

Zur Entwicklung der Trachyleberididae (Ostracoda) in der Unterkreide und in der tiefen Oberkreide

Teil II: Phylogenie

Von JOACHIM GRÜNDEL, Berlin

Mit einer Abbildung

1. Bemerkungen zur Abgrenzung der Trachyleberididae und Hemicytheridae

Die Frage, wie die beiden Familien Trachyleberididae und Hemicytheridae gegeneinander abzugrenzen sind, gehört zu den schwierigsten der Taxonomie und Phylogenie der Cytheracea. Eine eingehende Diskussion kann hier nicht erfolgen.

Die Auffassungen über die Bedeutung der Ausbildung der zentralen Narbengruppe bei der Trennung beider Familien gehen weit auseinander. Der extreme Standpunkt HAZELS (1967), der ihnen eine sehr wesentliche Bedeutung zusprach, kann nicht aufrechterhalten werden. Das erkannte bereits POKORNÝ (z. B. 1968), dessen Auffassungen vom Verfasser in dieser Frage weitgehend geteilt werden. Die Aufspaltung einzelner Narben der zentralen Narbengruppe (der Schließmuskelnarben wie auch der frontalen Narbe) ist ein allen Vertretern der Trachyleberididae und Hemicytheridae innewohnender Trend. Sie erfolgte in unterschiedlichem Ausmaß und zu verschiedener Zeit unabhängig voneinander in zahlreichen Entwicklungslinien. Aufspaltung einzelner Narben ist innerhalb beider Familien nicht einmal immer ein Gattungsmerkmal (vgl. die Teilung einzelner Schließmuskelnarben bei *Phacorhabdotus*; PIETRZENIUK 1965). Sie ist die Folge geringfügiger Lageveränderungen einzelner Bündel eines Muskelstrangs (SMITH 1968).

Die Gestaltung der zentralen Narbengruppe kann daher im allgemeinen kein wesentliches Kriterium für die Zuweisung einer Gattung zu der einen oder anderen Familie sein. Es bleibt unbestritten, daß die Narbenaufspaltung innerhalb der Hemicytheridae im Durchschnitt größere Ausmaße annimmt als innerhalb der Trachyleberididae. Um die taxonomische Einstufung einer Gattung zu begründen, müssen aber in jedem Einzelfall noch andere Merkmale berücksichtigt werden. Der Paläontologe ist dabei im wesentlichen auf den Hartteilbau angewiesen. Die nur dem Neontologen zugänglichen viel diskutierten Besonderheiten der Hemicytheridae im Weichkörperbau (vgl. die Zusammenstellungen bei HAZEL 1967 und POKORNÝ 1968) sind ebenfalls für sich allein genommen nicht beweiskräftig. Es fehlt jeder Beleg dafür, daß diese Umbildungen nur in einer Familie erfolgten. Ausgehend von den Erfahrungen im Hartteilbau ist es nicht unwahrscheinlich, daß hier ein allgemeiner phylogenetischer Trend vorliegt, der beide Familien erfaßte. Darauf wies bereits POKORNÝ (1968) hin.

Die Gattungen um *Hemicythere* weisen einen bestimmten Gehäusebau auf (in Gestalt und Skulptur), der sie deutlich von typischen Vertretern der Trachyleberididae unterscheidet. Es sollte einmal versucht werden, auf dieser Grundlage — selbstverständlich unter Berücksichtigung anderer Merkmale — an die Frage der Abgrenzung beider Familien heranzugehen. Es müßten dabei unter strenger Berücksichtigung der zeitlichen Abfolge Schritt für Schritt die morphologischen Umwandlungen der Hartteile in der Zeit verfolgt werden. Dies geht weit über das Ziel der vorliegenden Arbeit hinaus, zumal die Hemicytheridae erst im Tertiär häufig werden.

Es liegen allerdings Anzeichen dafür vor, daß die Hemicytheridae bereits in der oberen Oberkreide, im Cenoman/Turon, einsetzen. DEROO (1966) beschrieb die Gattung *Dumontina*. Sie ähnelt in der Morphologie der Hartteile bereits sehr stark vielen Vertretern der Hemicytherinae im Sinne von HAZEL 1967. Die frontale Narbe ist noch ungeteilt, während die oberste Schließmuskelnarbe in zwei Teilnarben zerfallen ist. Nach Ansicht des Verfassers handelt es sich bei *Dumontina* um einen Vertreter der Hemicytheridae.

BABINOT (1971) stellte zu dieser Gattung seine neue Art *Dumontina grekoffi* aus dem Cenoman. Ebenfalls hierher gehören *Cythereis mdaonerensis* BASSOULLET & DAMOTTE, 1969 (Turon), *Isocythereis grossouvreensis* DONZE, 1972 (Turon) und eventuell auch *Cythereis picofrentensis* GREKOFF & DEROO, 1956 (Cenoman). Diese Arten weichen von der Typusart der Gattung *Dumontina* bei großer allgemeiner Ähnlichkeit etwas ab durch ein vorderes Schloßbohr an den L, zumindest teilweise völlig ungeteilte Schließmuskelnarben und schwächere oder fehlende Reticulation. Sie sind mit *Dumontina* reifelloos eng verwandt und gehören wohl dieser Gattung an oder bilden eine eigene Gattung. Sie werden hier von den Trachyleberididae ausgeschlossen und als derzeit beste bekannte Vertreter der Hemicytheridae betrachtet. Gewisse morphologische Beziehungen zeigen diese Arten zur neuen Gattung *Cornicythereis*. Es kann aber noch nicht gesagt werden, ob hier eine echte phylogenetische Verbindung besteht.

Die Gattung *Oertliella* ist der Hartteilmorphologie nach ein Vertreter der Trachyleberididae. Diese Gattung ist eng verwandt mit *Hermanites* (vgl. POKORNÝ 1968). Dennoch sind es HAZEL (1967) *Oertliella* den Trachyleberididae, *Hermanites* den Hemicytheridae Unterfamilie *Thaerocytherinae*) zu. POKORNÝ'S Auffassung, daß es unlogisch ist, beide Gattungen verschiedenen supragenerischen taxonomischen Kategorien zuzuweisen, ist sicher korrekt. Andererseits bedarf es wohl noch der Klärung, ob *Thaerocythereis* einerseits und *Oertliella/Hermanites* andererseits so eng miteinander verwandt sind, daß sie der gleichen Unterfamilie bzw. dem gleichen Tribus zugewiesen werden müssen. In dieser Arbeit werden *Oertliella* und *Hermanites* als Vertreter der Trachyleberididae aufgefaßt, was möglicherweise für *Thaerocythereis* nicht zutrifft. Bis zur Klärung dieser Frage werden die *Thaerocytherinae* im Sinne HAZEL'S als Tribus der Trachyleberididae betrachtet.

