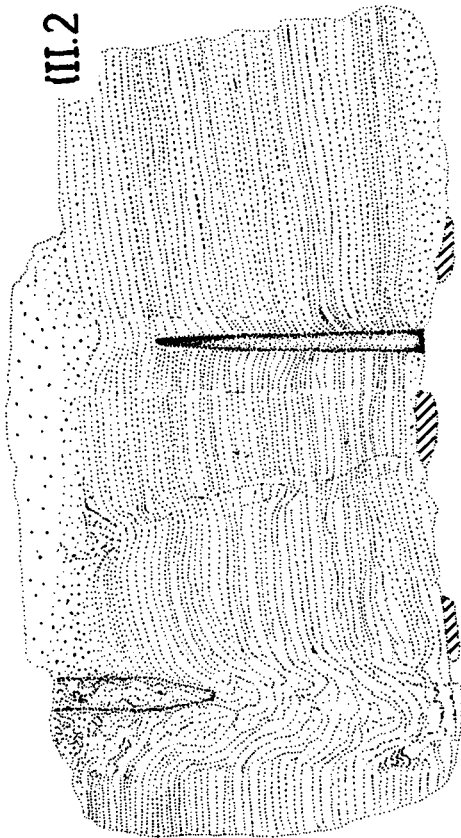
-----  
Tafel 3 (S.319). *Monocraterion* (Gerölle aus Kaolinsand/Sylt).

■F.1. Kombiniert vertikal und horizontal angeschnittete "Trichter" von *Monocraterion*. Die im horizontalen Anschnitt konzentrische Anordnung liefert häufig, wie auch in diesem Fall, durch Kompaktionsunterschiede hervorgerufen, ein ringförmiges Halbrelied. Hier ungewöhnlich ist der relativ große Kreisdurchmesser. Er wird durch zwei benachbarte Schleppungen/Sackungen hervorgerufen. Von den zugehörigen Röhren liegt jedoch nur eine in der Schnittebene. Die Schichtdeformationen rein plastischen Typs werden durch die Schnittlinien nahezu vollkommener asymmetrischer Rotationsparabeln verdeutlicht.

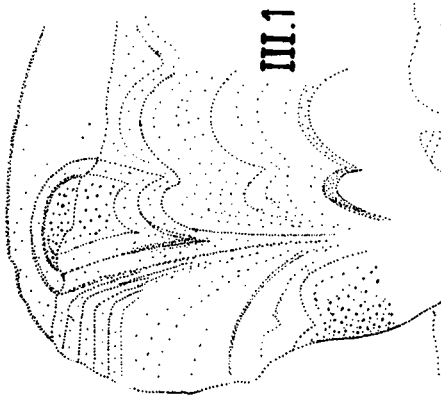
■F.2. Benachbarte *Monocraterion*-Bauten im senkrechten Anschnitt. Deutlich ist die rhythmische Feinschichtung des weißen Mittelsandsteins erkennbar. Alle drei Bauten sind median geschnitten. Die Schichtdeformationen reichen von sehr stark (links) bis unmerklich (rechts). Im letzteren Fall ergibt sich ein Halbrelied, da die Röhrenwand geringer verkieselt wurde als das umgebende Sediment und der meist besonders feste Steinkern. Straffiert: Tongerölle.

■F.3. Bauten von *Monocraterion* mit starker Schleppung/Sackung des Sedimentes im senkrechten Anschnitt. Es herrscht plastische Deformation vor. Bedingt durch Anschnitte in der Gangperipherie bilden sich lediglich verbogene, aber nicht unterbrochene Schichtlinien ab. ■F.4. Bauten von *Monocraterion* mit Schleppung/Sackung in Feinsandstein mit überlieferter Horizontalschichtung.

Monocraterion



Tafel III



III.4

*craterion* läßt sich bei Röhrenkaliber von etwa 4 mm und einem durchschnittlichen Schenkelabstand von 2 cm über max. 20 cm Länge beobachten. Die Länge ist von Individuum zu Individuum verschieden. Da das wohlgeschichtete (horizontal-/schräggeschichtete) Sediment in der unmittelbaren Umgebung der Spur, außerhalb des Spreitenzwischenraums, keine einengende Deformation zeigt, muß der Erzeuger ohne seitliche Krafteinwirkung auf das Substrat gegraben haben. Allerdings lassen in Einzelfällen relativ kräftige turbulente Schichtdeformationen beobachten (Tf.5, F.2), wie sie für tierische Erzeuger typisch sind.

Nach FURSICH 1974 sind systematische Unterscheidungen bei *Diplocraterion* nach dem Auftreten oder Fehlen von Mündungstrichtern, wie sie der Erstbearbeiter TORELL vornahm, ichnospezifisch durch die Möglichkeit unvollständiger, abtragungsbedingter Überlieferung unzulässig. Da sich bei dem vorliegenden Material in keinem einzigen Fall Mündungstrichter nachweisen lassen, kann bezweifelt werden, ob es sie überhaupt gibt. Statt dessen treten in unterschiedlichem Ausmaß abwärtige Sedimentschleppungen/sackungen auf, die für die hantelförmigen Doppelleintiefungen auf den Schichtflächen verantwortlich sind (Tf.4, F.1c). Auch eine Räumauskleidung läßt sich nicht erkennen.

Die Spur soll (FURSICH 1974) überwiegend intrusiv auftreten (z.B. WESTERGARD 1931: Tf.1, F.1), im vorliegenden Material herrscht retrusive Stellung jedoch vor (Tf.3, F.1b). Die von NEBEN-KRUEGER (1979: Tf.113) von Geschieben abgebildete Varietät *D. helmerseni* mit breiterem Schenkel konnte nicht nachgewiesen werden.

Die Spreite liegt vollkommen oder wenigstens angenähert in einer Ebene. Einzelne Spuren können vom Lotrechten abweichen. Der Erzeuger von *Diplocraterion* überschneidet bei höherer Siedlungsdichte (max. 1000 Individuen/m<sup>2</sup>) gelegentlich bereits angelegte Bauten. Wie die übrigen *Domichnia* kommt *Diplocraterion* fast immer exklusiv vor.

Im Gegensatz zu der Definition von R.RICHTER 1926 von *Diplocraterion* TORELL, 1870 als spreitenloser Spur, tritt bei dem vorliegenden Material *Diplocraterion* ausschließlich mit Spreite auf.

Verbreitung: Unterkambrium. Skanden, Oslogebiet, Schweden, Bornholm, Estland.

#### *Planolites* NICHOLSON (Tf.4, F.2)

SCHUDEBEURS 1969: Abb.20-22; GABA & PEK 1980: Tf.1, F.1; STODT 1987; LIENAU 1990: Tf.3, F.4.

Im Gegensatz zu den skandinavischen Vorkommen ist *Planolites* vom Unterkambrium Kaliforniens durch ALPERT 1975 ausführlicher beschrieben worden. Bei den Sylter Sandsteinen handelt es sich um helle bis weiße, mürbe, quarzitisches Mittelsandsteine ohne Schichtung. Sie sind intensiv von annähernd horizontalen Grabgängen vom Typ *Planolites* durchsetzt, deren Füllung (als *Endichnia*) aus grünem Silt besteht oder herausgewittert ist. Soweit die Sandsteine (schwach) glaukonitführend sind, tritt auch in der Siltfüllung Glaukonit auf. Die geraden bis schwach gebogenen Röhren mit 2-5 mm ? sind unvollständig kompaktiert, sodaß ein Resthohlraum vorliegt. Sie verzweigen untergeordnet, ohne einer bestimmten Richtung zu gehorchen. Wegen Engständigkeit durchkreuzen sie sich bei gerader bis schwach gebogener Ausrichtung intensiv.

---

#### Tafel 4 (S.321). *Diplocraterion*, *Planolites*, *Monocraterion* (Gerölle aus dem Kaolinsand von Sylt).

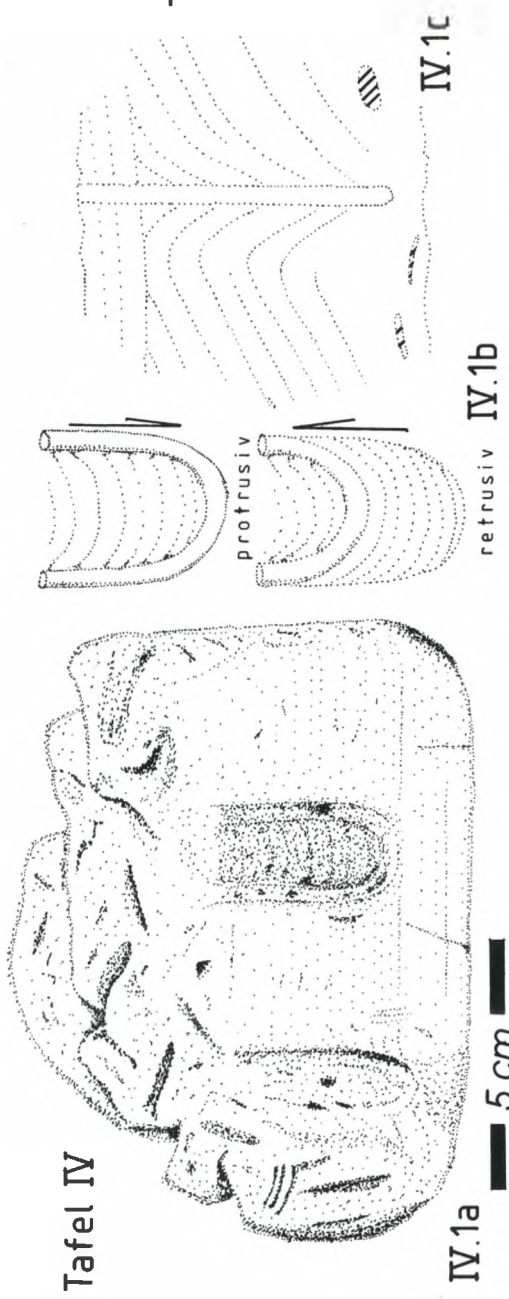
F.1. *Diplocraterion*. ■a. Mäßig überlieferte *Diplocraterion*-Bauten, in den Spreitenebenen angeschnitten. Auf der Oberseite röhren tiefe Krater von weiteren Bauten her. ■b: schematisierte Baute, oben: protrusive Stellung unten: retrusive Stellung. ■c: Schnitt senkrecht zur Spreitenebene mit starker Schleppung/Sackung im schräggeschichteten Abschnitt. Straffiert: Tongerölle.

F.2. *Planolites*, überwiegend vertikal angeschnitten.

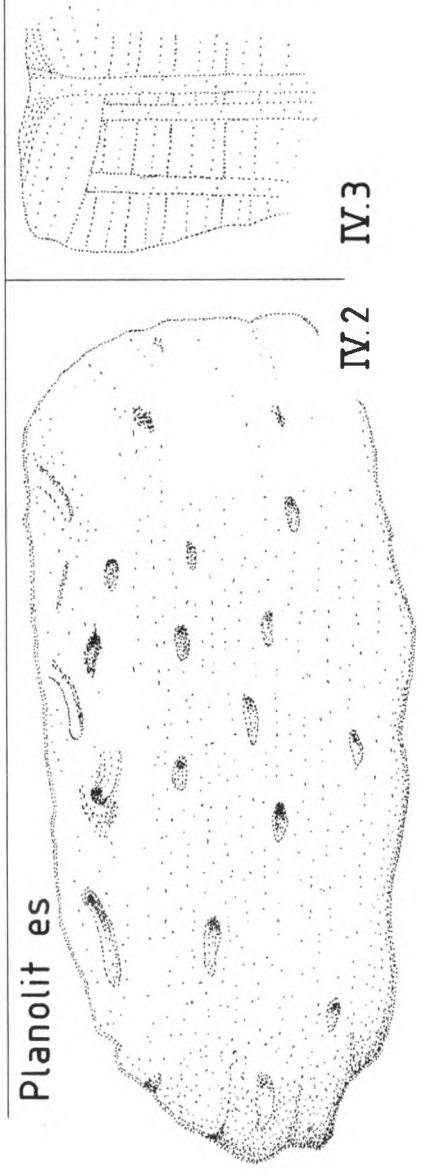
F.3. *Monocraterion* in zwei Besiedlungsgenerationen.



# Diplocraterion



# Monocraterion



Verbreitung: Unterkambrium. Nach LINDSTRÖM (pers. Mitt.) kommen ähnliche Baute im Lingulidensandstein Västergötlands vor. "krasten"? von der smäländischen Küste/Kalmar (WESTERGARD 1931).

Auch *Halopoa* cf. *imbricata* TORELL, bei POULSEN (1967: Abb. 5) von Siltsteinen der "Grünen Schiefer" von Bornholm abgebildet, zeigt starke Gemeinsamkeiten. *Planolites* läßt sich keinem bestimmten Liefergebiet zuordnen.

Als bislang namenlosen Typ vereisungszeitlichen Geschiebes hat LIENAU 1990 das Gestein abgebildet.

#### Ungerichtetes Wühlgefüge (Tf.5)

Durch intensive Durchwühlung und mangelnde Farbkontraste schwer erkennbare Bauten ohne bestimmte Orientierung. Sie treten in grauen und rötlichen Mittelsandsteinen auf. Vorherrschend sind röhrenförmige Gänge, aber auch Spreitenbauten ähnlich *Diplocraterion*, jedoch schräg orientiert, können auftreten. Verbreitung: Unterkambrium, wie vor.

#### Dunkelgraugrüne phosphatische, quarzitisches Sandsteine mit Bioturbation

Sehr selten treten stark verkieselte und kleinräumig phosphatische, entschichtete Feinsandsteine von dunkelgraugrüner Farbe auf. Sie sind von 3-5 mm dicken nicht verkieselten bioturbaten Flecken und unorientierten Gängen durchsetzt. Verbreitung: Unterkambrium von Brantevik/Schonen (HADDING 1929: 103); Siltstein ("Grüne Schiefer") von Bornholm (POULSEN 1967: 9), Rispebjerg-Sandstein (HANSEN 1936: 26; de MARINO 1980).

### 3.3 Ökologie

Es soll hier unterstellt werden, daß es sich bei den zu diskutierenden *Domichnia Skolithos*, *Monocraterion* und *Diplocraterion* um (tierische) Lebensspuren handelt, obwohl das insbesondere für *Skolithos* wiederholt angezweifelt wurde. Vgl. dazu TROPPEZ (1989), SUNDBERG (1983) sowie die Diskussion als Luftblasenaufstieg bei KLAEHN (1931).

Als Organismen, vielleicht schalenlose Wurmartige wie es Polichaete? sind (vgl. GLAESSNER 1979) gedeutet, handelt es sich um Schachtbauer, d.h. um Anlage in existierendem Sediment. Bei guter Überlieferung ist die Wandungsoberfläche bei den drei Formen, gemessen an der ursprünglichen Porosität und Rauigkeit des Kornes sehr glatt ausgebildet. Dies ist nur durch sorgfältige Anlage und Präparation erklärbar. Ebenso besteht in der Anlage der Schachtkaliber starke Übereinstimmung, was ebenfalls Ähnlichkeit der Organismen nahelegt.

Im Vergleich zu den übrigen vertikal orientierten und den sonstigen *Ichnia* tritt allein *Skolithos* in engständiger Besiedlung auch in Sediment des feinen Feinkieses auf. Gleiche Unterschiede im Energiemilieu stellten auch GOODWIN & ANDERSON (1974) von kambrischen Sedimenten Pennsylvaniens fest. Da der Eindringwiderstand in Grobdetritus wesentlich höher ist, muß für den unbekanntem Erzeuger eine ausreichend kräftige Ausstattung der Körperoberfläche und Muskulatur gefordert werden. Da *Skolithos* bei lückenloser Besiedlung besonders gerade und ohne Störung der Nachbarröhren angeordnet ist, bedarf es einer biologischen Fähigkeit (Thigmotaxis) für dieses gesteuerte Verhalten.

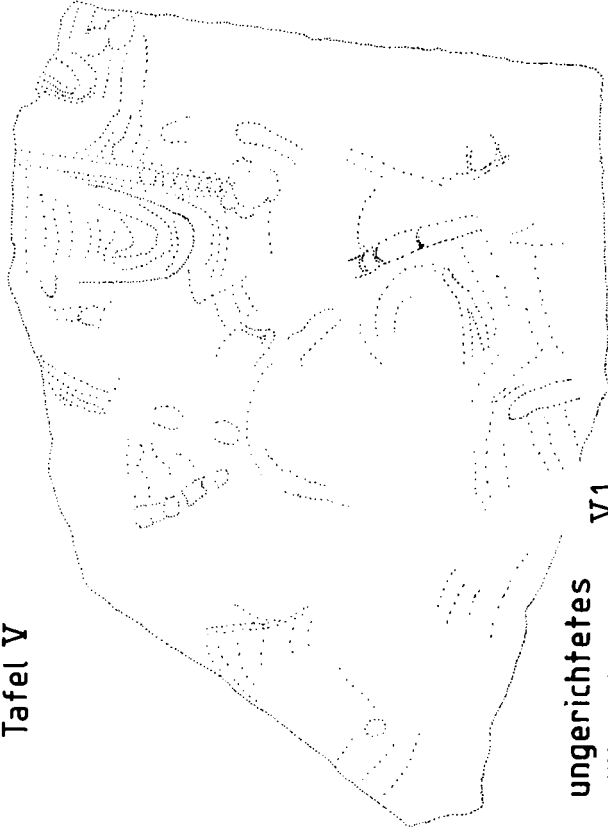
Aus geometrischen Gründen ist es zumindest für engstehende *Skolithos*-Kolonien nicht möglich, Mündungstrichter auszubilden. Daraus ergibt sich die

-----  
Tafel 5 (S.323). Ungerichtetes Wühlgefüge, *Diplocraterion* (Gerölle aus dem Kaolinsand von Sylt).

F.1. Mittelsandstein, intensiv bioturbat durchwühlt.

F.2. Bauten von *Diplocraterion* verschiedener Generation, die unter starker Durchwühlung erzeugt wurden. Ein grünes Grobsiltgeröll (oben links) ist nicht nur verstellt, sondern auch mechanisch mit seiner Umgebung ± vermengt worden. Straffiert: Siltgerölle.

Tafel V

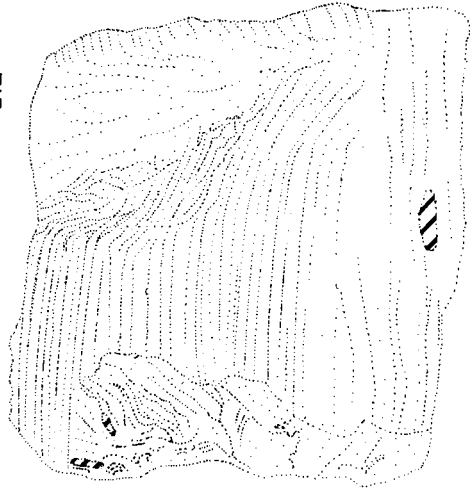


V.1

ungerichtetes  
Wühlgefüge

Diplocraterion

V.2



5 cm

Notwendigkeit, die Zwischenwände der Komensalenbehausungen speziell zu stabilisieren. Möglichweise hat *Skolithos* dieses Ziel durch erhärtende Schleimung erreicht. Eine andere Lösung wären dünne Tonauskleidungen, die bei allen drei Formen vereinzelt zwischen Sandfüllung und Röhrenwand ausgebildet sein können.

Ein weiteres Problem ist die Deposition des Aushubes, der bei der Anlage und bei der Nutzung anfällt. In geschlossenen Kolonien besteht im Regelfall nur die Möglichkeit des Aufmauerns (Köcherbau). Solche, vom Normalsediment sich in der Textur unterscheidenden Toplagen, sind bisher nicht beobachtet (vgl. SUNDBERG 1983).

Alle drei *Domichnia* sind ohne einengende Krafteinwirkung auf das Sediment erzeugt und unterscheiden sich damit z.B. von den mechanisch gepressten Bauten von *Arenicola* (SCHAFER 1962).

Infrage kommt kratzende oder unwahrscheinlicher, saugende Arbeitsweise. Eine Röhrenwand ist kaum wahrnehmbar, schon deswegen weil ihre Dicke unter der durch die Körnung des Sedimentes begrenzten optischen Auflösbarkeit liegt.

In wenigen Fällen finden sich Andeutungen von seitlich parallel angeschnittenen und damit fossilen *Skolithos*-Röhren, die für eine wiederholte Besiedlung sprechen. Im allgemeinen scheint jedoch das Ende nach genau einmaliger Besiedlung, unabhängig von der Siedlungsdichte schlagartig gekommen zu sein.

Da sich bei den drei *Domichnia* Überschneidungen der Besiedlungsareale kaum beobachten lassen, scheinen sie auf unterschiedlichen, jedoch immer glaukonit-freien Habitaten gesiedelt zu haben.

### 3.4 Spurensystematik

Zwischen *Skolithos* und *Monocraterion* gibt es für das vorliegende Material ein definitorisches Problem. Nach allgemeiner Auffassung soll sich *Monocraterion* durch eine trichterförmige Öffnung unterscheiden. Dieses diagnostische Kriterium ist jedoch dadurch infragegestellt, daß alle Kolonien immer durch Bankober- und -unterseiten begrenzt sind, d.h., daß sich die natürlichen oberen und unteren Enden höchstens zufällig beobachten lassen. Auf dieses diagnostisch einschränkende Argument hat bereits WESTERGARD 1931 hingewiesen. Weiter können bei allen drei *Domichnia* und damit bei den gerad-röhrenförmigen neben Röhren ohne Schleppung des Sedimentes auch solche mit Schleppung/Sackung auftreten.

Unter Niveaueausgleich erzeugte Füllungen möglicher Trichter, die sich in Korngröße und Textur zu erkennen geben müßten, wurden unter Hunderten von Röhrenbauten niemals beobachtet. Folglich handelt es sich nicht um ein Konstruktionsmerkmal sondern um ein willkürliches, gravitativ mitbeeinflusstes Ereignis, das wahrscheinlich durch Kollabieren während der Nutzungszeit oder danach geschah oder unterblieb. Folgende Fälle treten (im Beobachtungsbereich auch größerer Gesteinsblöcke) auf:

- Röhren ohne Schleppungen, engständig, dick bis dünn, in einem Niveau gleichartige Röhren mit vereinzelt Schleppungen, mittel- bis weitständig, dick bis dünn, in einem Niveau: *Skolithos*
- Röhren mit vorherrschend starken Schleppungen, mittelständig, mitteldick, gelegentlich in mehr als einem Schichtniveau auftretend: *Monocraterion*
- U-förmige Röhren mit oder ohne Schleppungen in mehr als einem Schichtniveau auftretend: *Diplocraterion*

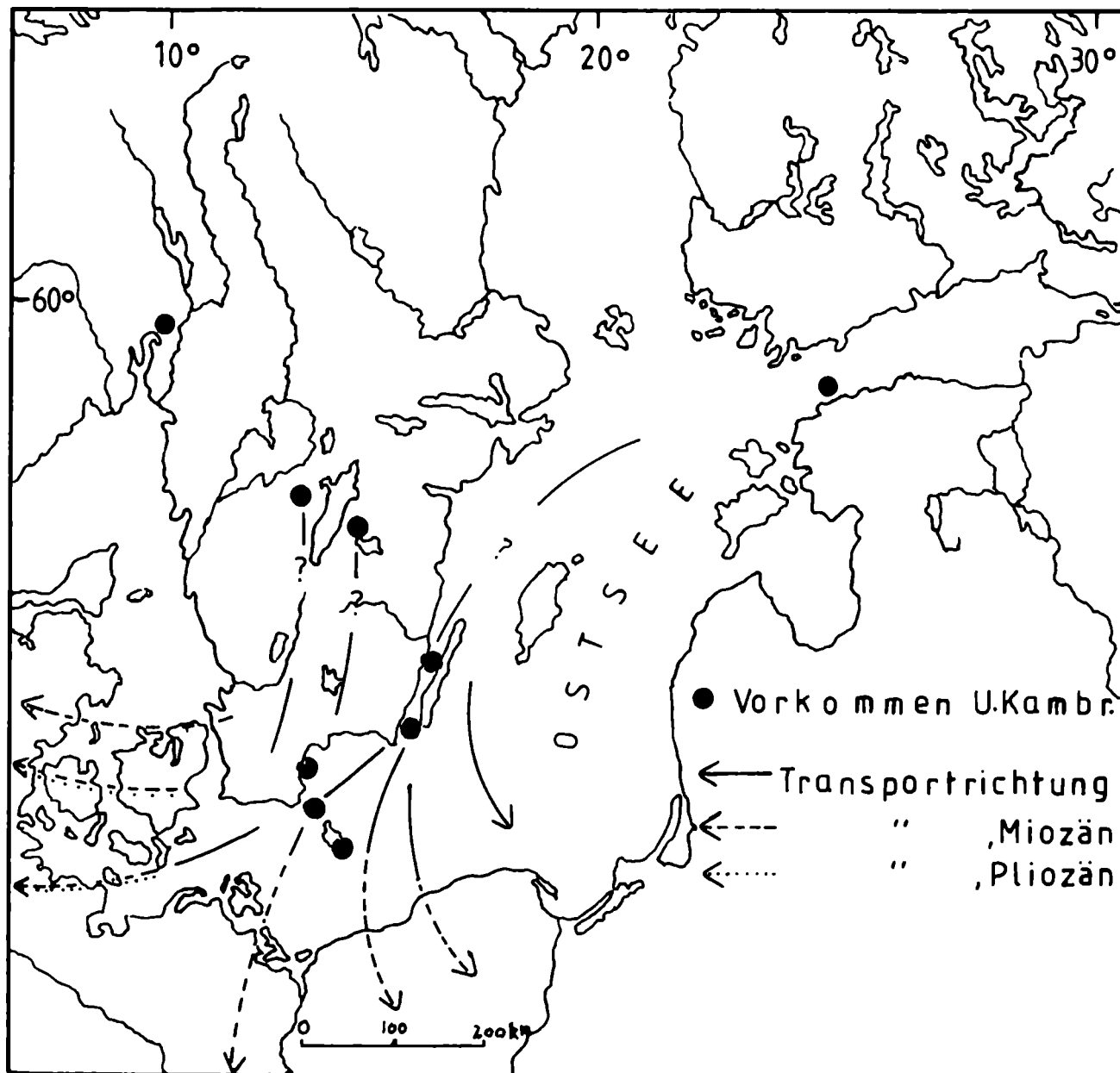
Wie aus der Fallunterscheidung deutlich wird, ist das Auftreten der Schleppungen bei den beiden gerad-röhrenförmigen Typen nicht normalverteilt, sondern sehr deutlich zweigipfelig, so daß die historisch gewachsene systematische Unterscheidung in *Skolithos* und *Monocraterion* durchaus verständlich ist. (Die Ein-Organismus-Hypothese befürworteten GOODWIN & ANDERSON 1974, während CRIMES et al. 1977 sie für unbegründbar hielten). Darüberhinaus ist für Röhren vom *Monocraterion*-Typ, aber mit kohligen Einlagerungen, die STEHMANN 1935 als *Lepocraterion* benannte, keine systematische Eigenständigkeit gerechtfertigt.

Aus systematischer Sicht sind auch für die u-förmigen Bauten keine Unterscheidungen möglich. Weder Spreiten noch Trichter veranlassen bzw. rechtfertigen weitergehende Unterscheidungen von *Diplocraterion*.

### 3.5 Herkunft der Sylter Sandsteine

Mehr noch als die überschaubar geringe Anzahl an lithologischen Typen unter den Sylter Sandsteinen fallen gar nicht so seltene Gerölle auf, deren Gesteinseigenschaften restlos übereinstimmen, so daß sie nicht nur vom gleichen Ort, sondern auch exakt aus der gleichen Schicht stammen müssen, obwohl sie ihre Lagerstatt letztlich als individuelle Gerölle erreicht haben.

Sowohl die hier behandelten unterkambrischen Sandsteine, als auch weitere spurenfreie Lithotypen aus dem Kaolinsand zeigen eine auffällige lithologische Übereinstimmung mit den Vorkommen von Bornholm - Schonen und des Kalmar-Gebietes. Selbst wenn man aufgrund der enormen Abtragungsmengen entsprechend dem flachen Einfallen, die neogene Ausbißlinie um viele 10er bis 100er-Kilometer nach NW verschoben denkt, ändert das an dem so begründeten Herkunftsgebiet nur graduell etwas.



