

## Neue Fossilfunde von *Paraspirifer sandbergeri* SOLLE, 1971 aus dem Unterdevon des Rheinischen Schiefergebirges und ihre systematische und stratigraphische Bedeutung

JÜRGEN GAD

Kurzfassung: Neues umfangreiches Material von *Paraspirifer sandbergeri* SOLLE, 1971 (Münnichsberg, Niederfell, Kühkopf) ermöglicht eine systematische Überprüfung der von SOLLE (1971) aufgestellten vier Unterarten dieser Art (*Paraspirifer sandbergeri sandbergeri*, *P. s. longimargo*, *P. s. brevimargo*, *P. s. nepos*). Weitgehend verdrückungsunabhängige Parameter dienen als Rohmaterial für die variationsstatistische Auswertung. Aufgrund dieser Untersuchungen wird *Paraspirifer sandbergeri brevimargo* als Synonym von *Paraspirifer sandbergeri longimargo* angesehen und gleichzeitig in den Rang einer eigenständigen Art *Paraspirifer longimargo* SOLLE, 1971 erhoben. Eine neue Diagnose und Differentialdiagnose erlaubt die Unterscheidung zu verwandten Arten und Unterarten. Durch Vergleiche mit *Brachyspirifer ignoratus* können phylogenetische Trends zwischen diesen beiden Gattungen herausgearbeitet werden, die eine relative zeitliche Einordnung von Lokalitäten mit *Brachyspirifer ignoratus* (Miellen und Kühkopf) ermöglichen.

Abstract: *Paraspirifer sandbergeri* SOLLE, 1971 is currently subdivided into four subspecies. With the aid of new abundant material from the Rhenish mountains (Lower Devonian) and biometrical methods, it is possible to check systematically this separation. Based on these examinations *Paraspirifer sandbergeri brevimargo* is regarded as a synonym of *Paraspirifer sandbergeri longimargo* and at the same time it is raised to the rank of a species *Paraspirifer longimargo* SOLLE, 1971. A diagnosis and differential diagnosis is given to separate it from related species or subspecies. A comparison with *Brachyspirifer ignoratus* (MAURER 1883) allows to find out phylogenetical trends between both genera and made it possible to recognize a relative stratigraphic succession of different localities with *Brachyspirifer ignoratus*.

### Einleitung

Die Gattung *Paraspirifer* WEDEKIND 1926 gehört zu den charakteristischen Faunenelementen aus dem Unterdevon des Rheinischen Schiefergebirges. Eine ausführliche Bearbeitung dieser Gattung erfolgte in jüngerer Zeit durch VANDERCAMMEN (1963) und besonders durch SOLLE (1971). Ein Teil der Arten, die zu *Paraspirifer* gestellt werden sind, sind besonders im Oberems, wichtige Leitfossilien. Eines dieser Leitfossilien ist *Paraspirifer sandbergeri* SOLLE, 1971. SOLLE hatte in seiner umfangreichen Bearbeitung dieser Gruppe *Paraspirifer sandbergeri* in vier Unterarten aufgeteilt.

- *Paraspirifer sandbergeri sandbergeri*
- *Paraspirifer sandbergeri longimargo*
- *Paraspirifer sandbergeri brevimargo*
- *Paraspirifer sandbergeri nepos*.

Hierbei fällt besonders auf, daß die verschiedenen Unterarten von *Paraspirifer sandbergeri* an ein und derselben Lokalität vorkommen. Auf diese Problematik wurde bereits in GAD (1994 a,b) ausführlich hingewiesen.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die Unterarteinteilung an Hand von umfangreichem neuem Material einzelner Fundstellen und einer neuen Methode einer kritischen Überprüfung zuzuführen und gegebenenfalls zu revidieren.

Außerdem sind durch einen Vergleich mit *Brachyspirifer ignoratus* von der Typlokalität Miellen und dem besonders umfangreichen Material vom Fundpunkt Kühkopf bei Koblenz phylogenetische Trends, die die Evolution dieser beiden Gattungen widerspiegeln, herausgearbeitet worden.

### Material und Methode

Das neue Material von *Paraspirifer sandbergeri* stammt von der Lokalität Niederfell, TK 25 Blatt Bassenheim, R 260450 H 557475. Es umfaßt 54 Stielklappen und 31 Armklappen. Das Material wurde vom Institut für Paläontologie, Universität Bonn (Slg. SPAETH, Slg. RISTEDT) für die Bearbeitung zur Verfügung gestellt (GPIBo Gad 1-5).

Material von der Lokalität Münnichsberg bei Aalken, TK 25 Blatt Münstermaifeld, R 339169 H 556873, umfaßt 34 Stielklappen und 10 Armklappen. Vom Kühkopf bei Koblenz, TK 25 Blatt Boppard, R 339697 H 557453, sind fünf doppelklappige Exemplare überliefert. Das abgebildete Material dieser Fundstellen befindet sich in der Sammlung des Geologischen Landesamtes Rheinland-Pfalz. Als Vergleichsmaterial stand mir weitgehend das von SOLLE 1971 abgebildete Originalmaterial zur Verfügung.

Für die Überlassung des Materials vom Münnichsberg und Kühkopf bin ich dem Paläontologischen Arbeitskreis Koblenz dankbar. Herrn Dr. WERNER †, Senckenbergmuseum Frankfurt, danke ich für die Bereitstellung des Vergleichsmaterials und Frau A. HILDEBRANDT, Geologisches Landesamt Mainz, für die Anfertigung der Zeichnungen. Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes danke ich Herrn Dr. WENNDORF, Braubach.

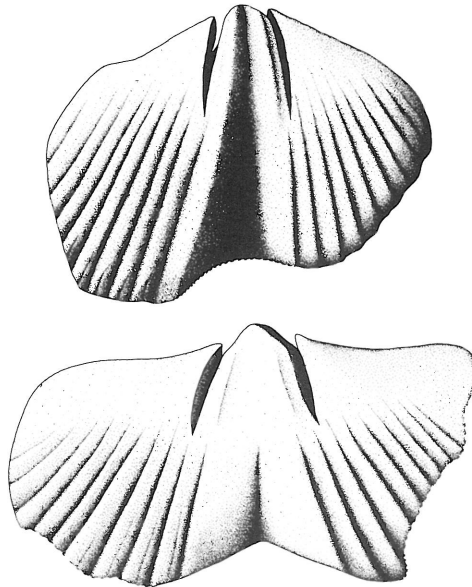


Abb. 1: Stielklappen von *Paraspirifer longimargo* aus Niederfell mit längs- (oben, Slg. Inst. Paläont. Univ. Bonn, GPIBo Gad 1) und querverlängertem (unten, Slg. Inst. Paläont. Univ. Bonn, GPIBo Gad 2) Umriß.

