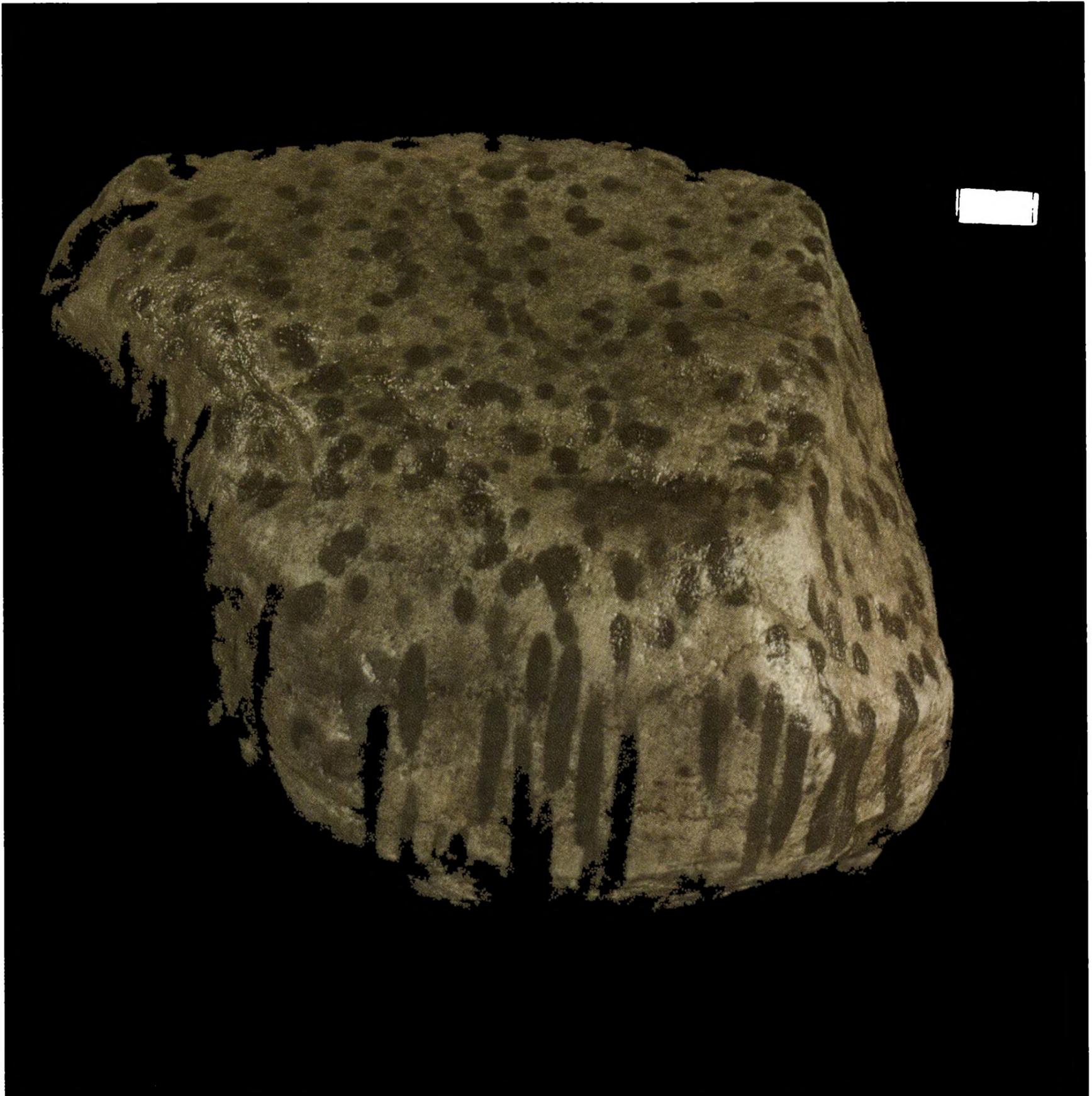


ARCHIV FÜR GESCHIEBEKUNDE

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
---------------------	--------	--------	------------------	------------------------

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, anthraconitic 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 subampletten 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*