Nach der Spurenfau-  
geurteilt, kommen die  
mittelschwedischen Vor-  
kommen zwar genauso in-  
frage, allerdings las-  
sen sich nur fragliche  
Lithotypen diesem Ge-  
biet zuordnen. Da Ge-  
steine der westlichsten  
Ostsee in den Neogense-  
dimenten bisher nicht  
gefunden wurden, kommt  
das Oslogebiet als Her-  
kunftsgebiet kaum in-  
frage. Noch unwahr-  
scheinlicher sind wei-  
ter entfernte Verbrei-  
tungsareale der östli-  
chen Ostsee. Von hier  
allerdings fehlen  
Kenntnisse über die un-  
termeerischen Vorkom-  
men, bzw. mangelt es an  
gründlichen lithologi-  
schen Beschreibungen  
der estländischen Vor-  
kommen am Glint.

Abb. 6: Schüttungsrichtungen kambrischer Sandsteingerölle während des Neogen.

### 4. Danksagung

Herrn Prof. R. FISCHER und Herrn Prof. K.-D. MEYER, Hannover, danke ich für fruchtbare Anregungen, Herrn Präp. H.-U. METZGER, Hannover, für zahlreiche Präparationen.

### 5. Literatur

- ALPERT S P 1974 Systematic review of the genus *Skolithos* - J. Paleont. 48 (4): 661-669, Tulsa/Okla.  
 -- 1975 *Planolites* and *Skolithos* from the upper Precambrian - Lower Cambrian, White-Inyo Mountains, California - Ibid. 49 (3): 508-529, 2 Abb., 3 Tf., ibid.  
 -- 1977 Trace fossils and the basal Cambrian boundary - CRIMES TP & HARPER JC (eds.): Trace fossils 2 - Geol. J. (Spec. Iss.) 9: 1-8, 3 Abb., Liverpool.

- BANKS NL 1970 Trace fossils from the Late Precambrian and Lower Cambrian of Finnmark, Norway - *Ibid.* 3: 19-34, *ibid.*
- BENNHOLD W 1935 *Scolithussandstein mit girlandenförmiger Schichtung.*- Z. Geschiebeforsch. 11: 126-129, 3 Abb., Leipzig.
- BERGSTRÖM J 1970 *Rusophycus* as an indication of early Cambrian age - CRIMES TP & HARPER JC (eds.): Trace fossils - *Geol. Jour. (Spec. Iss.)* 3: 35-42, 3 Abb., 1 Tf., Liverpool.
- BROMLEY RG 1990 Trace fossils - Biology and Taphonomy - 280 S., zahlr. Abb., London usw. (Unwin Hyman).
- BRUUN-PETERSEN J 1973 "Conical structures" in the lower Cambrian Balka Sandstone, Bornholm (Denmark), and in the lower Devonian Coblenz Sandstone, Marburg (Western Germany) - *N. Jb. Geol. Paläont. (Mh.)* 1973 (9): 513-528, 8 Abb., 1 Tb., Stuttgart.
- COWIE JW & SPENCER AM 1970 Trace fossils from the late Precambrian/Lower Cambrian of East Greenland - CRIMES TP & HARPER JC (eds.): Trace fossils - *Geol. Jour. (Spec. Iss.)* 3: 91-100, Liverpool.
- CRIMES TP & MARCOS A & ARBOLEYA M 1977: ?Late Precambrian - low Lower Cambrian trace fossils from Spain - *Ibid.* 9: 91-138, 10 Abb., 3 Tb., 8 Tf., *ibid.*
- CURRAN HA & FREY RW 1977 Pleistocene trace fossils from North Carolina (U.S.A.), and their Holocene analogues - *Ibid.*: 139-162, 2 Abb., 5 Tf., *ibid.*
- DZIK J & KRUMBIEGEL G 1989 The oldest 'onychophoran' *Xenusion*: a link connecting phyla? - *Lethaia* 22 (2): 169-181, 6 Abb., Oslo.
- FÖYN S & GLAESSNER MF 1979 *Platysolenites*, other animal fossils, and the Precambrian - Cambrian transition in Norway - *Norsk geol. T.* 59: 25-46, Oslo.
- FREY R 1975 Trace Fossils - 562 S., zahlr. Abb., Berlin/&c. (Springer).
- FRITZ WH & CRIMES TP 1985 Lithology, trace fossils, and correlation of Precambrian - Cambrian boundary beds, Cassiar Mountains, north central British Columbia, Canada - *Geol. Surv. Canada Paper* 83 (13): 24 S., 4 Abb., 5 Tf., Ottawa.
- FÜRSICH FT 1974 On *Diplocraterion* TORELL 1870 and the significance of morphological features in vertical, spreiten-bearing, U-shaped trace fossils - *J. Paleont.* 48 (5): 952-962, 5 Abb. Tulsa/Okla.
- 1975 Trace fossils as environmental indicators in the Corallian of England and Normandy - *Lethaia* 8: 151-172, 16 Abb., Oslo.
- GABA Z & PEK I 1980 Lebensspuren aus dem Geschiebe des tschechischen Schlesiens - *Der Geschiebesammler* 14 (1): 13-30, 2 Abb., 4 Tf., Hamburg.
- GIEßLER M 1987 Noch ein Geschiebe mit *Psammichnites* - *Ibid.* 20 (4): 147-150, 1 Tf., *ibid.*
- 1990 Ein Geschiebe mit *Plagiogmus* ROEDEL - *Ibid.* 24 (1/2): 1-4, 1 Abb., *ib.*
- 1991 Spuren auf mittelkambrischem "Siltstein" - *Ibid.* 25 (1/2): 9-28, 13 Abb., *ibid.*
- GLAESSNER MF 1969 Trace Fossils from Precambrium and Basal Cambrian - *Lethaia* 2 (4): 369-393, 9 Abb., Oslo.
- 1979 Early Phanerozoic annelid worms and their geological and biological significance - *J. Geol. Soc. London* 132: 259-275, 3 Abb., 2 Tf., London.
- GOODWIN PW & ANDERSON EJ 1974 Associated physikal and biological structures in the environmental subdivision of a Cambrian tidal sand body - *J. Geol.* 82: 779-794, 13 Abb., Chicago.
- GRAGE K 1978 *Syringomorpha nilssoni* - *Der Geschiebesammler* 12 (1): 28, 1 Abb., Hamburg.
- HACHT U von 1978 Über Sammelmöglichkeiten in den Kaolinsandgruben im Raume Braderup/Munkmarsch - *Grondb. en Hamer* 1978 (2): 41-50, 6 Abb., Oldenzaal.
- 1979 Neue Beobachtungen an Gesteinen aus Braderup auf Sylt - *Natur und Museum* 109 (1): 10-17, Frankfurt a. M.
- 1984 Sedimentär-geschiebe im Kaolinsand von Sylt unter besonderer Berücksichtigung verkieselter Spongien - DEGENS, E.T. et al.: *Exkursionsführer Erdgeschichte des Nordsee- und Ostseeraumes*: 311-333, 1 Abb., 4 Tf., Hamburg (Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg).



- 1985 Sedimentär-geschiebe im Kaolinsand von Sylt unter besonderer Berücksichtigung verkieselter Spongien - HACHT U von (Hg.): Fossilien von Sylt: 25-41, 1 Abb., 4 Tf., Hamburg (I-M von Hacht).
- 1987 Spuren früherer Kaltzeiten im Kaolinsand von Sylt - Ibid. 2: 269-302, 11 Tf., ibid.
- HADDING A 1929 The Pre-Quaternary sedimentary rocks of Sweden. III. The Paleozoic and Mesozoic sandstones of Sweden - Medd. Lunds Geol.-Miner. Inst. N.F. (2) 41 [= Kungl. Fysiogr. Sällskapets Handl. (N.F). 40 (3)], 286 S., 138 Abb., Lund.
- HANTZSCHEL W 1964 Die Spuren-Fauna, bioturbate Texturen und Marken in unterkambrischen Sandstein-Geschieben Norddeutschlands und Schwedens - Der Aufschluß, (S. H). 14: 88-102, 9 Abb., Heidelberg.
- 1975 Trace Fossils and Problematica - TEICHERT C (Ed.) Treatise on Invertebrate Paleontology W [Miscellanea Supplement 1], 2. Aufl., XXI+269 S., 110 Abb., Boulder, Col./Lawrence, Kan. (Geol. Soc. Amer./Univ, Kan.).
- HANSEN K 1936 Die Gesteine von Bornholm - Danmarks Geol. Unders.(2.R) 62: 1-194, 8 Tf., 1 K., Kopenhagen.
- HÖGBOM AG 1925 A problematic Fossil from the Lower Cambrian of Kinnekulle - Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala 19: 215-223, 3 Abb., Uppsala.
- HUCKE K & VOIGT E 1967 Einführung in die Geschiebeforschung (Sedimentär-geschiebe) - 132 S., 50 Tf., 24 Abb., 5 Tb., 2 K., Oldenzaal (Nederlandse Geol. Ver.).
- JAEGER H & MARTINSSON A 1980 The Early Cambrian trace fossil *Plagiogmus* in its type area - Geol. Fören. Förhandl. 102 (2): 117-126, 6 Abb., Stockholm.
- KLAHN H 1932 Erhaltungsfähige senkrechte Gänge im Dünen-sand und die "Scolithus"-Frage. - Z. Geschiebeforsch. 8 (1): 1-18, 4 Abb., Leipzig.
- KRUL H 1953 Zwerfsteenfossilien van Twente - Publ. Nederl. Geol. Ver.: 125 S., unnum. Abb., Oldenzaal.
- LIENAU H-W 1990 Geschiebe - Boten aus dem Norden - Geschiebekde. akt. (S-h.) 2: 115 S., 33 Tf., 15 Tb., Hamburg.
- LIJN P v d 1935 Nederlandse zwerfsteenen - 150 S., 300 Abb., Zutphen (Thieme).
- LINDSTRÖM M & STAUDE H 1971 Beitrag zur Stratigraphie der unterkambrischen Sandsteine des südlichsten Skandinaviens - Geologica et Palaeontologica 5: 1-7, 2 Abb., 1 Tb., 1 Tf., Marburg.
- MARCOS A, AZOR A, GONZALEZ LODEIRO F & SIMANCAS F 1991 Early Phanerozoic trace fossils from the Sierra Albarrana Quartzites (Ossa-Morena Zone, Southwest Spain) - Scripta Geologica 97: 47-53, 1 Tf., 1 Abb., 1 Tb., Leiden.
- MARINO A de 1980 Sandstones and phosphatized calcareous sediments of the Lower Cambrian Rispebjerg Sandstone, Bornholm, Denmark - Danmarks Geol. Unders. (2) 113: 39 S., 11 Abb., Kopenhagen.
- MARTINSSON A 1965 Aspects of a Middle Cambrian Thanatotope on Öland - Geol. Fören. Förhandl. 87: 219-221, 35 Abb. [= Publ. Palaeont. Inst. Univ. Uppsala 62], Stockholm.
- MECKER H 1969 Über das Vorkommen der Syringomorpha im unterkambrischen Tiger-sandstein - Der Geschiebesammler 3 (3/4): 83-85, 1 Abb., Hamburg.
- MEYER K-D 1987 Indicator pebbles and stone count methods - EHLERS J (Hg.) Glacial deposits in North-West Europe: 275-287, Abb. 289-299, Tf. 50-67, Tb. 4, Rotterdam (Balkema).
- 1991 Zur Entstehung der westlichen Ostsee - Geol. Jb. (A) 127: 429-446, 8 Abb., 1 Tb. Hannover.
- NATHORST AG 1881 Om aftryck af medusor i sveriges kambriska lager - K. Svenska Vetenskapsakad., Handl. 19 (1): 31 S., 6 Tf., Stockholm.
- 1886 Nouvelles observations sur des traces d'animaux et autres phénomènes d'origine purement mécanique décrits comme "Algues fossiles". - K. Svenska Vetenskaps-Akad. Handl. 21 (14): 58 S., 5 Tf., 24 Abb., Stockholm.
- NEBEN W & KRUEGER HH 1979 Fossilien kambrischer, ordovizischer und silurischer Geschiebe - Staringia 5: 3-63, Tf. 110-164, Oldenzaal.
- PETERSON DO & CLARK DL 1974 Trace fossils *Plagiogmus* and *Skolithos* in the Tintic quartzite (Middle Cambrian) of Utah - J. Paleont. 48 (4): 766-768, 1

- Tf., Ohio.
- POULSEN C 1967 Fossils from the Lower Cambrian of Bornholm - Kongl. Danske Vidensk. Selskab. Mat.-fys. Meddel. 36 (2): 48 S., 3 Abb., 9 Tf., Kopenhagen.
- RICHTER E 1986 Die fossilführenden Geschiebe in der Umgebung von Leipzig - in: Altenburger Naturwiss. Forsch. 3 [RICHTER E, BAUDENBACHER R & EISSMANN L: Die Eiszeitgeschiebe in der Umgebung von Leipzig - Bestand, Herkunft, Nutzung und quartärgeologische Bedeutung]: 7-79, 20 Tf., 1 Abb., 1 Tb., Altenburg.
- RICHTER R 1926 Flachseebeobachtungen zur Paläontologie und Geologie XII-XIV - Senckenbergiana 8 (3/4): 200-225, Tf. 3, Frankfurt a.M.
- 1927 *Syringomorpha nilsoni* (TORELL) in norddeutschen Geschieben des schwedischen Kambriums, ein glazialgeologisches verwendbares Problematikum - Senckenbergiana 9: 260-268, 2 Abb., Frankfurt a.M.
- ROEDEL H 1926 Ein kambrisches Geschiebe mit problematischen Spuren - Z. Geschiebeforsch. 2 (1): 22-26, 1 Abb., Leipzig.
- 1929 Ergänzung zu meiner Mitteilung über ein kambrisches Geschiebe mit problematischen Spuren - Ibid. 5 (1): 48-51, 1 Abb., ibid.
- RUDOLPH F 1985 Fundbericht II - Der Geschiebesammler 18 (3): 109, 1 Abb., Hamburg.
- 1991 Bestimmungshilfen für Geschiebesammler: Trilobiten 14. *Paradoxides paradoxissimus* (WAHLENBERG, 1821) - Geschiebekde. akt. 7 (3): 129-131, 1 Tf., Hamburg.
- SCHAFER W 1962 Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee - Senckenberg-Buch 41: 666 S., 277 Abb., 36 Tf., 77 Fig., Frankfurt a. M.
- SCHALLREUTER R 1985 Das zweite Xenusion - Geschiebekde. akt. 1 (2): 17, 19-23, 4 Abb., Hamburg.
- SCHUDEBEURS AP 1969a Fossiele Levenssporen Deel I - Grondboor en Hamer 1969 (4): 125-166.
- 1969b Fossiele Levenssporen Deel II (platen) - Ibid. (5): 169-216, 62 Abb.
- 1989 Zandkegels en Kegelzandsteen, nader bezien - Ibid. 43 (2): 48-57, 13 Abb., Oldenzaal.
- SEMP 1978 Trace Fossil concepts - Soc. Econ. Paleont. & Mineral. (= SEMP) Short Course 5: 181 S., zahlr. Abb., Oklahoma.
- STEHMANN E 1935 Über Wurmrohren im Nexösandstein auf Bornholm - Frankfurter Beitr. Geschiebeforsch. [Beih. Z. Geschiebeforsch.]: 28-33, 3 Abb., Leipzig.
- STODT F 1987 Sedimentologie, Spurenfossilien und Weichkörper-Metazoen der Dividal-Gruppe (Wendium/Unterkambrium) im Torneträskgebiet /Nordschweden - Unveröff. Inaug.-Diss. Naturw. Fak. Philipps-Univ. Marburg/Lahn, 119 S., 34 Abb., 11 Tf., Marburg.
- SUNDBERG FA 1983 *Skolithos linearis* HALDEMAN from the Carrara Formation (Cambrian) of California - J. Paleont. 57 (1): 145-149, 4 Abb., Tulsa/Okla.
- TIEDEMANN F 1989 Beitrag zum Entstehungsproblem der "Rundhöcker und Tapeten" aus unterkambrischen Sandsteinen des "Münsterländer Kiessandzuges" - Der Geschiebesammler 23 (1): 1-12, 6 Abb., Hamburg.
- TORELL O 1868 Bidrag till Sparagmitetagens geognosi och paleontologi - Acta Univ. Lundensis. Lunds Univ. Arskr. (2) 4 [1867] (13): 40 S., 3 Tf., Lund.
- 1870 Petrificata Suecana Formationis Cambricae - Ibid. 6 [1869] (8): 14 S., ibid.
- TROPPEZ UM 1986 *Skolithos* - Verursacher der Röhrenbauten gefunden? - Geschiebekde. akt. 2 (3): 35-37, 4 Abb., Hamburg.
- 1989 Eine neue *Scolithos*-Art - Ibid. 5 (1): 21-25, 3 Abb., ibid.
- WESTERGARD AH 1931 Diplocraterion, Monocraterion and Scolithus from the Lower Cambrian of Sweden - Sver. Geol. Undersökning (C) 372 [= Arsbok 25 (5)]: 25 S., 10 Tf., Stockholm.
- WETZEL W 1970 Paläozoische Geschiebe mit Wohnbauten fossiler Tiere - Der Geschiebesammler 5 (1): 13-21, 6 Abb., Hamburg.

# Ein mittelkambrischer hesslandonider Ostrakod sowie zur Morphologie und systematischen Stellung der Archaeocopa

Ingelore HINZ-SCHALLREUTER

Meinem Lehrer K.J.Müller  
zum 70. Geburtstag gewidmet.

HINZ-SCHALLREUTER I 1993 Ein mittelkambrischer hesslandonider Ostrakod sowie zur Morphologie und systematischen Stellung der Archaeocopa (A Middle Cambrian Hesslandonid Ostracod Contributing to Morphology and Systematics of the Archaeocopa) - *Arch. Geschiebekde.* 1 (6): 329-350, 6 Abb., Hamburg. ISSN 0936-2967.

**A b s t r a c t:** The present paper contributes to knowledge on the morphology and systematic position of the Archaeocopa, by description of the upper Middle Cambrian *Bidimorpha bidimorpha* gen. et sp. nov. from a black, dense, anthraconic limestone erratic boulder (geschiebe) of Scania, Sweden. The new ostracod taxon is based on > 50 specimens (carapaces, and very rare isolated valves) recovered by etching with 15 % acetic acid.

The black phosphatic carapace of *Bidimorpha* is preplete and has a broad, mostly parallel-bordered interdorsum with acroidal spines and an evenly convex free margin. The left valve of the tecnomorphs shows a strong, posteriorly directed ventral spine and the heteromorphs have two smaller, unequal-sized ventral spines; the right valve lacks ventral spines. On the inner side of the free margin there is a broad doublure. The lobation consists of five nodes:  $N_1$ ,  $N_2$ ,  $N_4$  and  $N_6$  are arranged more or less in a broadly inflated quadrangle in the anterior two-thirds of the valve; the rather weak  $N_3$  is situated below the dorsal margin of the posterior, flattened one. Surface smooth.

*Bidimorpha* is 0.63 - 2.44 mm long. The length/height (L:H) diagram does not depict clearly separated instars, as is the case in other archaeocopes (*Monasterium opiki* [HINZ 1992b], *Dabashanella dimorpha* [ZHANG 1987: fig.4], *Houlongdongella xichuanensis* [ZHANG o.c.: fig.7], *Kunmingelloides bulbosus* [SHU 1990b: fig.14]). This might be due to mixed populations or, more probably, it might be a primary feature of these early ostracods. Other, particular ontogenetic features of *Bidimorpha* are the decrease of the L:H ratio (gestalt) of the carapace (Fig.6A) and the early ontogenetic differentiation of the two sexes (Fig.6B). Lobation develops gradually during ontogeny: juvenile stages have only a distinct  $N_1$ , the other subdorsal nodes ( $N_2$ ,  $N_3$ ) are hardly recognizable,  $N_4$  and  $N_6$  are completely lacking. The differentiation of left and right valves (i.e. the formation of the interdorsum) is, however, recognizable from the first recorded instar. The doublure is also present even in the early instars.

In general, taxonomy of Cambrian ostracods is still in a state of flux because knowledge about the early diversification of the group is still yet rather poor. In agreement with KOZUR 1974, archaeocope ostracods are not herein divided into Phosphatocopida and Bradoriida. However, KOZUR's conclusion to exclude the Hesslandonidae from the Bradoriida is not followed herein; evolutionary trends in Cambrian ostracod morphology (HINZ 1993a: fig.2) confirm their position as archaeocope ostracods. Archaeocopa can be characterized as a group which is distinct from 'true' ostracods by having a different shell material and in the details of development of their dorsal and free marginal areas. Archaeocopa have a phosphatic or mainly an organic-walled (and in some cases also calcareous) carapaces. The earliest representatives of the Archaeocopa probably had a shield-like carapace which gradually formed a bivalved carapace by lateral bending and the tendency to close its valves along the free margin. Increasing mineralisation of the shell led to a dorsal separation of the two valves of the carapace. The acquisition of a true hinge arose directly from forms with a simple dorsal commissure or via forms with an interdorsum (such as the Hesslandonidae MÜLLER, 1964). However, the Hesslando-

nidae (which were raised into a suborder: MULLER 1982) also comprise taxa with very narrow interdorsa. For example, the material of *Vestrogothia spinata* MULLER, 1964, which is housed at the University of Bonn, includes carapaces with an extremely small interdorsum. Considering the general trend from broad, laterally convex interdorsa in Early Cambrian taxa to extremely narrow, parallel-bordered sculptures in the Late Cambrian, it is quite likely that the interdorsum disappeared by continuous narrowing or by fusion with one of the valves. Thus, the family Hesslandonidae requires a new definition by inclusion also of those taxa with simple dorsal commissure.

With regard to the development of the free margin the earliest Archaeocopa including those taxa with broad, laterally convex interdorsa, did not close their carapace at all. For statical reasons, closure of their carapace would have led to a strong dorsal deformation of the shell. At a developmental stage where already the carapace was capable of being closed, the body was still too long and the abdomen had to be accommodated through a posterior gap. More advanced individuals eventually developed a retral swing to accommodate their already reduced, but still too large thorax and abdomen. With further reduction in the size of the body, amplete to preplete carapaces prevailed.

In a number of archaeocope ostracods, mainly those with phosphatic or phosphatized carapaces, a doublure is present along the inner side of the free margin. In 'true' ostracods, the doublure is formed either by the calcified inner lamella alone or by a mixture of part of the inwardly bent outer lamella and the calcified inner lamella (HARTMANN 1966: 66). Both phenomena (i.e. the merely calcified inner lamella and the 'mixed doublure') can be observed in a single valve, so that the doublure does not need to be homologous. In functional terms the doublure of archaeocopes is comparable to the doublure of post-Cambrian ostracods. However, in both Archaeocopa and post-Cambrian ostracods, the doublure passes smoothly into the soft inner lamella. In some Late Cambrian archaeocopes from Sweden it looks similar to the inner lamella of phosphatized specimens of the Cretaceous *Pattersoncypris micropapillosa* (BATE & ROBINSON 1978: fig.1).

The soft integument of most archaeocope ostracod taxa is largely unknown except for the phosphatized material from the Late Cambrian of Sweden (MULLER 1979, 1982). In addition, there are a few, incompletely preserved examples from the Lower Cambrian of Great Britain (HINZ 1987) and some mostly isolated appendages from the Middle Cambrian of Australia (WALOSSEK et al. 1993). Apart from some differences due to ecological adaptations, the bauplan of the Australian specimens is assumed to be comparable to the Swedish Orsten archaeocopes.

The above mentioned Swedish material comprises the 'Phosphatocopida' sensu MÜLLER, a group which he separated from the 'Bradoriida' mainly on the basis of the phosphatic shell substance and the presence of a doublure (MULLER 1964, 1979, 1982). In contrast, later investigation of archaeocope carapace morphology revealed that the original concept of separating the 'Phosphatocopida' and 'Bradoriida' could not be maintained (HINZ 1991b, 1993a). HINZ therefore suggested uniting both these groups within the Order Archaeocopa SYLVESTER-BRADLEY in BENSON et al., 1961, and she outlined a scheme of a gradual development towards true ostracods or ostracod-like animals in carapace morphology.

Notwithstanding the opinion about the systematic position of the Archaeocopa is still rather uncertain. The 'Bradoriida' were placed within the Crustaceomorpha (i.e. crown and stem crustaceans; = pan-crustaceans LAUTERBACH 1989) and the 'Phosphatocopida' were regarded "at least as 'pan-crustaceans', if not as true crustaceans" (HOU et al. 1991: 399). This agrees with the opinions of WALOSSEK & MULLER (1992: 309) who considered that there is a close relationship between phosphatocopids and crown crustaceans except for some differences in soft-integument anatomy. The latter differences led to the exclusion of the 'Phosphatocopida' from Maxillopoda (BOXSHALL 1992). However, this fact might be of only minor significance, since it is not clear, whether or not the Ostracoda do in fact belong to the Maxillopoda (o.c.: 336). Indeed, according

to the original concept by DAHL 1956 Ostracoda were excluded from the Maxillopoda.

The relationship between Archaeocopa and 'true' Ostracoda is also rather controversial. However, most authors consider that the archaeocopes are ostracods (SYLVESTER-BRADLEY in BENSON et al. 1961; ANDRES 1969; KOZUR 1974; JONES & MCKENZIE 1980 etc.). In his first paper (1964) on the 'phosphatocopines' MÜLLER assigned that group to the ostracods. Furthermore, in his subsequent papers, after recognition of the soft integument (MÜLLER 1979, 1982) he also maintained this opinion. However, recently MÜLLER & WALOSSEK 1991 and WALOSSEK & MÜLLER 1992 have questioned the assignment of the 'phosphatocopines' to the Ostracoda. They based their revised opinion on the occurrence of the reduced first antenna and undifferentiated postmandibular limbs in the 'phosphatocopines'. However, a detailed analysis of the soft integument, of the 'phosphatocopines' is still not published. Nevertheless, concerning the idea that the 'phosphatocopines' (and thus the Archaeocopa as a whole) are ancestral to 'true' ostracods, and notwithstanding the fact that the 'phosphatocopine' specimens with preserved integument seem to be entirely larval stages, the documented characteristics are exactly what one would expect at this early stage of ostracod evolution. The carapace morphology of the Archaeocopa strongly recalls post-Cambrian ostracods in many respects. Also the development of a real hinge as early as in the Middle Cambrian points to a close affinity with the Ostracoda. So unless it is not reliably proved that Archaeocopa are more closely related to another group, they should be maintained in the subclass Ostracoda. Archaeocopa would otherwise represent a remarkable example of evolutionary convergence.

*Ingelore Hinz-Schallreuter, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum, Universität Hamburg, Bundesstr. 55 (Geomatikum), D-W-2000 Hamburg 13, Germany.*

**Z u s a m m e n f a s s u n g:** Hesslandonide Archaeocopa sind - einmalig für Ostrakoden - gekennzeichnet durch ein dorsales Zwischenstück an beiden Klappen (*Interdorsum*), das auch als 'dritte Klappe' angesehen wurde. Wegen dieser Besonderheit wurden die Hesslandonidae aus den Ostrakoden herausgenommen oder aber zumindest als selbstständige Unterordnung oder Ordnung innerhalb der kambrischen Ostrakoden betrachtet.

Seit der Erstbeschreibung durch MÜLLER 1964 war lange Zeit nur die oberkambrische Typusgattung bekannt. 1987 wurde von HINZ der erste unterkambrische Vertreter nachgewiesen. In jüngster Zeit wurden zahlreiche weitere, ein *Interdorsum* tragende Formen im Mittelkambrium Australiens entdeckt (*Tubupestis*, *Ulopsis*, *Semillia* u.a.). Sie zeigen, daß derartige Taxa vor allem im Mittelkambrium eine weitere Verbreitung und größere Bedeutung besitzen, als es bisher den Anschein hatte. Eine solches Taxon wurde jetzt auch aus einem mittelkambrischen Geschiebe isoliert.

An Hand der hier als *Bidimorpha bidimorpha* gen. & sp.n. beschriebenen Art werden die wichtigsten Merkmale der Archaeocopa, wie Schalensubstanz, Gehäusearten, *Interdorsum*, Schloß, Verschuß, Acroidalstacheln, Duplikatur, Klappen- und Geschlechtsdimorphismus sowie Ontogenese diskutiert und die Beziehungen der Hesslandonidae zu den übrigen Archaeocopa sowie den Archaeocopa und den 'echten' Ostrakoden erörtert. Auf Grund vieler gemeinsamer Merkmale und bereits aufgezeigter Entwicklungstendenzen (HINZ 1993a) sind die Hesslandonidae nicht von den anderen Archaeocopa abtrennbar; bei den typischen Formen scheint nicht einmal eine supragenerische Trennung möglich zu sein. Die Unterschiede zwischen den Archaeocopa und den 'echten' Ostrakoden, die z.T. spezielle Anpassungsformen oder entwicklungsgeschichtlich in ihrem Status als Vorläufer bedingt sind, rechtfertigen nicht ihren Ausschluß aus den Ostrakoden.