Von allen Exemplaren wurden die von SOLLE 1953 definierten Meßstrecken festgestellt. Weitere, darüber hinausgehende Meßstrecken und andere untersuchte Merkmale entnehme man den Tabellen 1 bis 5 und GAD (1993, 1994). Die in GAD (1994 a) ausführlich dargestellte Methode zur Feststellung weitgehend verdrückungsunabhängiger Meßstrecken ist hier ebenfalls angewandt worden. Zur Feststellung von objektiven Unterschieden zwischen einzelnen Mittelwerten wurde der in den Geo- und Biowissenschaften übliche T-Test verwandt. Der Chi-Quadratstest (s. MARSAL 1967) diente zur Feststellung von Unterschieden in der Signifikanz von meristischen Merkmalen. Um Unterschiede in der Homogenität einzelner Serien direkt miteinander vergleichen zu können, wurde noch der Variabilitätskoeffizient berechnet (MAYR 1975, S. 156). SOLLE 1971 hatte ebenfalls statistische Untersuchungen vorgenommen, nur ist seine Vorgehensweise nicht eindeutig reproduzierbar (s. GAD 1994 b). Dies bezieht sich insbesondere auf die Verwendung und Bewertung von tektonisch verdrückten Exemplaren. Eine nachfolgende statistische Auswertung von Meß- und Zählwerten und damit eine Unterscheidung von zufälligen und statistisch signifikanten Merkmalen unterbleibt bei SOLLE und ist hier erstmals für diese Gruppe eingeführt. Der Nutzeffekt dieser Methode liegt, neben der weitgehend objektiven Feststellung von Merkmalen, in der Möglichkeit, Unterschiede in der phylogenetischen Entwicklungshöhe der verschiedenen Populationen innerhalb einer Art herauszuarbeiten, und damit ihr relatives Alter zu ermitteln. Um evolutive Trends zwischen den Gattungen festzustellen, sind die Zähl- und Meßwerte von *Paraspirifer sandbergeri* und *Brachyspirifer ignoratus* (s. GAD 1994 b) mit Hilfe der gleichen statistischen Tests verglichen worden. Zuvor wurden die Exemplare nach den von SOLLE 1971 genannten Kriterien in Unterarten aufgeteilt. *Paraspirifer sandbergeri sandbergeri* unterscheidet sich von *Paraspirifer sandbergeri longimargo* und *P. s. brevimargo* durch den großen, den Schloßrand und die Steinkernoberfläche überragenden Muskelzapfen. *Paraspirifer s. longimargo* (Abb. 1) unterscheidet sich lediglich durch das unterschiedliche Verhältnis der Gesamtbreite zur Breite des Schloßrandes (0,79 – 0,93) von *Paraspirifer s. brevimargo* (0,6 – 0,74). Bezüglich dieses Merkmals sind die beiden Unterarten sowohl getrennt als auch zusammen untersucht worden. *Paraspirifer sandbergeri nepos* ist hier nicht berücksichtigt.

## Ergebnisse

Die Ergebnisse sind den Tabellen 1 bis 5 zu entnehmen. Im folgenden werden die Ergebnisse der statistischen Tests besprochen. Nach Möglichkeit sind nur Resultate wiedergegeben, die signifikante Werte lieferten (Signifikanzniveau > 95 %). Trennt man künstlich die Exemplare, die nach SOLLE (1971) zu *Paraspirifer s. longimargo* oder *Paraspirifer s. brevimargo* gestellt werden, nach dem Verhältnis Gesamtbreite/Breite des Schloßrandes ab und untersucht die beiden nun entstandenen Stichproben getrennt nach den Merkmalen L/Lm, B/Bm, L/Lzst, B/BR3, B/Bs (Erläuterung s. Tab. 1) in Prozent, so ergeben sich keine statistisch signifikanten Unterschiede. Für die weitere Vorgehensweise bedeutet dies, daß man diese Exemplare als Gruppe, soweit es sich nicht um das Merkmal B/Bschr. handelt, zusammenlegt. Die Gruppe wird im folgenden als *Paraspirifer sandbergeri* ssp. bezeichnet. Vergleicht man nun diese Gruppen aus Niederfell und Münnichsberg miteinander, so ergeben sich bezüglich der oben genannten Merkmale keine signifikanten Unterschiede. Das heißt, man kann sie, um den Stichprobenumfang zu erweitern, ebenfalls zusammenlegen und *Paraspirifer sandbergeri sandbergeri* (Abb. 2) gegenüberstellen. Die beiden Populationen von *P. s. sandbergeri* lassen sich ebenfalls gegenüberstellen.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß bezüglich der ersten fünf Meßwerte von Tab. 1 keine Unterschiede feststellbar sind. Dies mag erstaunen, sind doch den Mittel-

Tab. 1: Ergebnisse aus den statistischen Untersuchungen.

Art	Lokalität	B/Bschr	L/Lm	B/Bm	L/Lzst	B/Bs	B/BR	N Rip.	Max Rip.	Min Rip.
<i>Paraspirifer sandbergeri sandbergeri</i>	Niederfell	0,74	51,0	24,3	28	41,7	12,6	8,2	11	7
<i>Paraspirifer sandbergeri sandbergeri</i>	Münnichsberg	0,83	54,2	26,9	28,5	–	13,5	7,5	10	0
<i>Paraspirifer sandbergeri ssp.</i>	Niederfell	0,74	44,4	24,0	32,1	41	10,3	8,9	12	6
<i>Paraspirifer sandbergeri ssp.</i>	Münnichsberg	0,81	49,5	24,1	32,1	34,4	12,4	9	11	7
<i>Paraspirifer sandbergeri ssp.</i>	Kühkopf	0,78	42,6	24,9	32,4	35,2	11,7	13,6*	17	8

Art	Lokalität	Striem.	Zahnstütz.	H. Stielk./L.	H. A. /L.	Rip. Sch.	Sinusindex	Dichotomie
<i>Paraspirifer sandbergeri sandbergeri</i>	Niederfell	r & p	k = 96,5 %	–	20,1	16,8	52,6	31,4 %
<i>Paraspirifer sandbergeri sandbergeri</i>	Münnichsberg	r & p	k = 100 %	–	–	–	44,3	64,2 %
<i>Paraspirifer sandbergeri ssp.</i>	Niederfell	r & p	k = 80,9 %	–	14,7	16,3	–	44,4 %
<i>Paraspirifer sandbergeri ssp.</i>	Münnichsberg	r & p	k = 100 %	–	–	20	–	68,4 %
<i>Paraspirifer sandbergeri ssp.</i>	Kühkopf	r & p	k = 66,6 %	44	25,2	18,7	28,6	–