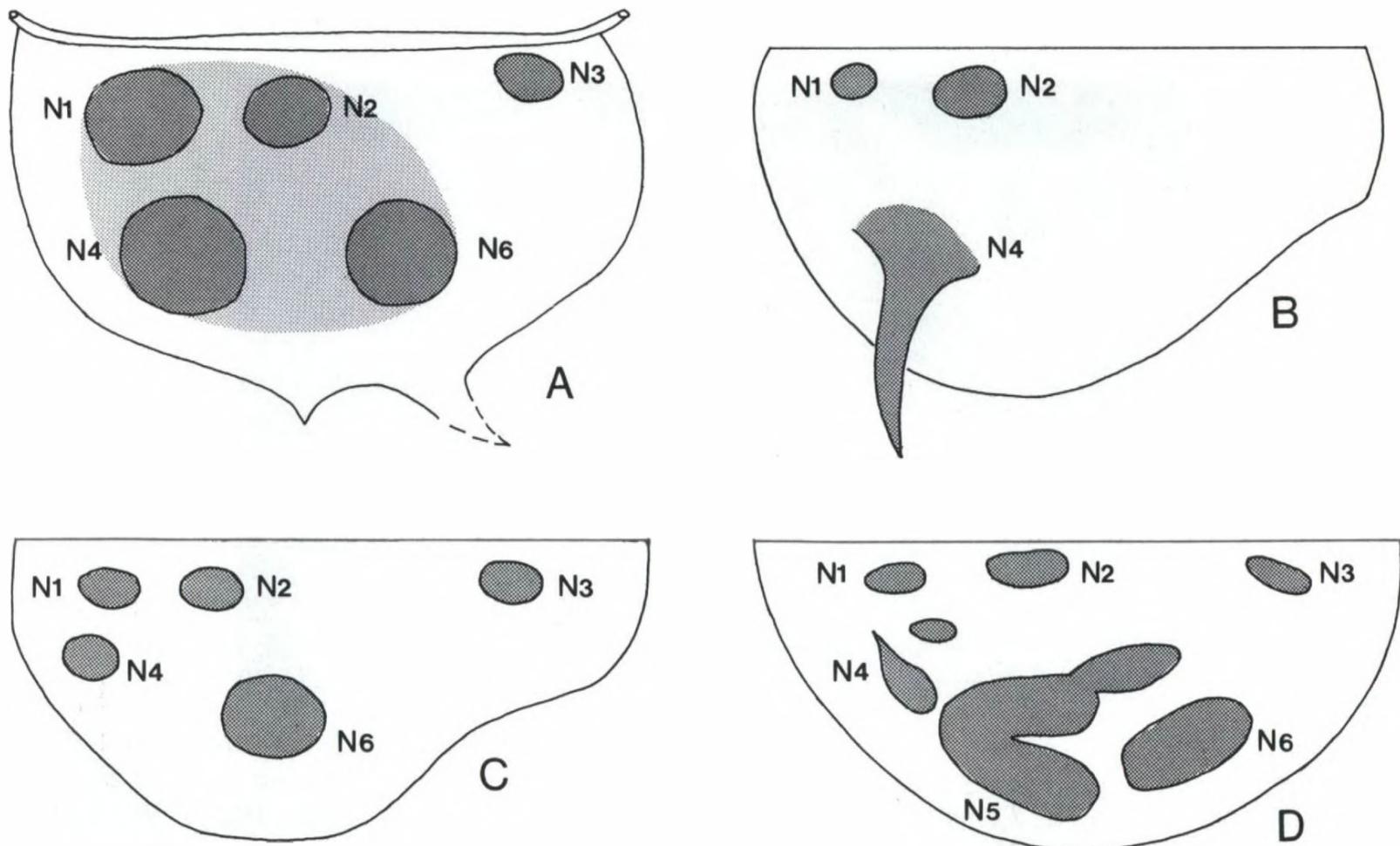


Abb. 1. Die Lobation und ihre Bezeichnungsweise bei *Bidimorpha bidimorpha* gen. & sp. n. (A), *Vestrogothia spinata* MÜLLER, 1964 (B), *Veldotron kutscheri* GRÜNDEL & BUCHHOLZ, 1982 (C) und *Cyclotron lapworthi* (GROOM, 1902) (D) [in Anlehnung an GRÜNDEL in GRÜNDEL & BUCHHOLZ 1981: Abb. 2].