In der Ontogenie bestehen einige Besonderheiten zu den echten Ostrakoden, wie undifferenzierte bzw. nur undeutlich getrennte Häutungsstadien, die Erhöhung der Gestalt während der Ontogenese und ein frühes Auftreten sexualdimorpher Merkmale in der Gehäusemorphologie.



## Einleitung

Die vorliegende Arbeit stellt einen mittelkambrischen archaeocopen Ostrakoden vor, der durch seine hochdifferenzierte Entwicklung mit Klappen- und Geschlechtsdimorphismus die ganze Gruppe der Archaeocopa noch näher an die "echten" postkambrischen Ostrakoden heranrückt. Die hier ausführlich dokumentierte Art wurde von GRÖNWALL bereits als *Beyrichia angelini* var. *armata* beschrieben. Sie wurde als die bornholmer Varietät einer aus Schweden bekannten Art eingeführt (GRÖNWALL 1902: 163,220). Jedoch war der Name *Beyrichia armata* bereits von RICHTER (1863: 672) für eine Art aus dem thüringischen Devon vergeben, so daß GRÖNWALLs Name gemäß Art.57(b) der IRZN (RIDE 1985) ungültig ist. Die Varietät wurde 1929 von GÜRICH - und danach auch von ULRICH & BASSLER 1931 - zur Art erhoben und der Gattung *Polyphyma* zugewiesen, zu der auch *Beyrichia angelini* gerechnet wurde. Da es sich bei dem Namen *Polyphyma* um ein jüngeres Homonym handelte, führte RUSHTON 1969 den neuen Namen *Cyclotron* ein. Die Neubenennung der Gattung *Polyphyma* war jedoch nicht mit der notwendigen Revision der Typusart verbunden, was der nomenklatorischen Stabilität entgegenwirkte und die Grundlage für neue taxonomische Probleme legte. Im Rahmen der Revision des *Treatise on Invertebrate Paleontology, part Q, Paleozoic Ostracoda* wurde die Typusserie des im British Museum of Natural History befindlichen *Cyclotron lapworthi* (GROOM, 1902) untersucht. Es handelt sich dabei ausschließlich um auf Gesteinsflächen liegende, isolierte Klappen, so daß der Dorsalteil nicht eindeutig identifizierbar ist. In den Beschreibungen wird eine einfache dorsale Kommissur angenommen. Die hier beschriebenen Gehäuse von *Bidimorpha* sind aber durch ein relativ breites Interdorsum gekennzeichnet und können daher nicht mit Sicherheit der Gattung *Cyclotron* zugordnet werden.

Die Archaeocopa werden im folgenden auf der Basis neuer Evidenz charakterisiert und hinsichtlich ihrer wichtigsten Merkmale mit postkambrischen Ostrakoden verglichen. Wie von HINZ 1993a dargestellt, kann innerhalb der Archaeocopa eine kontinuierliche Entwicklung bezüglich Gehäuseumriß, der proportional zur Reduktion des Körpers verläuft, lateraler Kompression und Verschluß sowie der Mineralisierung des Carapaxes und der Schloßbildung beobachtet werden, wie es bei den Vorläufern der Ostrakoden zu erwarten wäre.

*Material und Präparation.* - Das Material stammt aus einem mittelkambrischen Stinkkalkgeschiebe von Gislövshammar (Schonen). Das Gestein, ein dichter, schwarzer Stinkkalk, wurde mit 15%iger Essigsäure aufbereitet, und der Säurerückstand ohne weitere Verfahren zur Materialkonzentration oder -reinigung ausgelesen. Die reiche Mikrofauna besteht außer dem hier dokumentierten Taxon aus mindestens zwei weiteren kleinen Ostrakodenarten (*Hesslandona* sp.n., *Falites*? sp.n.), Trilobiten, inartikulaten Brachiopoden, Conodonten, Echinodermenresten und einigen Problematika. Die Fossilien wurden mit Hilfe von Leit-Tabs auf REM-Träger montiert, mit Gold bzw. einer Gold-Palladium-Legierung bedampft und mit einem CamScan-II Gerät photographiert. Das abgebildete Material ist im Archiv für Geschiebekunde des Geologisch-Paläontologischen Institutes und Museums der Universität Hamburg (AGH) unter den Nummern G120/1-ff. aufbewahrt.

## Systematischer Teil

Ordnung Archaeocopa SYLVESTER-BRADLEY in BENSON et al., 1961  
Familie Hesslandonidae MÜLLER, 1964

Gattung *Bidimorpha* gen. nov.

*Derivatio nominis:* Nach dem zweifachen Dimorphismus (Klappen- und Geschlechtsdimorphismus).

*Typusart:* *Bidimorpha bidimorpha* gen. et sp. nov.



**D i a g n o s e:** Groß. Gestalt mäßig hoch bis sehr lang. Umriß deutlich präpriet. Gehäuse mit einem Interdorsum, dessen Begrenzungen zum größten Teil  $\pm$  parallel zueinander verlaufen und an den Enden miteinander konvergieren und in kurze Stacheln auslaufen können. Freier Rand in allen Regionen konvex. In den vorderen beiden Klappendritteln 4  $\pm$  deutliche, flache Noden ( $N_1, N_2, N_4, N_6$ ), die Teile einer größeren Aufblähung sind; ein 5. Nodus ( $N_3$ ) am Dorsalrand im hinteren, abgeflachten Klappendritteln. Kein Lateralstachel. Mit Geschlechts- und Klappendimorphismus: Linke Klappen mit einem (Tecnomorpha?) oder zwei ventralen Stacheln (Heteromorpha?), rechte Klappen ohne Stacheln. Schalenoberfläche glatt. Innen mit Duplikatur.

**B e z i e h u n g e n:** *Bidimorpha* gehört wegen des Vorhandenseins eines Interdorsums zweifellos zu den Hesslandonidae MÜLLER, 1964. Die Typusart von *Hesslandona*, *H. necopina* MÜLLER, 1964, besitzt ein schmales Interdorsum mit vollständig parallelen Begrenzungskanten und  $\pm$  langen Acroidaldornen. Die Lobation besteht bei den größeren Stücken aus drei dorsalen Noden (2 vor, 1 hinter der Mitte), die bei den Jugendstadien (einschl. Holotypus) fehlen. Ventrale Stacheln fehlen ebenso wie der damit verbundene Dimorphismus.

*Ulopsis* HINZ, 1991 unterscheidet sich von *Bidimorpha* durch die höhere Gestalt, den subampleten Umriß und vor allem die andersartige Lobation (zwei kräftige Noden) (HINZ 1991a: Tf. 18, 70, F. 1-2). *Tubupestis* HINZ & JONES, 1992 besitzt - im Gegensatz zu allen anderen, bisher bekannten Hesslandoniden - ein skulpturiertes Interdorsum; außerdem ist die Lobation anders, und zwar ähnlich der von *Ulopsis* (Hauptnoden jedoch kleiner und zahlreiche tuberkelartige Noden) (HINZ & JONES 1992: Tf. 19, 10, F. 1-3; Tf. 19, 12, F. 3). *Semillia* HINZ, 1992 weist ein sehr breites Interdorsum auf, Noden fehlen oder sind nur äußerst schwach ausgebildet, außerdem sind Umriß und Gestalt verschieden (HINZ 1992a: Tf. 19, 14, F. 1; Tf. 19, 16, F. 1).

Von den anderen baltoskandischen, der Gattung *Cyclotron* RUSHTON, 1969 zugewiesenen Vertretern [*Cyclotron angelini* (BARRANDE, 1872); *C. nodomarginatum* SCHRANK, 1973; *C. cambricum*, *C. furcatocostatum*, *C. poulsenii* und *C. ventrocurvatum*

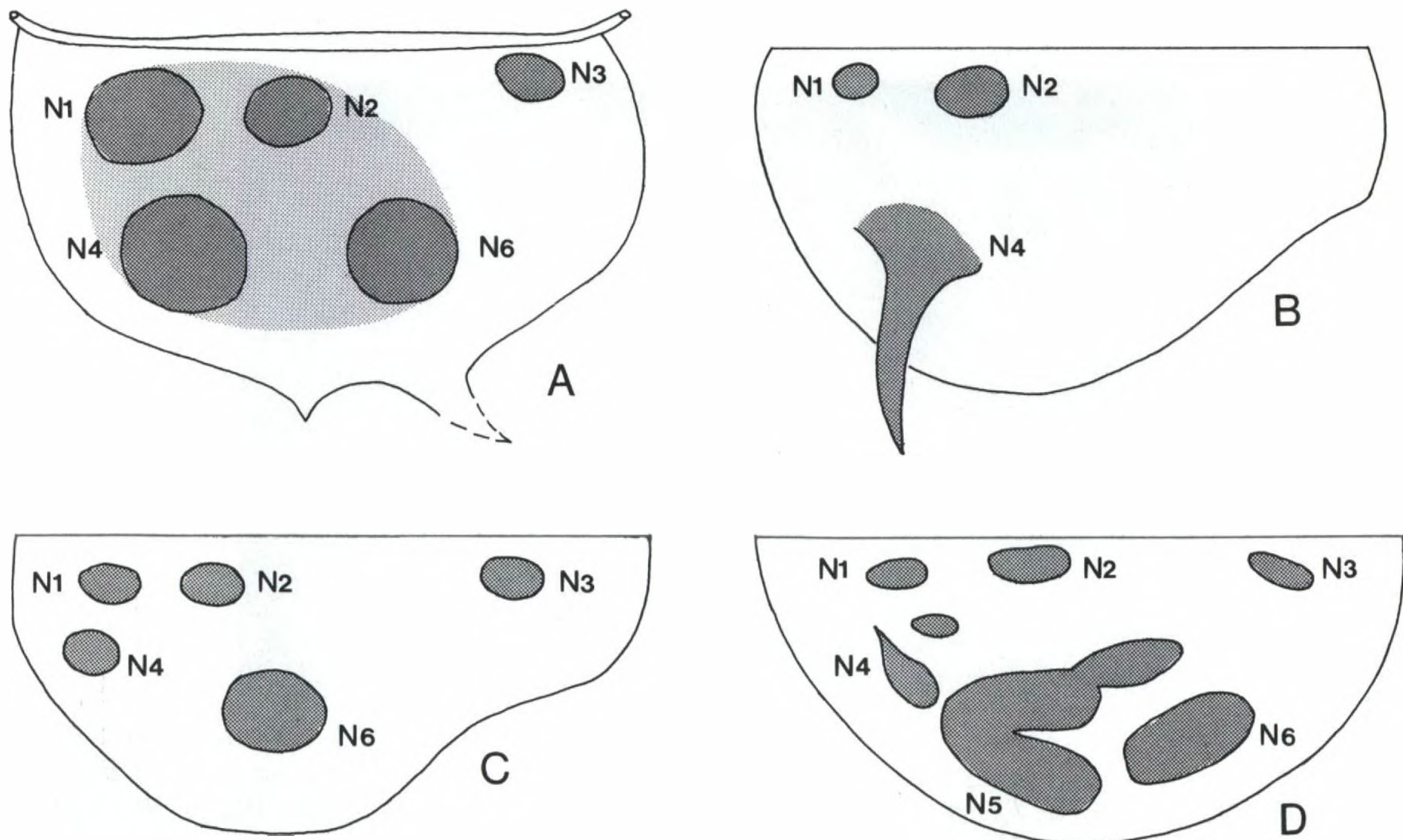


Abb. 1. Die Lobation und ihre Bezeichnungsweise bei *Bidimorpha bidimorpha* gen. & sp. n. (A), *Vestrogothia spinata* MÜLLER, 1964 (B), *Veldotron kutscheri* GRÜNDEL & BUCHHOLZ, 1982 (C) und *Cyclotron lapworthi* (GROOM, 1902) (D) [in Anlehnung an GRÜNDEL in GRÜNDEL & BUCHHOLZ 1981: Abb. 2].



GRÜNDEL in GRÜNDEL & BUCHHOLZ,1981], die alle aus dem Oberkambrium stammen, unterscheidet sich die neue Gattung nach gegenwärtiger Kenntnis vor allem durch die ventralen Stacheln und den damit verbundenen Geschlechtsdimorphismus. GRÜNDEL bildet (o.c.: Tf.3, F.3) eine linke Klappe einer als *C. sp.*, cf. *poulsenii* bestimmten Art aus einem Geschiebe der mittelkambrischen Zone B4 ab. Diese erreicht eine Größe von 2,8 mm und weicht vor allem durch die schwächere Skulpturierung und die offensichtlich fehlenden Stachel ab. Insgesamt ist die Gattung *Cyclotron* zu unbekannt, um sie in allen Einzelheiten mit *Bidimorpha* vergleichen zu können. Die Aufstellung der neuen Gattung erfolgte daher im Bewußtsein, daß es sich u.U. um ein jüngeres Synonym von *Cyclotron* handeln könnte.

Die oberkambrische, monotypische Gattung *Veldotron* GRÜNDEL & BUCHHOLZ,1981 ähnelt *Bidimorpha* in der Ausbildung der Höcker. Als Hauptunterschied zu *Cyclotron* geben die Autoren die Gestaltung des Hinterendes ("breit abgestutzt, begrenzt durch eine gerade, etwas nach hinten und unten geneigte Linie") und "die durch sie hervorgerufene konkave posteroventrale Krümmung des freien Randes" an (GRÜNDEL & BUCHHOLZ 1981: 66). Diese Merkmale unterscheiden *Veldotron* auch von *Bidimorpha* (o.c.: Tf.3, F.11\*,12,15).

*Vestrogothia* MÜLLER,1964 unterscheidet sich - abgesehen von dem nach MÜLLER fehlenden Interdorsum - vor allem durch den Lateralstachel von *Bidimorpha*. Die in Umriß und Lobation ähnliche Typusart, *V. spinata* MÜLLER,1964, ist ebenfalls geschlechts- und klappendimorph. Nach MÜLLER (o.c.: 4) handelt es sich "offen~sichtlich um adulte Klappen, denn die Schalenhöcker sind ausgereift". Vergleicht man aber das vorliegende Material von *Bidimorpha* mit dem größten abgebildeten Stück der *Vestrogothia spinata* (MÜLLER 1964: Tf.5, F.1b; L 1,52 mm), so scheint durchaus die Möglichkeit zu bestehen, daß die Schalenhöcker noch weiter "reifen" können, d.h. daß sich die Skulptur noch verstärkt und MÜLLER nur Larven vorlagen. Auch bezüglich anderer, sekundär phosphatisierter Arthropoden aus dem oberkambrischen Orsten wurden vielfach nur Larven gefunden, z.T. von Individuen wesentlich < 2 mm (MÜLLER & WALOSSEK 1985: 163, 171).

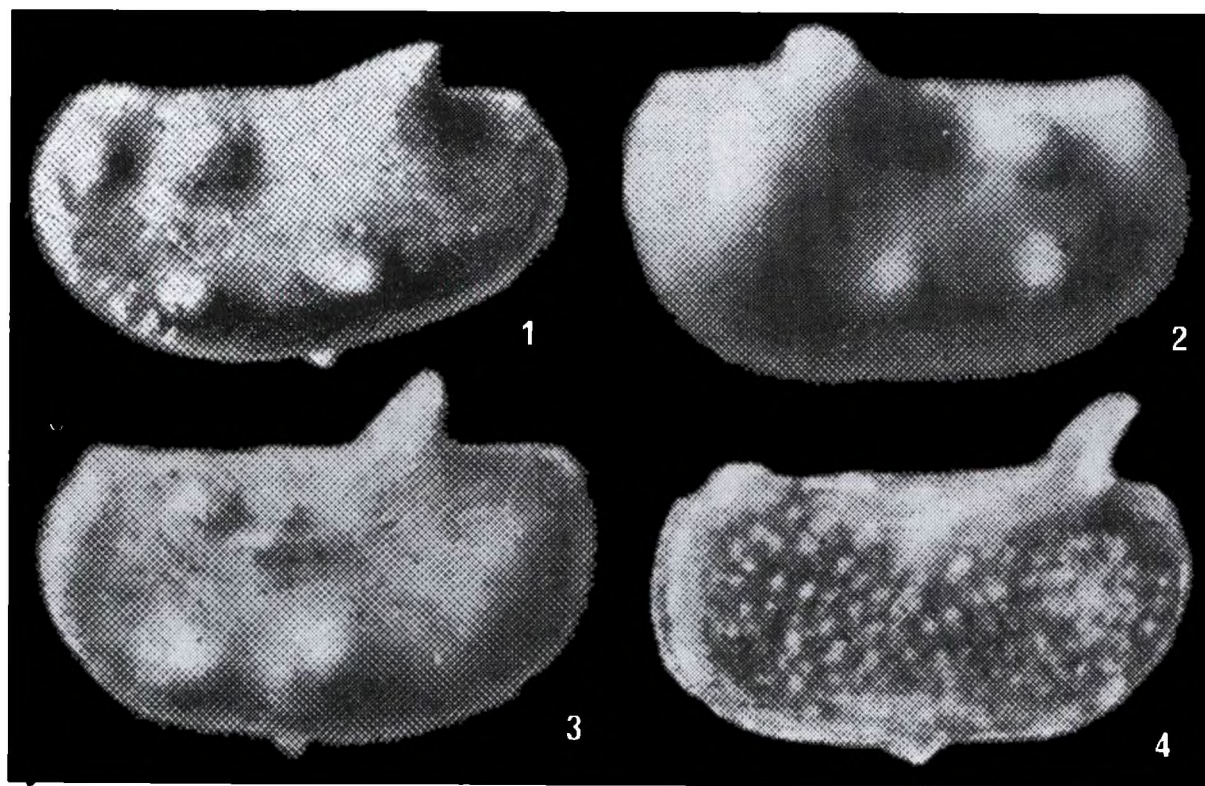


Abb.2. ■F.1-3: *Evlanovia tichonovitchi* EGOROV,1950: ■1. Linke männliche Klappe, L 0,68 mm; ■2. Holotypus, rechte weibliche Klappe, L 0,72 mm; ■3. Linke weibliche Klapp, L 0,72 mm. - ■F.4 *Milanovkaja bicornis* EGOROV,1950, Holotypus, linke weibliche Klappe, L 0,76 mm. Frasnium (unt. Oberdevon), Russische Plattform [aus: EGOROV 1950: Tf. 9, F.1,6,8,20]

\*Bei F.11 handelt es sich nicht um einen Paratypus, da das Stück aus einem anderen, zudem älteren Geschiebe stammt, d.h. nicht aus dem stratum typicum.

Die Typusart der oberdevonischen *Evlanovia* EGOROV, 1959, *E. tichonovitchi* EGOROV, 1950, ähnelt *Bidimorpha* nicht nur in der Entwicklung und Anordnung der Noden, sondern v.a. auch in der Ausbildung eines kurzen Stachels oder Dorns an den hinteren Klappen beider Geschlechter (Abb.2, F.1-3). *Evlanovia* gehört jedoch zu den Kloedenellocopa und stellt somit eine homöomorphe Form zur archaeocopen *Bidimorpha* dar. Ein ähnlicher Dorn ist auch bei der ebenfalls oberdevonischen Typusart von *Milanovskaja* EGOROV 1950, *M. bicornis* EGOROV, 1950, entwickelt (Abb.2, F.4). Bei den genannten Arten fungierte der ventrale Fortsatz der linken Klappen wohl als Stopper für die größeren rechten Klappen. Eine derartige Funktion ist bei *Bidimorpha* unwahrscheinlich, da die Klappen möglicherweise noch klafften, bzw. die ventralen Randflächen der beiden Klappen noch nicht senkrecht aufeinanderstießen, sondern einen noch ziemlich spitzen Winkel bildeten. Diese Situation findet sich auch bei weniger hoch entwickelten ordovizischen Taxa, wie z.B. *Pariconchoprimitia* SCHALLREUTER, 1980, die ebenfalls keine speziellen Verschlusskulpturen (= Skulpturen des Kontaktrandes) ausgebildet hatten.

V o r k o m m e n: Mittelkambrium Baltoskandiens.

*Bidimorpha bidimorpha* sp.n.

- 1902 "*Beyrichia*" *Angelini* BARR., var. *armata* n.var. - GRÖNWALL: 25, 163-164, 169, 220; Tf. 4, F. 27
- 1918 "*Beyrichia*" *Angelini* Barr. var. *armata* - KRUIZINGA: 61; Tb.
- 1929 "*Beyrichia*" *angelini* BARR. var. *armata*, n.f.; *Polyphyma armata* (GRÖNWALL) - GURICH: 43, 44; Texttf. 2, F. 6 (nach GRÖNWALL 1929: Tf. 4, F. 27)
- 1931 *Polyphyma* (= *Beyrichia*) *angelini* var. *armata* GRÖNWALL (1902) - KUMMEROW: 244, 256
- 1931 *Polyphyma armata* (Grönwall) - ULRICH & BASSLER: 8, 11, 67-68, 121; Tf. 8, F. 31 (= GRÖNWALL 1902: Tf. 4, F. 27)
- 1934 *Polyphyma angelini* var. *armata* (Grönwall), 1902 - van STRAELEN & SCHMITZ: 197, 211, 229, 237, 245
- 1934 *Beyrichia angelini armata* Grönwall = *Polyphyma armata* - BASSLER & KELLET: 185
- 1969 *Cyclotron armatum* (Groenwall) - RUSHTON: 216
- 1973 *Cyclotron armatum* (GRÖNWALL) - SCHRANK: 90
- 1986a BEYRICHIA ANGELINI ARMATA GROENWALL, 1902 A; BEYRICHIA ? ARMATA (GROENWALL, 1902A) ULRICH & BASS, 1931 A; CYCLOTRON ARMATUM (GROENWALL, 1902A) RUSHTON, 1969 A; POLYPHYMA ARMATA (GROENWALL, 1902A) ULRICH & BASS, 1931 A - KEMPF: 110, 203, 604
- 1986b - dto. - KEMPF: 50, 64
- 1987 - dto. - KEMPF: 120, 167, 168, 523

D e r i v a t i o n o m i n i s: Nach dem zweifachen Dimorphismus (Klappen- und Geschlechtsdimorphismus).

H o l o t y p u s: Heteromorphes Gehäuse - Abb. 3, F. 1.

L o c u s t y p i c u s: Gislövshammar, Schonen; Geschiebe.

S t r a t u m t y p i c u m: Stinkkalkgeschiebe (? *Paradoxides davidis*-Zone).

D e f i n i t i o n: Mindestens - 2,44 mm [nach GRÖNWALL 1902: 164 - 3,00 mm. Das von GRÖNWALL (Tf. 4, F. 27) abgebildete Exemplar, eine heteromorphe Klappe, mißt nach der angegebenen Vergrößerung 2,42 mm]. Ansonsten wie Gattung.

M a t e r i a l: > 50 Gehäuse und isolierte Klappen.

B e s c h r e i b u n g: Hesslandonider Ostrakod mit präpletem bis subplettem Gehäuseumriß; vorderer Cardinalwinkel annähernd 90°, hinterer Cardinalwinkel größer als vorderer Winkel, dadurch Ausbildung eines leichten Rückwärtschwungs. Dorsale Kommissur hesslandonid, mit breitem Interdorsum, dessen parallele Begrenzungen randlich nur leicht konvergieren. Freier Rand innen durch eine breite Duplikatur gekennzeichnet, äußerlich bei der linken und rechten Klappe unterschiedlich ausgebildet. Bei der rechten Klappe sehr



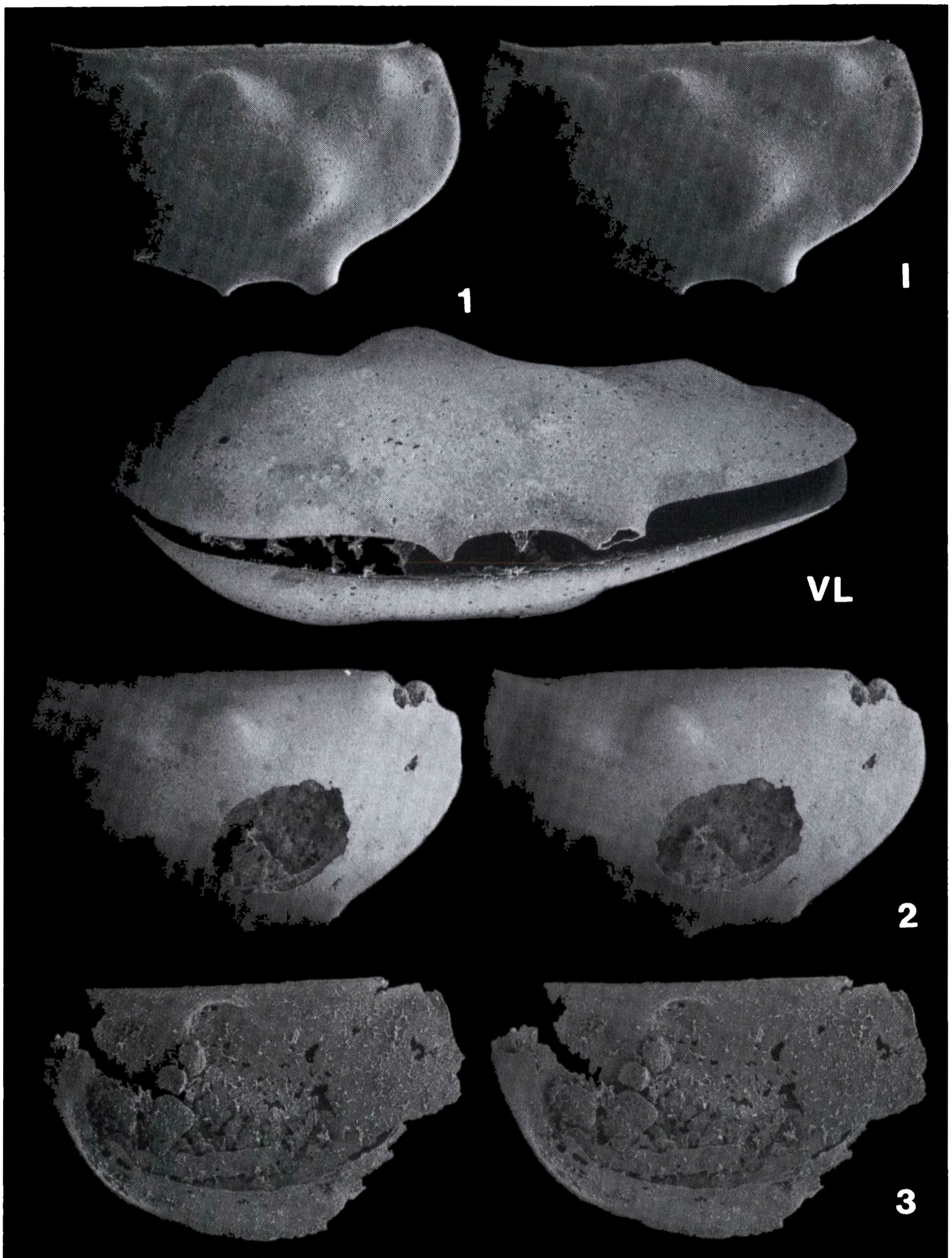


Abb.3. *Bidimorpha bidimorpha* gen. & sp.n. aus einem mittelkambrischen Geschiebe von Gislövshammar, Schonen. ■F.1. Holotypus, heteromorphes Gehäuse einer Larve (G120-1) von links (1) und in Ventrolateralansicht (VL), L (Länge) 1,54 mm. ■F.2. Paratypus, leicht beschädigtes, vermutlich adultes heteromorphes Gehäuse (G120-2) von links, L 2,43 mm. ■F.3. Paratypus, anterodorsal und hinten unvollständige rechte Klappe (G120-3) in Innenansicht, L 1,88 mm. - 11,2,3: Stereopaare.



gleichmäßig verlaufend, links beim tecnomorphen Geschlecht in einen großen Ventralstachel, beim heteromorphen Geschlecht in zwei kleinere, subzentrale Ventralstachel ausgezogen. Von diesen beiden Stacheln ist der vordere etwas

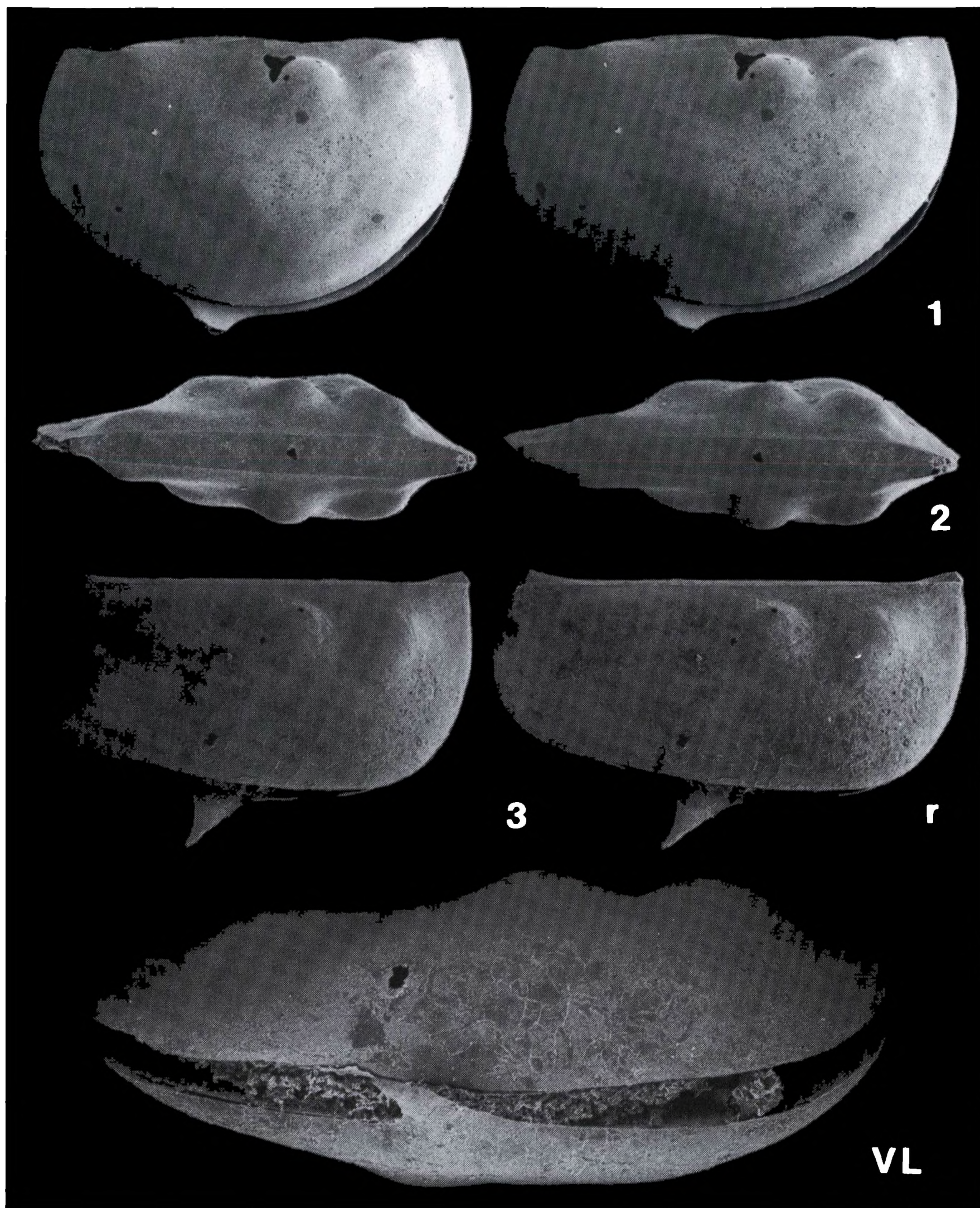


Abb.4. *Bidimorpha bidimorpha* gen. & sp.n. aus dem gleichen Geschiebe wie Abb.3. Paratypen, tecnomophe Gehäuse. ■F.1. Gehäuse (G120-4) von rechts L 2,20 mm; ■F.2. Gehäuse (G120-5) in Dorsalansicht, L 1,06 mm. ■F.3 Gehäuse (G120-6) von rechts (r) und in Ventrolateralansicht (VL), L 1,58 mm. - 1,2,3r: Stereo-paare.



kleiner und nach unten gerichtet, während der hintere Stachel kräftiger und auch nach hinten ausgerichtet ist. Maximale Gehäuselänge im dorsalen Drittel, größte Konvexität im vorderen Bereich, Gehäuse nach hinten stark abflachend.