B/Bschr = Verhältnis Gesamtbreite zu Breite des Schloßrandes

L/Lm = prozentualer Anteil der Länge des Muskelzapfens zur Gesamtlänge

B/Bm = prozentualer Anteil der Breite des Muskelzapfens zur Gesamtbreite

L/Lzst = prozentualer Anteil der Länge der Zahnstützen zur Gesamtlänge

B/Bs = prozentualer Anteil der Breite des Sinus zur Gesamtbreite

B/BR = prozentualer Anteil der Breite der ersten drei Rippen zur Gesamtbreite

N Rip. = Mittelwert der Anzahl der Rippen

Max Rip. = Maximale Anzahl der Rippen

Min Rip. = Minimale Anzahl der Rippen

Striem. = Striemung auf dem Muskelzapfen

Zahnstütz. = Zahnstützen

\* = Randrippen sind erhalten

r = radiär, p = parallel

k = keilförmig (gerade und gebogene)

H. Stielk. /L. = prozentualer Anteil der Höhe der Stielklappe zur Gesamtlänge

H. A. /L. = prozentualer Anteil der Höhe der Area zur Gesamtlänge

Rip. Sch. = Rippenschärfe

Tab. 2: Statistische Ergebnisse der Armklappe.

Art	Lokalität	B/BSa	N Rip.	Max. Rip.	Min. Rip.	N Leist.	Max. L.	Min. L.
<i>Paraspirifer sandbergeri</i>	Niederfell	37,8	9,6	13	6	ca. 32	46	24
<i>Paraspirifer sandbergeri</i>	Münnichsberg	36	9,7	11	8	ca. 38	44	33
<i>Paraspirifer cf. sandbergeri</i>	Kühkopf	33,1	14,5*	18	10	–	–	–

B/BSa = Breite des Sattels zur Gesamtbreite

N Rip. = Mittelwert der Anzahl der Rippen

Max. Rip. = Maximum der Anzahl der Rippen

Min. Rip. = Minimum der Anzahl der Rippen

N Leist. = Mittelwert der Leisten auf dem Processus cardinalis

Max. L. = Maximum der Anzahl der Leisten auf dem Processus cardinalis

Min. L. = Minimum der Anzahl der Leisten auf dem Processus cardinalis

\* = Randrippen sind erhalten

Tab. 3: Verlauf der Zahnstützen in Richtung der Rippen.

Art	Lokalität	Verlauf	Zahnstützen
<i>Paraspirifer sandbergeri sandbergeri</i>	Niederfell	Tal 1,2	10,5 %
		2,3	5,2 %
		Rip 1	31,5 %
		2	36,8 %
		3	16 %
<i>Paraspirifer sandbergeri sandbergeri</i>	Münnichsberg	Tal 1,2	10 %
		2,3	0 %
		Rip 1	10 %
		2	70 %
		3	10 %
<i>Paraspirifer sandbergeri ssp.</i>	Niederfell	Tal 1,2	18,7 %
		2,3	6,2 %
		Rip 1	25 %
		2	37,5 %
		3	12,6 %
<i>Paraspirifer sandbergeri ssp.</i>	Münnichsberg	Tal 1,2	12,5 %
		2,3	8,3 %
		Rip 1	12,5 %
		2	45,8 %
		3	20,9 %
<i>Paraspirifer sandbergeri ssp.</i>	Kühkopf	Tal 1,2	0 %
		2,3	0 %
		Rip 1	14,2 %
		2	71,4 %
		3	14,4 %

Tal 1,2 = Tal zwischen erster und zweiter Rippe; Rip 1 = 1 Rippe

Tab. 4: Verteilung der Exemplare, bei denen sich die Rippen nach hinten und auf die Muskelzapfen erstrecken.

Art	Rippen nach hinten in %	Rippen auf Muskelzapfen in %	Zahl der Exemplare
<i>Brachyspirifer ignoratus</i> von Miellen	93,7	93,7	16
<i>Brachyspirifer ignoratus</i> vom Kühkopf	81,1	77,3	53
<i>Paraspirifer sandbergeri sandbergeri</i> von Niederfell	14,7	8,8	34
<i>Paraspirifer sandbergeri sandbergeri</i> von Münnichsberg	0	14,2	14
<i>Paraspirifer sandbergeri ssp.</i> von Niederfell	15,7	36,8	19
<i>Paraspirifer sandbergeri ssp.</i> von Münnichsberg	21	42,1	19

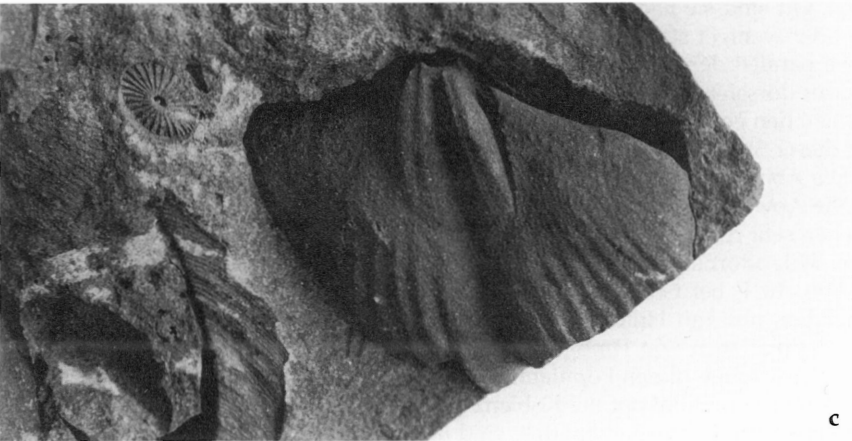
werten Differenzen bis zu 6 % zu entnehmen. Die Unterschiede werden aber durch die große Variabilität der Merkmale wettgemacht.

Die in Tab. 1 aufgeführte Anzahl der Rippen kann nur als grobe Näherung dienen, da besonders die kleinen Randrippen aufgrund des groben Materials der Steinkerne nur unzureichend überliefert sind. Deshalb soll eine statistische Auswertung unterbleiben. Bei Arten von *Brachyspirifer* lassen sich die Rippen meist deutlich bis auf den Hinterrand und den Muskelzapfen verfolgen. Bei *Paraspirifer* ist dieses Merkmal schon deutlich herabgesetzt. Zwischen den Populationen von *P. sandbergeri* ssp. und *P. s. sandbergeri* sind Unterschiede bei der Anzahl von Exemplaren mit Rippen, die sich bis auf den Muskelzapfen ziehen, feststellbar. Faßt man die Exemplare beider Fundstellen zusammen, so ergeben sich hochsignifikante Werte (Chi-Wert = 10, Signifikanz > 99,5 %). Bei *P. s. sandbergeri* sind es 10,4 %, bei *P. sandbergeri* ssp. dagegen 39,4 %.