2. Zur Entwicklung der Trachyleberididae vom Valendis bis zum Turon

2.1. Tribus Trachyleberidini

Die Geschichte der Trachyleberididae in der tiefsten Kreide ist noch unklar. Von *Cythereis matura* OERTLI 1966, (Valendis) sind die feinere Morphologie und der Innenaufbau zu wenig bekannt, um ihre taxonomische Stellung beurteilen zu können. Nach Ausschluß von *Quasihermanites* und „*Cythereis*“ *prisca* (vgl. den taxonomischen Teil) aus den Trachyleberididae sind dem Verfasser aus den Jura/Kreide-Grenzsichten und aus dem Valendis keine Arten bekannt, die sicher den Trachyleberididae zuzuweisen wären (kenntnislücke?).

Nach derzeitiger Kenntnis beginnen die Trachyleberidini im basalen Hauterive mit charakteristischen Arten der Gattung *Rehacythereis*: *R. senckenbergi*, *R. bernardi*, *R. imodosa*. Schon zu diesem Zeitpunkt existieren relativ schlanke und keilförmige neben recht gedrungenen und nahezu rechteckigen Arten. Beide Formgruppen sind während der ganzen Lebenszeit der Gattung vertreten und durch Übergänge miteinander verbunden. Über die Herkunft von *Rehacythereis* kann derzeit nichts gesagt werden, der Anschluß an jurassische Gattungen der Trachyleberididae ist unklar. Es müssen neue Gattungen aus dem Malm und dem Valendis abgewartet werden.

Rehacythereis ist sehr artenreich, die Arten variieren nach Form und Skulptur in weiten Grenzen. Möglicherweise ist *Rehacythereis* eine Sammelgattung, die später weiter aufgeteilt werden kann. Nach der Artenzahl, die vom Hauterive an ständig ansteigt und der Individuenzahl ist *Rehacythereis* mit Abstand die bedeutendste Gattung der Trachyleberidini in der Unterkreide. Sie verdrängt aus den Faunen zunehmend die „*Cythereis*-ähnlichen“ Cytherettidae (Mandocytherini).

Rehacythereis ist auch in phylogenetischer Hinsicht sehr bedeutungsvoll. Auf sie können mit einiger Wahrscheinlichkeit verschiedene jüngere Gattungen zurückgeführt werden. Im Umriß etwa rechteckige Arten wie *R. senckenbergi* werden bereits *Cythereis* in dem neu festgelegten engeren Sinne sehr ähnlich. Sie unterscheiden sich von dieser besonders durch die durchgehende Dorsalrippe, den glatten Schließmuskelhöcker und die durchgehende Ventralrippe. Anscheinend erstmals im Alb treten Arten auf, deren Längsrippen ganz oder teilweise in Dornen aufgelöst sind (z. B. *R. folkestonensis*, *R. corrigenda*, *R. aaramtensis aaramtensis*). Gelegentlich treten Skulpturen (Rippen, Tuberkel) auf dem Schließmuskelhöcker hinzu (z. B. *R. reticulata*). Bei manchen dieser Formen kann die Zuweisung zu *Rehacythereis* oder *Cythereis* nur recht willkürlich erfolgen (z. B. *R. reticulata*, *R. corrigenda*). Sie zeigen einen fließenden Übergang zwischen beiden Gattungen im Alb an. Im Alb erscheinen die ersten sicheren *Cythereis*-Arten (*C. thoerenensis*, *C. hirsuta*, *C. lerata*).

Cythereis ist der direkte Abkömmling von *Rehacythereis* und entwickelte sich im Alb aus dieser. Die wichtigsten dabei ablaufenden phylogenetischen Vorgänge sind die Auflösung der Längsrippen in einzelne Dornen bei charakteristischer Zweiteilung der Dorsalrippe in einen kleinen vorderen und einen größeren hinteren Teil, Ausbildung von Tuberkeln auf dem Schließmuskelhöcker, zunehmende Tuberkulierung der Lateralflächen. *Cythereis* ist in der Oberkreide — neben der fortlebenden *Rehacythereis* — eine auffallende und artenreiche Gattung. Aus *Cythereis* entwickelte sich gegen Ende der Kreide die noch heute lebende Gattung *Trachyleberis* durch Verlust der Kerbung der Schloßzähne. Gegenüber *Cythereis* wird bei *Trachyleberis* die Reticulation weitgehend unterdrückt und die Tuberkulation verstärkt. Diese ist das vorherrschende Skulpturelement, deutliche Längsrippen sind nicht mehr ausgebildet.

Innerhalb der Gattung *Cythereis* lassen sich zwei Artengruppen unterscheiden. Bei der einen (mit *C. ornatissima*) ist der hintere Teil der Dorsalrippe zu einem großen, gewöhnlich bedornen Höcker reduziert. Die andere Artengruppe (mit *C. longaeva*) hat ein längeres hinteres Teilstück der Dorsalrippe, das meist in mehrere kleinere Höcker unterteilt ist. Da beide Artengruppen nahezu während der ganzen Lebenszeit der Gattung nebeneinander auftreten, bringt eine taxonomische Fixierung dieses Unterschieds (etwa Untergattungen) keine Vorteile.

Die Gattung *Veeniacythereis* weicht von *Rehacythereis* durch den *Veenia*-ähnlichen Seitenumriß, den schwach entwickelten bis fehlenden Schließmuskelhöcker und die stark und gleichmäßig konvex gewölbten Klappen ab. Möglicherweise entstanden Arten dieses Habitus mehrfach iterativ aus dem *Rehacythereis*-Stamm, dann wäre die Gattung keine natürliche Einheit. Dies läßt sich derzeit jedoch weder belegen noch widerlegen. Interessant ist aber, daß die älteste Art der Gattung (*V. blanda* aus dem Barrême bis Apt) morphologisch eine Zwischenstellung zwischen *Rehacythereis* und *Veeniacythereis* einnimmt. Der Dorsalumriß entspricht dem von *Veeniacythereis* (stark und gleichmäßig konvex), der Seitenumriß ist noch wie bei *Rehacythereis* ausgebildet. Dies weist darauf hin, daß sich auch *Veeniacythereis* aus *Rehacythereis* entwickelte.