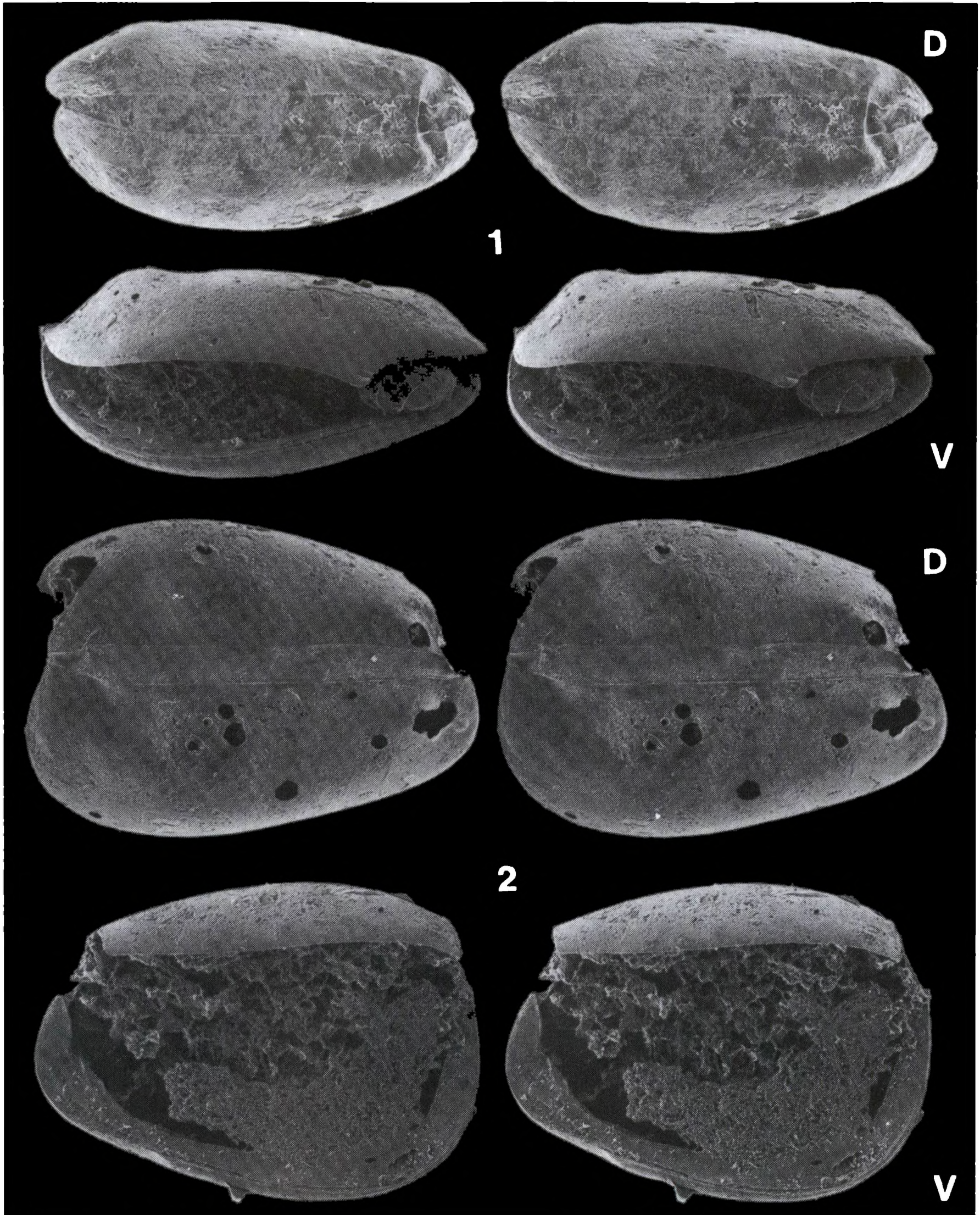


Abb.5. *Bidimorpha bidimorpha* gen. & sp.n. aus dem gleichen Geschiebe wie Abb.3. Paratypen. ■F.1. Leicht klaffendes juveniles Gehäuse (G120-7) in Dorsal- (D) und Ventralansicht (V), L 0,63 mm. ■F.2. Weit klaffendes juveniles Gehäuse (G120-8) in Dorsal- und Ventralansicht, L 0,65 mm. Stereopaare.



Gehäuseoberfläche glatt. Lobation aus 5 deutlichen Noden bestehend:  $N_1, N_2, N_4, N_6$  bilden annähernd ein Quadrat auf dem stark konvexen vorderen Bereich,  $N_3$  befindet sich in subdorsaler Position im hinteren Bereich der Klappe; ein besonderer  $N_5$  ist nicht entwickelt. Die Lobation bildet sich jedoch erst im Laufe der Ontogenese aus.

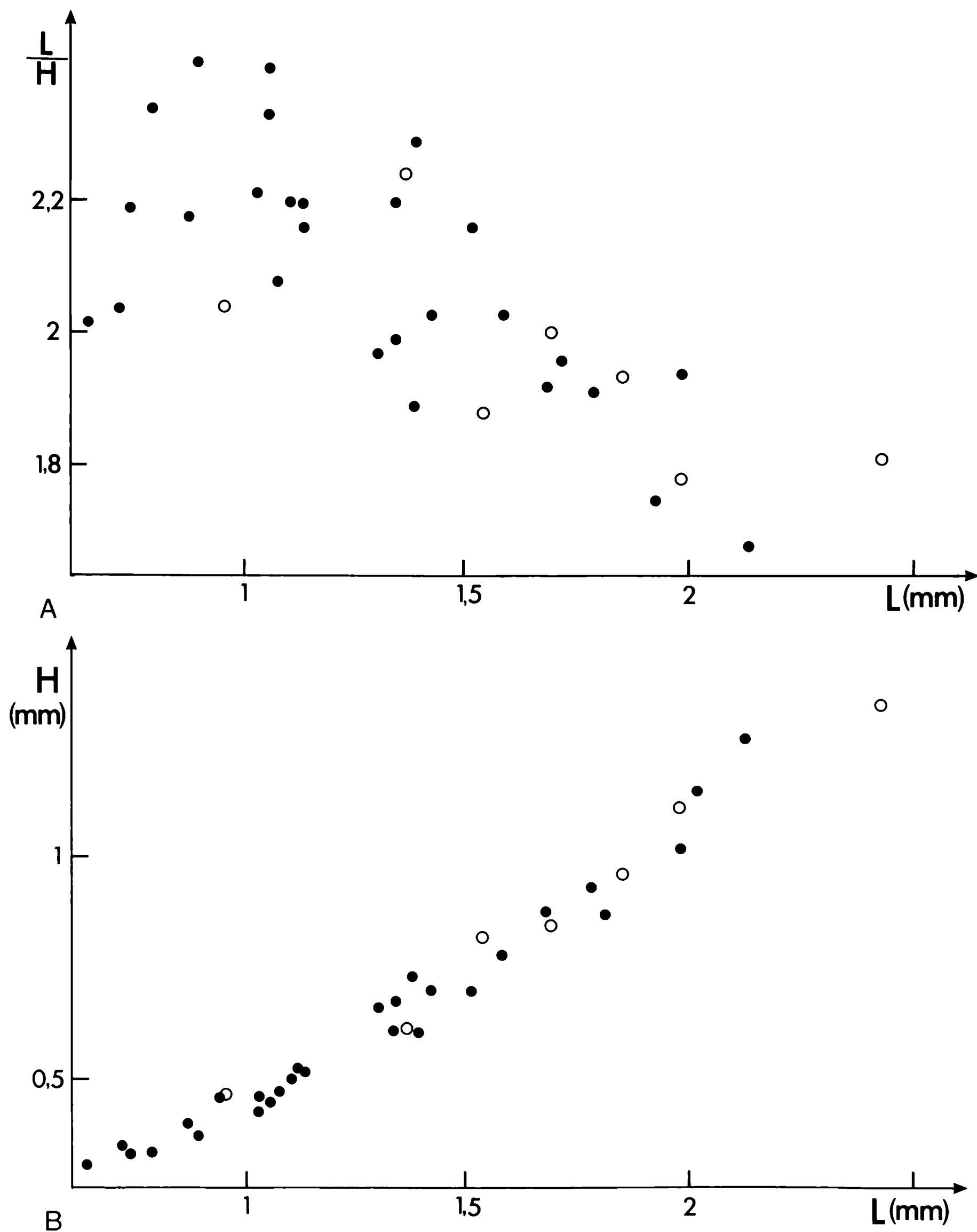


Abb.6: Ontogenie von *Bidimorpha bidimorpha* gen. & sp.n. ■A: Gestalt (L:H); ■B: Wachstum (L-H-Diagramm).

**O n t o g e n e s e:** Dem Längen-Höhen-Diagramm (Abb.6B) liegen 35 vermessene Gehäuse zugrunde. Unter diesen scheinen mindestens 6 Stadien vertreten zu sein. Die schlechte Separierung der Stadien kann primär bedingt sein durch starke Variation in den Dimensionen, z.T. liegt sie möglicherweise (auch) in der relativ geringen Stabilität der Schale, die für Verdrückungen besonders anfällig ist. Verdrückungen sind im untersuchten Material vorhanden, sie sind aber verhältnismäßig gering.

Die Gestalt (L:H-Verhältnis) wird während der Ontogenese immer höher (Abb. 6A). Die 5 größten Gehäuse (> 1,90 mm) besitzen eine mäßig hohe bis ziemlich lange Gestalt (L:H 1,68 - 1,94, im Durchschnitt 1,81), während die 15 kleinsten Gehäuse (< 1,15 mm) alle lang oder meist sehr lang sind (L:H 2,02 - 2,41, im Mittel 2,20). (Bezeichnungsweise der Gestalt nach SCHALLREUTER 1967: 631).

Die Erhöhung der Gestalt, d.h. die Abnahme des L:H-Verhältnisses, während der Ontogenese ist ungewöhnlich. Bei ordovizischen palaeocopen Ostrakoden bleibt die Gestalt während der Ontogenese entweder konstant (z.B. SCHALLREUTER 1973: Abb.16; 1976: Abb.12), oder sie wird immer schlanker (z.B. SCHALLREUTER 1968: Abb.21; 1976: Abb.4; VANNIER 1986: Abb.29,36). Die Erhöhung der Gestalt steht möglicherweise mit der phylogenetisch bedingten Verkürzung des Ostrakodenkörpers oder der Unterbringung des gesamten Körpers im Gehäuse - und der damit verbundenen Ausbildung des postpletalen Umrisses (Rückwärtsschwunges) (HINZ 1993a), d.h. der Erhöhung des Hinterendes - in Verbindung.

Morphologisch unterscheiden sich die jüngsten Larven von den größten Exemplaren auch durch die schwächere Lobation. Bei juvenilen Stadien ist nur N<sub>1</sub> deutlich erkennbar, die beiden anderen subdorsalen Noden, N<sub>2</sub> und N<sub>3</sub>, sind kaum angedeutet, und N<sub>4</sub> und N<sub>6</sub> sind noch nicht vorhanden (Abb.5). Die Ausbildung eines Interdorsums, ist schon vom ersten nachgewiesenen Stadium an sichtbar; dasselbe gilt auch der für den Klappendimorphismus. Der Geschlechtsdimorphismus prägt sich bei einer Größe von 0,95 mm Länge ebenfalls schon sehr früh in der Gehäusemorphologie aus.

**V o r k o m m e n:** *P. davidis*-Zone (Mittelkambrium) von Bornholm (GRÖNWALL 1902); Stinkkalkgeschiebe vermutlich gleichen Alters von Rijs, Niederlande (KRUIZINGA 1918: 61) und Gislövshammar, Schweden.

### Morphologische Merkmale der Archaeocopa

Unter dem Begriff Archaeocopa werden alle kambrischen Ostrakoden und einige wenige Nachläufer aus dem Ordovizium verstanden, die sich von den 'echten' Ostrakoden vor allem durch die Schalensubstanz, den dorsalen Klappenverbund und - soweit bekannt - in der Weichkörpermorphologie unterscheiden. Jüngste Untersuchungen zeigen jedoch, daß sie den 'echten' Ostrakoden hinsichtlich wichtiger Gehäusemerkmale, wie Schloß, Klappen- und Geschlechtsdimorphismus etc. sehr nahe stehen. Im folgenden werden die relevanten Charakteristika diskutiert.

#### Schalensubstanz

Die Schalensubstanz der Archaeocopa wurde beschrieben als "calcareo-corneous" (ULRICH & BASSLER 1931: 12), kalkig-chitinös, phosphatisch (MULLER 1964: 18; ÖPIK 1968: 13) oder 'chitino-calcareous-phosphatic' (JONES & MCKENZIE 1980: 207), ganz untergeordnet auch als kalkig (COPELAND 1986). In den meisten Fällen ist jedoch die ursprüngliche Schalensubstanz durch diagenetische Prozesse nicht mehr vorhanden oder die Struktur verändert. Häufig ist gut erhaltenes Material sekundär phosphatisiert (z.B. Australien, China, England, Schweden), wobei der Umwandlungsprozeß so stark sein kann, daß Kommissuren völlig verschwinden, bzw. eine Kontinuität im Lamellenverlauf vorgetäuscht wird, die primär gar nicht vorhanden war. Vor allem für die Bewertung des Dorsalrandes sind derartige Umwandlungen sehr nachteilig.

Häufig wurden phosphatische Ostrakodengehäuse im Zusammenhang mit sekun-

därer Phosphatisierung angetroffen, auch wenn diese nicht alle begleitenden Faunenelemente erfaßt hat, wie dies z.B. auch von der Silifizierung bekannt ist. Aus diesem Grund wurde sogar die primäre Natur der phosphatischen Ostrakodencarapaxe angezweifelt (z.B. KOZUR 1974), zumal Chitin oder eine chitinähnliche Substanz, wie sie in der Arthropodenkutikula anzutreffen ist, leicht phosphatisiert wird.

Die Annahme einer hauptsächlich organischen Natur der Schalensubstanz stützt sich bisher lediglich auf die Beobachtung gewisser Erscheinungsformen. Stark gerunzelte Gehäuseoberflächen (z.B. HINZ 1991a: Tf.18, F.1), oder das komplette Umlegen der Cardinalpartien (HINZ 1993a: Abb.4D) deuten auf eine nicht bzw. weniger stark mineralisierte Schale hin (ÖPIK 1968: 16). Von HUO, CHEN & SHU 1987 und HUO, SHU & CUI 1991 wurde der Versuch einer Klassifikation auf der Basis der Schalenzusammensetzung unternommen. Das von ihnen illustrierte Material zeigt jedoch die o.g. starken diagenetischen Umwandlungen und ist damit für derartige Untersuchungen ungeeignet.

### Gehäusearten

Bei den Archaeocopa kommen einklappige Carapaxe, d.h. Gehäuse ohne dorsale Trennung, zweiklappige sowie nach ÖPIK (1968: 9), MELNIKOVA (in MELNIKOVA & MAMBETOV 1990, in ABUSHIK, GUSEVA et al. 1990) und SHU 1990 auch als dreiklappig bezeichnete Gehäuse vor. Unter 'dreiklappig' verstehen die betreffenden Autoren Gehäuse mit einem Interdorsum, d.h. das dorsale Zwischenstück wird als eigene Klappe angesehen. Da das Interdorsum nicht die Funktion einer Klappe erfüllt, sondern lediglich eine Zwischenstück darstellt, das zudem bis zur Unkenntlichkeit reduziert sein kann (s.u.), wird der Begriff der Dreiklappigkeit abgelehnt. Wie schon in HINZ 1993a dokumentiert, gibt es eine kontinuierliche Entwicklung von schildförmigen Gehäuseformen zu lateral komprimierten Carapaxen mit oder ohne Umweg über ein Interdorsum. Die zunehmende Mineralisierung führte zur dorsalen Trennung der Klappen und Schloßbildung.

Im Gegensatz zu den meisten postkambrischen Ostrakoden sind die Archaeocopa sehr oft als Gehäuse erhalten. Darin drückt sich vermutlich der noch stärkere, und damit ursprüngliche, dorsale Klappenverbund aus, d.h. die noch nicht so vollkommen vollzogene Trennung in die beiden Klappen. Die Ausbildung eines Interdorsums bei den Hesslandoniden kann als ein Experiment der Natur angesehen werden, wie es häufig in diesem Stadium der Evolution vorkommt.

### Interdorsum

Dieses ursprünglich von MÜLLER (1964: 7) als *Dorsum* und später (MÜLLER 1982: 279) als *dorsal bar* bezeichnete Element variiert in Breite, den lateralen Begrenzungslinien, dem Klappenverbund und der Skulptur. Bei der unterkambrischen *Comleyopsis* HINZ, 1993 ist es sehr breit und durch stark konvexe Kanten begrenzt [HINZ 1987: Taf.11(3), F.15; 1993a: Abb.4E-F]. Mittelkambrische Taxa (z.B. *Tubupestis* HINZ & JONES 1992; *Semillia* HINZ 1992; *Bidimorpha* u.a.) zeigen mäßig breite Interdorsa mit leicht konvexen lateralen Begrenzungen. Im Oberkambrium sind die Interdorsa parallel begrenzt und deutlich schmaler. Sie können in der Breite bis zur Unkenntlichkeit reduziert sein.

Häufig setzt sich das Interdorsum randlich in Acroidalstacheln fort. Die Oberfläche des Interdorsums ist i.d.R. glatt; eine Skulptur wie auf den lateralen Gehäuseflächen ist bisher nur von *Tubupestis* bekannt. Mit den beiden Klappen ist das Interdorsum entweder fest verbunden und nur durch Bruchkanten abgesondert, oder es ist schon deutlich von den Klappen abgetrennt unter der Bildung von nullidonten Schlössern (McKENZIE et al. 1983: Abb.1B). Besonders bei Taxa mit sehr breiten, lateral konvexen Interdorsa ist von einem festen Verbund mit beiden Klappen auszugehen, da scharnierartige Bewegungen der Klappen eine starke dorsale Deformation bewirkt hätten.

Unter Clausalskulpturen versteht man sowohl die dorsalen Kontaktmechanismen (Schloß) als auch diejenigen des freien Randes (Verschluß).

### Verschluß

Auch bei den kambrischen Ostrakoden war das Bestreben, die Klappen am Ventralrand zu schließen eine generelle Entwicklungstendenz. Vermutlich um diesen Zustand leichter erreichen zu können, bildete sich bei bestimmten Formen, den Hesslandonidae, dorsal das Interdorsum heraus. Bei anderen kambrischen Formen scheint das Schließen ohne den Umweg über ein Interdorsum erreicht worden zu sein (HINZ 1993a: Abb.2).

Solange die Klappen noch klafften, waren Verschlußskulpturen (= Kontakt-randskulpturen) noch nicht erforderlich. Erst mit dem Bestreben, den Klappenverbund auch ventral bei geschlossenem Gehäuse so effektiv wie möglich zu gestalten, bildeten sich derartige Skulpturen heraus. Obwohl nicht so differenziert wie die Schloßbildungen, haben sich auch bei den postkambrischen Ostrakoden verschiedene Formen entwickelt, wie z.B. die sich ideal ergänzenden Kontaktleisten und -furchen bei den Hollinomorpha (MARTINSSON 1962: Abb.20; SCHALLREUTER 1973: Abb. 19). Die Podocopa haben Randleisten (= Saum) als Teil und Fortsetzung der primären Innenlamelle ausgebildet. Ihr Verschluß kann nicht ohne weiteres mit o.g. Verschlußformen homologisiert werden. Bei einigen Formen mit ungleich großen Klappen haben sich Kontaktrandskulpturen ausgebildet, um ein zu starkes Übergreifen der größeren Klappe zu verhindern (wie z.B. die Stopper bei den primitiven Metacopa oder bestimmten Leperditiocopa).

Bei den Archaeocopa gibt es primär klaffende Formen, d.h. Gehäuse, deren Klappen zu keiner Zeit Kontakt miteinander entlang des freien Randes hatten. Dazu zählen insbesondere die sehr urtümlichen Vertreter, bei denen der Carapax noch mehr oder weniger schildartig ausgebildet war, aber auch hesslandonide Formen mit einem breiten und lateral stark konvexen Interdorsum, wie z.B. *Comleyopsis* HINZ (1993a). Das vollständige Schließen eines solchen Gehäuses würde rein mechanisch zu einer zentralen Eindrückung des Interdorsums führen, die um so stärker ist, je breiter und konvexer das Interdorsum angelegt ist.

Der einfachste Verschluß besteht aus einem einfachen Aneinanderlegen beider Klappen. Dies ist häufig bei kambrischen Ostrakoden zu beobachten. Ein solcher Verschluß findet sich auch noch bei einfachen ordovizischen Formen (*Pariconchoprimitia* SCHALLREUTER, 1980). Bestimmte Archaeocopa, z.B. *Aristaluta gutta* ÖPIK, 1961 erreichen einen Kontakt zwischen beiden Klappen entlang des größten Teils des freien Randes, hinten ist jedoch noch eine Öffnung für den Austritt des noch unvollständig reduzierten Abdomens vorhanden.

Spezielle Verschlußskulpturen konnten bei den Archaeocopa noch nicht nachgewiesen werden. Die Klappen stoßen - wenn überhaupt - einfach aneinander, oder greifen partiell locker übereinander (*Vestrogothia*; MÜLLER 1964: Tf. 2, F.8a-b). Eine Vergrößerung des Kontaktrandes wird bei manchen Archaeocopa dadurch erreicht, daß die Duplikatur einen Winkel von ca. 60° - 90° mit der Außenwand der Klappe bildet (MÜLLER 1979: Abb.7B). Unter einem anderen Aspekt hat auch SHU (1990: 25, F.15) einige Möglichkeiten des Verlaufs der Duplikatur schematisch dargestellt. In den Fällen, wo die Duplikatur mehr oder weniger eng an die Gehäusewand geschmiegt ist, kann sie nicht zur Verbreiterung des Kontaktrandes beitragen.

Bei *Bidimorpha bidimorpha* treten auf der Duplikatur einer isolierten rechten Klappe, die daher weder dem tecno-, noch dem heteromorphen Geschlecht zugeordnet werden kann, im zentralen Bereich, nahe der Außenkante, zwei Reihen alternierend angeordneter Zähnen auf (Abb.3, F.3). Ob es sich dabei um Verschlußskulpturen handelt oder möglicherweise um eine geschlechtsgebundene Skulptur (kopulatorische Funktion?), konnte an Hand des vorliegenden Materials noch nicht überprüft werden. Eine ähnliche Reihe von Knötchen beobachtete bereits MÜLLER (1964: 24; Tf.1, F.10b) bei *Hesslandona* n.sp.a.

Als Schloß bezeichnet man den Teil der Klappe, der beim Öffnen des Gehäuses mit der Gegenklappe in Kontakt bleibt oder gerät. Eine Dauerverbindung ist nur im Bereich des Ligamentrandes vorhanden, wobei das Ligament aus der inneren Chitinlage der Schalenlamellen hervorgeht. Das Schloß hat nicht nur die Aufgabe, die Klappen auch bei geöffnetem Gehäuse dorsal zusammenzuhalten, sondern auch Scharnierbewegungen zu ermöglichen. Die Ausbildung eines Schlosses ist bei einem mineralisierten Gehäuse unerlässlich und tritt schon zu einem sehr frühen Zeitpunkt im Mittelkambrium auf (JONES & McKENZIE 1980: 213).

Während sich bei den postkambrischen Ostrakoden diverse Formen des Schlosses herausgebildet haben, findet man innerhalb der Archaeocopa Formen ohne jegliche dorsale Unterbrechung, über Vertreter mit einem oder zwei dorsalen Knicken bis hin zu solchen mit einem wohl definierten Schloß. Bei den Archaeocopa überwiegen allerdings bei vollständig getrennten Klappen sog. nullidonte Schlösser, bei denen beide Klappen bzw. Klappe und Interdorsum lediglich aneinanderstoßen (z.B. McKENZIE et al. 1983: Abb.1B).

#### Acroidalstacheln

Der Begriff Acroidalstacheln wurde von MARTINSSON (1962: 77) eingeführt. Grundsätzlich handelt es sich dabei um cardinale Fortsätze, die vorn und hinten, oder auch nur an einem Ende ausgebildet sein können. Ursprünglich (MARTINSSON 1956: Abb.3) wurden sie als larvales Charakteristikum gedeutet. Später beobachtete MARTINSSON (1962:77) diese bei Palaeocopa weit verbreiteten Skulpturen jedoch ebenfalls an adulten Gehäusen.