Ein Charakteristikum der *Paraspirifer*-Arten ist die Vergenz und Dichotomie der Rippen. Während die Vergenz in der Aufsicht schlecht erkennbar ist und daher eine nähere Auswertung unterbleiben soll, ist dies bei der Dichotomie leicht möglich. Zwischen den Populationen von *P. sandbergeri* ssp. besteht kein Unterschied, aber bei *P. s. sandbergeri* von Niederfell (31,4 %) und Münnichsberg (64,2 %) ist der Unterschied signifikant (Chi-Wert = 7,7; Signifikanz 99 %). Bei der Form der Zahnstützen kann man zunächst grob nach keilförmigen und parallelförmigen unterscheiden. Bei diesem Vergleich sind keine Unterschiede feststellbar. Vergleicht man die keilförmig geraden von *P. s. sandbergeri* (86,2 %) und *P. sandbergeri* ssp. (52,3 %) von Niederfell, ergibt sich allerdings ein hochsignifikanter Wert (Chi-Wert = 6,9; > 99 %).

Ein Vergleich der Höhe der Area von *P. sandbergeri brevimargo* und *P. s. longimargo* kann aufgrund mangelhafter Meßwerte nicht nachgeprüft werden. Bei der Sinus- und Rippenform (Methode s. GAD 1994 b) ist ebenfalls kein direkter Vergleich möglich, da nicht genügend unverdrückte Exemplare zur Verfügung stehen. Die Armklappen sind meist von den Stielklappen isoliert überliefert und daher nicht einzelnen Arten bzw. Unterarten zuzuordnen. Die Werte in Tab. 2 sind deshalb nur zu einem Vergleich mit anderen Arten oder Gattungen nützlich. Die Anzahl der Armklappen mit dichotomen Rippen liegt bei den Exemplaren von Niederfell bei 48,3 %, bei denen von Münnichsberg bei 70 %. Der Unterschied ist nicht signifikant. Die dorsalen apikalen Lamellen sind sehr variabel ausgebildet (Abb. 3). Bei keinem Exemplar erreichen sie die gesamte Länge der Zahngruben. Sie beschränken sich mehr oder weniger auf die hintere Hälfte der Zahngruben. Oft sind sie nach oben aufgebogen. Auf der Lamelle findet sich mehrfach eine mehr oder weniger starke Eindellung. Diese Eindellung kann als regelrechte Furche, die in etwa parallel der Zahngrube läuft, ausgebildet sein. Insgesamt entspricht die Ausbildung der dorsalen apikalen Lamellen denen von *Brachyspirifer ignoratus* (s. GAD 1994 b). Zwischen den einzelnen Unterarten besteht kein wesentlicher Unterschied in der Ausbildung dieser Struktur. Die Abdrücke der Armklappen zeigen 9 bis 16, z. T. vergente Rippen. Die Abdrücke der Stielklappen haben 11 bis 19, z. T. vergente und dichotome Rippen. Die Anwachslineien sind aufgrund des groben Kornes nur sehr schlecht zu erkennen. Sie liegen sehr dicht und gleichmäßig aneinander. Manchmal können sie sich auch überlagern. Mikrodornen sind nur an einer Stelle zu erkennen, sie entsprechen etwa denen von Abb. 10 F bei GOURVENNEC (1989).

Nachdem nun mit Hilfe der statistischen Tests Unterschiede bzw. deren Fehlen zwischen Populationen von *Paraspirifer sandbergeri* herausgearbeitet worden sind, wird ein Vergleich zwischen diesen Populationen und *Brachyspirifer ignoratus* von der Typlokalität Miellen und vom Kühkopf bei Koblenz angestellt (Daten s. GAD 1994 b). Da es sich um unterschiedliche Gattungen handelt, sind natürlich die zu erwartenden Differenzen grö-





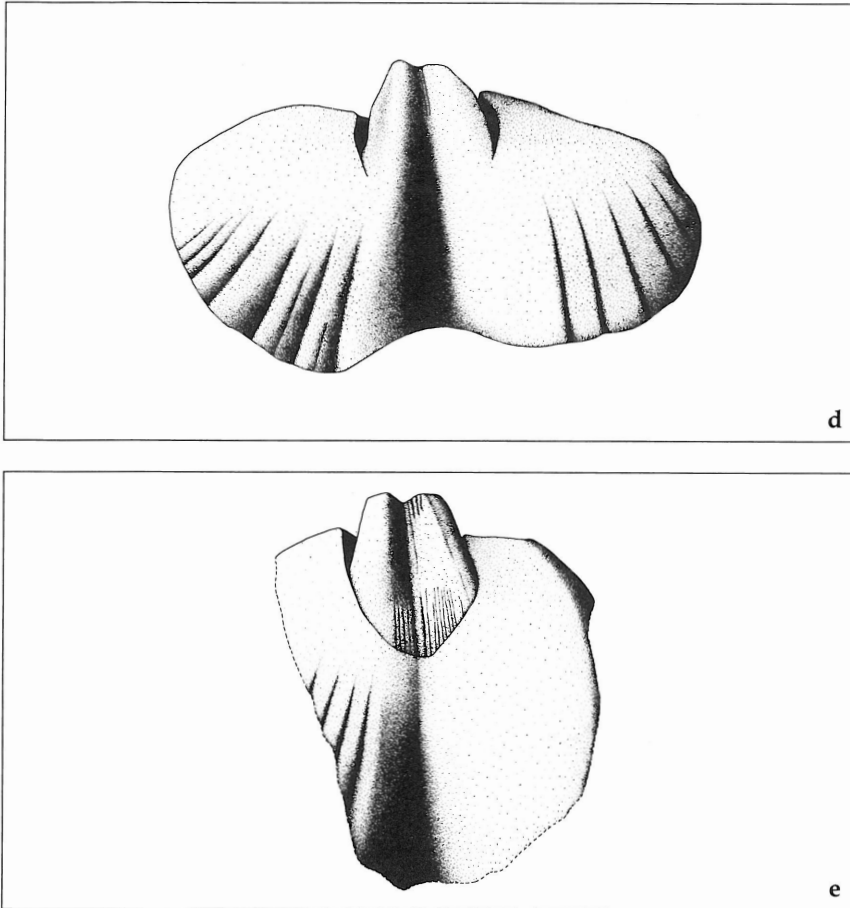


Abb. 2: *Paraspirifer sandbergeri sandbergeri*, a: Stielklappe ohne Rippen vom Münnichsberg (Slg. GLA Rheinland Pfalz Mün 2/1), b: zugehöriger Abdruck mit Rippen (Slg. GLA Rheinland-Pfalz Mün 2/2, seitenverkehrt), c: Juveniles Exemplar (Slg. GLA Rheinland-Pfalz Mün 2/3), d: querverlängerte Stielklappe aus Niederfell (Slg. Inst. Paläont. Univ. Bonn, GPIBo Gad 3), e: längsverlängerte Stielklappe von Niederfell (Slg. Inst. Paläont. Univ. Bonn, GPIBo Gad 4).