Ebenfalls auf *Rehacythereis* läßt sich *Curfsina* zurückführen. Im Turon treten Arten von *Rehacythereis* auf (z. B. *R. kamajkensis*), die im Umriß, in der Form des HE und in der generellen Skulpturenentwicklung (z. B. deutliche Verbindung von Mittel- und Dorsalrippe) stark an *Curfsina* erinnern, aber noch ein kräftiges vorderes Schloßbohr an den I. ausbilden. Andererseits gibt es etwa gleichzeitig *Curfsina*-Arten (z. B. *C. kafkai* ssp.),

die durch die Komma-förmige Rippe zwischen Dorsal- und Mittelrippe *Curfsina* zuzuweisen sind, aber noch ein erkennbares vorderes Schloßbohr aufweisen. Bei anderen Arten (z. B. „*Cythereis*“ *chrastinensis*, „*Cythereis*“ *kodymi*) ist die Gattungszuordnung unsicher. Diese Verhältnisse belegen, daß sich wohl im Verlauf des Cenomans *Curfsina* von *Rehacythereis* abtrennte, die endgültige Konsolidierung der neuen Gattung erfolgte im Turon.

Innerhalb der Gattung *Curfsina* ist bemerkenswert, daß alle frühen Arten (aus dem Cenoman-Turon) eine vom Schließmuskelhöcker deutlich getrennte Mittelrippe entwickeln. Bei mehreren Arten aus der höheren Oberkreide (einschließlich der Typusart) sind dagegen beide miteinander verbunden. Darin äußert sich wohl ein phylogenetischer Trend. In der Reihe *Rehacythereis*—*Curfsina* erfolgt außerdem eine starke Reduktion des vorderen Schloßrohrs der L.

Die Mehrzahl der Arten von *Rehacythereis* hat deutlich konvexe Schalen (Dorsalansicht). Einige Arten flachen aber stark ab, so daß sie in der Dorsalansicht sehr schlank erscheinen (z. B. *R. zoumoffi*, *R. praetexta*, *R. cereensis*). Bei anderen Arten (z. B. *R. btearensis*, *R. zoumoffi*) tritt die Reticulation auf den Seitenflächen zurück, es wird eine feingrubige Skulptur ausgebildet. Weitgehende Reduktion der Mittelrippe ist innerhalb von *Rehacythereis* häufig. Diese Merkmale (starke Schalenabflachung, Grubenskuulptur, weitgehende Rückbildung der Mittelrippe) sind für die Gattung *Planileberis* charakteristisch. Es ist daher wahrscheinlich, daß sich auch diese Gattung im höheren Cenoman aus *Rehacythereis* entwickelt hat. Solange die genannten Merkmale einzeln auftreten, sind die Arten *Rehacythereis* zuzurechnen. Treten sie aber zu einer charakteristischen Kombination in der gleichen Art zusammen, liegt ein Vertreter der Gattung *Planileberis* vor.

Die taxonomische Stellung der Gattung *Idiocythere* ist unklar. Die mit Vorbehalt erfolgte Zuweisung zu den Trachyleberidini ist durchaus provisorisch. Es bestehen sogar Zweifel, ob die Gattung überhaupt den Trachyleberididae angehört und nicht besser den Cytherettidae (Tribus Mandocytherini) zuzuweisen ist. Die Augenlosigkeit ist zumindest ungewöhnlich für die Trachyleberididae, aber weit verbreitet innerhalb der Cytherettidae. Insbesondere *I. (Herrigocythere)* zeigt in der Gehäusemorphologie starke Anklänge an *Mandocythere*. Die kräftige Entwicklung des vorderen Stragulum und die von der Vorderrandrippe getrennte Ventralrippe sind gleichfalls Merkmale der Mandocytherini (beide fehlen allerdings auch nicht bei sicheren Vertretern der Trachyleberididae).

Innerhalb von *Idiocythere* ist die auffälligste Entwicklung der Abbau des vorderen Schloßbohrs an den L. Dieses ist in der tieferen Oberkreide sehr kräftig. Die anscheinend jüngste bekannte Art von *I. (Herrigocythere)*, *I. (H.) triebeli*, hat dagegen bereits ein schwächeres Schloßbohr, es fehlt bei der tertiären *I. (Idiocythere)*. Die bei *I. (Idiocythere)* auftretende flügelartige Verbreiterung der Ventralrippe ist innerhalb von *I. (Herrigocythere)* nur bei der jungen *I. (H.) triebeli* bekannt. Möglicherweise wird der Schließmuskelhöcker allmählich abgeschwächt.

2.2. Tribus Thaerocytherini

Oertliella wird, wie erörtert, auf Grund der großen Ähnlichkeit im Hartteilbau mit *Hermanites* den Thaerocytherini zugewiesen. Sie ist die einzigste Gattung des Tribus im betrachteten Zeitraum. *Thaerocythere* selbst weicht morphologisch stärker ab. Doch liegt die Erörterung der Frage, ob *Thaerocythere* einerseits und *Oertliella*/*Hermanites* andererseits der gleichen supragenerischen taxonomischen Kategorie angehören, außerhalb des Rahmens dieser Arbeit.

Oertliella (= *Limburgina* DEROO, 1966) setzt im höheren Cenoman ein. Im Gegensatz zur ähnlichen *Rehacythereis* sind die Vorderrand- und die Dorsalrippe schwächer entwickelt, die Mittelrippe fehlt oft ganz, die Ventralrippe ist dagegen sehr kräftig und