Acroidalfortsätze kommen auch bei archaeocopen Ostrakoden vor, und das mit *Comleyopsis* (HINZ 1993a: Abb.4E-F) bereits im Unterkambrium. Dies ist ein sehr urtümlicher Hesslandonide, der vermutlich das Gehäuse noch nicht vollständig schließen konnte. Bei mittelkambrischen Vertretern, wie z.B. *Ulopsis* (HINZ 1991a: Tf.18,70: F.1-3), *Tubupestis* (HINZ & JONES 1992: Tf.19,10, F.1-2; Tf.19,12, F.1-3) und *Bidimorpha* (z.B. Abb.4, F.3) sind die Acroidalstacheln nicht an einer oder beiden Klappen ausgebildet, sondern sie liegen an den Enden des Interdorsums, d.h. sie sind Teile des Interdorsums. Sie treten nicht nur an Arten mit durchweg parallelen Begrenzungskanten auf, wie z.B. *Hesslandona* (McKENZIE et al.1983: Abb.1A), sondern auch an Formen mit gebogenen Kanten. Wie HINZ 1993a an einem Modell zeigen konnte, führt bei diesen Formen das Konvergieren der Begrenzungskanten an den Enden beim Schließen der Klappen zu einem Aufrichten der Cardinalecken. Durch den festen Verbund zwischen Klappe und Interdorsum wird damit auch die Klappe randlich heraufgezogen und bildet Acroidaldornen. Obwohl diese durch die Begrenzungskante des Interdorsum deutlich von den Acroidalstacheln (= Cardinalstacheln) getrennt sind, müssen sie doch als eine Einheit aufgefaßt werden. Die Darstellung bei MÜLLER & WALOSSEK 1985:Abb.5g drückt diese Beziehungen nicht ganz korrekt aus.

Acroidalfortsätze treten bei postkambrischen Ostrakoden häufig nur an einer, oft der größeren, Klappe auf. Da es sich bei den Archaeocopa fast ausschließlich um gleichklappige Gehäuse handelt, und die Stacheln Teile des Interdorsums sind, können sie bei diesen nicht einer bestimmten Klappe zugeordnet werden. Durch Verschmelzen des Interdorsums mit einer der beiden Klappen könnten sich jedoch in dieser Beziehung ungleichklappige Gehäuse entwickelt haben (MÜLLER 1964: 7) und somit Beziehungen zu solchen postkambrischen Ostrakoden anzeigen, bei denen nur eine Klappe Acroidalstacheln trägt.

Auch bei *Phaseolella dimorpha* (ZHANG 1987: 17, Abb.12N) [= *Dabashanella d.*; HUO, SHU & CUI 1991: 179], die als einklappig, d.h. ohne dorsale Trennung der Klappen, beschrieben wurde, treten Acroidalstacheln auf. Wie bei *Schallreuterina* HINZ,1993b handelt es sich hier um einfache Dorsalfortsätze. Diese Acroidalstacheln wurden phylogenetisch offensichtlich vor der Ausbildung eines Interdorsum entwickelt. Acroidalfortsätze scheinen sich also auf verschiedenen Wegen gebildet zu haben und stellen daher wahrscheinlich ein polyphyletisches bzw. konvergentes Merkmal dar.

Bei *Bidimorpha* ist, wie bei einer Reihe anderer archaeocoper Ostrakoden, innen entlang des freien Randes eine Skulptur zu beobachten (Abb.3, F.3; Abb.5, F.2V), die MÜLLER (1964: 7) als *Umschlag* bezeichnete. Der Umschlag geht bei den Archaeocopa durch allmähliches Umbiegen oder scharfes Umknicken am freien Rand aus der Außenlamelle hervor. Morphologisch und funktional ähnelt der Umschlag der verkalkten Innenlamelle echter Ostrakoden, die eine zusätzliche Stabilität des Gehäuses bewirkt (HARTMANN 1966: 65).

Nach HARTMANN (l.c.) kann die verkalkte Innenlamelle sich entweder durch "tatsächliche Verkalkung" der sonst häutigen Innenlamelle bilden, oder aber auch durch Umschlagen der Außenlamelle, die dann "zum peripheren Abschnitt der Innenlamelle" wird. Die verkalkten Teile der Innenlamelle müssen somit nicht identisch sein. Sie brauchen noch "nicht einmal an einer Schale homolog" zu sein, "da ein Umschlagen der Außenlamelle und damit eine Einwärtsverlagerung des Saumes", der "Grenze zwischen der wirklichen Innenlamelle und dem umgeschlagenen Teil der Außenlamelle", "häufig nur an den Vorder- und Hinterrändern, nicht am Ventralrand erfolgt".

Da bei den fossilen Formen fast immer nur der verkalkte Teil der Innenlamelle erhalten ist, wird bei ihnen im allgemeinen dieser Teil unter dem Begriff *Innenlamelle* verstanden. Wegen der erwähnten Schwierigkeit der Homologisierung der umgeschlagenen Teile der Außenlamelle (*Umschlag*) und der verkalkten Teile der Innenlamelle (*Innenlamelle* s.str.), wird hier vorgeschlagen, den neutralen Begriff *Duplikatur* zu benutzen, der auch schon in der englischsprachigen Literatur Anwendung gefunden hat (duplication, doublure).

Trotz besonderer, bei postkambrischen Ostrakoden unbekanntem Erscheinungsformen der Duplikatur, z.B. die Bildung von abgeschlossenen *Pseudovestibula* sensu MÜLLER 1964: 6, wie sie bei *Bidimorpha* auftreten (Abb.3, F.3), gibt es auch hier Ähnlichkeiten mit 'echten' Ostrakoden: gemeinsam ist den Archaeocopa und den echten Ostrakoden, daß sich die Duplikatur bzw. die verkalkte Innenlamelle in die häutige Innenlamelle fortsetzt. Phosphatisierte Formen mit erhaltenem Integument (MÜLLER 1982: Tf.3, F.1a; HINZ 1987: Tf.3, F.9) ähneln in dieser Hinsicht sehr stark phosphatisierten 'echten' Ostrakoden (z.B. *Pattersoncypris micropapillosa* BATE & ROBINSON 1978: F.1). Schon ADAMCZAK 1965 wies darauf hin, daß diese Skulptur "...extends directly into the inner lamella...", und "There are indeed no differences between them..." (o.c.: 33). Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Duplikatur dem Umschlag der echten Ostrakoden entspricht. Danach hätten die Archaeocopa - wie die *Beyrichiocopa* und *Leperditiocopa* - keine mineralisierte Innenlamelle.

HUO, SHU & CUI 1991 benutzen die Duplikatur als klassifikatorisches Merkmal. Sie differenzieren zwischen einem isostrukturellen (einheitlichen) Typus, dargestellt durch die Gattung *Hesslandona*, und einem doppelstrukturellen (uneinheitlichen) Typus, repräsentiert durch die Gattung *Dabashanella*. Diese strukturelle Differenzierung konnte nicht nachvollzogen werden, v.a., da die abgebildeten Stücke deutlich diagenetische Umwandlung zeigen (z.B.: Tf.15, F.7b).

#### Klappendimorphismus

Als Klappendimorphismus werden nicht die unterschiedliche Größe der Klappen und die naturbedingte, verschiedene Ausbildung der Clausalskulpturen verstanden, sondern nur die Skulpturierung der Klappenoberflächen.

Meist sind die Klappen bei den Archaeocopa ± symmetrisch aufgebaut. Nur bei *Vestrogothia spinata* beschreibt MÜLLER (1964: 30-31; Tf.2, F.8a-b) bei angeblichen Weibchen einen großen Ventralstachel an den linken Klappen. Bei den Männchen fehlt ein solcher. Bei *Bidimorpha* tritt beim tecnomorphen Geschlecht, ebenfalls an der linken Klappe, ein großer Ventralstachel auf. Das heteromorphe Geschlecht zeigt in gleicher Position zwei etwas kürzere, aber ungleiche Stacheln. Die rechte Klappe ist bei *Bidimorpha* völlig unbestachelt, bei *Vestrogothia* trägt sie, wie die linke Klappe, einen Lateralstachel.



Ostrakoden sind stets geschlechtsdimorph. Primäre Geschlechtsmerkmale sind nur in seltenen Fällen erhalten; häufiger äußern sich dagegen sekundäre Geschlechtsmerkmale im Bau des Gehäuses.

Die unterschiedliche Ausbildung mit bzw. ohne Ventralstachel bei *Vestrogothia spinata* wurde von MÜLLER als Geschlechtsdimorphismus gedeutet (o.c.: 15-16). Bei dieser Art, der einzigen, bei der er derartigen Dimorphismus nachweisen konnte, fehlt der Ventralstachel bei den frühen und einigen größeren Stadien ( $> 0,7$  mm). Die Formen mit dem großen Ventralstachel betrachtet er als die Weibchen.

Bei *Bidimorpha* kommen ebenfalls Formen mit einem großen Ventralstachel vor. Beim anderen Geschlecht treten zwei, meist etwas kürzere Stacheln auf, und zwar sowohl bei den Larven, als auch bei den größten Gehäusen (? adult). Im vorliegenden Material weisen 7 Gehäuse (Größe 0,90 - 2,44 mm) zwei Stacheln, 28 Gehäuse (Größe 0,68 - 2,15 mm) einen Stachel auf. Letztere werden als die Tecnomorpha betrachtet. Welches Geschlecht die Heteromorphen repräsentieren, ist ungewiß. Heteromorph können sowohl die Weibchen als auch die Männchen sein. Bei den meisten Palaeocopen sind i.d.R. die Weibchen heteromorph, bei *Cyprideis* sind es die Männchen (z.B. SANDBERG 1964: Abb. 22,28,30). Für die hier beschriebene Art werden jedoch - im Gegensatz zu MÜLLER, aber mit entsprechendem Vorbehalt - die zweistacheligen Formen als Weibchen angesehen und die einstacheligen adulten (und möglicherweise präadulten) Tecnomorpha als die Männchen. Danach könnte es sich auch bei den von MÜLLER 1964 als Weibchen von *Vestrogothia spinata* gedeuteten Exemplaren um die Männchen handeln, während bei den Weibchen die kürzeren Ventralstacheln bis zur Unkenntlichkeit reduziert sind.

Geschlechtsdimorphismus bei kambrischen Ostrakoden wurde auch bei *Kunmingelloides bulbosus* (SHU 1990: 75; Abb.14) und *Phaseolella dimorpha* (ZHANG 1987) beschrieben. Der Geschlechtsdimorphismus beschränkt sich hier vor allem auf die Gestalt: Das eine Geschlecht ist schlanker als das andere. Das publizierte L/H-Diagramm (o.c.: Abb.4) zeigt schon ab einer Gehäuselänge von 0,4 mm eine Aufspaltung in beide Geschlechter, und auch im kleinsten Bereich (0,2 - 0,4 mm) werden schon die beiden Geschlechter unterschieden. Eine so frühontogenetische Trennung der Geschlechter ist ungewöhnlich, so daß es eher so aussieht, als würden hier zwei verschiedene Taxa vorliegen. ZHANG (o.c.:4-6) erwähnt diese Denkmöglichkeit, legt sich aber auf die Interpretation als Geschlechtsdimorphismus fest. Zu bemerken bleibt noch, daß sein untersuchtes Material zwar aus demselben Horizont, nicht aber aus einer Probe stammt.

Im vorliegenden Material von *B. bidimorpha* sind die drei größten heteromorphen Gehäuse im Durchschnitt etwas höher (L:H 1,82; 1,78 - 1,88) als die drei größten tecnomorphen Gehäuse (1,88; 1,68 - 2,03). Möglicherweise drückt sich bei dieser Art der Dimorphismus auch in der Gestalt aus, das Material ist jedoch noch zu unzureichend, um definitive Aussagen zu gestatten.

Das frühe Auftreten von Geschlechtsdimorphismus während der Ontogenese scheint eine Besonderheit der kambrischen Ostrakoden zu sein. Bei den jüngeren Ostrakoden tritt der in der Schale sichtbare Dimorphismus i.d.R. erst im adulten Stadium auf (JAANUSSON 1957: 209; MARTINSSON 1962: 84). Präadulter Dimorphismus wurde in den vergangenen Jahren bei einer Reihe von Ostrakoden beschrieben (z.B. GUBER 1971), allerdings nur wenige Fälle von fertilem präadulten Dimorphismus. SCHALLREUTER 1976 beobachtete präadulten Geschlechtsdimorphismus bei der ordovizischen palaeocopen *Tetrada memorabilis* im drittletzten Stadium. WHATLEY & STEPHENS 1977 beschrieben "precocious sexual dimorphism" bei jurassischen Podocopen schon ab dem viertletzten Larvenstadium, Weibchen schon ab dem fünftletzten Stadium (o.c.: Tb.4).

#### Ontogenese

Die Ontogenese postkambrischer Ostrakoden ist recht detailliert erforscht. In

der Regel entwickeln sie sich über 9 Häutungsstadien. Dies ist zumindest schon ab dem Silur (MARTINSSON 1962: Abb.22) dokumentiert. In Ausnahmefällen sind nur 6 bzw. maximal 15 Stadien vorhanden. Über die Ontogenese archaeocoper Ostrakoden ist bisher nur sehr wenig bekannt. MÜLLER (1964: 13-15) beobachtete bei *Falites fala* 15 Stadien; deren Größe nach MÜLLER relativ konstant sein soll. Er illustrierte für diese Art eine "ontogenetische Reihe" in Form ineinandergeschachtelter Umrisse. In dieser Darstellung ist keine logarithmische Zunahme der Dimensionen, d.h. kein konstanter Wachstumsfaktor - wie er normalerweise bei Ostrakoden auftritt - zu erkennen.

Mit *Hipponicharion loculatum* erstellte ANDRES (1969: Abb.9) erstmals für kambrische Ostrakoden auf der Basis von > 80 Exemplaren ein L/H-Diagramm. Eine Trennung einzelner Stadien ist nicht ersichtlich. JONES & MCKENZIE publizierten 1980 ein L/H-Diagramm der mittelkambrischen australischen Art *Zepaera rete* an Hand von 50 Exemplaren und unterschieden 6 ungefähre Wachstumsstadien. Für das gleichaltrige *Monasterium opiki* nahm FLEMING 1973 5 Stadien, JONES & MCKENZIE 1980 an Hand von > 300 Exemplaren jedoch 8-9 Stadien an. *Monasterium opiki* wurde von HINZ 1992b detailliert untersucht. Die statistische Auswertung der meist als Gehäuse vorliegenden Exemplare einer Probe zeigte eine Wachstumsspanne von 0.28 mm bis > 2,1 mm Länge. Eine deutliche Abgrenzung zwischen den einzelnen Stadien ist nicht erkennbar. Die Ursache kann primärer Art sein, d.h. es gab noch keine gut getrennten Stadien, oder sekundärer Art, z.B. durch vermischte Populationen. Letzteres ist besonders bei Ablagerungen mit geringer Sedimentationsrate zu beachten und wurde von SCHALLREUTER beim Sularpschiefer beobachtet (pers.Mitt.).

Weitere statistische Untersuchungen zur Ontogenie archaeocoper Ostrakoden finden sich in der chinesisch-sprachigen Literatur, z.B. für *Kunmingelloides bulbosus* (SHU 1990b: Abb.14), *Houlongdongella xichuanensis* (ZHANG 1987: Abb. 7), *Qingquanella hubeiensis* (CUI et al. 1987: Abb.1; HUO, SHU & CUI 1991: Abb. 4-3), *Beyrichona longquanxiensis* (o.c.: Abb.4-6) oder *Dabashanella retroswinga* (o.c.: Abb.4-7). Bei der Art *D. dimorpha* unterscheidet ZHANG (1987: Abb.4) o + o Carapaxe (s.o.). All den genannten Beispielen (außer dem erstgenannten) ist ebenfalls die undeutliche Trennung der einzelnen Wachstumsstadien gemeinsam.

### Zur Systematik der Archaeocopa

Die Taxonomie der kambrischen Ostrakoden ist noch stark im Fluß und weit von nomenklatorischer Stabilität entfernt. Die Bewertung der einzelnen Merkmale für die Taxonomie ist gegenwärtig noch sehr kontrovers, da zu wenig Taxa aus stratigraphisch unterschiedlichen Horizonten bekannt sind, um an Hand phylogenetischer Trends die Bedeutung der einzelnen Merkmale zu erkennen. Erste Ansätze zur Lösung dieses Problems finden sich bei HINZ (1991b, 1993a).

### Taxa der Ordnungskategorie

Phosphatische Ostrakoden aus dem Oberkambrium von Schweden wurden erstmals von MÜLLER, 1964 ausführlich beschrieben. Für sie errichtete er die selbständige Unterordnung Phosphatocopina innerhalb der Ordnung Bradoriida. Als wesentliche Unterschiede zu der Nominatunterordnung (Bradoriina) führt er (S.17-18) an:

- Schalensubstanz (B.: kalkig-chitinös, P.: apatitisch)
- Innenlamelle (fehlend bei den B., vorhanden bei den P.)
- Sexualdimorphismus (B.: nicht, P.: bei einer Art nachgewiesen).

Außerdem nennt er das "doppelte Schloß mit Dorsum" als ein nur bei den Phosphatocopina z.T. auftretendes Merkmal (S.19).

Nachdem bereits OPIK (1968: 9) die Phosphatocopina zur Ordnung erhoben hatte, errichtete MÜLLER (1982: 278) die Ordnung Phosphatocopida nov. Er stellte sie als gleichrangig neben die Ordnung Bradoriida innerhalb der Unterklasse Ostracoda. Bei den Phosphatocopida unterschied er die beiden neuen Unterordnungen *Hesslandonina nov.* und *Vestrogothiina nov.* Diese Einteilung wird auch von MCKENZIE et al. 1983 übernommen.

Bereits 1974 hatte KOZUR die Selbständigkeit der Phosphatocopina angezweifelt und die Ordnung als Synonym der Bradoriina eingezogen. Die Hesslandonidae wurden in Anlehnung an ADAMCZAK 1965 aus der Gruppe der Ostrakoden herausgenommen. Auch HINZ (1991: 233) lehnt die Unterteilung in Phosphatocopina und Bradoriina (bzw. -ida) auf der Basis der von MÜLLER 1964 angegebenen Merkmale ab. Sie verwendet für diese Gruppe den von SYLVESTER-BRADLEY, 1961 eingeführten Namen Archaeocopida. Mit der Verwendung des neutralen Terminus *Archaeocopa* folgt sie anderen Autoren, die ebenfalls Nominatunterordnungen vermieden [z.B. GRUNDEL 1967 (innerhalb der Podocopida, nicht Platycopida), HENNINGSMOEN 1965, SCHALLREUTER 1973: 66, MÜLLER 1982], bzw. neutrale Endungen bevorzugten (MARTINSSON 1962: 127; SCHALLREUTER 1980: 3).

Von HINZ (l.c.) wird auch die Trennung der beiden Unterordnungen Hesslandonina und Vestrogothiina auf der Basis von Vorhandensein oder Fehlen eines Interdorsums angezweifelt. Das Interdorsum der Hesslandoniden war zwar nur in wenigen Fällen Anlaß zum Ausschluß der Gruppe aus den Ostrakoden (s.o.), zumindest aber Grund genug für eine ziemlich hochrangige Abtrennung (als Familie, Unterordnung oder sogar eigene Ordnung). Auch WALOSSEK (in BOXSHALL 1992: 336) unterscheidet "two groups of taxa, one characterized by single hinge lines, the other by double lines".

Sowohl morphologische als auch phylogenetische Untersuchungen belegen, daß eine Trennung der Gattungen *Hesslandona* (mit Interdorsum) und *Vestrogothia* (einfache dorsale Kommissur) nicht einmal auf der Familienebene möglich ist. An einem Gehäuse von *Vestrogothia* des Originalmaterials von MÜLLER 1964 ist ein sehr schmales Interdorsum vorhanden, was bei isolierten Klappen kaum auffallen dürfte. Dieser morphologische Befund im Verein mit dem von HINZ 1993a aufgezeigten Trend hinsichtlich der Entwicklung des Interdorsums von breiten, lateral konvexen Formen im Unterkambrium zu schmalen, parallelbegrenzten Skulpturen bzw. deren Verschmelzung im Oberkambrium belegt, daß die Vestrogothiidae KOZUR, 1974 (nicht MÜLLER, 1982) als ein Synonym der Hesslandonidae betrachtet werden müssen. Da das gleiche auch für die entsprechenden Unterordnungen bzw. Ordnungen gilt, können z.Z. innerhalb der Archaeocopa keine Taxa innerhalb der Ordnungskategorie unterschieden werden. - Die Unterteilung in Abdomida und Lipabdomida (SHU 1990) wurde bereits von HINZ 1993a verworfen.

#### Systematische Stellung der Archaeocopa

Die sich bisher mit der höheren Systematik befassenden Arbeiten gingen noch von den beiden Gruppen Bradoriida und Phosphatocopida aus. Die Bradoriida werden von HOU et al. 1991 als Crustaceomorpha (= Pan-Crustacea LAUTERBACH 1989) betrachtet, eine phylogenetische Einheit, die sowohl die Stamm- als auch die Kronengruppe der Crustacea umfaßt. Die Phosphatocopida werden mindestens als Pan-Crustacea, wenn nicht sogar als echte Crustacea eingestuft. Auch WALOSSEK & MÜLLER 1991 favorisierten eine enge Beziehung zur Kronengruppe der Crustacea, hoben aber die reduzierte erste Antenne und die undifferenzierten nachmandibularen Beine als untypisch für die Kronengruppe hervor. Dieser Befund führte 1992 auch zum Beschluß, die Phosphatocopida aus den Maxillopoda auszuschließen (BOXSHALL 1992: 336). Das ursprünglich von DAHL 1956 erarbeitete Konzept für die Maxillopoda schloß die Ostrakoden aus (o.c.: 335). Da nicht eindeutig geklärt ist, ob die Ostrakoden überhaupt zu den Maxillopoden gerechnet werden können (l.c.: 336), ist der Ausschluß der Phosphatocopida aus den Maxillopoda für die Beziehung der Archaeocopa zu den Ostrakoden vermutlich nur von untergeordneter Bedeutung.

Die überwiegende Zahl der Autoren hält die Archaeocopa für Ostrakoden s.l. (SYLVESTER-BRADLEY in BENSON et al. 1961, MÜLLER 1964, 1979, 1982; ANDRES 1969; KOZUR 1974; JONES & MCKENZIE 1980 u.a.). Einige Bearbeiter haben sich jedoch gegen eine solche Zuweisung ausgesprochen (z.B. HOLM 1893; KUMMEROW 1931; ÖPIK 1968:1; LANDING 1980: 758). Auf Grund von Material mit erhaltenen Gliedmaßen bekräftigte MÜLLER 1979 seine bereits 1964 vorgenommene Einstufung der Phosphatocopina in die Ostracoda. Allerdings hält er es für unwahrscheinlich, daß

sie die direkten Vorfahren der späteren Ordnungen sind, worin ihm die Autorin voll zustimmt. Neuerdings läßt jedoch nach MÜLLER & WALOSSEK (1991: 283) die Weichteilmorphologie der sog. Phosphatocopina "ihre Zuordnung zu dieser Krebsgruppe immer fraglicher erscheinen". Eine Lösung der Problems wird von der ebendort und an anderen Stellen (WALOSSEK & MÜLLER 1992: 309; BOXSHALL 1992: 336) angekündigten monographischen Bearbeitung bzw. Revision des bereits von MÜLLER publizierten Orsten-Materials erwartet.

MÜLLER & WALOSSEK (l.c.) hatten bereits konstatiert, daß die Phosphatocopen aus dem Oberkambrium von Schweden "...z.B. stark reduzierte erste Antennen und undifferenzierte nachmandibulare Beine ..." haben. Diese Tatsache könnte aber lediglich darauf hindeuten, daß die Organismen möglicherweise einen speziellen Seitenast in der Entwicklung der Ostrakoden im Kambrium darstellen. Ein Ausschluß aus den Ostrakoden s.l. scheint damit nicht gerechtfertigt zu sein. Von anderen archaeocopen Ostrakoden sind die Extremitäten weitgehend unbekannt, nur aus Australien sind einige wenige isolierte Reste gefunden worden (WALOSSEK et al. 1993). Auch von den Palaeocopa und Leperditiocopa, die den Archaeocopa von allen postkambrischen Ostrakoden am nächsten stehen, sind die Extremitäten gänzlich unbekannt. Abgesehen von ökologisch-adaptiven Veränderungen, kann man wahrscheinlich von einem vergleichbaren Bauplan ausgehen.

Solange nicht bewiesen werden kann, daß die Archaeocopa mit einer anderen Gruppe näher verwandt sind als mit den Ostracoda, sollten sie in der Unterklasse integriert bleiben. Sollte sich jedoch die Vermutung von MÜLLER & WALOSSEK bestätigen, daß die Archaeocopa nicht näher mit den Ostrakoden verwandt sind, d.h., daß sei keine gemeinsamen Vorfahren hatten, müßte es sich um erstaunliche Konvergenzen handeln.

D a n k: Mein herzlicher Dank gebührt Herrn Prof.Dr.G.HARTMANN, Hamburg, für seine wertvollen Hinweise bezüglich rezenter Ostrakoden und der systematischen Einordnung der Archaeocopa, sowie meinem Mann, Dr.R.SCHALLREUTER, der mich bei Vergleichen mit postkambrischen Ostrakoden unterstützte. Dr.David J.SIVETER, Leicester, übernahm freundlicherweise die Korrektur des englischen Abstraktes. Die Arbeit wurde mit dankenswerter Unterstützung durch die *Deutsche Forschungsgemeinschaft* angefertigt.

#### Literatur

Die bereits in HINZ 1991b zitierte Literatur ist nicht angeführt.