ßer. Nach SOLLE 1971 gehen die *Paraspirifer*-Formen aus *B. ignoratus* hervor, daher können durch einen Vergleich der Zähl- und Meßwerte phylogenetische Trends herausgearbeitet werden. Zunächst sollen in diesem Zusammenhang die ersten sechs Meßwerte von Tab. 1 verglichen werden. Angegeben sind nur statistisch signifikante Ergebnisse.

– Unterschiede von *P. sandbergeri sandbergeri* (Münnichsberg und Niederfell) zu *B. ignoratus* von Miellen:

*B. ignoratus* hat mit 0,9 einen breiteren Schloßrand als *P. s. sandbergeri* (0,78) ( $T = 3,2$ ; Signifikanz  $> 99\%$ ).

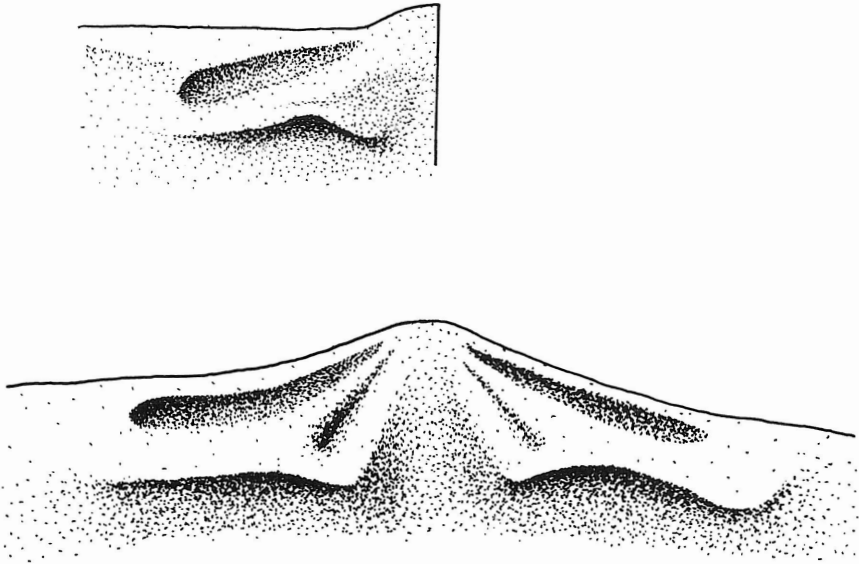


Abb. 3: Schloßapparat mit dorsalen apikalen Lamellen sensu GOURVENNEC (1989) von *Paraspirifer* cf. *sandbergeri* (oben, Slg. Inst. Paläont. Univ. Bonn, GPIBo Gad 5) und von *P. longimargo* vom Münchnichsberg (unten, Slg. GLA Rheinland-Pfalz Mün 2/4).

Die Länge des Muskelzapfens von *P. s. sandbergeri* (52,6 %) hat abgenommen ( $T = 2,7$ ; Signifikanz  $> 95$  %). Außerdem sind die Zahnstützen von *P. s. sandbergeri* (28,2 %) deutlich kürzer geworden ( $T = 4,85$ ; Signifikanz  $> 99$  %). Die Anzahl der Zahnstützen, die bei *B. ignoratus* in Richtung des Tales zwischen zweiter und dritter Rippe verlaufen, ist signifikant größer ( $T = 6,3$ ; Signifikanz  $> 95$  %). *Paraspirifer s. sandbergeri* hat hingegen häufiger Zahnstützen, die in Richtung erster Rippe verlaufen ( $T = 4,8$ ; Signifikanz  $> 95$  %). Besonders deutlich ist der Unterschied in Richtung zweiter Rippe. Während bei *P. s. sandbergeri* 60,8 % aller Rippen in diese Richtung verlaufen, sind es bei *B. ignoratus* nur 17,6 % ( $T = 7,3$ ; Signifikanz  $> 99$  %). Auch der Verlauf in Richtung dritter Rippe ist verschieden. Bei *P. s. sandbergeri* sind es nur 17,3 %, bei *B. ignoratus* dagegen 41,1 % ( $T = 4,4$ ; Signifikanz  $> 95$  %). Die Form der Zahnstützen liefert ebenfalls Unterschiede. *B. ignoratus* zeigt 71,4 % keilförmige Zahnstützen, *P. s. sandbergeri* hingegen 97,6 % ( $T = 9,7$ ; Signifikanz  $> 99,5$  %). Differenzen ergeben sich in der Zahl der Exemplare, bei denen sich die Rippen nach hinten oder auf den Muskelzapfen ziehen. Die Populationen von *B. ignoratus* zeigen keine Unterschiede, deshalb sind sie zusammengefaßt. Während sich bei *B. ignoratus* 84 % der Rippen nach hinten erstrecken, sind es nur 10,4 % bei *P. s. sandbergeri* ( $T = 61,7$ ; Signifikanz 99,9 %). Ähnlich verhält es sich bei den Rippen, die bis auf den Muskelzapfen ziehen. 81,1 % zeigen dieses Merkmal bei *B. ignoratus* und nur 10,4 % bei *P. s. sandbergeri* ( $T = 56,7$  %; Signifikanz  $> 99,9$  %).