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).

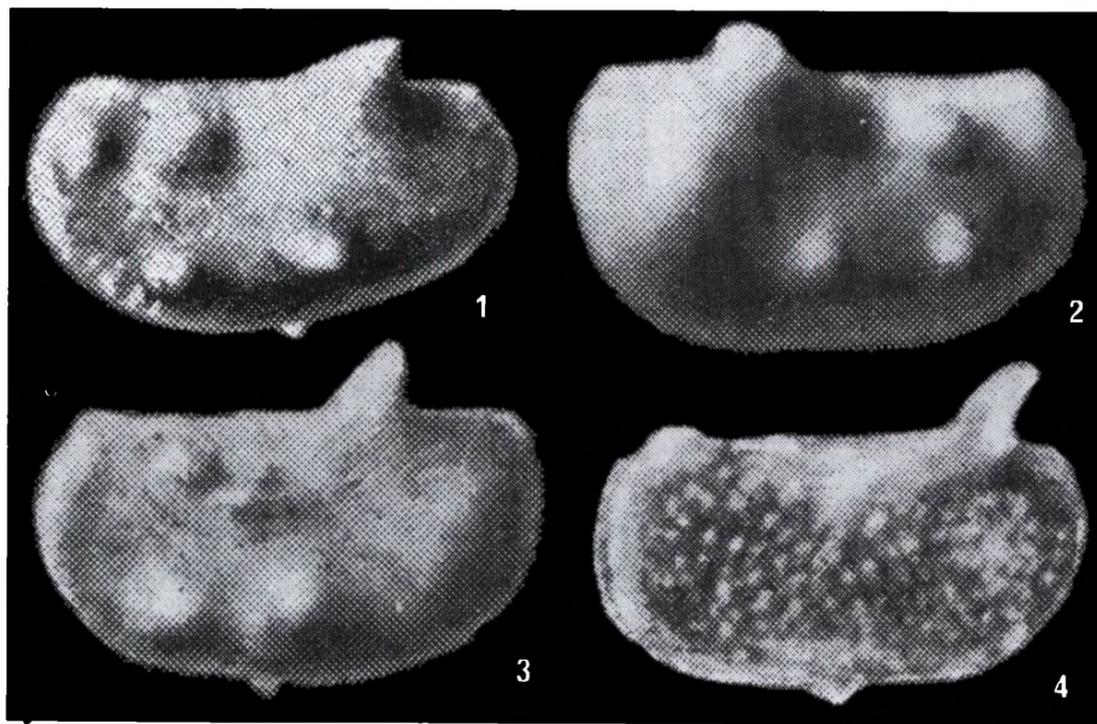


Abb.2. ■F.1-3: *Evlanovia tichonovitchi* EGOROV,1950: ■1. Linke männliche Klappe, L 0,68 mm; ■2. Holotypus, rechte weibliche Klappe, L 0,72 mm; ■3. Linke weibliche Klapp, L 0,72 mm. - ■F.4 *Milanovkaja bicornis* EGOROV,1950, Holotypus, linke weibliche Klappe, L 0,76 mm. Frasnium (unt. Oberdevon), Russische 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 BEYRICHA ANGELINI ARMATA GROENWALL, 1902 A; BEYRICHA ? 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 subampletem 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