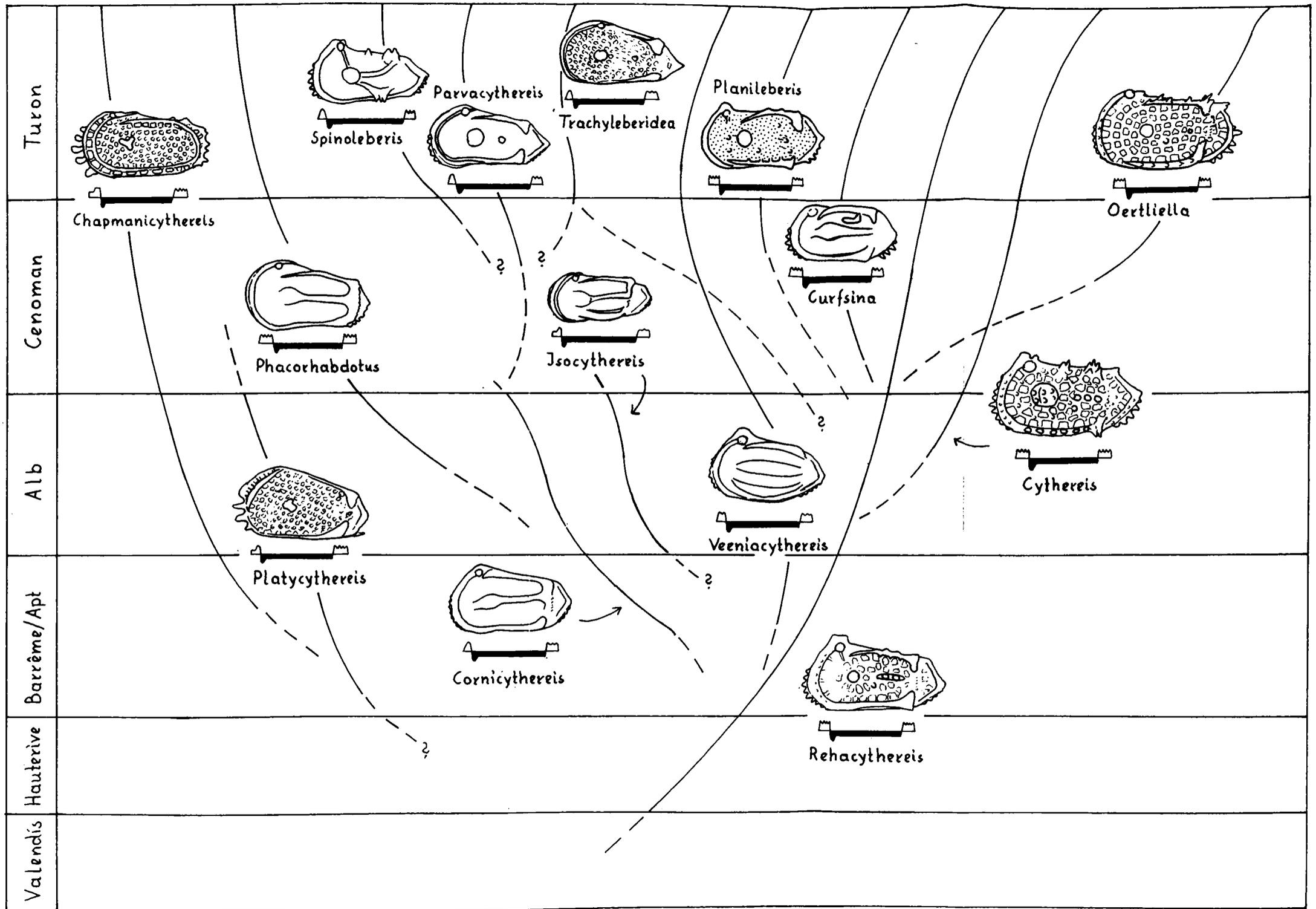


Abb. Die Entwicklung der Trachyleberidinae im Zeitraum Valendis bis Turon

Eingetragen sind die Lebensdauer der Gattungen und ihre vermuteten Abstammungsverhältnisse, schematische Zeichnungen der Gattungen und Schemata der Schösser. Es sind nur die Schösser der rechten Klappen eingetragen, die Vorderenden zeigen nach links (Schloßansichten von der Ventralseite). Gruben bzw. Furchen sind schwarz, Zähne bzw. Leisten sind weiß angelegt. Die Zackung deutet die Ausbildung einer Kerbung bzw. Crenulierung an. Nur mit Vorbehalt den Trachyleberidinae zugeordnete Gattungen wurden nicht berücksichtigt. Die Darstellung der Reticulation wurde unterlassen, wenn die Gattung auch glatte Arten enthält. Die Zeichnungen wurden ohne einheitlichen Maßstab angefertigt.

nach hinten flügelartig verbreitert (große, dreieckige Basalfläche). Beherrschendes Skulpturelement ist die kräftige Reticulation. Das vordere Schloßbohr ist schwach entwickelt. Zumindest bei einigen Arten aus der höheren Oberkreide ist die 2. Schließmuskelnarbe von oben zweigeteilt, bei anderen Arten sind alle Narben ungeteilt. Die frontale Narbe kann ebenso in mehrere Teilnarben zerfallen. Eine andere Entwicklung führte möglicherweise durch Verstärkung der Ventralrippe und weitgehende Reduktion der anderen Längsrippen zum Formenkreis um *Kingmaina*. Diese Gruppe setzt jedoch erst nach dem Turon ein.

Die ersten Arten von *Oertliella* sind der Gattung *Rehacythereis* in der ganzen Hartteilmorphologie sehr ähnlich. Dies und das zeitliche Auftreten machen es wahrscheinlich, daß auch *Oertliella* aus *Rehacythereis* hervorging. *Oertliella* allein wäre schwerlich supragenerisch von den Trachyleberidini abzutrennen. Offensichtlich ist sie aber ein Bindeglied zwischen *Rehacythereis* und morphologisch stärker abweichenden Formen. Sie wird daher als basale Gattung des Tribus Thaeocytherini (mit der oben genannten Einschränkung) betrachtet und diesem zugewiesen.

2.3. Tribus Parvacythereini Gründel, 1973 (Synonym der Spinoleberidini POKORNÝ, 1968)

Die gegenseitigen Beziehungen der in diesem Tribus vereinten Gattungen sind bislang in vieler Hinsicht unklar. Älteste, nur mit Vorbehalt hier einzuordnende Gattung ist *Cornicythereis*. Sie weist in manchen Punkten noch auf *Rehacythereis*, obgleich direkte Übergänge zu dieser nicht nachgewiesen werden konnten. Der ganzen Hartteilmorphologie nach schließt sie sich aber doch eng an *Rehacythereis* an, von der sie vor allem durch die schwächer gekerbten Schloßzähne und die schwächere Entwicklung von Schloßbohr und Augenhöcker abweicht. Diese unterscheidenden Merkmale, zu denen ferner geringere Größe und schwächere Klappenwölbung kommen, nähern *Cornicythereis* den typischen Vertretern der Parvacythereini.

Es wurde bereits darauf hingewiesen (GRÜNDEL 1973), daß die Arten von *Cornicythereis* nach der Gestalt, der abgeschwächten Ausbildung von Augenhöckern und eines Schloßbohrs an den L, der Skulptur der Lateralf Flächen und der schwachen Kerbung der Schloßelemente sich morphologisch stark den frühesten Vertretern der Phacorhabdotini (z. B. *Ph. bonnemai*) nähern. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, daß die Phacorhabdotini auf die Gattung *Cornicythereis* zurückzuführen sind.

Andererseits zeigen die von KAYE (1963) gegebenen Abbildungen von *C. lamplughii* (= *C. gatyensis*) eine überraschende Ähnlichkeit mit vielen Arten von *Parvacythereis*. Diese beruht auf der relativ schlanken Gestalt der abgebildeten Exemplare, ihrem niedrigeren HE und der deutlich nach oben konvexen Ventralrippe. Das legt die Vermutung nahe, daß die recht charakteristische Gattung *Parvacythereis* sich aus *Cornicythereis* entwickelt hat.