- ABUSHIK AF, GUSEVA EA et al. 1990 *Praktičeskoe rukovodstvo po mikrofaune SSSR (Practical manual on microfauna of USSR) 4 [Ostrakody paleozoja (Paleozoic Ostracoda)]*: 356 S., 78 Tf., 8 Tb., Leningrad (Nedra).
- ADAMCZAK F 1965 *On some Cambrian Bivalved Crustacea and Egg Cases of the Cladocera - Stockholm Contr. Geol. 13*: 27-34, 2 Tf., 6 Abb., Stockholm.
- BASSLER RS & KELLETT B 1934 *Bibliographic Index of Paleozoic Ostracoda - Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1*: XIII+500 S., 24 Abb., (6 Tb.), Washington, D.C.
- BATE RH & ROBINSON E 1978 *Ostracod morphology - BATE RH & ROBINSON E (Hg) A stratigraphical index of British Ostracoda - Geol. J. Spec. Iss. 8*: 21-40, 24 Abb., Liverpool.
- BENSON RH & al. 1961 *Systematic Descriptions - MOORE RC & PITRAST CW Treatise on Invertebrate Paleont. Q*: 99-421, Abb.36-334, Lawrence, Kan./New York.
- BOXSHALL GA 1992 *Synopsis of group discussion on the Maxillopoda. Co-chairman WA NEWMAN & GA BOXSHALL - Acta Zool. 73 (5)*:335-337, Stockholm.
- COPELAND MJ 1986 *Bullaluta kindlei* n.gen., n.sp. (Ostracoda, Archaeocopida) from Zone 5 (Late Cambrian, *Cedaria - Crepicephalus*) of the Cow Head Group, western Newfoundland - *Geol. Surv. Canada Paper 86 (1B) [Current Research B]* 1: 399-403, 1 Tf., Ottawa.
- CUI Z, ZHANG X, TONG H & HUO S 1987 *Ontogeny of some Cambrian Bradoriids from China - J. Northwest Univ. 17 (3)*: 68-77, 1 Tf., 8 Abb., Xian.
- EGOROV VG 1950 *Ostrakody franskogo jarusa Russkoj platformy I Kloedenellidae -*

- 155 S., 8 Tf., 10 Abb., 2 Tb., Moskva/Leningrad (Gostoptechizdat).
- FLEMING PJG 1973 Bradoriids from the *Xystridura* Zone of the Georgina Basin, Queensland - Geol. Surv. Queensland Publ. 356 [Palaeont. Pap. 31]: (I)+10 S., 4 Tf., 2 Abb., Brisbane.
- GROOM T 1902 On *Polyphyma*, a new genus belonging to the Leperditiidae, from the Cambrian Shales of Malvern - Quart. J. Geol. Soc. 57: 83-88, Tf. 3, 1 Abb., London.
- GRUNDEL J 1967 Zur Großgliederung der Ordnung Podocopida G.W.MULLER, 1894 (Ostracoda) - N. Jb. Geol. Paläont. (Mh.) 1967 (6): 321-332, Stuttgart.
- GUBER AL 1971 Problems of Sexual Dimorphism, Population Structure and Taxonomy of the Ordovician Genus *Tetradella* (Ostracoda) - J. Palaeont. 45 (1): 6-22, Tf. 1-4, 8 Abb., Tulsa, Okla.
- GÜRICH R 1929 Silesicaris von Leipe und die Phyllokariden überhaupt. - Mitt. Miner.-Geol. Staatsinst. Hamburg 11: 21-90, 1 Tf., 5 Abb., 10 Texttf., HH.
- HARTMANN G 1966 Ostracoda - GRUNER HE (Hg) Dr.H.G.Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs 5. Band: Arthropoda, I. Abteilung: Crustacea, 2. Buch, IV. Teil, 1. Lieferung: 1-216, Abb.1-121, Tb.1-3, Leipzig.
- HENNINGSMOEN G 1965 On Certain Features of Palaeocene Ostracodes - Geol. Fören. Förh. 86 [1964] (4= 519): 329-334, 16 Abb., Stockholm.
- HINZ I 1991a On *Ulopsis ulula* HINZ gen. et sp. nov. - Stereo-Atlas Ostracod Shells 18 (2) 17: 69-72, 2 Tf., London.
- 1991b Ostrakoden aus kambrischen Geschieben - Arch. Geschiebekde. 1 (3/4): 231-234, 1 Abb., Hamburg.
- 1992a On *Semillia pauper* HINZ gen. et sp. nov. - Stereo-Atlas Ostracod Shells 19 (1) 4: 13-16, 2 Tf., London.
- 1992b On *Monasterium opiki* FLEMING - Ibid. (2): 4 S., 4 Tf., 1 Abb., ib.
- 1993a Evolutionary trends in Cambrian ostracods - Proc. 11th Internat. Symp. Ostracoda Warrnambool: 14 Ms-S., 1 Tf., 3 Abb., Rotterdam (i.D.).
- 1993b Ostracods from the Middle Cambrian of Australia - N. Jb. Geol. u. Paläont. (Mh.): 28 Ms-S., 5 Abb., Stuttgart (i.D.).
- HINZ I & JONES PJ 1992 On *Tubupestis tuber* HINZ & JONES gen. et sp. nov. - Stereo-Atlas Ostracod Shells 19 (1) 3: 9-12, 2 Tf., London.
- HOLM G 1893 Sveriges kambrisk-siluriska Hyolithidæ och Conulariidæ - Sver. Geol. Undersökning (C) 112: IX+173 S., 6 Tf., (2 Abb., div. Tb.), Stockholm.
- HOU X, RAMSKÖLD L & BERGSTRÖM J 1991 Composition and preservation of the Chengjiang fauna - a Lower Cambrian soft-bodied biota - Zool. Scripta 20 (4): 395-411, 9 Abb., 2 Tb., Oxford.
- HUO S-c, CHEN L & SHU D-g 1987 A Study of the Chemical Composition and Ultrastructures of Some Bradoriid Carapaces in China with Discussion on their Geochemical Characteristics - Acta Palaeont. Sinica 26 (6): 708-715, 3 Tf., 1 Tb., Beijing.
- HUO S, SHU D & CUI Z 1991 Cambrian Bradoriida of China - 249 S., 46 Tf., 173 Abb., 2 Tb., Beijing (Geol. Publ. House).
- JAANUSSON V 1957 Middle Ordovician Ostracodes of Central and Southern Sweden - Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala 37 (3/4): 173-442, 15 Tf., 46 Abb., 40 Tb. (= Publ. Palaeont. Inst. Univ. Uppsala 17), Uppsala.
- JONES PJ & MCKENZIE KG 1980 Queensland Middle Cambrian Bradoriida (Crustacea): new taxa, palaeobiogeography and biological affinities - Alcheringa 4: 203-225, 8 Abb., 5 Tb., Sydney.
- KRUIZINGA P 1918 Bijdrage to de kennis der sedimentaire zwerfsteenen in Nederland. (Zwerfsteenen van Baltischen oorsprong, uitgezonderd die, welke in en bij de stad Groningen en bij Maarn zijn gevonden.) - Verh. geol.-minbouwk. Gen. Nederl. &c. (Geol.) 4: I-VI, 1-271, 1 Abb., 1 Tb., 's-Gravenhage.
- LANDING E 1980 Late Cambrian-Early Ordovician Macrofaunas and Phosphatic Microfaunas, St. John Group, New Brunswick - J. Paleont. 54 (4): 752-761, 4 Abb., Tulsa, Okla.
- MARTINSSON A 1956 Ontogeny and Development of Dimorphism in some Silurian Ostracodes. A Study on the Mulde Marl Fauna of Gotland - Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala 37 (1/2): 1-42, 5 Tf., 10 Abb., 3 Tb., Uppsala 1957 [= Publ. Palaeont. Inst. Univ. Uppsala 14, Uppsala 1956].



- 1962 Ostracodes of the Family Beyrichiidae from the Silurian of Gotland - Ibid. 41 (= Ibid. 41): 369 S., 203 Abb., 2 Tb., ibid.
- MELNIKOVA LM & MAMBETOV AM 1990 Nižnekembrijskie ostrakody Severnogo Tjan-sanja - Paleont. Ž. 1990 (3): 57-62, Tf. 7, Moskva.
- MÜLLER KJ 1979 Phosphatocopine ostracodes with preserved appendages from the Cambrian of Sweden - Lethaia 12 (1): 1-27, 38 Abb., Oslo.
- MULLER KJ & WALOSSEK D 1985 A remarkable arthropod fauna from the Upper Cambrian "Orsten" of Sweden - Trans. Roy. Soc. Edinburgh (Earth Sci.) 76: 161-172, 7 Abb., Edinburgh.
- 1986 Arthropod larvae from the Upper Cambrian of Sweden - Ibid. 77: 157-179, 13 Abb., 1 Tb., ib.
- 1991 Ein Blick durch das <Orsten>-Fenster in die Arthropodenwelt vor 500 Millionen Jahren - Verh. Dt. Zool. Ges. 84: 281-294, 15 Abb., Stuttgart.
- ØPIK AA 1961 The Geology and Palaeontology of the Headwaters of the Burke River, Queensland - Bull. Bur. Miner. Resources, Geol. Geophys. 53: (I)+249 S., 24 Tf., 59 Abb., Canberra.
- 1968 Ordian (Cambrian) Crustacea Bradoriida of Australia - Ibid. 103: (V)+45 S., 4 Tf., 11 Abb., ibid.
- RICHTER R 1863 Aus dem thüringischen Schiefergebirge. - Z. Dt. geol. Ges. 15: 659-676, Tf.18-19, Berlin.
- RIDE WDL & al. 1985 International Code of Zoological Nomenclature (Third Edition): XX+339 S., Berkely/Los Angeles (U Cal.Press). [IRZN].
- RUSHTON AWA 1969 *Cyclotron*, a New Name for *Polyphyma* Groom - Geol. Mag. 106: 216-217, Hertford, Herts.
- SANDBERG P 1964 The Ostracod Genus *Cyprideis* in the Americas - Stockholm Contr. Geol. 12: 178 S., 23 Tf., 33 Abb., 5 Tb., Stockholm.
- SCHALLREUTER R 1967 Neue Ostracoden aus ordovizischen Geschieben - Geologie 16 (5): 615-631, 7 Abb., Berlin.
- 1968 Ordovizische Ostracoden mit geradem Schloßrand und konkavem Ventralrand - Wiss. Z. Univ. Greifswald (Math.-naturwiss. R.) 17 [1968] (1/2): 127-152, 27 Abb., Greifswald 1969 (Vorausdruck: Greifswald 1968).
- 1973 Tvaerenellidae (Ostracoda, Palaeocopina) aus Backsteinkalk-Geschieben (Mittelordoviz) Norddeutschlands - Palaeontographica (A) 144 (1/3): 55-111, Tf. 16-25, 19 Abb., 19 Tb., Stuttgart.
- 1976 Ctenonotellidae (Ostracoda, Palaeocopina) aus Backsteinkalk-Geschieben (Mittelordoviz) Norddeutschlands - Ibid. 153 (4/6): 161-215, Tf. 34-42, 16 Abb., 13 Tab., ibid.
- 1980 Ostrakoden aus dem Sularpschiefer (Mittelordoviz) von Schonen (Schweden - Ibid. 169 (1/3): 1-17, Tf.1-9, 4 Abb., 5 Tb., ibid.
- SHU D 1990b Cambrian and Lower Ordovician Bradoriida from Zhejiang, Hunan and Shaanxi Provinces: 95 S., 20 Tf., 45 Abb., 18 Tb., Xian (Northwest Univ.).
- STRAELEN V van & SCHMITZ G 1934 Crustacea Phyllocarida (= Archaeostraca). - Fossilium Catalogus (I: Animalia) 64: 246 S., Berlin.
- ULRICH EO & BASSLER RS 1931 Cambrian Bivalved Crustacea of the Order Conchostraca - Proc. United States Nat. Mus. 78 (4): 130 S., 10 Tf., Washington.
- VANNIER J 1986 Ostracodes Palaeocopa de l'Ordovicien (Arenig-Caradoc) Ibero-Armoricain - Palaeontographica (A) 193 (5/6): 145-218, Tf.29-41(1-13), 74 Abb., Stuttgart.
- WALOSSEK D, HINZ I, SHERGOLD JH & MÜLLER KJ 1993 Three dimensional preservation of arthropod integument from the Middle Cambrian of Australia - Lethaia: 11 Ms-S., 5 Abb., Oslo (i.D.).
- WALOSSEK D & MÜLLER KJ 1992 The 'Alum Shale Window'-Contribution of 'Orsten' Arthropods to the Phylogeny of Crustacea - Acta Zool. 73 (5): 305-312, 4 Abb., Stockholm.
- WHATLEY RC & STEPHENS JM 1977 Precocious Sexual Dimorphism in Fossil and Recent Ostracoda - Proc. 6th Internat. Symp. Ostracods (LÖFFLER H & DANIELOPOL D (Ed.) Aspects of Ecology and Zoogeography of Recent and Fossil Ostracoda): 69-91, 2 Tf., 8 Abb., 14 Tb., The Hague (Junk).
- ZHANG X-G 1987 Molt stages and dimorphism of early Cambrian bradoriids from Xichuan, Henan, China - Alcheringa 11 (1/2): 1-19, 13 Abb., Sydney.



# Zwei neue Arten der Gattungen *Chasmops* und *Bolbochasmops* (Trilobita) aus baltoskandischen Geschieben

Hans-Hartmut KRUEGER

KRUEGER H-H 1993 Zwei neue Arten der Gattungen *Chasmops* und *Bolbochasmops* (Trilobita) aus baltoskandischen Geschieben [Two New Species of the Genera *Chasmops* and *Bolbochasmops* (Trilobita) from Baltoscandian Geschiebes] - Arch. Geschiebekde. 1 (6): 351-357, 2 Tf., Hamburg. ISSN 0936-2967.

From Middle Ordovician geschiebes of N Germany are described: *Chasmops rudolphi* sp.n. and *Bolbochasmops densipilosa* sp.n. *Rollmops* is considered as a synonym of *Bolbochasmops*.

Hans-Hartmut Krueger, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum, Invalidenstr. 43, D-0-1040 Berlin, Germany.

Z u s a m m e n f a s s u n g: Aus mittelordovizischen Geschieben Norddeutschlands werden je eine Art der Gattungen *Chasmops* und *Bolbochasmops* beschrieben. Die Arten der Gattung *Rollmops* werden zu *Bolbochasmops* gestellt, d.h. die Gattung *Rollmops* wird eingezogen.

## Einleitung

McNAMARA sonderte 1980 aus der Gattung *Chasmops* vier neue Gattungen ab: *Toxochasmops*, *Scopelochasmops*, *Bolbochasmops* und *Rollmops*. 1986 kam noch die Gattung *Oculichasmops* von ROOMUSOKS dazu. Der Autor ist in einigen Punkten nicht der gleichen Meinung wie McNAMARA (KRUEGER 1991).

Neue Funde ermöglichen es, die Gattung *Bolbochasmops* klarer abzugrenzen. Zu ihr gehören jetzt *Bolbochasmops emarginata* (SCHMIDT,1881), *B. genuina* (SCHMIDT,1881), *B. bucculenta* (SJÖGREN,1851), *B. wenzukowi* (SCHMIDT,1881) und *B. densipilosa* n.sp. Die Arten sind gekennzeichnet durch kleine Augen mit 80-100 Linsen, ein aufgeblähtes Cephalon mit vielen Porenkanälen und kurze Pygidien vom *C. odini*-Typ mit 7-8 Pleuren. Nur die älteste Art *B. emarginata* aus der oberen Idavere-Stufe (C<sub>3</sub>β), hat etwas mehr als 100 Linsen pro Auge und 9-10 Pygidienpleuren. McNAMARA stellte die Gattung *Rollmops* auf, vertreten mit den Arten *R. wenzukowi* und *R. musei* (ÖPIK,1937). Für *Rollmops* typisch sollte sein das Fehlen von Wangenstacheln und die teilweise Granulierung der Gelenkflächen des Rumpfes. *Chasmops*-Arten mit granulierter Panzeroberfläche zeigen bei guter Erhaltung wie *C. wenzukowi* und *C. musei* halbgranulierte Gelenkflächen. Bei *Chasmops odini* (EICHWALD,1840), *C. tallinnensis* ÖPIK,1937, *C. marginata* (SCHMIDT,1881) und *Oculichasmops mutica* SCHMIDT,1881 konnten die halbgranulierten Gelenkflächen beobachtet werden. *Bolbochasmops wenzukowi* ist der hier neu beschriebenen Art *Bolbochasmops densipilosa* n.sp. sehr ähnlich, aber *B. densipilosa* n.sp. ist bedeutend größer und besitzt Wangenstachel.

Auf Grund der typischen *Bolbochasmops*-Merkmale von *B. wenzukowi* wird die Gattung *Rollmops* eingezogen und *R. wenzukowi* zur Gattung *Bolbochasmops* gestellt. *Chasmops musei*, früher *Rollmops*, wird vorläufig in die Nähe von *Bolbochasmops* gestellt, wie *C. kruegeri* HALLER,1973 und *C. jaegeri* HALLER,1973. Alle drei Arten tragen viele gemeinsame Merkmale, z.B. Bau der Glabella, Randsaum und die große Ähnlichkeit zwischen den Pygidien von *Bolbochasmops ? jaegeri* und *B. ? musei*. Beide Pygidien haben 7 Pleuren und einen limbusartigen Hinterrand. Das von HALLER 1973: Tf.8, F.7 abgebildete Pygidium aus dem Macrourakalk und als *musei* bestimmt, ist ein echtes Pygidium von *B. ? jaegeri*. Eine Trendlinie von *B. ? kruegeri* aus dem hohen Idavere

(C<sub>3</sub>B) zu *B. ? jaegeri* der oberen Keila-Stufe (D<sub>2</sub>B) zu *B. musei* aus der tiefen Oandu-Stufe (D<sub>3</sub>O) ist anzunehmen. Mit *B. ? musei* enden die chasmopinen Arten mit kurzen Pygidien.

Die Gattung *Chasmops* wirft noch viele Fragen auf. Sie sind erst durch neue Funde in den nächsten Jahren zu lösen.

Familie Pterygometopidae REED, 1905  
Unterfamilie Chasmopinae PILLET, 1954  
Gattung *Chasmops* M'COY, 1849

*Chasmops rudolphi* n.sp.

H o l o t y p u s: 1 Cephalon, teilweise Schalenexemplar, Nr. 5126-5128, Slg. F. RUDOLPH.

L o c u s t y p i c u s: Langwedel, Krs. Rendsburg, Schleswig-Holstein.

S t r a t u m t y p i c u m: Keila-Stufe (D<sub>2</sub>), Ober-Viru, mittleres Caradoc.

D e r i v a t i o n o m i n i s: Nach dem Finder, Herrn Frank RUDOLPH.

M a t e r i a l: 1 Cephalon.

M a ß e (in mm): Holotypus Nr. 5128: Glabella, größte Breite 16,0, kleinste Breite 3,0; Glabella + Occipitalring, Länge 14,0; Occipitalring, Breite 7,5; Cephalon, Gesamtbreite 29,0.

D i a g n o s e: Cephalon etwas mehr als doppelt so breit wie lang, mit halbkreisförmigem Umriß, alle Furchen deutlich, Glabella stark gebläht, erste Loben bandartig, zweite Loben sehr kurz, knotenförmig, dritte Loben groß, flachgebogen, von dreieckiger Gestalt, Frontallobus nach vorn kelchartig erweitert, den Vorderrand überragend, Wangen stark gebläht, die Glabella leicht überragend, Augen klein, ungefähr zweidrittel der Länge der dritten Loben erreichend.

S k u l p t u r: Glabella und Wangen mit sehr großen buckelartigen Tuberkeln bedeckt, Randsaum granuliert, Wangenstachel nicht erhalten.

U n t e r s c h i e d e: *Chasmops rudolphi* n.sp. unterscheidet sich von den anderen Arten der Chasmopsgruppe durch große, die Glabella und die Wangen bedeckende buckelförmige Tuberkel.

B e z i e h u n g e n: *Chasmops rudolphi* n.sp. hat leichte Ähnlichkeiten in der Dorsalansicht mit *Chasmops mutica* in der Anlage der dritten Loben, des Frontallobus und der Ausbildung des Randsaumes im Bereich des Frontallobus. Die Wangen erinnern mehr an *Chasmops emargianta* und *C. bucculenta*.

B e s c h r e i b u n g: Umriß des kräftig gewölbten Cephalons ist halbkreisförmig. Frontallobusbreite beträgt etwas mehr als die Gesamtlänge von Glabella + Occipitalring. Glabella kräftig aufgebläht. Dorsalfurchen ziemlich tief, nach vorn im Winkel von ungefähr 65° nach außen divergierend. Occipitalring ungefähr ein Viertel der Cephalonbreite erreichend, gleichmäßig gebogen und in der Mitte etwas die Glabella überragend, von ihr durch eine schmale, mäßig tiefe Furche getrennt, die an beiden Seiten in den Dorsalfurchen endet. Occipitalring an den Seiten kurz vor dem Erreichen der Dorsalfurchen, mit

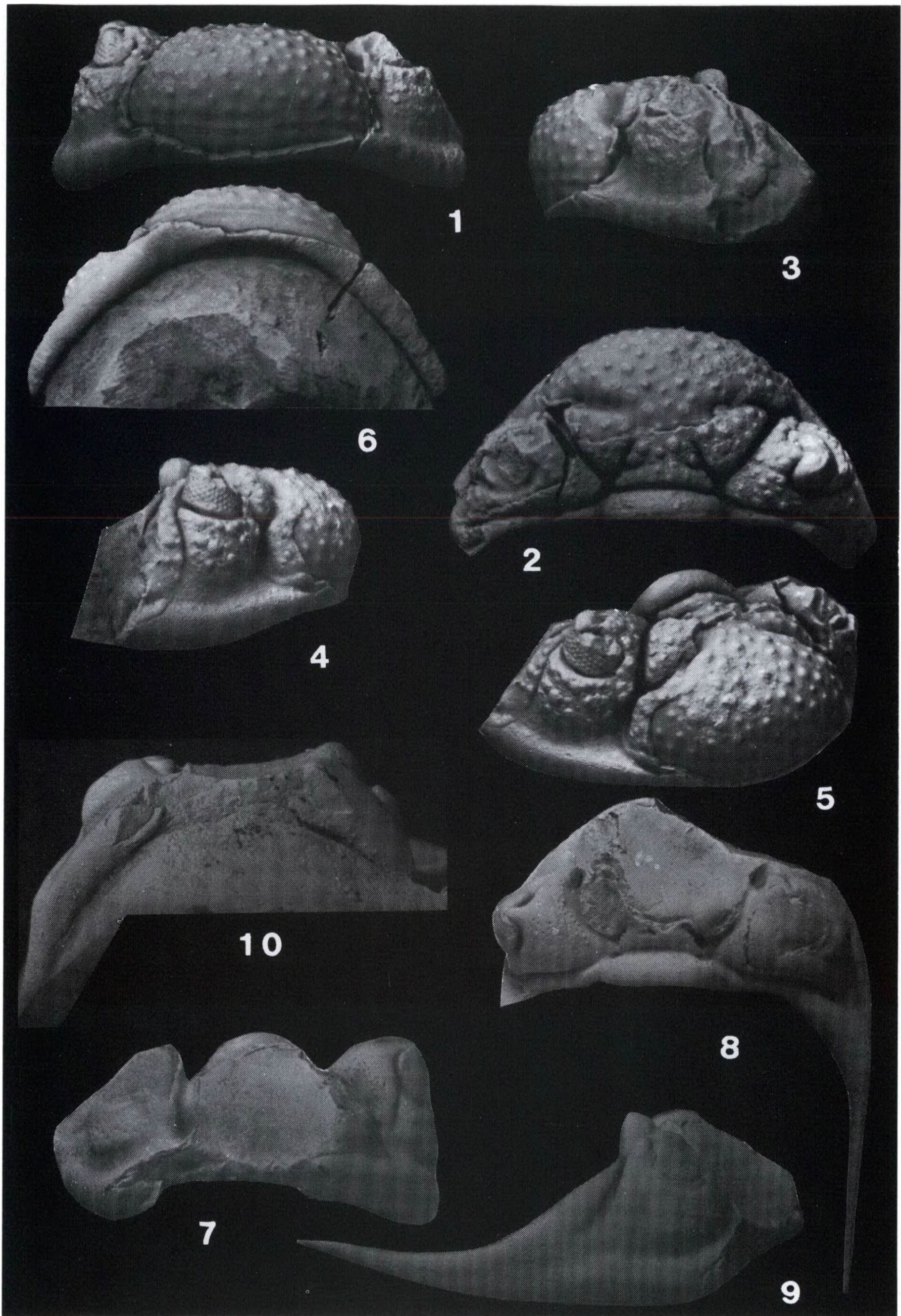
Tf. 1 (S. 353)

F.1-6. *Chasmops rudolphi* n.sp. Holotypus in einem Kalkgeschiebe vom Alter der Keila-Stufe (D<sub>2</sub>), Ober Viru, mittleres Caradoc; Kiesgrube Langwedel, Krs. Rendsburg, Schleswig-Holstein. Frontal- (1), Dorsal- (2), Lateral- (3-4), Laterofrontal- (5) und Ventralansicht (6) x 2,0.

F.7-10. *Bolbochasmops densipilosa* n.sp. aus einem Silifikat vom Alter der Keila-Stufe (D<sub>2</sub>), Ober-Viru, mittleres Caradoc, Kiesgrube Braderup, Sylt. Frontal- (7), Dorsal- (8), Lateral- (9) und Ventralansicht (10), x 2,2.

Das Original zu F 1-6 befindet sich in der Slg. F. RUDOLPH, Wankendorf b. Kiel. Abgüsse sind im Archiv für Geschiebekunde der Universität Hamburg, wo sich auch das Original zu F. 7-10 (Slg. U.v.HACHT) befindet. Von F. 1-6 und F. 7-10 befinden sich weiterhin Abgüsse im Geologisch-Paläontologischen Institut und Museum des Museums für Naturkunde Berlin.







einem knotenförmigen Tuberkel versehen. Das erste Laterallobenpaar flach, bandförmig von den zweiten Lateralloben, die klein, knotenförmig sind, durch eine sehr schmale und tiefe Larteralfurche getrennt. Die dritten Lateralloben sind flach gewölbt, groß, von dreieckiger Gestalt. Vom Frontallobus und den Wangen sind sie durch breite, mäßig tiefe Furchen getrennt, die hinten zwischen ersten und dritten Loben in tiefen Gruben enden. Zwischen dritten Loben und Frontallobus Furchen mäßig tief vorn in den Fossulagruben endend. Frontallobus von kelchförmiger Gestalt nach vorn steil abfallend den Vorder- rand überdeckend, von der Gesichtsnaht durch eine flache Furche abgesetzt. An den Seiten zu den Fossulagruben kantig und steil abfallend. Die Insertions- stellen der Oesophagusmuskulatur sind kaum wahrnehmbar. Wangen stark gewölbt und gebläht, die Glabella schwach überragend, zum Außenrand durch ein flaches limbusartiges Feld abgesetzt. Die Augen klein, dreiviertel der Länge der dritten Loben erreichend und nur wenig die Palbebralloben überragend. Mit ca. 80 Linsen je Auge, höchstens 5 Linsen je Reihe aufweisend. Sehfläche an der Unterkante von den Wangen durch eine mäßig tiefe Furche abgesetzt. Wangenfur- che hinter dem Auge tief, nach außen und hinten schwingend und vor Erreichen der Seitenfurche auslaufend. Hinterrand schmal, rund, vom Occipitalring erst gerade nach außen verlaufend um in Höhe der Augen nach hinten zu biegen und von den Wangen durch eine schmale und flache Furche getrennt. Gesichtsnaht unterhalb des Frontallobus in der Mitte leicht nach unten schwingend (Tf.1, F.1), um dann fast gerade in Richtung Augen zu verlaufen, diese halbkreis- förmig zu schneiden und in der Wangenfurche nach außen und hinten schwingend den Außenrand erreichend. Außenrand breit, rund, nach innen scharf geknickt, im vorderen Teil, unter dem Frontallobus, Rand schmal, senkrecht stehend mit scharfer Knickkante, die innen ein schmales limbusartiges Feld besitzt (Auflagefläche für den Hinterrand des Pygidiums) (Tf.1, F.1).

Ähnlich ist der Vorderrand bei *Chasmops (Oculichasmops) mutica* (SCHMIDT) ausgebildet (ROOMUSOKS 1986: Tf.1, F.5). Der Randsaum sowie der Hinterrand sind durchgehend fein granuliert. Die Oberfläche des Occipitalringes ist mit kleinen Tuberkeln besetzt, die mit Kanälen für Sinnesborsten versehen sind. Große, knotenförmige Höcker, die fein granuliert sind, bedecken die Glabella und die Wangen. Diese grobe Schalenskulptur erinnert etwas an den viel später auftretenden *Phacops*. Nach dem Verlauf des Hinterrandes ist anzunehmen, daß *Chasmops rudolphi* n.sp. mit ± langen Wangenstacheln versehen war. Rumpfrete und Pygidien sind nicht bekannt.

V o r k o m m e n: *Chasmops rudolphi* n.sp. wurde zusammen mit zwei Köpfen aus der *Chasmops maxima-macroura*-Gruppe gefunden. Das Kalkgeschiebe steht in Farbe und Kalkbeschaffenheit dem Macrourakalk sehr nahe und dürfte aus der Keila- Stufe (D<sub>2</sub>) stammen.

#### Gattung *Bolbochasmops* McNAMARA, 1980

##### *Bolbochasmops densipilosa* n.sp.

H o l o t y p u s: 1 Cephalon, teilweise Schalenexemplar, Slg. LANGE, Wester- land, Sylt.

L o c u s t y p i c u s: Kiesgrube Braderup, Sylt.

S t r a t u m t y p i c u m: Keila-Stufe (D<sub>2</sub>), Ober-Viru, mittleres Caradoc.

D e r i v a t i o n o m i n i s: *densus*: dicht, *pilosus*: behaart (nach den dicht stehenden Porenkanälen auf dem Cephalon)

M a t e r i a l: 3 Cephalons, 1 Cranidium.

M a ß e (in mm):	Holotypus	Nr.Ue131012*	Nr.660/59
Glabella, größte Breite:	14,0	14,0	10,0
Glabella, kleinste Breite:	4,0	4,0	3,4
Glabella + Occipitalring, Länge:	15,0	15,0	11,5
Occipitalring, Breite:	8,8	-	6,3
Cephalon, Gesamtbreite:	29,0	28,5	22,0

\* Sammlung F.RHEBERGEN, Emmen, NL

**D i a g n o s e:** Cephalon ungefähr doppelt so breit wie lang, Umriß halbkreisförmig, Furchen deutlich angelegt, Glabella und Wangen sehr stark aufgebläht. Erste Loben flach bis bandartig, zweite Loben nicht ausgebildet, dritte Loben stark gebläht, von eiförmiger Gestalt, Frontallobus nach vorn kelchartig erweitert, stark gebläht, Vorderrand überragend, Augen klein, Palpebralloben und Glabella nicht überragend.