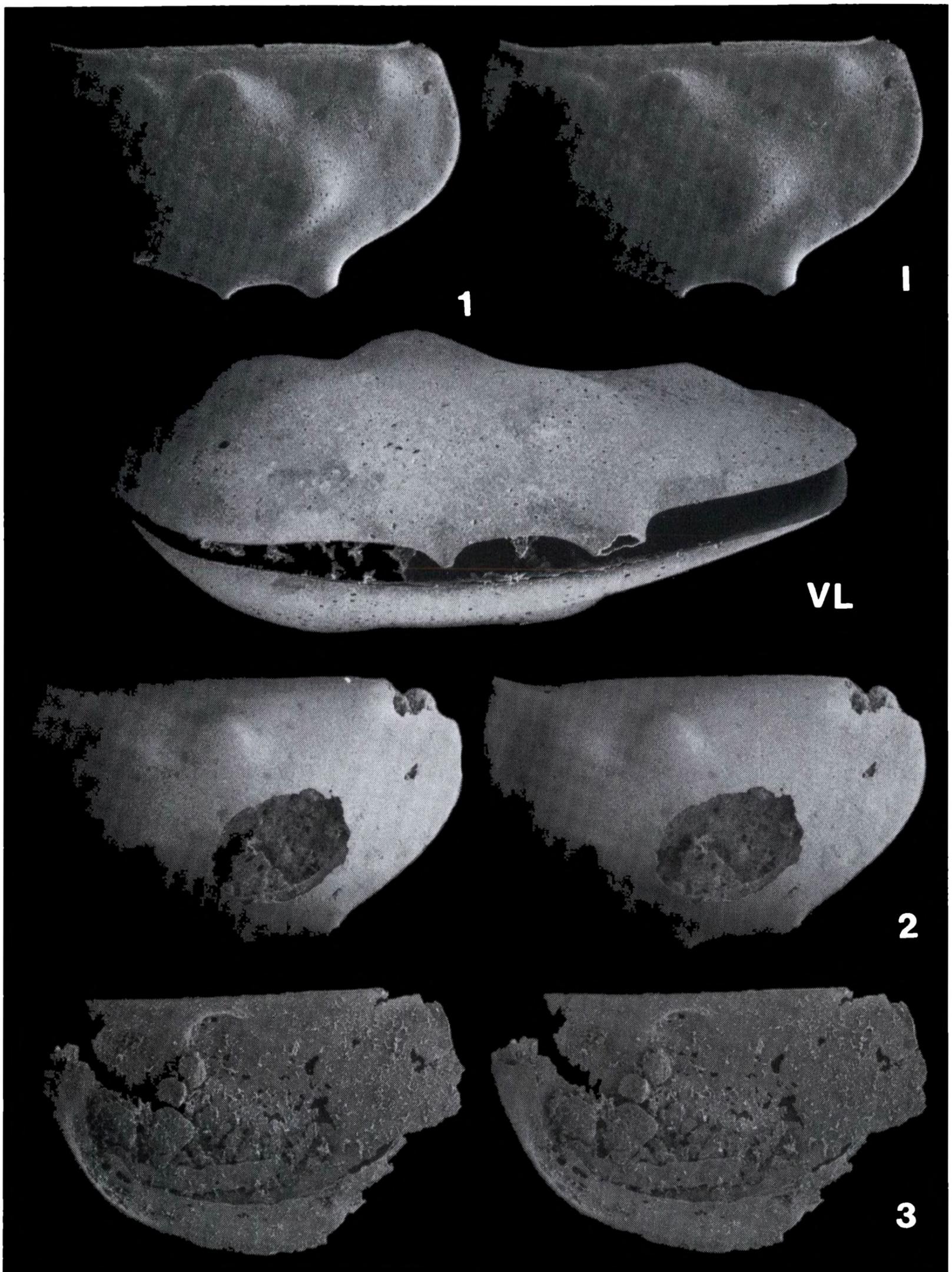


Abb.3. *Bidimorpha bidimorpha* gen. & sp.n. aus einem mittelkambrischen Geschiebe von Gislövshammar, Schonen. ■F.1. Holotypus, heteromorphes Gehäuse einer Larve (G120-1) von links (1) und in Ventrolateralansicht (VL), L (Länge) 1,54 mm. ■F.2. Paratypus, leicht beschädigtes, vermutlich adultes heteromorphes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