Recht isoliert steht derzeit die Gattung *Isocythereis*. Sichere Verknüpfungspunkte mit vorausgehenden Gattungen lassen sich bisher nicht angeben. Möglicherweise bestehen phylogenetische Verbindungen zur jüngeren *Parvacythereis* (und zu *Spinoleberis*?). So hat *P.?* *fouxensis* zwar die allgemeine Gestalt und die mit der Vorderrandrippe verbundene Ventralrippe von *Parvacythereis*, in der Klappenwölbung schließt sich die Art indes eng an *Isocythereis* an. Auch die starke Reticulation weist mehr auf die letztere Gattung. Vielleicht zeigt *P.?* *fouxensis* einen Übergang zwischen beiden Gattungen an. Damit würde ihr stratigraphisches Auftreten (Cenoman) gut übereinstimmen, sie ist die älteste Art der Gattung.

Ebensowenig läßt sich *Trachyleberidea* bisher sicher auf eine bekannte Gattung zurückführen. Allgemeine Ähnlichkeiten bestehen mit *Parvacythereis*. Es gibt allerdings Arten von *Rehacythereis* (z. B. *R. cereensis*, *R. praetexta*), die im Seitenumriß (niedriges

nd stark dreieckig zugespitztes Hinterende) und in der geringen Klappenwölbung merkwürdige Ähnlichkeiten zu *Trachyleberidea* aufweisen. Eine Abstammung der letzteren Gattung von dieser oder ähnlichen Formen der Gattung *Rehacythereis* ist zumindest nicht auszuschließen.

Sichere Entwicklungstrends innerhalb der Parvacycythereini sind derzeit kaum faßbar. Gemeinsame Merkmale sind unter anderem Kleinwüchsigkeit, schwach entwickeltes Schloßbohr an den L, sehr geringe Klappenwölbung, schwache Kerbung der Schloßzähne. *Scultocythereis* als jüngste Gattung hat gegenüber älteren Formen eine breitere verkalte Innenlamelle (Ausnahme: *Isocythereis*) und gespaltene Randkanäle.

2.4. Tribus Platycythereini

Innerhalb der unterkretazischen Trachyleberididae nehmen die Platycythereini eine recht isolierte Stellung ein. Sollte sich *Platycythereis? baillyensis* als älteste Art der Platycythereini bestätigen, dann weicht dieser frühe Vertreter durch fehlende Rippen- und Schloßbohr, fehlende Randdornen, starke Reticulation (Haupt- und Schloßbohr), fehlenden Schließmuskelhöcker und geringe Kerbung der Schloßbohr-Elemente sehr deutlich von den gleichzeitig lebenden anderen Trachyleberididae ab. Die isolierte Stellung bleibt auch erhalten, wenn *Pavloviella* sich als Gattung des Tribus bestätigen würde. Diese Gattung unterscheidet sich stark von *P. ? baillyensis*, hat aber ein stärker gekerbttes Schloß und der Vorderrand wird in der Seitenansicht durch eine breite Lamelle überragt.

Innerhalb der unterkretazischen bis turonen Platycythereini sind von diesem Ausgangspunkt folgende Entwicklungstrends erkennbar: Herausbildung von groben, rippenartigen Randdornen; allmähliche Entwicklung schmaler und hoher, lamellenartiger Randrippen; Herausbildung eines eigenartigen Skulpturaufsatzes im Bereich des Schließmuskelansatzes; Entwicklung deutlicher Augenhöcker; Abflachung der Klappen und Entwicklung gerader sowie paralleler Begrenzungslinien der Gehäuse (Dorsalansicht).

Eine ganz ähnliche Merkmalskombination hat die aus der höheren Oberkreide beschriebene *Paraplatycosta*, die eventuell dem Tribus zuzuordnen ist. Die Rippen (besonders stark sind die Rippen an den Endrändern entwickelt) sind allerdings nicht lamellenartig, im Bereich des Schließmuskelansatzes soll eine Anschwellung ausgebildet sein. Alle Gattungen des Tribus haben eine verhältnismäßig schmale verkalte Innenlamelle.

Die Arten der Platycythereini sind ein recht charakteristischer Faunenbestandteil des untersuchten Zeitraum. Engere Beziehungen zu anderen gleichaltrigen Formen der Trachyleberididae lassen sich derzeit nicht feststellen.

3. Überblick über die Entfaltung der Trachyleberididae im Zeitraum Valendis bis Turon

Es ist noch unklar, wie die kretazischen Vertreter der Trachyleberididae mit den turonischen Formen dieser Familie zusammenhängen. Nach einer Lücke im obersten Turon und in der tiefsten Kreide werden die Trachyleberidinae mit der Gattung *Rehacythereis* im basalen Hauterive sicher greifbar. Diese Gattung ist die wichtigste der Unterfamilie in der Unterkreide sowohl nach der Häufigkeit als auch in phylogenetischer Hinsicht. Nach dem zögernden Einsetzen der Unterfamilie im (Valendis?) Hauterive erfolgt eine rasche Entfaltung auf der Arten- und auf der Gattungsebene. Bereits im Turon und im Alb stellen die Trachyleberidinae einen beträchtlichen Teil der Faunen aus dem küstennahen Bewegtwasserbereich. Die Anzahl der Gattungen wächst von Stufe zu Stufe. Dieser Prozeß ist am Ende des Turons keineswegs abgeschlossen. In stürmischer weiterer Entfaltung bringen die Trachyleberidinae in der höheren Oberkreide und im oberen Tertiär noch eine Fülle neuer Gattungen hervor. Die Virenzphase dauert bis in

die Gegenwart an. Doch wird im Laufe des Tertiärs die Entfaltung der Trachyleberididae überflügelt durch die Entwicklung der Hemicytheridae, eine auf die Trachyleberididae zurückgehende Familie.

In phylogenetischer Hinsicht nimmt *Rehacythereis* in der Unterkreide eine zentrale Stellung ein. Diese artenreiche und langlebige Gattung ist in ihrem Erscheinungsbild sehr variabel. Gleitende morphologische Übergänge bzw. morphologische Ähnlichkeiten machen es wahrscheinlich, daß alle bis zum Ende des Turons sich ausbildenden Gattungen der Trachyleberidini direkt auf *Rehacythereis* zurückzuführen sind: *Cythereis*, *Veenacythereis*, *Curfsina*, *Planileberis*. Die weitere Entwicklung innerhalb des Tribus erfolgt wohl in mehreren Entwicklungslinien. Am sichersten faßbar ist derzeit die Linie *Rehacythereis*—*Cythereis*—*Trachyleberis* (in jüngeren Schichten treten noch mehrere andere Gattungen aus der *Trachyleberis*-Verwandtschaft auf, die wohl dieser Linie angehören). Inwieweit *Curfsina* und *Planileberis* Nachfolgegattungen haben, kann im Rahmen dieser Arbeit nicht untersucht werden.