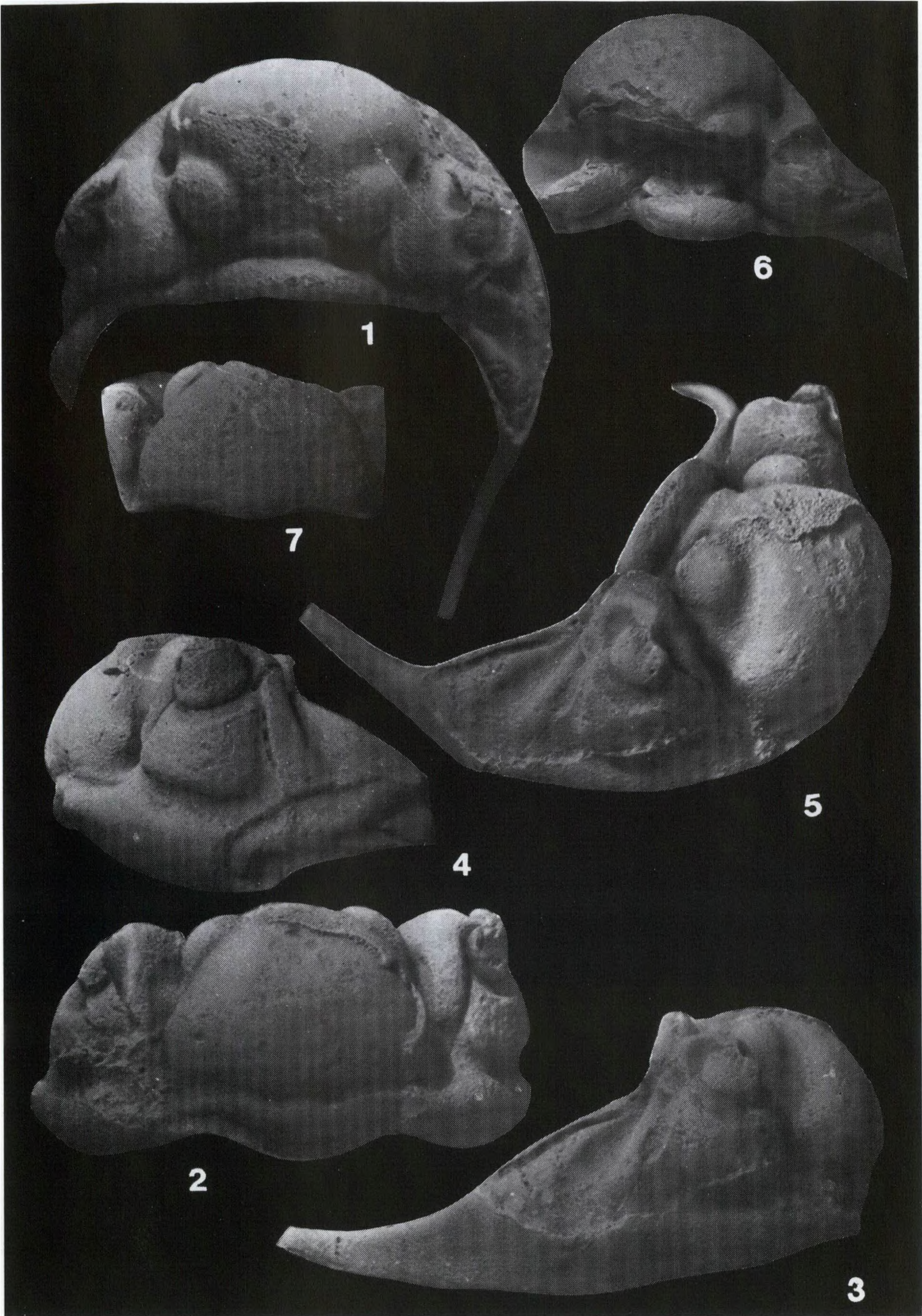
**S k u l p t u r:** Cephalon überwiegend fein bis mittel granuliert, Palpebralloben innen und Randsaum unten mit feinen Tuberkeln versehen. Wangenstachel gerade, nach hinten spitz auslaufend (Tf.2, F.1).

**U n t e r s c h i e d e:** *Bolbochasmops densipilosa* n.sp. ist gut von allen übrigen Arten der *Chasmops*-Gruppe durch sehr starke Aufblähung der Glabella und Wangen zu unterscheiden. Der Frontallobus ist so stark gewölbt, daß die Höhe ungefähr der Länge von Glabella und Occipitalring entspricht.

**B e z i e h u n g e n:** *Bolbochasmops densipilosa* n.sp. hat Ähnlichkeiten mit *B. wenjukowi* im Bau der Glabella, der Wangen und des wulstigen, vorn in der Mitte nach unten geschwungenen, wellenförmigen Randsaumes. *B. densipilosa* n.sp. ist aber stärker gebläht als *B. wenjukowi* und besitzt Wangenstachel. Es ist anzunehmen, daß *Bolbochasmops* aus dem Formenkreis von *B. emarginata* hervorgegangen ist, wie auch der jüngere *B. bucculenta*.

**B e s c h r e i b u n g:** Umriß des sehr stark gewölbtten Cephalon halbkreisförmig. Cephalon ungefähr doppelt so breit wie lang. Frontallobusbreite ungefähr gleich der Länge von Glabella und Occipitalring. Glabella sehr stark gebläht. Dorsalfurchen tief, nach vorn ungefähr im Winkel von 70° nach außen divergierend. Occipitalring ungefähr ein Drittel der Cephalonbreite erreichend, gleichmäßig gebogen und in der Mitte nicht ganz die Glabellahöhe erreichend, von ihr durch eine mäßig tiefe aber breite Furche getrennt, die an den Seiten in tiefen Gruben in den Dorsalfurchen endet. Erste Loben flach bandförmig, dreiviertel der Occipitalringbreite einnehmend, an den Dorsalfurchen endend. Das zweite Lobenpaar nicht vorhanden. Die dritten Loben sehr stark gebläht, von eiförmiger Gestalt, nach hinten zu den ersten Loben durch mäßig breite, aber tiefe Lateralfurchen, die in sehr tiefen Gruben enden, getrennt. Dritte Loben vom Frontallobus in der Mitte und nach vorn von sehr flachen Furchen abgesetzt. An den Seiten zu den Wangen durch die tiefen Dorsalfurchen getrennt, die vorn in den tiefen Fossulagruben auslaufen. Frontallobus in der Dorsalansicht sehr stark gebläht, von kelchförmiger Gestalt, in der Frontalansicht von kugelförmigem Aussehen (Tf.2, F.1). Frontallobus in Höhe der Vorderkante der dritten Loben schwach konkav. Frontallobus den Vorderrand überragend. Frontallobus vom Vorderrand durch eine deutliche, wellenförmige Furche abgesetzt. Furche von den Außenseiten des Frontallobus nach vorn innen leicht bogenförmig ansteigend, um in Höhe zu den unteren Insertionsstellen der Oesophagusmuskulatur wieder abzufallen, um aber zwischen den beiden Insertionsstellen wieder nach oben bogenförmig zu verlaufen (Tf.2, F.1). Insertionsstellen der Oesophagusmuskulatur deutlich ausgeprägt. Frontallobus an den Seiten steil zu den Dorsalfurchen abfallend (Tf.2, F.1). Festwangen stark gewölbt, zu den Dorsalfurchen und zur Hintersaumfurche stark abfallend und mit der Glabella eine Höhe bildend. Die Augen sind klein. Sie erreichen ungefähr dreiviertel der Länge der dritten Loben und überragen die Festwangen nicht (Tf.2, F.1). Das Auge hat 85-90 Linsen. Zum unteren Lateralteil der Wangen sind die Augen durch eine kräftige, limbusartige Furche angesetzt. Lateralteil der Wangen gebläht, vom wulstigen Außenrand durch eine breite, tiefe Furche getrennt, die vorn in der Dorsalfurche endet und sich hinten mit der Hintersaumfurche vereinigt und im Wangenstachel ausläuft. Der Randsaum ist an den Seiten und vorn wulstig ausgebildet. Hintersaum schmal, in Höhe der Augen nach hinten schwingend und in die Wangenstachel übergehend. Wangenstachel schnell an Breite verlierend, von der Stachellängenmitte ab schmal angelegt und in feinen Spitzen endend, die leicht nach außen gerichtet sind (Tf.2, F.1). Die Schalenoberfläche ist überwiegend fein bis mittel granuliert, nur an der Unterkante des Randsaumes treten in zwei bis drei parallelen Reihen angelegte, feine, spitze Tuberkel auf. Das Wangenfeld unterhalb des Auges







dicht mit Grübchen bedeckt. Die Schale ist dicht mit Porenkanälen durchsetzt.  
 V o r k o m m e n: *Bolbochasmops densipilosa* n.sp. kommt in Gemeinschaft vor mit: *Neosaphus* cf. *kegelensis* (SCHMIDT), *Actinomena occidens* MÄNNIL, *Onniella* sp. A, *Hindia sphaeroidalis* DUNCAN, *Carpospongia globosa* (EICHWALD), *Diplotrypa* sp. und anderen Bryozoen.

Die Begleitfauna ermöglicht eine Einstufung in die tiefe bis mittlere Keila-Stufe (D<sub>2</sub>). Außer Nr. 660/59, ein Cranidium, das in einem typischen Kalk von ostbaltischem Habitus liegt, sind alle anderen Reste aus Silifikaten geborgen worden. Das fast ausschließliche Vorkommen in Silifikaten mit Schwämmen bestärkt die Vermutung, daß die verkieselten Restgerölle aus einem anderen Ursprungsgebiet stammen, als die Kalkgeschiebe (KRUEGER 1990).

### Literatur

- HALLER J 1973 Die ordovizische Trilobitengattung *Chasmops* aus baltoskandischen Geschieben - Paläont. Abh. (A) 4 (4): 723-803, 17 Tf., 6 Abb., 2 Tb., Berlin.
- KRUEGER H-H 1990 Verwitterungsspuren an der nordischen Geröllgemeinschaft aus der Lausitz (Miozän) - U von HACHT (Hg.) Fossilien von Sylt 3: 325-336, 3 Tf., 2 Abb., Hamburg (I-M von Hacht).
- 1991 Vier neue Arten der Trilobitengattung *Chasmops* aus baltoskandischen Geschieben - Arch. Geschiebekde. 1 (2): 117-127, 3 Tf., Hamburg.
- McNAMARA KJ 1980 Taxonomy and distribution of chasmopine trilobites - Geol. Mag. 117 (1): 65-80, 2 Tf., 2 Abb., 1 Tb., Cambridge.
- 1980 Evolutionary trends and their functional significance in chasmopine trilobites - Lethaia 13 (1): 61-78, 11 Abb., 1 Tb., Oslo.
- ÕPIK A 1937 Trilobiten aus Estland - Acta et Commentationes Universitatis Tartuensis (A) 32: 163, Tf. 26, 42 Abb, Tartu.
- RÕÕMUSOKS A 1986 *Oculichasmops* - novyj rod trilobitov iz podsemejstva *Chasmopinae* [*Oculichasmops* - A New Genus of the Trilobite Subfamily *Chasmopinae*] - Eesti VSV Teaduste Akad. Toimetised [Proc. Acad. Sci. Estonian SSR] (Geol.) 35 (4): 156-159, 2 Tf., Tallinn.
- SCHMIDT F 1881 Revision der ostbaltischen silurischen Trilobiten. Abt. 1. Phacopiden, Cheiruriden und Encrinuriden. - Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersbourg (7) 30: 1-237, 16 Tf., 15 Abb., St.-Pétersbourg.
- STORMER L 1980 Sculpture and Microstructure of the Exoskeleton in Chasmopinid and Phacopid Trilobites - Palaeontology 23 (2): 237-271, Tf. 25-34, 8 Abb., London.
- TÖRNQUIST SL 1884 Undersökningar öfver Siljansområdets Trilobitfauna - Sver. Geo. Unders. (C) 66: 101 S., 3 Tf., (1 Tb.), Stockholm [= Lunds Univ. Arsskrs. 20].
- WARBURG E 1925 The Trilobites of the Leptaena Limestone in Dalarne. With a Discussion of the zoological Position and the Classification of the Trilobita. - Bull. Geol. Inst. Upsala 17: VI S.+ S. 1-446, 11 Tf., 23 Abb., (3 Tb.), Upsala. [Auch als sep. Inaugural-Diss.]
- WIMAN C 1907 Studien über das Nordbaltische Silurgebiet. II. - Ibid. 8 [1906-1907] (1906): 73-168, Tf. 5-8, 4 Abb., 8 (+2) Tb., Upsala 1908 (Bd.) Sep.: 1907).

---

Tf. 2 (S. 356) *Bolbochasmops densipilosa* n.sp.

F.1-5. Holotypus, aus einem Silifikat vom Alter der Keila-Stufe (D<sub>2</sub>), Ober-Viru, mittleres Caradoc, Kiesgrube Braderup, Sylt. Dorsal- (1), Frontal- (2), Lateral- (3-4) und Laterofrontalansicht (5) x 2,2.

F.6-7. Exemplar aus einem Kalkgeschiebe der Kiesgrube Dambeck, Krs. Röbel, Mecklenburg-Vorpommern. Dorsal- (6) und Frontalansicht (7), x ...

Das Original zu F. 1-5 befindet sich in der Slg. M. LANGE, Westerland, Sylt. Abgüsse befinden sich im Archiv für Geschiebekunde der Universität Hamburg und in der Slg. des Geologisch-Paläontologischen Instituts und Museums im Museum für Naturkunde Berlin, wo auch das Original zu F. 6-7, coll. KRUEGER, aufbewahrt wird.

Anmerkung des Schriftleiters:

### Nomenklatorisches Geschlecht von *Chasmops*

Der Name *Chasmops* wurde in der Literatur sowohl maskulin als auch feminin verwendet. McNAMARA (1980: 66) schreibt zu diesem Problem: "However, the revised Article 30(a)(i)(2) of the Code of the International Commission on Zoological Nomenclature states that '...a genus-group name ending in *-ops* is to be treated as masculine...'; thus *C.extensa* becomes *C.extensus*, and so on".

Dazu muß zunächst bemerkt werden, daß es a priori zwei Varianten von Namen auf *-ops* gibt, zu denen im erwähnten Code unter Artikel 30 folgendes ausgeführt wird (KRAUS 1962: 16):

- (a)(i) Beispiele: "...Namen sind feminin, wenn sie auf *-ops* enden, wenn hergeleitet von griechisch ὄψ ("Stimme" oder selten "Gesicht"; ...)".

- (a)(i)(2) Beispiele: "...Namen auf *-ops*, hergeleitet vom griechischen ὄψ ("Gesicht" oder "Auge"), dessen klassisches Geschlecht gewöhnlich maskulin ist, sind als maskulin zu behandeln, es sei denn, daß der Autor einen anderweitigen Hinweis gab oder daß die Zoologen, in Ermangelung eines solchen Hinweises, sie im allgemeinen als Feminina behandelt haben...".

M'COY (1849: 403) hat den Namen aus "ὄψ, *oculus*" gebildet. Aus dem Namen der Typusart *Calymene Odini* EICHWALD geht das Geschlecht aber nicht hervor. In der Folgezeit wurde der Name jedoch meist feminin gebraucht. McNAMARA (l.c.) schreibt selbst: "Most other authors who have dealt with chasmopine species over the last 100 years have generally treated the generic name as feminine, e.g. *C.extensa*". In seinem oben wiedergegebenen Zitat unterschlägt er jedoch den wichtigen, unter (a)(i)(2) erwähnten Nachsatz und verwendet *Chasmops* maskulin. Der Name *Chasmops* muß aber gem. IRZN Art. 30(a)(i)(2) weiterhin als Femininum behandelt werden.

Nicht S.157 erwähnte Literatur:

KRAUS O 1962 Internationale Regeln für die zoologische Nomenklatur beschlossen vom XV.Internationalen Kongress für Zoologie Deutscher Text: VIII+90 S., Frankfurt am Main (Senckenberg. Naturf. Ges.). [IRZN]

M'COY F 1849 On the Classification of some British Fossil Crustacea, with Notices of new Forms in the University Collection at Cambridge. - Ann. Mag. Natural Hist. (2) 4: 392-414, (7 Abb.), London.

# Ein Faksekalk-Geschiebe (Danium, Unterpaläozän) aus der Umgebung von Hamburg mit Stylasteriden (Cnidaria: Hydrozoa)

Helmut ZIBROWIUS & Ehrhard VOIGT

ZIBROWIUS H & VOIGT E 1993 Ein Faksekalk-Geschiebe (Danium, Unterpaläozän) aus der Umgebung von Hamburg mit Stylasteriden (Cnidaria: Hydrozoa) [A Geschiebe of Fakse Limestone (Danian, Lower Paleocene) from Near Hamburg with Stylasterids (Cnidaria: Hydrozoa)] - Arch. Geschiebekde. 1 (6): 359-368, 2 Tf., Hamburg. ISSN 0936-2967.

A geschiebe (= glacial erratic boulder) of Fakse limestone (Danian, Lower Paleocene) from near Hamburg yielded stylasterids (Cnidaria: Hydrozoa) which represent the first finding of fossil stylasterids from Northern Germany and geschiebes. The studied piece of deep-water coral limestone is of the type well known from the quarry of Fakse on the Danish island of Sealand and is presumed to originate from the Baltic area east of that island. The stylasterid fauna comprises at least 4 species of 4 genera (*Congregopora*, *Errina*, ? *Stylaster*, ? *Pliobothrus*). All these forms were already known from the quarry of Fakse. In this early stylasterid fauna (the group is known since the Cretaceous/Tertiary boundary) *Congregopora* is the only genus that did not survive to the present.

Helmut Zibrowius, Centre d'Océanologie des Marseille (CNRS-URA41), Station Marine d'Endoume, Rue Batterie des Lions, F-13007 Marseille, France.  
Ehrhard Voigt, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität, Bundesstr.55 (Geomatikum), D-W-2000 Hamburg 13, Germany.

Z u s a m m e n f a s s u n g: Wir stellen den ersten Fund von fossilen Stylasteriden aus Norddeutschland vor, der zugleich der erste Fund dieser Gruppe aus einem Geschiebe ist. Das untersuchte Stück Tiefwasser-Korallenkalk entspricht ganz dem vom Steinbruch von Fakse auf der dänischen Insel Sealand und stammt vermutlich aus dem Ostseeraum östlich dieser Insel. Die Stylasteridenfauna besteht aus mindestens 4 Arten in 4 Gattungen (*Congregopora*, *Errina*, ? *Stylaster*, ? *Pliobothrus*). Alle Formen waren bereits aus dem Steinbruch von Fakse bekannt. In dieser frühen Stylasteridenfauna (die Gruppe ist seit der Wende Kreide/Tertiär bekannt) ist *Congregopora* die einzige Gattung, die nicht bis heute überlebt hat.

## Einleitung

Stylasteridae und Milleporidae sind koloniale Hydroiden mit einem massivem Kalkskelett. Beide Familien wurden früher als eigene Ordnungen neben der Ordnung Hydroida in der Klasse Hydrozoa (Stamm Cnidaria) verstanden, oder auch in dieser Klasse als Ordnung Hydrocorallia zusammengefaßt. Nach anderer und jetzt geltender Auffassung lassen sich beide Familien in die Ordnung Hydroida neben die nichtkalzifizierten Familien einreihen. Sie sind nicht näher miteinander verwandt und ihre Kalkskelette gelten als unabhängige parallele Errungenschaften. Dementsprechend hat der anschauliche und noch immer gebrauchte Begriff Hydrokorallen keine genaue taxonomische Bedeutung mehr. Er bleibt aber nützlich, weil er diese Formen von der am besten bekannten Gruppe der Korallen, den Scleractinia, absetzt. Letztere sind eine Ordnung der Klasse Anthozoa (Stamm Cnidaria).

Während die Milleporiden mit rezent vielleicht 20 Arten in nur einer Gattung (*Millepora*) ausschließlich der tropischen Korallenriffauna angehören und wie

die riffbildenden (hermatypischen) Scleractinia einzellige symbiontische Algen (Zooxanthellen) enthalten, sind von den Stylasteriden rezent 25 Gattungen und etwa 240 Arten bekannt. Die weltweite Verbreitung der Stylasteriden reicht von den Tropen bis an den Rand des Nordpolarmeeres (Norwegen-Färöer-Island-Grönland) und bis an den Rand der Antarktis, sowie vom Flachwasser bis in etwa 2800 m Tiefe. Sie deckt sich also weitgehend mit der Verbreitung der an Gattungen und Arten viel reicheren nichtriffbildenden (ahermatypischen) Scleractinia. Im Gegensatz zu den Milleporiden haben die Stylasteriden auch im Flachwasser keine Zooxanthellen und sind dort auf schattige Biotope beschränkt.

Bei den meisten Stylasteriden-Arten besteht das Skelett aus Aragonit. Viel seltener sind Arten, deren Skelett ausschließlich aus Kalzit oder aus einer Mischung von Aragonit und Kalzit besteht (CAIRNS & MACINTYRE 1992). Die für die Taxonomie wesentlichen Skelettstrukturen wurden eingehend von CAIRNS (1983; ergänzend auch in späteren Arbeiten) besprochen. Davon seien einige Begriffe zum besseren Verständnis der hier zu besprechenden Fossilien herausgegriffen.

Bei den Stylasteriden als verkalkten Hydroiden sind die dimorphen Polypen in Gruben oder Poren des Skelettes eingelagert: die größeren Gastroporen sind der Sitz der Gastrozoide (Freßpolypen), die kleineren Dactyloporen der Sitz der Dactylozoide (Wehrpolypen). Die zwei Polypentypen können von in den Poren hervorragenden Kalkstrukturen stützend unterlagert sein (Gastrostyle, Dactylostyle). Je nach Gattung und Art sind Gastroporen und Dactyloporen getrennt über die Kolonie verstreut, folgen bestimmten geometrischen Anordnungen, oder sind in komplexen gemeinsamen Gruben (Cyclosystemen) enger zusammengefaßt, wobei mehrere kleinere Dactyloporen als periphere Nischen einen zentralen größeren Gastropor umgeben. Die reduzierten Gonophoren des Polypenstockes sind in sphärischen Skelettkammern (Ampullae) untergebracht, die eine Öffnung (Gonopor) direkt nach außen oder in ein Cyclosystem haben. Einzelheiten der Oberflächenstruktur sind ebenfalls wichtig. Solche Feinstrukturen sind an Fossilien selten gut erhalten.

Im Gegensatz zu den Scleractinia, die seit der Trias bekannt sind (zu anderen Anthozoa-Gruppen gehörende Korallen sind bereits seit dem Ordovicium belegt), erscheinen die Stylasteriden als eine junge, erst an der Wende Kreide/Tertiär auftretende, verhältnismäßig gattungs- und artenarme Gruppe. Fossilfunde sind selten und die entsprechende paläontologische Literatur ist dürftig. Die älteste und mit 8 Arten in 7 Gattungen bisher reichste fossile Stylasteridenfauna wurde von NIELSEN (1919) aus dem mittleren Danium (Unteres Paläozän) von Fakse auf der dänischen Insel Seeland (Sjælland) beschrieben und anschließend noch vielfach als solche in der Literatur erwähnt. Sie wurde erst jetzt von einer an der SE-Küste Spaniens entdeckten, noch reicheren Stylasteriden-Fauna (mindestens 14 Arten in mindestens 8 Gattungen) obermiozänen Alters übertroffen (BARRIER et al. 1992). Eine kritische Übersicht der bisherigen fossilen Stylasteriden-Funde in Europa gaben ZIBROWIUS & CAIRNS (1992).

#### Der Stylasteriden-Fundort Fakse auf Seeland

Hauptfundort und Locus typicus von NIELSENS (1919) Danium-Stylasteriden ist der große Kalksteinbruch von Fakse (= Faxe, Faxoe) auf Seeland (Grubenplan bei FLORIS 1979), wo sie besonders in der Korallenkalkfazies des mittleren Daniums (Danium C, vgl. ROSENKRANTZ 1937), aber auch in der mit ihr eng verbundenen Bryozoenkalkfazies ("Limsten") gefunden werden.

NIELSENS Material stammt hauptsächlich von einer als "Ravns Naese" bekannten Fundstelle im Steinbruch (NIELSEN 1919: Abb.1; RAVN 1933: Abb.1), die inzwischen längst abgebaut ist. Sie war auch der Fundort der reichen, von RAVN beschriebenen Gastropoden-Fauna in Schalen-Erhaltung. Ursprünglich aragoni-

tische Schalen von Gastropoda und Bivalvia und Skelette von Scleractinia kommen hier in Kalzit umgewandelt vor, während sie sonst infolge der während der Diagenese erfolgten Auflösung des Aragonites verschwunden sind. Das gilt auch für die im allgemeinen aus Aragonit bestehenden Stylasteriden (CAIRNS & MACINTYRE 1992), die in den normalen Bryozoenkalken des Daniums ebenso wie die anderen Aragonitschalen nicht zu finden sind. Dies dürfte auch der wesentliche Grund sein, weshalb Stylasteriden fossil so wenig bekannt sind, abgesehen davon, daß sie mitunter für Bryozoen oder Scleractinia gehalten werden.

#### Das Stylasteriden-führende Faksekalk-Geschiebe von Neu-Wulmstorf bei Hamburg

Um so bemerkenswerter ist ein von E. VOIGT bei Daerstorf (jetzt Neu-Wulmstorf) am südwestlichen Stadtrand von Hamburg-Neugraben in warthezeitlichen Schmelzwassersanden gefundenes Faksekalk-Geschiebe mit Stylasteriden. Das ursprünglich ca. 1 kg schwere, inzwischen zwecks Untersuchung seines Fossilinhaltes zerkleinerte Geschiebe ist ein weißer Kalk, durchsetzt von schlanken Ästen von *Dendrophyllia candelabrum* HENNIG (Scleractinia). Seine Oberfläche war mit herausgewitterten, vorzüglich erhaltenen Kelchen dieser Art bedeckt, zwischen denen sich vereinzelt Internodien der Oktokoralle *Moltkia lyelli* BECK und die unten beschriebenen Stylasteriden-Bruchstücke befanden, die zusammen mit anderen Kleinfossilien mühelos aus der mürben Verwitterungsrinde herauspräpariert werden konnten. Die Vergesellschaftung von *D. candelabrum* und *M. lyelli* mit den Stylasteriden entspricht genau der *Dendrophyllia*-Fazies, einer der drei von BERNECKER & WEIDLICH (1990) unterschiedenen Subfaziestypen des Faksekorallenkalkes. Die ursprünglich aragonitischen Skelette bzw. Schalen der Scleractinia, Stylasteriden und Gastropoden sind diagenetisch in Kalzit umgewandelt worden und daher ebenso erhalten geblieben wie an der oben erwähnten Fundstelle "Ravns Naese" im Steinbruch von Fakse. Im inneren, harten Kern des Geschiebes erscheinen die Kleinfossilien nur auf den Bruchflächen und können nicht frei herauspräpariert werden. Außer den im folgenden näher behandelten Stylasteriden (15 Zweigstücke) wurden folgende Fossilien erkannt:

Foraminifera:

Spongia: cricotriaene Nadeln

Scleractinia: *Dendrophyllia candelabrum* HENNIG

Octocorallia: *Moltkia isis* STEENSTRUP

*Moltkia lyelli* NIELSEN

Sklerite (von *Alcyonaria* ?)

Echinodermata: Echiniden-Stacheln

Polychaeta: Serpuliden-Röhren

Brachiopoda: "*Terebratula*" sp.

"*Rhynchonella*" sp.

Bryozoa: *Stomatopora* sp.

*Proboscina* sp.

*Berenicea* sp.

*Nevianipora faxensis* (PERGENS & MEUNIER)

*Crisisina carinata* (ROEMER)

*Polyascosoecia pseudolichenoides* VOIGT

"*Membranipora*" sp.

*Multicava tenuis* LEVINSEN

*Floridina levinseni* BERTHELSEN

*Floridina pulchella* (KADE)

*Aechmella clio* (ORBIGNY)

*Balantiostoma hians* (HENNIG)

Gastropoda: 4 Arten

Crustacea: Ostrocooda

Decapoda Brachyura, diverse Reste.

NIELSEN (1919) beschrieb aus dem Korallenkalk von Fakse 8 Arten von Stylasteriden (nicht 9, wie irrtümlich von BERNECKER & WEIDLICH 1990: 114, angegeben). Zu diesen 8 Arten äußerte sich CAIRNS (1983) nach Untersuchung von Typenmaterial aus dem Kopenhagener geologischen Museum. Er fand, daß in den meisten Fällen die Feinstrukturen der ihm vorliegenden Stücke nicht hinreichend erhalten waren, um die NIELSENSchen Arten eindeutig den weitgehend nach Feinstrukturen rezenten Materials abgegrenzten Gattungen zuweisen zu können. Die Zugehörigkeit zu anderen Gattungen als denen, in die NIELSEN seine Arten gestellt hatte, erschien CAIRNS in den meisten Fällen als wahrscheinlich. Wir können hier CAIRNS kritische Betrachtungen bestätigen und ergänzen, da uns aus dem Steinbruch von Fakse zusätzliches und z.T. besser erhaltenes Material zur Verfügung steht: zahlreiche kleine Bruchstücke von der ursprünglichen Fundstelle in Fakse, die E. VOIGT von Frau J. KRAUSE 1990 erhalten hatte; dazu viele von BERNECKER & WEIDLICH gesammelte und uns freundlicherweise geliehene kleine bis große Stücke.

Für die Interpretation der wenigen (15) kleinen Stylasteriden-Bruchstücke aus dem Geschiebe von Daerstorf war der Vergleich mit der weit größeren Menge topotypischen Materials von Fakse wichtig. Photographische Abbildungen einiger Stylasteriden von Fakse waren bereits von CAIRNS (1983) und BERNECKER & WEIDLICH (1990) veröffentlicht worden.