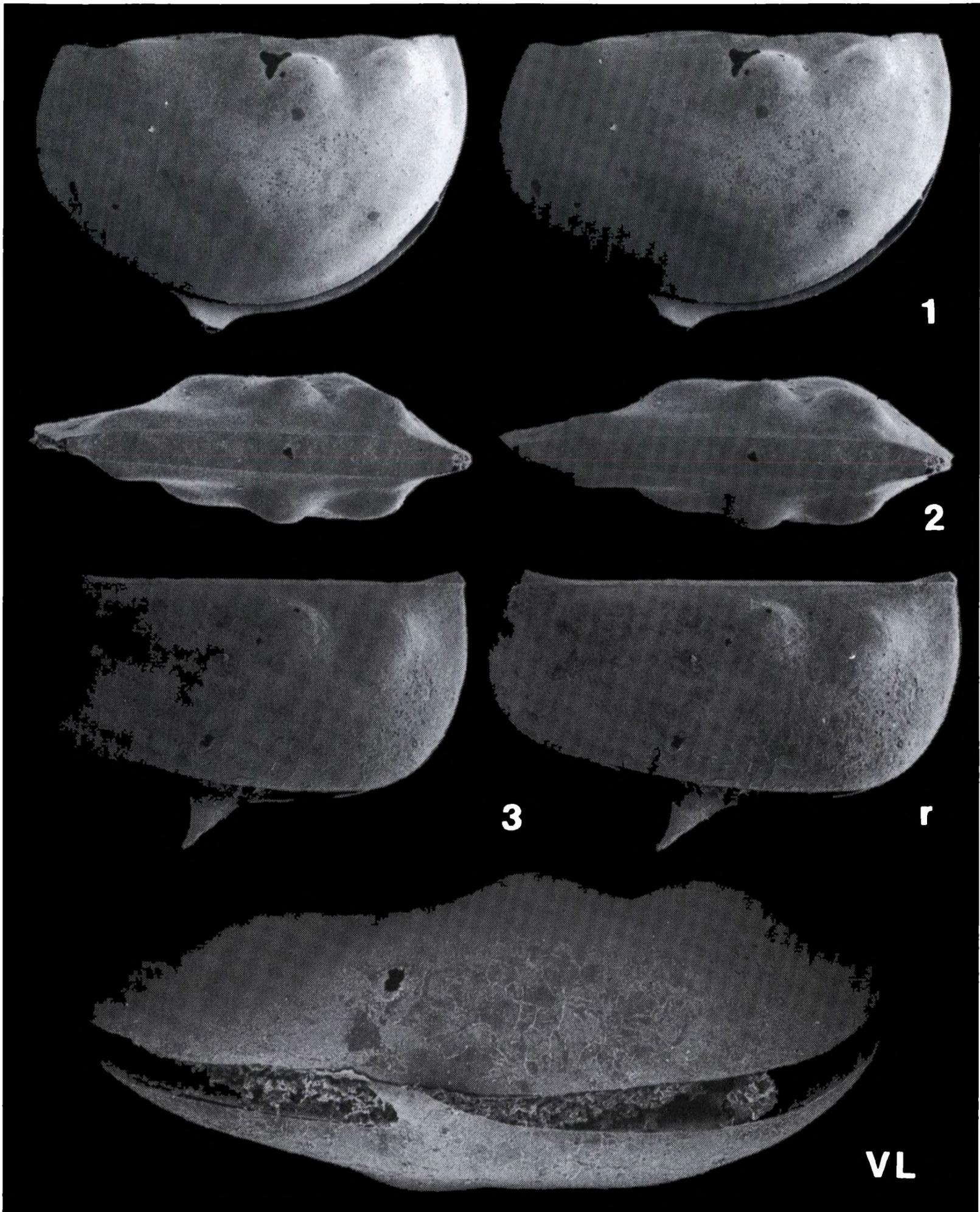


Abb.4. *Bidimorpha bidimorpha* gen. & sp.n. aus dem gleichen Geschiebe wie Abb.3. Paratypen, tecnomophe Gehäuse. ■F.1. Gehäuse (G120-4) von rechts L 2,20 mm; ■F.2. Gehäuse (G120-5) in Dorsalansicht, L 1,06 mm. ■F.3 Gehäuse (G120-6) von rechts (r) und in Ventrolateralansicht (VL), L 1,58 mm. - 1,2,3r: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