Aber auch Linien höheren taxonomischen Rangs gehen von *Rehacythereis* aus. So muß, wie oben erörtert, *Oertliella* als Basisgattung der Gattungsgruppe um *Hermanites* angesehen werden (Tribus Thaerocytherini), sie selbst geht wohl aus *Rehacythereis* hervor. Es liegen Hinweise dafür vor, daß von *Rehacythereis* oder (was wahrscheinlicher ist) von der auf *Rehacythereis* zurückzuführenden *Cornicythereis* die beiden Tribus Phacorhabdotini und Parvacythereini ausgehen. Es ist darüber hinaus wahrscheinlich, daß über *Dumontina* und den Vorläufern dieser Gattung im Cenoman/Turon die Hemicytheridae viel weiter als bisher bekannt in die Vergangenheit zurückreichen und aus dem Umkreis von *Rehacythereis* hervorgegangen sind.

Anscheinend unabhängig vom *Rehacythereis*-Stamm sind in der Unterkreide nur zwei Linien der Trachyleberididae. Eine von diesen sind die Exophthalmocytherinae, die seit dem Lias bekannt sind und bis in das Turon reichen. Mit ihrer kretazischen Gattung *Parexophthalmocythere* werden sie den Trachyleberidini bemerkenswert ähnlich, doch ist eine andere phylogenetische Herleitung dieser Gattung wahrscheinlich (GRÜNDEL im Druck). Auch die frühen Vertreter der Platycythereini zeigen keine Beziehungen zu gleichaltrigen Arten von *Rehacythereis* oder *Cornicythereis*. Für diesen Tribus ist eine andere (noch unbekannt) Wurzelgruppe anzunehmen.

Die Entfaltung der Trachyleberidinae in der Unterkreide und im Cenoman/Turon beruht vorwiegend auf Abwandlungen der äußeren Hartteile (Gestalt, Skulptur). Der Innenbau unterliegt in diesem Zeitraum relativ geringen Abwandlungen. So schwanken die Breite der verkalkten Innenlamelle, die Anzahl, Form und Anordnung der Randkanäle in relativ geringen Grenzen, Vestibula fehlen. Das Schloß ist durchweg amphidont. Der vordere Schloßzahn der R ist innerhalb der Trachyleberidini und Thaerocytherini deutlich gekerbt, schwach oder gar nicht in den Tribus Parvacythereini und Platycythereini. Die frontalen und die Schließmuskelnarben sind noch weitgehend ungespalten, erst in der basalen Oberkreide beginnt sich die Tendenz zur Aufspaltung allmählich durchzusetzen (für viele Arten fehlen noch entsprechende Angaben). Wie in anderen sich schnell entwickelnden Gruppen setzt innerhalb der Trachyleberidinae mit steigender Arten- und Gattungszahl sehr frühzeitig die Aufspaltung in taxonomische Kategorien der Familiengruppe ein (basale Aufspaltung).

4. Bemerkungen zum Verhältnis der Cytherettidae zu den Trachyleberididae in der Unterkreide

Die Cytherettidae, insbesondere die Pleurocytherinae, durchschreiten im Malm— tiefere Unterkreide einen Höhepunkt ihrer Entwicklung (GRÜNDEL im Druck). Mit den Vertretern der Mandocytherini und Hechticytherini bringen sie in dieser Zeit eine Vielzahl

von Arten und Gattungen hervor. Besonders die Mandocytherini sind in ihrer Hartteilmorphologie auffallend „*Cythereis*“-ähnlich. Durch diese Ähnlichkeit wird in der Unterkreide die Abgrenzung der Cytherettidae gegen die Trachyleberididae schwierig.

Es fällt sehr auf, daß die „*Cythereis*“-gestaltigen Mandocytherini gerade in dem Zeitraum häufig und weit verbreitet sind, in dem die Trachyleberididae stark zurücktreten und selten sind. Parallel zum Aufblühen der Trachyleberidini in der höheren Unterkreide und in der Oberkreide erfolgt eine Abnahme der Formenmannigfaltigkeit der Mandocytherini. Die Grenze Unter-/Oberkreide wird nur von wenigen Vertretern der Mandocytherini überschritten, der Tribus ist in der Oberkreide nur noch spärlich vertreten und erlischt im Tertiär ganz.

Es besteht der Eindruck, daß die Mandocytherini und die Trachyleberidini in der Unterkreide miteinander konkurrieren. Die Trachyleberidini erweisen sich schließlich als überlegen. Diese Konkurrenz hat wahrscheinlich ökologische Gründe. Die „*Cythereis*“-gestaltigen Mandocytherini bewohnten die gleichen Lebensbereiche wie die Trachyleberidini. Unter der Wirkung der gleichen Umweltfaktoren kam es in beiden Tribus zur Herausbildung sehr ähnlicher Gehäusemerkmale. Die *Cythereis*-Gestalt entsprach offensichtlich am besten den gegebenen Verhältnissen. Die Möglichkeit zur unabhängigen Herausbildung sehr ähnlich gestalteter Hartteile war durch das in beiden Familien — die ja zweifellos sehr nahe miteinander verwandt sind — von der gemeinsamen Ursprungsgruppe her weitgehend identische Erbgut gegeben. Aus noch nicht bekannten Ursachen erwies sich aber die Konstruktion der Trachyleberidini vorteilhafter als die der Mandocytherini, was schließlich zur Ausmerzung der letzteren Gruppe führte.

Für diese ökologische Deutung spricht, daß das Aufblühen der Trachyleberidinae nur zum Niedergang der Pleurocytherinae führte. Die Cytherettinae als zweiter großer Entwicklungsast der Cytherettidae erlebte im Gegenteil erst in der Oberkreide und im Tertiär seinen Entwicklungshöhepunkt — parallel zu den Trachyleberidinae. Die Formgestaltung der Cytherettinae weicht deutlich von der der Trachyleberidinae ab. Das deutet darauf hin, daß beide Gruppen unterschiedliche ökologische Nischen besetzen und daher nicht in direkter Konkurrenz stehen.

Ein ähnlicher Vorgang wie die Verdrängung der Mandocytherini durch die Trachyleberidinae wiederholte sich im Tertiär. Seit dem Tertiär stehen die aufblühenden Hemicytheridae in Konkurrenz mit den Trachyleberididae und sind diesen offenbar im küstennahen Bewegtwasser überlegen. Eine solche Schlußfolgerung muß man jedenfalls aus den heutigen Häufigkeitsverhältnissen ziehen. Zu dieser Deutung paßt auch, daß seit dem Kreide/Tertiär-Grenzbereich Vertreter der Trachyleberididae in tieferes Wasser abwanderten. Bereiche mit größerer Wassertiefe sind seit jeher Rückzugsgebiete für konkurrenzunterlegene Formen aus dem Flachwasser.