– Unterschiede zu *Paraspirifer sandbergeri* ssp. (Niederfell und Münchnichsberg):

Hier finden sich gleiche Ergebnisse wie oben, nur ist noch zusätzlich die Breite des Muskelzapfens bei *Paraspirifer sandbergeri* ssp. geringer ( $T = 2,2$ ; Signifikanz 95 %). Die

anderen Unterschiede sind weniger deutlich. Während bei *P. sandbergeri* ssp. nur 7,5 % der Exemplare Zahnstützen zeigen, die in Richtung des Tales zwischen zweiter und dritter Rippe verlaufen, sind es bei *B. ignoratus* 29,4 % ( $T = 4,7$ ; Signifikanz  $> 95$  %). Bei *B. ignoratus* haben 11,7 % der Exemplare Zahnstützen, die in Richtung des Tales zwischen dritter und vierter Rippe ausgerichtet sind, bei *P. sandbergeri* ssp. sind keine vorhanden. Besonders deutlich werden die Unterschiede, wenn man die Ergebnisse zusammenfaßt. Vergleicht man die Anzahl der Zahnstützen, die bis zum Tal zwischen der zweiten und dritten Rippe verlaufen, hat *P. s. sandbergeri* deutlich mehr Werte (82,5 %) als *B. ignoratus* (47 %) ( $T = 7,4$ ; Signifikanz  $> 99$  %). *P. sandbergeri* ssp. unterscheidet sich hier nicht. Insgesamt ist *P. sandbergeri* ssp. bezüglich dieses Merkmales deutlich primitiver als *P. s. sandbergeri*. Bei der Zahl der Rippen, die sich auf den Muskelzapfen und/oder auf den Hinterrand ziehen, sind deutliche Unterschiede feststellbar. *B. ignoratus* zeigt 84 % mit Rippen, die sich nach hinten erstrecken, *P. sandbergeri* ssp. dagegen nur 18,4 % ( $T = 44,2$ ; Signifikanz 99,9 %). Rippen, die sich bis auf den Muskelzapfen ziehen, liegen bei *P. sandbergeri* ssp. 39,4 % vor ( $T = 10$ ; Signifikanz 99,5 %). Einhergehend mit der Abnahme der Rippen, die sich nach hinten ziehen, wird das Rippenprofil zunehmend flacher. Liegt bei *B. ignoratus* (Miellen und Kühkopf) die Rippenschärfe noch bei 32,5 % bzw. bei 30,5 %, so erreicht sie bei *Paraspirifer sandbergeri* etwa die Hälfte. Eine genaue statistische Auswertung unterbleibt, da die Beeinflussung durch die tektonische Verdrückung aufgrund des geringen überlieferten Materials nicht auszuschalten ist. Die in Tab. 1 angegebenen Werte sind daher nur Näherungen, wie dies auch für die Anzahl der Rippen gilt, da bei den *Paraspirifer*-Formen die kleinen Randrippen aufgrund des groben Kornes nicht zu erkennen sind. Daneben zeigen Beobachtungen an rezenten Brachiopoden, daß die Anzahl der Rippen innerartlich stark schwanken kann (SCHUMANN 1991), ihre Verwendung taugt deshalb für systematische Zwecke wenig.

Erhaltungsbedingte Unterschiede in der Anzahl der Rippen schließen auch hier einen näheren Vergleich aus. Ein Charakteristikum ist dagegen die Vergenz und Dichotomie der Rippen bei *Paraspirifer*, welches bei *Brachyspirifer ignoratus* höchstens andeutungsweise vorkommt. Vergenz und Dichotomie gehen offensichtlich mit der Verflachung der Profile einher. Da die Rippenvergenz in der Aufsicht schlecht abzuschätzen ist und darüber hinaus durch tektonische Verzerrung beeinflusst ist, soll eine genaue Auszählung unterbleiben. Bei den dichotomen Rippen ergeben sich noch Unterschiede zwischen den Populationen von *Paraspirifer s. sandbergeri* von Münnichsberg (64,2 %) und Niederfell (31,4 %). Die Gründe für diese Schwankungen (Überlieferung, phylogenetische Trends, ökologische Gründe) sind vorerst noch unklar. Da die Anzahl der Rippen bei rezenten Brachiopoden innerartlich stark schwanken kann, scheint es mir daher ebenfalls wahrscheinlich, daß dies auch für die Rippenform gilt. Die Breite des Wulstes der Armklappen im Vergleich zur Gesamtbreite beträgt bei *Paraspirifer sandbergeri* (= alle Armklappen) 37,8 %. Ein direkter statistischer Vergleich verbietet sich, da hier nur schräg verdrückte Exemplare überliefert sind. Wie bei der Stielklappe ist die Anzahl der kleinen Randrippen nicht mehr feststellbar. Die Rippen sind aber z. T. vergent und dichotom, die Unterschiede nicht signifikant. Angaben über die Anzahl der Leisten auf dem Schloßfortsatz sind nur als grobe Schätzung zu sehen, da die Leisten nur unzureichend überliefert sind. Die Werte für die Sinus- und Wulstform stellen aufgrund der geringen Anzahl der schräg verdrückten Exemplare eine Näherung dar.

– Nachdem nun die Unterschiede zwischen *Brachyspirifer ignoratus* und *Paraspirifer sandbergeri* untersucht sind, sollen als letztes noch die beiden Populationen von *B. ignoratus* von Miellen und vom Kühkopf bei Koblenz miteinander verglichen werden. Sie wurden

in GAD (1994 b) ausführlich behandelt. Wie zuvor werden nur statistisch relevante Ergebnisse besprochen. Bei den ersten sechs Meßwerten von Tab. 1 sind drei verschieden. Der Muskelzapfen vom Kühkopf ist schmaler (25,5 %) als der von der Typlokalität (30,1 %) ( $T = 2,9$ ; Signifikanz  $> 99$  %). Die Population vom Kühkopf (34,8 %) hat einen schmalere Sinus als die von Miellen (39,5 %) ( $T = 2,08$ ; Signifikanz  $> 95$  %). Bei *B. ignoratus* von Miellen ist die Breite der ersten drei Rippen im Vergleich zur Gesamtbreite größer (11,5 %) als bei der vom Kühkopf (9,5 %) ( $T = 3,8$ ; Signifikanz  $> 99$  %). Die Population vom Kühkopf hat deutlich mehr Zahnstützen (78,3 %), die in Richtung des Tales zwischen zweiter und dritter Rippe verlaufen, als die von Miellen (29,4 %) (Chi-Wert = 6,4; Signifikanz  $> 95$  %).

### Diskussion

Wertet man die Unterschiede, die sich zwischen *Brachyspirifer ignoratus* und *Paraspirifer sandbergeri* ergeben aus, kann man einige phylogenetische Trends festhalten:

- Die Breite des Schloßrandes im Vergleich zur Gesamtbreite nimmt ab.
- Die Länge und die Breite des Muskelzapfens verkleinert sich.
- Die Länge der Zahnstützen nimmt ab.
- Der Verlauf der Zahnstützen im Vergleich zum Verlauf der Rippen verlagert sich in Richtung nach innen.
- Die Form der Zahnstützen verändert sich zunehmend in Richtung Keilform.
- Die Anzahl der Exemplare, bei denen sich die Rippen nach hinten und/oder auf den Muskelzapfen ziehen, nimmt ab.
- Das Rippenprofil wird insgesamt flacher.
- Die Vergenz der Rippen nimmt zu.
- Die Anzahl der Exemplare mit dichotomen Rippen nimmt zu.
- Der Muskelzapfen schiebt sich über den Schloßrand und hebt sich über die Steinkernoberfläche.