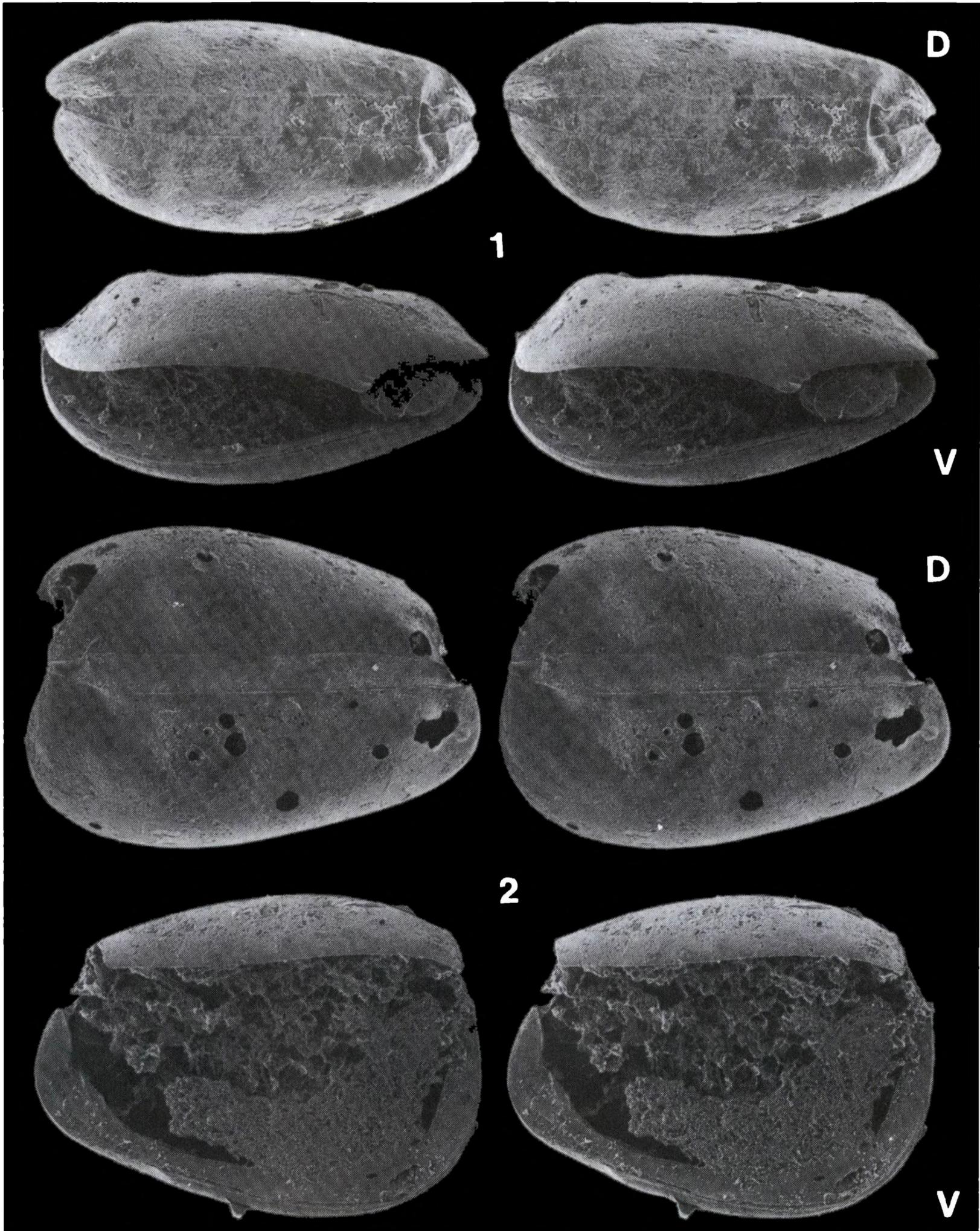


Abb.5. *Bidimorpha bidimorpha* gen. & sp.n. aus dem gleichen Geschiebe wie Abb.3. Paratypen. ■F.1. Leicht klaffendes juveniles Gehäuse (G120-7) in Dorsal- (D) und Ventralansicht (V), L 0,63 mm. ■F.2. Weit klaffendes juveniles Gehäuse (G120-8) in Dorsal- und Ventralansicht, L 0,65 mm. Stereopaare.

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.