Zusammenfassung

Die Trachyleberidinae lassen sich in der Unterkreide sicher erst seit dem basalen Hauterive nachweisen. In der höheren Unterkreide setzt eine rasche Aufspaltung in verschiedene Entwicklungslinien ein, die sich unvermindert bis in die höhere Oberkreide fortsetzt. Zahlreiche Arten werden herausgebildet und es entstehen mehrere Gattungen. Im taxonomischen Teil werden sechs neue Gattungen beschrieben sowie einige bereits bekannte Gattungen neu definiert. Die Tribus Parvacyptherini und Platycyptherini werden eingeführt.

Phylogenetisch erweist sich die Gattung *Rehacythereis* in der Unterkreide als sehr bedeutungsvoll. Auf sie gehen mit einiger Wahrscheinlichkeit mehrere jüngere Gattungen zurück. So läßt sich die Herausbildung der enger gefaßten Gattung *Cythereis* im Alb aus *Rehacythereis* schrittweise verfolgen. Auf den Formenkreis um *Rehacythereis* lassen sich ferner die Basisgattungen der Tribus Phacorhabdolini und Theocytherini zurückführen, möglicherweise auch die Familie Hemicytheridae, deren

erste Vertreter wohl im Cenoman/Turon einsetzen. Anscheinend unabhängig von den Trachyleberidid verläuft die Entwicklung der Platycythereini, beide Tribus nähern sich in der tieferen Unterkreid nicht.

Резюме

Достоверные находки представителей Trachyleberidinae в нижнемеловых отложениях известны только начиная с основания готерива. В верхах нижнего мела намечается образование различных филогенетических ветвей развития, продолжающееся до верхов верхней мела. Появляются многочисленные виды и несколько новых родов. В таксономическом разделе описываются шесть новых родов, и даются также новые диагнозы некоторых уже известных родов. Устанавливаются новые трибы Parvacythereini и Platycythereini.

Большое филогенетическое значение в нижнемеловое время придается роду *Rehacythereis*. От него произошли, вероятно, некоторые более молодые роды. Таким образом, в альбском время прослеживается постепенное обособление рода *Cythereis* s. str. от *Rehacythereis*. От формовой группы *Rehacythereis* произошли также основные роды триб Phacorhabdoti и Thaerocytherini и, возможно, семейство Hemicytheridae, первые представители которых встречаются в сеномане/туроне. Очевидно, независимо от Trachyleberidini происходит развитие Platycythereini. Обе трибы не сходятся в низах нижнего мела.

Summary

In the Lower Cretaceous it was not till the basal Hauterivian that Trachyleberidinae can reliably be demonstrated. In the upper Lower Cretaceous they rapidly split up into various lines of development which continues without diminution as far as into the upper Upper Cretaceous. Numerous species are formed and several genera originate. In the taxonomical part six new genera are described, three are newly defined some genera which are already known. The tribes Parvacythereini and Platycythereini are introduced.

Phylogenetically, the genus *Rehacythereis* proves to be very significant in the Lower Cretaceous from which are descended with some probability several younger genera. Thus the development from *Rehacythereis* of the genus *Cythereis* framed more closely can be followed by steps in the Albian. The basis genera of the tribes Phacorhabdotini and Thaerocytherini, too, can be traced back to the circle of forms around *Rehacythereis*, as can possibly the family Hemicytheridae whose early representatives may begin in the Cenomanian/Turonian. It appears as if the development of the Platycythereini be independent of the Trachyleberidini, both tribes do not come nearer during the low Lower Cretaceous.

Literatur

- BABINOT, J. F.: Nouvelles espèces d'Ostracodes du Cénomaniens supérieur de l'auréole septentrionale du Bassin du Beausset (Bouches-du-Rhône-Var) (2^e partie). — Rev. Micropaléont., Paris 12 (1971), S. 237—248, (franz.).
- BASSOULLET, J. P.; DAMOTTE, R.: Quelques Ostracodes nouveaux du Cénomano-Turonien de l'Atlas Saharien Occidental (Algérie). — Rev. Micropaléont., Paris 12 (1969), S. 130—141, (franz.).
- BISCHOFF, G.: Ostracoden-Studien im Libanon, 1: Die Gattung *Cythereis* in der Unterkreide. Senck. leth., Frankfurt (Main) 44 (1963), S. 1—77.
- DAMOTTE, R.: Quelques Ostracodes du Turonien inférieur de la Touraine. — Rev. Micropaléont. Paris 5 (1962), S. 191—204, (franz.).
- Contribution à l'étude des Ostracodes marins dans le Crétacé du Bassin de Paris. — Soc. Géol. France, Mém., N. S., Paris 118 (1971), 150 S., (franz.).
- Quelques Ostracodes du Cénomaniens de Dordogne et de Touraine. — Rev. Micropaléont., Paris 12 (1971), S. 3—19, (franz.).
- DAMOTTE, R.; GROSDIDIER, E.: Quelques Ostracodes du Crétacé de la Clampagne Humide. I. Albie Cénomaniens. — Rev. Micropaléont., Paris 6 (1963), S. 51—66, (1963 a) (franz.).