Zwei dieser Trends lassen sich auch bei den Populationen von *Brachyspirifer ignoratus* von Miellen und vom Kühkopf nachweisen. Der Muskelzapfen von *B. ignoratus* vom Kühkopf ist schmaler und der Verlauf der Zahnstützen dieser Population entspricht schon weitgehend der von *Paraspirifer sandbergeri* ssp. Bei der Beschreibung von *B. ignoratus* vom Kühkopf (GAD 1994 b) wurden, um einen Überblick über die große Formenvielfalt dieser Art zu gewinnen, „Formtypen“ definiert. Bestimmte „Formtypen“ sind den *Paraspirifer*-Arten bzw. Unterarten zugeordnet. „Formtypen“ XIII und XIV bedeuten: Stielklappe nur geringfügig breiter als lang oder etwa gleich, mit geradem Schloßrand und relativ großem oder kleinem herausgehobenem Muskelzapfen. Diese „Formtypen“ können *Paraspirifer sandbergeri brevimargo* zugeordnet werden. „Formtyp“ V bedeutet: Stielklappe wesentlich breiter als lang, mit geradem Schloßrand und kleinem herausgehobenem Muskelzapfen. Er entspricht etwa *Paraspirifer sandbergeri longimargo*. Die „Formtypen“ VII und VIII bedeuten: Stielklappe wesentlich breiter als lang, gerader Schloßrand, mit relativ großem herausgehobenem Muskelzapfen; entsprechend etwa *P. sandbergeri sandbergeri*. Nicht berücksichtigt wurde hier allerdings das charakteristische Merkmal von *P. s. sandbergeri*, daß der Muskelzapfen nach hinten über den Schloßrand ragt. Dieses Merkmal ist bei *B. ignoratus* von dieser Fundstelle nur angedeutet. Ansonsten sind diese „Formtypen“ häufig. Exemplare, die den „Formtypen“ *P. sandbergeri brevimargo* und *longimargo* (Abb. 4) entsprechen, sind in der Bearbeitung von GAD 1994 noch

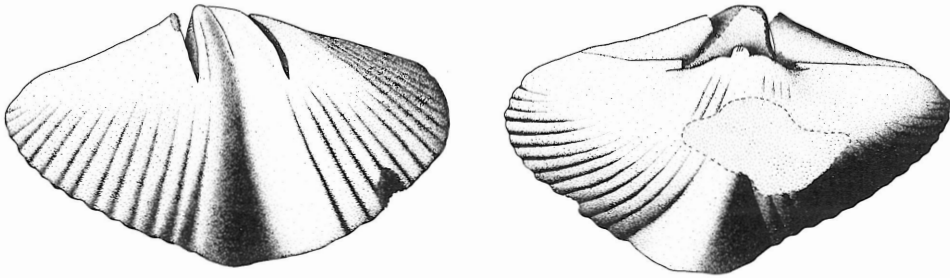


Abb. 4: Stiel- und Armklappe von *Paraspirifer cf. longimargo* vom Kùhkopf (Slg. GLA Rheinland-Pfalz Bop 1/14).

nicht enthalten. In der Fundstelle befanden sich allerdings einige auffällige doppelklappige Exemplare, die dem „Formtyp“ V = *Paraspirifer sandbergeri longimargo* entsprechen, die hiermit vorgestellt werden sollen. Es handelt sich um fünf, allerdings schräg verzerrte Exemplare. Aufgrund ihrer tektonischen Verdrückung sind ihre Meßwerte (Tab. 1) nur bedingt mit denen der anderen zu vergleichen. Die Exemplare zeichnen sich durch einen auffallend kleinen Muskelzapfen und kurze Zahnstützen aus. Ihre Rippen sind z. T. vergent und teilweise sind undeutliche Andeutungen einer Dichotomie zu erkennen. Die Muskelzapfen ragen nicht oder nur geringfügig über den Schloßrand und sind nur schwach herausgehoben. Aufgrund dieser Merkmalskombination sind sie zwanglos in die Gattung *Paraspirifer* zu stellen. Eine andere Möglichkeit ist, sie noch als Extremformen von *Brachyspirifer ignoratus* anzusehen, die bereits zu *Paraspirifer* überleiten. Nimmt man eine graduelle Evolution dieser Brachiopodengruppe an, so muß es beim Übergang der Gattung *Brachyspirifer* zu *Paraspirifer* zu einer kontinuierlichen Verschiebung von Merkmalen in Richtung *Paraspirifer* kommen. Konkret heißt dies, daß bei bestimmten unterschiedlich alten Populationen einer Art Häufigkeitsverschiebungen auftreten, die auch prozentual ausgezählt werden können. Ältere Fundstellen hätten dann eine geringere Zahl von Exemplaren mit fortschrittlichen Merkmalen, jüngere Fundstellen liefern häufiger Exemplare mit fortschrittlichen Merkmalen. Der Übergang von *Brachyspirifer* zu *Paraspirifer* wäre dann vollzogen, wenn alle Exemplare einer Fundstelle nur noch Merkmale enthielten, die der Definition von *Paraspirifer* entspricht. Dieser Evolutionsmodus ist bei anderen besser untersuchten und dokumentierten Fossilien (z. B. Conodonten, tertiären Nagetieren wie Eomyiden, Theridomyiden) bereits häufig nachgewiesen worden. Eine Klärung der hier angeschnittenen Fragen kann nur durch eine kontinuierliche Bergung von möglichst umfangreichen Faunen erfolgen, die die Lücken in der gegenwärtigen Kenntnis schließen helfen. Eine ausführliche Diskussion dieser und anderer Fragen der Evolution von unterdevonischen Brachiopoden aus dem Rheinischen Schiefergebirge entnehme man GAD (in Vorb.). Auf jeden Fall kann festgehalten werden, daß in der Fundstelle vom Kùhkopf bei Koblenz Exemplare auftreten, die nach ihrer Merkmalsverteilung entweder „Formtypen“ zeigen, die in Richtung *Paraspirifer* überleiten („Formtypen“ VII und VIII) oder bereits schon der Gattung *Paraspirifer* („Formtyp“ V) zugeordnet werden können. Bedenkt man noch die beiden oben nachgewiesenen phylogenetischen Trends, bedeutet dies, daß die Population von *Brachyspirifer ignoratus* vom Kùhkopf im Vergleich mit der von der Typlokalität Miellen ein (relativ) jüngerer Alter besitzt. Diese Aussage steht im Widerspruch zur Lithostratigraphie ihrer Fundpunkte. Nach DAHMER (1948) und dem PALÄONTOLOGISCHEN ARBEITSKREIS KOBLENZ (1992) handelt es sich

bei dem Fundpunkt Kühkopf um Emsquarzit, während Miellen nach SOLLE (1971) in die Hohenrhein-Schichten zu stellen ist. SOLLE (1971, S. 52) bezweifelt allerdings die Zugehörigkeit des Fundpunktes Kühkopf zum Emsquarzit. Er nimmt an, daß beide Fundpunkte etwa das gleiche Alter besitzen. Der klassische Fundpunkt von MAURER (1883) von Miellen an der Lahn ist heute nicht mehr aufzufinden. Eine Prüfung dieser Widersprüche ist im Gange.