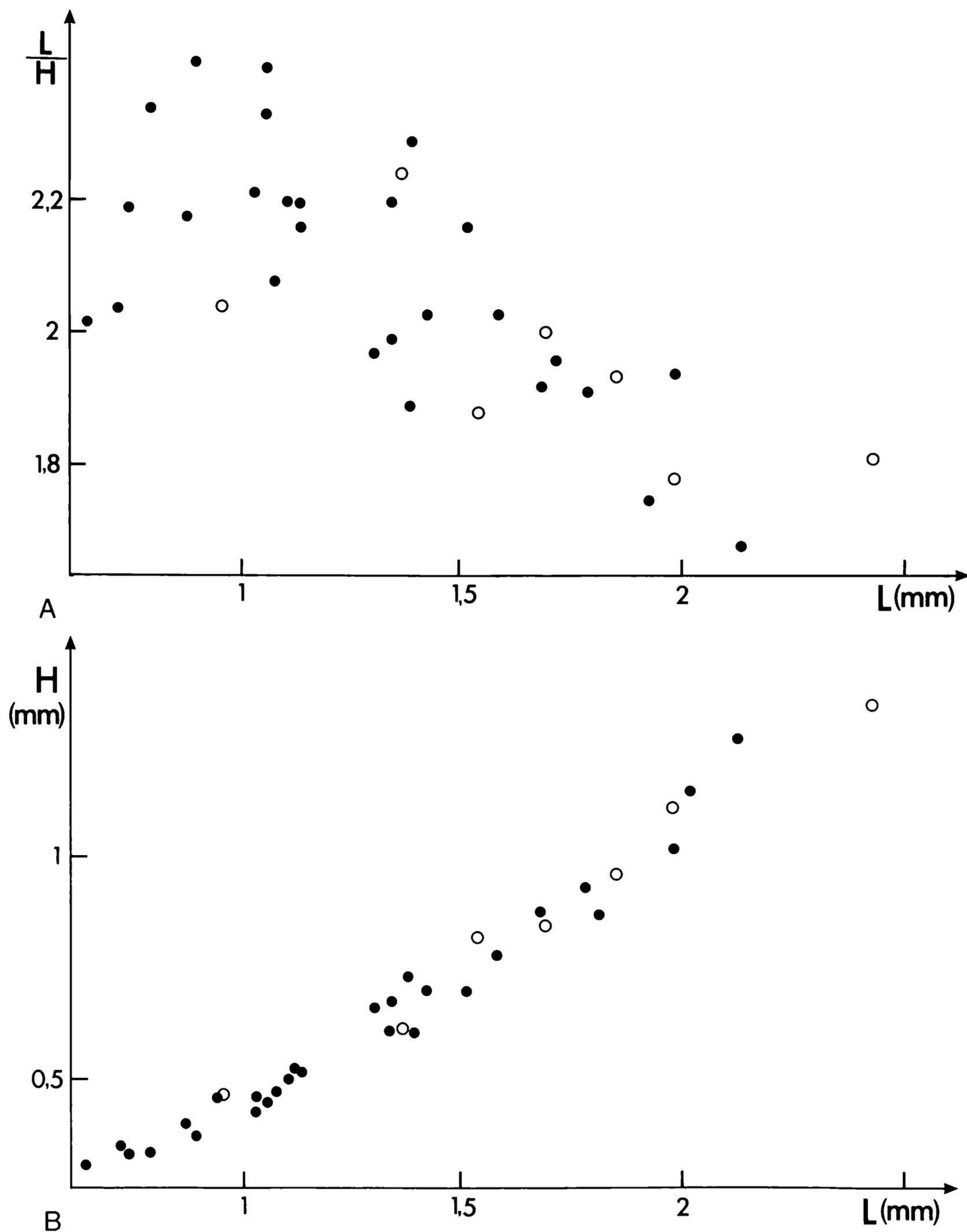


Abb.6: Ontogenie von *Bidimorpha bidimorpha* gen. & sp.n. ■A: Gestalt (L:H); ■B: Wachstum (L-H-Diagramm).

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 N₁ deutlich erkennbar, die beiden anderen subdorsalen Noden, N₂ und N₃, sind kaum angedeutet, und N₄ und N₆ 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. *Uloopsis* (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 Hesslandonia 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.