*Congregopora nasiformis* NIELSEN, 1919

Tf.1, F.1-7

3 Zweigstücke (Länge 6 - 13,2 mm, Durchmesser 1,9 - 2,2 mm), unverzweigt.

Die Stücke aus dem Geschiebe gehören eindeutig zu NIELSENS rätselhafter Art, die von CAIRNS (1983: Abb.23D-F) erstmals photographisch abgebildet wurde. NIELSENS Beschreibung wurde von BOSCHMA (1951: 40) ins Englische übertragen.

Tiefe Gruben werden seit NIELSEN als Gastroporen angesehen. Sie können zur Seite flacher ausgebuchtet (gelappt) sein, wobei diese Ausbuchtungen zugeordneten Dactyloporen entsprechen. Dactyloporen, mit länglicher Öffnung kommen auch isoliert vor, unabhängig von den Gastroporen, und sind kleiner und flacher als diese. Außerdem gibt es kleine, runde Poren. Gastrostyle und Dactylostyle sind anscheinend nicht vorhanden (manche Gastro- und Dactyloporen sind recht tief freigelegt). Weite, kreisrunde, flache Gruben, wie auf CAIRNS (1983) Abbildungen zu sehen und oberflächlichen Ampullae entsprechend (deren dünne Außenwand verschwunden ist), sind auf den kleinen Zweigstücken aus dem Geschiebe nicht vorhanden. Kleine, flache Eindrücke sind gleichmäßig über die Zweigoberfläche verbreitet und entsprechen vermutlich Poren in den Vertiefungen einer netzartigen Oberflächenfelderung.

*Congregopora nasiformis* steht unter den Stylasteriden isoliert da. Keine ähnlichen rezenten Formen sind bekannt. Die Verwandtschaftsbeziehungen sind unklar (CAIRNS, 1983). Es wurde vermutet, daß die gelappten Gruben eine Vorstufe zu den hochdifferenzierten Cyclosystemen anderer Gattungen darstellen, bei denen die peripheren, regelmäßig angeordneten Dactyloporen aber viel deutlicher vom zentralen Gastropor abgesetzt sind.

*Errina irregularis* (NIELSEN, 1919)

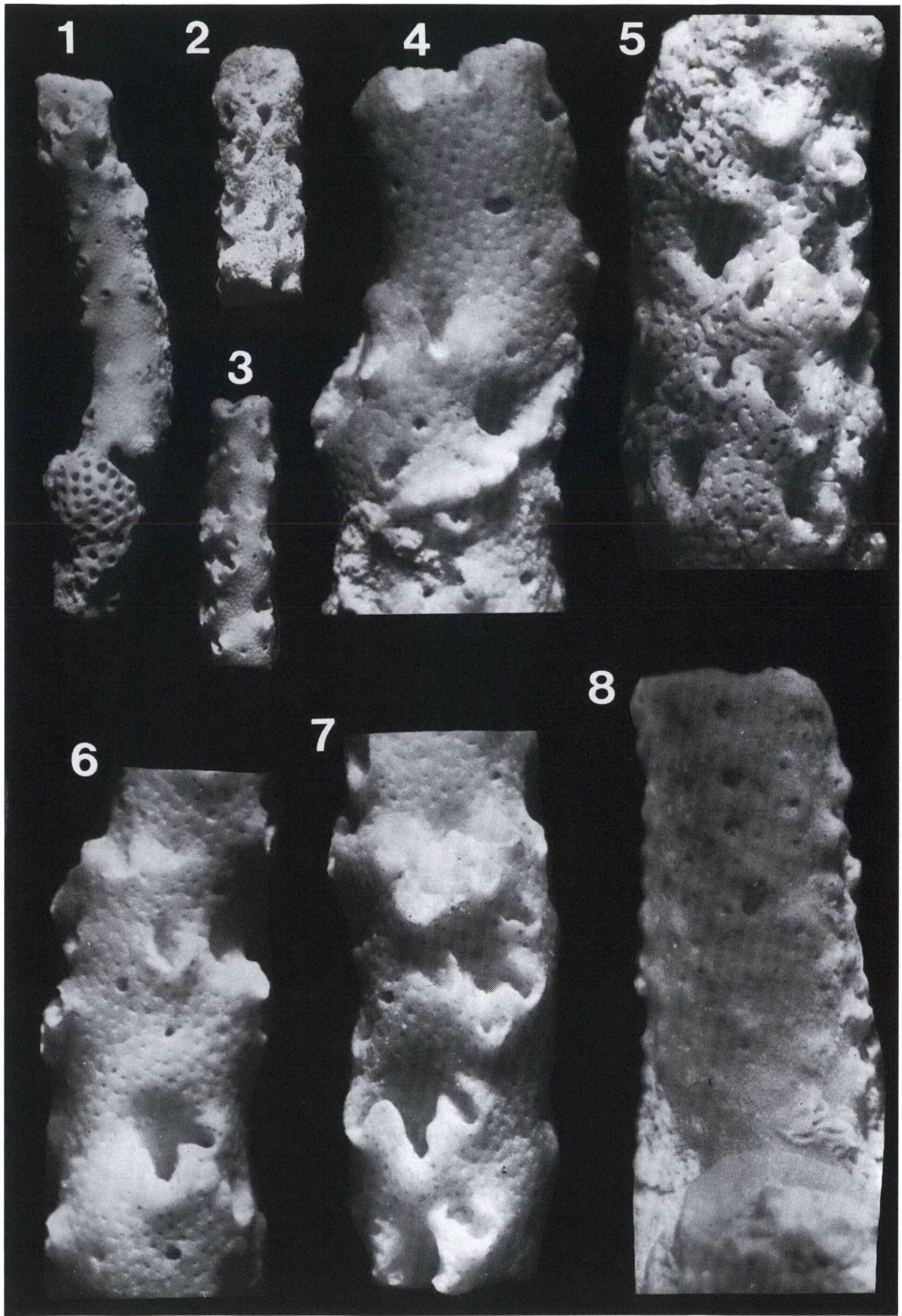
Tf.1, F.8

-----  
Tafel 1 (S.363)

F.1-7. *Congregopora nasiformis*; ■1-3: drei Zweigstücke (AGH\* G118/1-3), x 5,6; ■4 Teilansicht von 1, x 15; ■5 Teilansicht von 2, x 15; ■6-7 Teilansichten von 3, x 15. - F.8. *Errina irregularis*, nur teilweise freigelegtes Zweigstück (G118/4), x 12.

\* AGH = Archiv für Geschiebekunde Hamburg.







1 Zweigstück (Länge 7 mm, Durchmesser 2,4 mm), mit dem Ansatz einer Verzweigung; noch teilweise im harten Steinkern des Geschiebes eingeschlossen.

Wenigstens zwei Gastroporen mit erkennbaren Gastrostylen und zwei Dactyloporen als deutlich hervortretende Erhebungen mit einer spaltenartigen Öffnung erlauben die Zuordnung zur Gattung *Errina*. Diese war schon von Fakse bekannt, denn NIELSENS *Spinipora irregularis* war bereits von CAIRNS (1983) als zu *Errina* gehörig erkannt worden. Vorher hatte sie BOSCHMA (1963,1964) in eine (inzwischen als eigene Gattung erkannte) Untergattung von *Errina* eingereiht. Uns liegt neues, sehr gut erhaltenes Material aus Fakse vor, sehr typisch für *Errina*. Auch Gastrostyle sind stellenweise gut sichtbar. Das weniger gut erhaltene Zweigstück aus dem Geschiebe gehört gewiß zu NIELSENS Art.

? *Stylaster* sp. (*Astylus* und *Conopora* sensu NIELSEN, 1919)  
Tf. 2, F. 11-16

9 Zweigstücke (Länge bis 16,5 mm, Durchmesser 1 - 2,5 mm), unverzweigt. Davon 1 Stück noch teilweise im harten Steinkern des Geschiebes eingeschlossen.

Die meisten der aus dem Geschiebe stammenden Stylasteriden-Bruchstücke haben typische Cyclo-systeme, die allerdings weitgehend ausgefüllt sind, wenn sie überhaupt besser erhalten als eben nur erratbar sind. Die Anordnung der Cyclo-systeme an den Zweigen ist unterschiedlich und deutet darauf hin, daß es sich um mehr als eine Art handelt. Die die Zweigoberfläche überragenden Cyclo-systeme sind zweizeilig an den Seiten oder auch weniger regelmäßig bis allseitig angeordnet und sitzen gedrängt oder auch weniger dicht. Bestenfalls lassen sie die peripheren Dactyloporen und die sie trennenden Pseudosepten erkennen. In keinem Fall ragt ein Gastrostyl bis in den oberen, bisweilen freigelegten Teil des Gastropor hervor. Es ist aber nicht auszuschließen, daß ein kurzer von außen nicht sichtbarer Gastrostyl vorhanden ist. Die Dactyloporen sind weitgehend ausgefüllt, so daß es ungewiß ist, ob Dactylostyle vorhanden sind. Ampullae als aus der Oberfläche hervortretende Wölbungen sind selten.

NIELSEN beschrieb von Fakse zwei Arten mit Cyclo-systemen als *Astylus crassus* und *Conopora arborescens*, also in Gattungen ohne Gastrostyl. BERNECKER & WEIDLICH (1990: Tf. 2/11) veröffentlichten die erste photographische Abbildung einer solchen Form von Fakse (als *Astya crassa*; da für Stylasteriden nicht verfügbar, war der Gattungsname *Astylus* 1921 durch *Astya* ersetzt worden; siehe CAIRNS 1983).

CAIRNS (1983) legte dar, daß NIELSEN *A. crassa* höchstwahrscheinlich in eine falsche Gattung gestellt hatte: die Cyclo-systeme stehen sich auf den Seiten (junger) Zweige zweizeilig gegenüber und sind nicht, wie bei der Typus-Art von *Astylus/Astya* in einer Reihe auf der Vorderseite der Zweige angeordnet (von anderen am fossilen Material nicht erkennbaren Einzelheiten abgesehen). CAIRNS vermutete auch, daß *A. crassa* entweder bei *Stylaster* mit Gastrostyl) oder bei *Conopora* (ohne Gastrostyl) unterzubringen sei. Zusätzliches uns zur Verfügung stehendes Material von Fakse, von BERNECKER & WEIDLICH gesammelt (von ihnen als *A. crassa* angesehen), gab uns die Möglichkeit, Gastrostyle in außergewöhnlich gut erhaltenen Cyclo-systemen nachzuweisen.

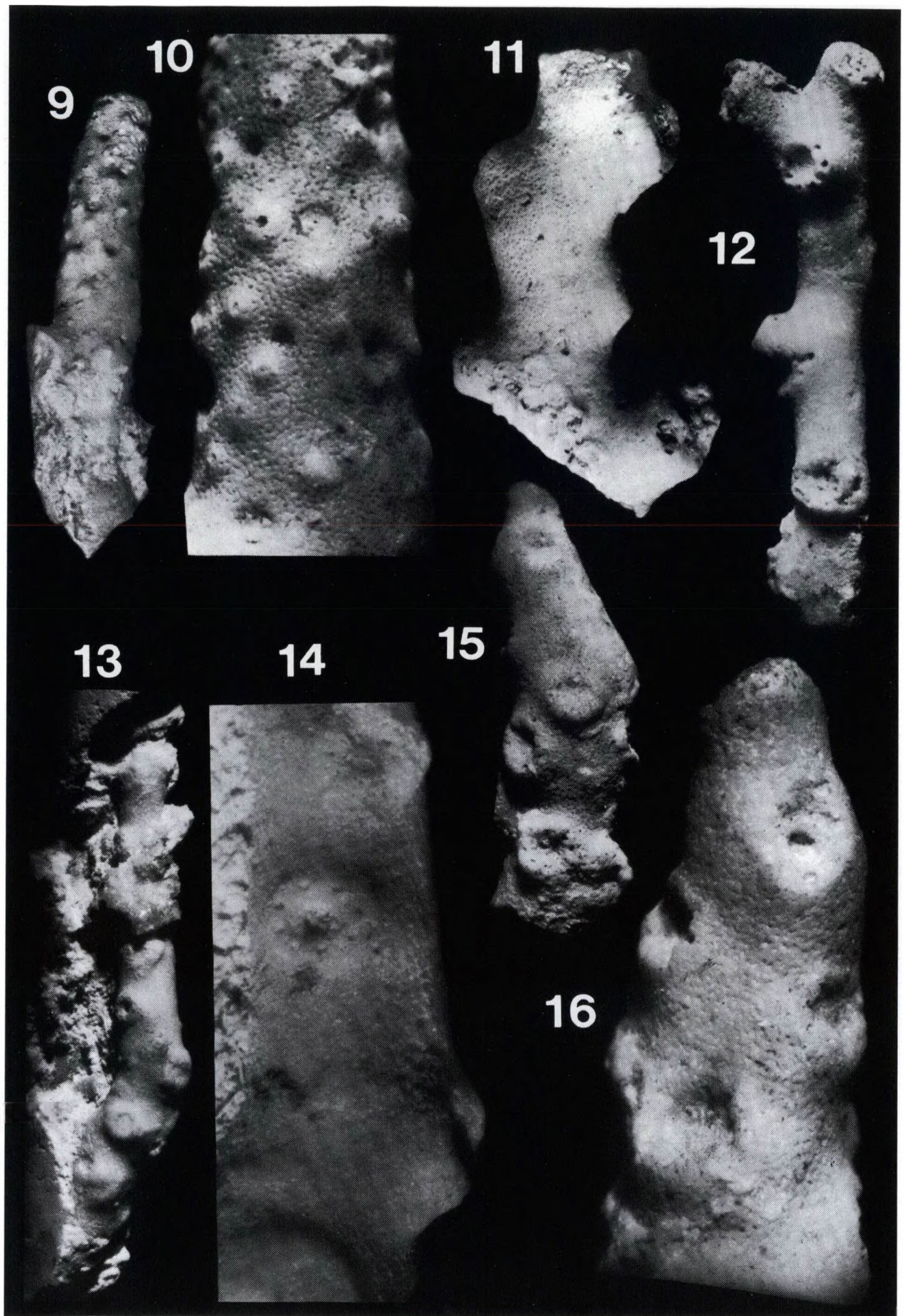
---

Tafel 2 (S.365)

F.9-10. ? *Pliobothrus* sp., das größere und besser erhaltene Zweigstück (G118/5), Gesamt- und Teilansicht, x 4,2 bzw. 13.

F.11-16. ? *Stylaster* sp., vier Zweigstücke (G118/6-9) mit verschiedener Anordnung der Cyclo-systeme; ■11 abgeflachtes Zweigstück, Cyclo-systeme an den Seiten, zweizeilig, x 10; ■12 dünnes rundes Zweigstück, Cyclo-systeme annähernd zweizeilig, x 9; ■13-14 nur teilweise freigelegtes Zweigstück, Cyclo-systeme allseitig, Gesamt- und Teilansicht, x 4,7 bzw. 16; ■15-16 massives Zweigende, Cyclo-systeme allseitig, Gesamt- und Teilansicht, x 7,2 bzw. 15.







Auf Grund der eindeutigen Gastrostyle (auf den tieferen Teil des Gastropor beschränkt) bedeutet dies den formellen Erstnachweis der Gattung *Stylaster* nahe der Wende Kreide/Tertiär. Ergänzende Untersuchungen des Materials aus Fakse (das mehr als einer Art zu entsprechen scheint) sollten zeigen, ob und wie NIELSENS Arten *crassus* und *arborescens* verlässlich unterschieden werden können.

Leider erlaubt der Erhaltungszustand der im Geschiebe gefundenen Zweigstücke keine ebenso eindeutige Gattungszuordnung. In der äußeren Erscheinung sind aber diese Stücke denen von Fakse sehr ähnlich. Es ist also wahrscheinlich, daß auch sie zu *Stylaster* gehören.

? *Pliobothrus* sp. (*Pliobothrus* sensu NIELSON, 1919)  
Tf. 2, F. 9-10

2 Zweigstücke (Länge 6,5 - 13 mm, Durchmesser 2,0 - 2,5 mm), das größere mit einer seitlichen eine Verzweigung anzeigenden Bruchstelle.

NIELSEN (1919) beschrieb von Fakse zwei Arten als zu *Pliobothrus* gehörig, die er vor allem nach der Oberflächenstruktur unterschied: *P. laevis* mit glatt erscheinender, sehr feinmaschiger Oberflächenfelderung, und *P. dispergens* mit rauher Oberflächenstruktur. Wie schon CAIRNS (1983) anhand von Typenmaterial feststellte, können NIELSENS Arten nach der äußeren Erscheinung sowohl zu *Pliobothrus* (ohne Gastrostyl) wie auch zu *Sporadopora* oder *Lepidopora* (beide Gattungen mit Gastrostyl) gehören. NIELSEN (1919: Erklärung zu Tf. 1/11) glaubte bei *P. laevis* Gastrostyle zu erkennen - was gegen die Gattung *Pliobothrus* spräche (siehe auch BOSCHMA 1963: 333). Vielleicht erlauben an zusätzlichem topotypischem Material von Fakse anzufertigende Schiffe, die Gattungszugehörigkeit dieser Formen eindeutig festzustellen.

Die aus dem Geschiebe vorliegenden Zweigstücke entsprechen zweifellos *Pliobothrus* sensu NIELSEN, sind aber nicht eindeutig einer seiner Arten zuzuordnen. Die Dactyloporen liegen auf kleinen, rundlichen Erhebungen. Es ist nicht ersichtlich, ob Gastrostyle vorhanden sind (typische *Pliobothrus* haben keine).

Die Stylasteriden des Geschiebes und die von Fakse (wo wir zusätzliche, von NIELSEN nicht erkannte Formen feststellten) sind, zusammen betrachtet, eine frühe Fauna, da die Gruppe ja erst seit der Wende Kreide/Tertiär bekannt ist. Es ist bemerkenswert, daß nur eine der darin vertretenen Gattungen (*Congregopora*) rezent nicht mehr vertreten ist. Es liegen uns weitere Stylasteriden ähnlichen Alters (nahe der Wende Kreide/Tertiär) von anderen Fundorten vor (Erslev in Nord-Jütland, Kunrade bei Maastricht, Hückelhoven bei Mönchengladbach), die wir in anderem Zusammenhang veröffentlichen werden. Auch diese gehören zu heute noch vertretenen Gattungen. Dies wirft die Frage auf, ob die an der Wende Kreide/Tertiär bereits sehr differenzierte Gruppe der Stylasteriden sich nicht schon erheblich früher entwickelt hat und bisher in älteren Schichten übersehen worden war, zumal ihre Fossilisierung als Aragonitbildner nur unter besonderen Umständen gesichert ist.

#### Zur Palökologie der Fakse-Stylasteriden

Von BERNECKER & WEIDLICH (1990) sind die Korallen-Bioherme des Fakse-steinbruches (hier als "Mounds" bezeichnet) sedimentologisch und palökologisch näher untersucht und in mehreren Profilen sorgfältig dargestellt worden. Demnach handelt es sich bei diesen Konstruktionen um sogenannte "Tiefwasser-Korallenmounds", d.h., um maximal bis zu 30 m hohe und sich über 200 m x 30 m erstreckende vorwiegend aus buschig, dünnstengeligen Scleratinia aufgebaute Erhebungen, die mit ebenfalls moundartigen Bryozoen-Sedimentkörpern eng verzahnt sind. Bei Fakse erreicht der Korallenkalk insgesamt bis 50 m Mächtigkeit. Am Aufbau sind besonders *Dendrophyllia candelabrum* HENNIG (mit der die Stylasteriden am häufigsten zusammen gefunden werden) und *Faksephyllia faxoen-*

sis BECK beteiligt. In diesen harten Korallenkalken sind Krabben-Arten wie *Dromiopsis rugosa* SCHLOTHEIM nicht selten, die bekanntlich zu den begehrtesten Fossilien des Fakse-Kalkes gehören. Für die oft diskutierte und verschieden interpretierte Wassertiefe wird auf Grund zahlreicher von BERNECKER & WEIDLICH zusammengestellter Kriterien neuerdings eine Tiefe von 200 - 300 m vermutet. Insbesondere handelt es sich bei den Scleractinia-Arten um ausgesprochene Tiefwasserformen und nicht um riffbildende (hermatypische) mit assimilierenden symbiontischen Algen versehene Formen des Flachwasserbereichs. Auf die Vielfalt der im Rezenten vorkommenden Tiefwasser-Korallenkonstruktionen ist hinreichend hingewiesen worden (SCHUHMACHER & ZIBROWIUS 1985, STANLEY & CAIRNS 1988, ZIBROWIUS 1989), was davon abhalten sollte, in fossilen Korallenkonstruktionen sogleich und ohne ernsthafte Nachprüfung Flachwasser-Korallenriffe sehen zu wollen.

Die von NIELSEN als *Millepora parva* und *Heliopora incrustans* aus Fakse beschriebenen Formen sind den heutigen Korallenriffen sehr unähnlich (siehe auch BERNECKER & WEIDLICH 1990). Auch die Zusammensetzung der Stylasteriden-Fauna von Fakse erweist sich als ein Argument für größere Wassertiefe und nicht für den Flachwasserbereich. Weiter scheint dafür zu sprechen, daß knollenbildende Kalkalgen (lichtbedürftig - aber bisweilen in größere Tiefen verfrachtet) bisher weder im Bryozoenkalk noch in den Korallenkalken von Fakse gefunden wurden.

#### Zur Herkunft des Stylasteriden enthaltenden Geschiebes und damit verbundene Fragen

Der erste Fund von Stylasteriden als Geschiebe in Norddeutschland gibt Anlaß zu folgenden Erwägungen über die Herkunft und läßt erwarten, weitere Stylasteriden in Danium-Geschieben zu entdecken.

Wenn auch der Gebrauch des Namens "Fakse-Kalk" die Vermutung nahelegt, daß das untersuchte Geschiebe aus dem Gebiet von Fakse stammt, wo Korallenkalke der Eis-Abrasion flächenhaft ausgesetzt waren, so dürfte doch die Häufigkeit und die weite Verbreitung der Faksekalk-Geschiebe in Schleswig-Holstein, Mecklenburg, Niedersachsen und darüber hinaus bis nach Mitteldeutschland dafür sprechen, daß sie nicht allein aus dem engen Raum um Fakse auf Seeland stammen können. Bryozoen- und Korallenkalke des Daniums mit mehreren Stylasteriden-Gattungen werden von ODUM (1926: 80) von Aggersborggaard in NW-Jütland, also ca. 270 km nordwestlich von Fakse, und dazwischen liegenden Orten (FLORIS 1980) sowie aus Bohrungen angegeben. Auch in dem großen Danium-Kalkbruch von Limhamn bei Malmö (Schweden) sind Korallenkalkmounds bekannt, wenn auch in größerer Tiefe unter jüngeren Danium-Schichten.

Wahrscheinlich stammen die meisten Danium-Korallenkalke aus dem östlich von Seeland gelegenen Ostseeraum. Angesichts der weit verbreiteten Danium-Feuersteingeschiebe, z.T. mit reichem Bryozoenkreide-Inhalt in den Hohlräumen, ist anzunehmen, daß viele Danium-Sedimente vom Eise abgetragen wurden, und daß so auch Stylasteriden-haltige Bryozoen- und Korallenkalke, vielleicht mit weiteren bisher noch nicht erkannten Gattungen, als Geschiebe vorkommen. Es wäre von großem Interesse, weitere Danium-Geschiebe mit in Kalzit umgewandelten Aragonitschalern zu finden. Man sollte dabei auch nach Kalkalgen suchen, da deren Fund Hinweise auf die Ablagerungstiefe im Danium-Meer gäbe. Wieweit allein die Untersuchung der Geschiebe die Danium-Bryozoenfauna bereichern konnte, zeigen E. VOIGTs Entdeckungen zahlreicher neuer Bryozoen-Arten, die aus dem anstehenden Danium bisher nicht bekannt waren. Dies läßt auf verschiedene ökologische Verhältnisse und Habitate schließen und läßt erwarten, noch andere im Danium bisher unbekannte Organismen zu finden (u.a. weitere Stylasteriden). Daß gewisse Faziesbereiche des Daniums im Anstehenden unbekannt sind, wird allein schon durch das verhältnismäßig häufige Vorkommen der "ockergelben Hornsteingeschiebe" bewiesen, die z.Zt. von E. VOIGT bearbeitet

werden und über die in Vorträgen (zuletzt anlässlich der 8. Jahrestagung der Gesellschaft für Geschiebekunde in Koserow auf Usedom 1992) berichtet wurde.

### Literatur

- BARRIER P, ZIBROWIUS H, LOZOUET P, MONTENAT C, OTT D'ESTEVOU P, SERRANO F & SOUDET HJ 1992 Une faune de fond dur du bathyal supérieur dans le Miocène terminal des Cordillères Bétiques (Carboneras, SE Espagne) - *Mésogée* 51: 3-13, 4 Abb., Marseille.
- BERNECKER M 1989 Aphotische Korallen-Mounds aus dem Alttertiär (Dan) von Fakse, Dänemark: Fazies und Ablagerungsmilieu eines nichttropischen Tiefwasserkorallenkalks - Unveröff. Diplomarb., 76 S., 17 Tf., 22 Abb., 7 Tb., Erlangen (Inst. Paläont.).  
Zusammenfassung unter gleichem Titel: *Geol.-Paläont. Mitt.* 16: 135-137, 3 Abb., Innsbruck.
- BERNECKER M & WEIDLICH O 1990 The Danian (Paleocene) coral limestone of Fakse, Denmark: a model for ancient aphotic, azooxanthellate coral mounds - *Facies* 22: 103-138, 12 Abb., 4 Tb., Tf. 26-33, Erlangen.
- BOSCHMA H 1951 Notes on Hydrocorallia - *Zool. Verh.* 13: 1-49, Tf. 1-2, 6 Abb., Leiden.  
-- 1963 On the stylasterine genus *Errina*, with the description of a new species - *Proc. k. nederl. Akad. Wet. (C)* 66 (4): 331-344, Tf. 1, 1 Abb., Amsterdam.  
-- 1964 On the stylasterine coral *Errina labiata* - *Ibid.* 67 (5): 287-300, Tf. 1-2, 4 Abb., Amsterdam.
- CAIRNS SD 1983 A generic revision of the Stylasterina (Coelenterata: Hydrozoa) *Bull. mar. Sci.* 33 (2): 427-508, 28 Abb., 1 Tb., Miami.
- CAIRNS SD & MACINTYRE IG 1992 Phylogenetic implications of calcium carbonate mineralogy in the Stylasteridae (Cnidaria: Hydrozoa) - *Palaios* 7: 96-107, 5 Abb., 1 Tb., Tulsa.
- FLORIS S 1979 Guide to Fakse limestone quarry - BIRKELUND T & BROMLEY RG (Hg.): *Cretaceous - Tertiary boundary events - Symposium: The Maastrichtian and Danian of Denmark* 1: 152-159, 161, 11 Abb., Copenhagen.  
-- 1980 The coral banks of the Danian of Denmark - *Acta palaeont. polon.* 25 (3/4): 531-540, 4 Abb., Warszawa.
- NIELSEN KB 1919 En Hydrocoral fauna fra Fakse og Bemaerkninger om Daniens geologiske Stilling - *Danmarks geol. Unders.* (4) 1 (10): 66 S., 2 Tf., 12 Abb., Kobenhavn.
- ODUM H 1926 Studier over Daniens i Jylland og paa Fyn - *Ibid.* (2) 45: 306 S., 7 Tf., 29 Abb., *ibid.*
- RAVN JPJ 1933 Etudes sur les pélecypodes et gastropodes daniens du calcaire de Fakse - *Mém Acad. roy. Sci. Lett. Danemark* (9) 5 (2): 71 S., 7 Tf., 2 Abb., Kobenhavn.
- ROSENKRANTZ A 1937 Bemaerkninger om det Ostjaellandske Daniens Stratigrafi og Tektonik - *Meddel. Dansk geol. Foren.* 9 (2): 199-212, 6 Abb., Kobenhavn.
- SCHUMACHER H & ZIBROWIUS H 1985 What is hermatypic? A redefinition of ecological groups in corals and other organisms - *Coral reefs* 4 (1): 1-9, 1 Tb., Berlin.
- STANLEY GD & CAIRNS SD 1988 Constructional azooxanthellate coral communities: an overview with implications for the fossil record - *Palaios* 5 (3): 233-242, 3 Abb., Tulsa.
- ZIBROWIUS H 1989 Mise au point sur les sclérectiniens comme indicateurs de profondeur (Cnidaria: Anthozoa) - *Géol. médit.* 15 (1): 27-47, 1 Tf., 3 Tb., Marseille.
- ZIBROWIUS H & CAIRNS SD 1992 Revision of the northeast Atlantic and Mediterranean Stylasteridae (Cnidaria: Hydrozoa) - *Mém. Mus. nat. Hist. nat. (A)* 153: 136 S., 42 Abb., 3 Tb., Paris.