- JAMOTTE, R.; GROSODIDIER, E.: Quelques Ostracodes du Crétacé inférieur de la Champagne Humide. II. Aptien. — Rev. Micropaléont., Paris 6 (1963), S. 153—168, (1963b), (franz.).
- JEROO, G.: Etudes critiques au sujet des Ostracodes marins du Crétacé inférieur et moyen de la Champagne Humide et du Bas-Bouloonnais. — Rev. Inst. Franç. du Pétrole, Paris 11 (1956), S. 1499—1535, (franz.).
- Cytheracea (Ostracodes) du Maastrichtien de Maastricht (Pays-Bas) et des régions voisines, résultats stratigraphiques et paléontologiques de leur étude. — Mededel. geol. Stichting, Ser. C, Den Haag 2 (1966) 2, 197 S., (franz.).
- JINGLE, R. V.: Some Cretaceous ostracodal assemblages from the Agulhas bank (South African continental margin). — Trans. roy. Soc. South Africa, Johannesburg 39 (1971) 4, S. 393—418, (engl.).
- DONZE, P.: Espèces nouvelles d'Ostracodes du Crétacé inférieur Vocontien. — Geobios, 1 (1968), S. 71—80, (franz.).
- DONZE, P.; THOMEL, G.: Le Cénomaniens de la Foux (Alpes de Haute-Provence). Biostratigraphie et faunes nouvelles d'Ostracodes. — Eclogae geol. Helv., Basel 65 (1972), S. 369—389, (franz.).
- GROSODIDIER, E.: Quelques Ostracodes nouveaux du Crétacé inférieur de Champagne Humide. III. Barrémien-Hauteriviens. — Rev. Micropaléont., Paris 6 (1964), S. 223—236, (franz.).
- GRÜNDEL, J.: Taxionomische, biostratigraphische und variationsstatistische Untersuchungen an den Ostracoden der Unterkreide in Deutschland. — Freiburger Forsch.-H., C, Leipzig 200 (1966), 105 S.
- Trachyleberididae (Ostracoda) aus der Salzbergmergel-Fazies (Santon) des westlichen Teiles der DDR. — Freiburger Forsch.-H., C, Leipzig 234 (1968), S. 31—43.
- GRÜNDEL, J.: Zur Entwicklung der Trachyleberididae (Ostracoda) in der Unterkreide und in der tieferen Oberkreide. Teil I: Taxonomie. — Z. geol. Wiss., Berlin 11 (1973) 11, S. 1463—1474.
- Zur Taxonomie und Phylogenie der Cytherettidae TRIEBEL, 1952 (Ostracoda, Crustacea). — Freiburger Forsch.-H., Leipzig (im Druck).
- Zur Kenntnis des Tribus Phacorhabdotini GRÜNDEL, 1969 (Cytheracea, Ostracoda). — Freiburger Forsch.-H., Leipzig (im Druck).
- Zur Taxonomie und Phylogenie der Unterfamilie Exophthalmocytherinae GRÜNDEL, 1966 (Cytheracea, Ostracoda). — Freiburger Forsch.-H., Leipzig (im Druck).
- HARDING, J. P.; SYLVESTER-BRADLEY, P. C.: The ostracod genus *Trachyleberis*. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool., London 2 (1953) 1, 15 S., (engl.).
- HARTMANN, G.: Zur Phylogenie und Systematik der Ostracoden. — Z. zool. Syst. Evolutionsforsch., 1 (1963), S. 1—154.
- HAZEL, J. E.: Notes on the Ostracode genus *Trachyleberidea*. — J. Paleont., Tulsa (Okla.) 39 (1965), S. 501—503, (engl.).
- Classification and distribution of the recent Hemicytheridae and Trachyleberididae (Ostracoda) of northeastern North America. — Geol. Surv., Prof. Paper, New York 564 (1967), 49 S., (engl.).
- HERRIG, E.: *Cythereis reticulata varia* ssp. n., eine neue Ostracoden-Unterart aus der Rügener Schreibkreide (Unter-Maastricht). — Ber. geol. Ges. DDR, Berlin 10 (1965), S. 403—419.
- Zwei neue *Idiocythere*-Arten aus dem Campan, Insel Rügen (Ostsee). — Geologie, Berlin 14 (1965) 10, S. 1224—1235.
- Beitrag zur Kenntnis von Ostracoden aus der Oberkreide im Nordosten der Deutschen Demokratischen Republik. — Ber. deutsch. Ges. geol. Wiss., A, Berlin 14 (1969), S. 645—657.
- HOLDEN, J. C.: Upper Cretaceous ostracods from California. — Paleont., 7 (1964), S. 393—429, (engl.).
- KAYE, P.: Ostracoda of the subfamilies Protocytherinae, and Trachyleberidinae from the British Lower Cretaceous. — Paläont. Z., Stuttgart 37 (1963), S. 225—238, (engl.).
- Revision of British marine Cretaceous Ostracoda with notes on additional forms. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geology, London 10 (1964), S. 35—79, (engl.).
- *Ranocythereis*, a new ostracod genus from the British Lower Cretaceous. — Senck. leth., Frankfurt (Main) 46 (1965), S. 83—87, (engl.).
- Ostracoda from the Aptian of the Isle of Wight, England. — Paläont. Z., Stuttgart 39 (1965), S. 33—50, (engl.).
- KUZNETSOVA, S. V.: Ostracody melovykh otlozenij Severo-Vostočnogo Azerbejdžana i ich strati-

- MORKHOVEN, F. P. G. M. VAN: Post-palaeozoic Ostracoda, their morphology, taxonomy, and economic use. II: Generic descriptions. — Amsterdam—London—New York: Elsevier Publ. Co. 1963. 479 S., (engl.).
- OERTLI, H. J.: Les Ostracodes de l'Aptien-Albien d'Apt. — Rev. Inst. Franç. du Pétrole, Paris 13 (1958), S. 1499—1537, (franz.).
- Die Gattung *Protocythere* (Ostracoda) und verwandte Formen im Valanginien des zentralen Schweizer Jura. — Eclogae geol. Helv., Basel 59 (1966), S. 87—127.
- OHMERT, W.: Die Ostracoden-Gattung *Cythereis* aus der Oberkreide Südbayerns. — München: Thesen Maximilian-Univ., 1967, 192 S.
- POKORNÝ, V.: The revision of *Cythereis ornatissima* (REUSS, 1846) (Ostracoda, Crustacea). — Roz. Českosl. Akad. Věd, Řada matem. přírod. Věd., Praha 73 (1963) 6, 60 S., (engl.).
- *Oerliella* and *Spinicythereis*, new ostracod genera from the Upper Cretaceous. — Vest. ÚÚG, Praha 39 (1964), S. 283—284, (engl.).
- The genus *Platycythereis* TRIEBEL, 1940 (Ostracoda, Crustacea) in the upper Cretaceous of Bohemia. — Acta Univ. Carolinae, Geologica, Praha (1967) 3, S. 291—296, (engl.), (1967 a).
- The genus *Curfsina* (Ostracoda, Crustacea) from the Upper Cretaceous of Bohemia, Czechoslovakia. — Acta Univ. Carolinae, Geologica, Praha (1967) 4, S. 345—364, (engl.), (1967 b).
- New *Cythereis* species (Ostracoda, Crustacea) from the Lower Turonian of Bohemia, Czechoslovakia. — Acta Univ. Carolinae, Geologica, Praha (1967) 4, S. 365—378, (engl.), (1967 c).
- The concept of monophyly and the phylogeny of the Hemicytheridae (Ostracoda, Crustacea). — Časop. Miner. Geol., Praha 13 (1968), S. 421—429, (engl.).
- TRIEBEL, E.: Die Ostracoden der deutschen Kreide. 3. Cytherideinae und Cytherinae. — Senckenbergiana, Frankfurt (Main) 22 (1940), S. 160—227.
- Zwei neue Ostracoden-Gattungen aus dem Lutet des Pariser Beckens. — Senck. leth., Frankfurt (Main) 59 (1958), S. 105—117.

Manuskripteingang: 16. Januar 1973

Mitteilung aus dem Zentralen Geologischen Institut Berlin

Anschrift des Autors:

Dr. habil. J. GRÜNDEL, Zentrales Geologisches Institut Berlin, DDR - 104 Berlin, Invalidenstraße 44