Es läßt sich festhalten, daß die Formen von *Paraspirifer sandbergeri* ssp. bezüglich ihrer Merkmale zwischen *Brachyspirifer ignoratus* und *Paraspirifer sandbergeri sandbergeri* stehen. Sie sind in vielen Merkmalen primitiver als *P. s. sandbergeri*, aber immer evoluerter als *B. ignoratus*.

Tab. 5: Variabilitätskoeffizienten (V) der verschiedenen Unterarten.  
V = Standardabweichung × 100 / Mittelwert.

Unterart	V	Lokalität
<i>Paraspirifer sandbergeri sandbergeri</i>	12,9	Münnichsberg, Niederfell
<i>Paraspirifer sandbergeri</i> ssp.	12,2	Münnichsberg, Niederfell
<i>Paraspirifer sandbergeri sandbergeri</i>	12,3	Niederfell
<i>Paraspirifer sandbergeri</i> ssp.	12,4	Niederfell
<i>Paraspirifer sandbergeri sandbergeri</i>	12,1	Münnichsberg
<i>Paraspirifer sandbergeri</i> ssp.	10,9	Münnichsberg
<i>Paraspirifer sandbergeri longimargo</i>	8,2	Münnichsberg, Niederfell
<i>Paraspirifer sandbergeri brevimargo</i>	4,5	Münnichsberg, Niederfell
<i>Brachyspirifer ignoratus</i>	12,3	Miellen

Als nächstes soll festgestellt werden, ob die subspezifische Abtrennung des *Paraspirifer sandbergeri brevimargo* von *P. s. longimargo* nach SOLLE (1971) gerechtfertigt ist. SOLLE führt diese Unterteilung auf das unterschiedliche Verhältnis zwischen der Breite des Schloßrandes und der Gesamtbreite zurück. Bei *Paraspirifer s. brevimargo* liegt das Verhältnis zwischen 0,6 und 0,74, bei *P. s. longimargo* zwischen 0,79 und 0,93. Um die Homogenität verschiedener Serien direkt miteinander vergleichen zu können, schlägt MAYR (1975) die Berechnung des Variabilitätskoeffizienten vor. Er beruht auf der Wiedergabe der Variabilität durch die Standardabweichung. Der Variabilitätskoeffizient wurde für dieses Merkmal für die verschiedenen Populationen von *Paraspirifer sandbergeri* und zum Vergleich auch für *Brachyspirifer ignoratus* berechnet (Tab. 5). Für alle angegebenen Formen außer für *Paraspirifer sandbergeri longimargo* und *P. s. brevimargo* (sensu SOLLE) ist er einheitlich größer als 10, meist liegt er bei 12. Legt man die beiden Unterarten von SOLLE zusammen, ergeben sich Werte ebenfalls um 12, ansonsten sind sie wesentlich niedriger. Dies ist ein deutlicher Hinweis darauf, daß Formen, die als *Paraspirifer sandbergeri* ssp. bezeichnet sind, künstlich in zwei Gruppen getrennt wurden.

Weiterhin lassen sich noch bezüglich bestimmter Merkmale erstmals Zwischenformen beschreiben (Abb. 5). Ein Exemplar ist symmetrisch und schwach längsverlängert. Das Verhältnis Breite zu Breite des Schloßrandes ist 0,76, es liegt also genau zwischen den von SOLLE genannten Werten. Der Muskelzapfen hat mit 62,8 % eine Größenordnung wie sie für *B. ignoratus* typisch ist. Die Zahnstützen sind mit 45,4 % ebenfalls groß und damit primitiv. Der Muskelzapfen überragt nicht den Schloßrand, gleichzeitig ist er aber kräftig

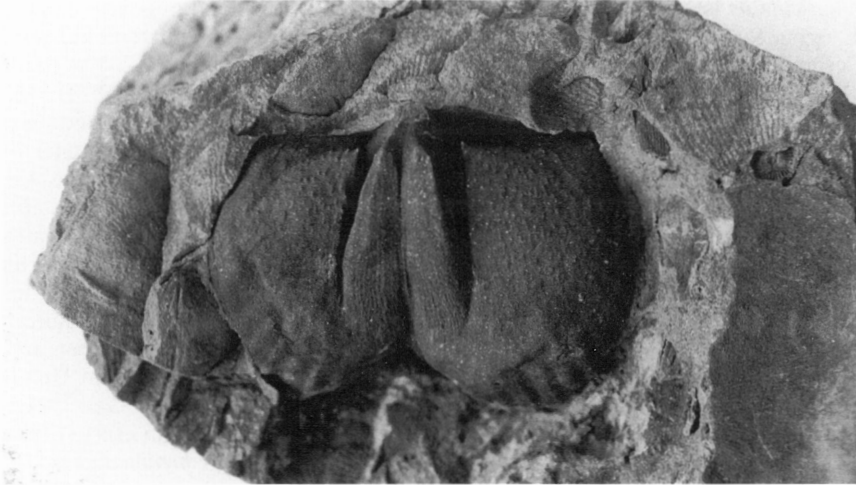


Abb. 5: Stielklappe von *Paraspirifer longimargo* (Slg. GLA Rheinland-Pfalz Mün 2/5), das Verhältnis der Breite des Schloßrandes zur Gesamtbreite liegt zwischen den Werten von *P. sandbergeri longimargo* und *P. sandbergeri brevimargo*.

herausgehoben. Die Rippen sind nur noch schwach ausgebildet und z. T. dichotom. Das Stück zeigt also eine Kombination von Merkmalen, die einerseits zwischen *P. sandbergeri longimargo* und *P. s. brevimargo* liegen, andererseits zwischen *P. sandbergeri* und *B. ignoratus*. Außerdem kommt eine Überschneidung bezüglich einiger Merkmale in Richtung *Paraspirifer auriculatus* (SANDBERGER 1856) vor. Das Exemplar (Abb. 6) ist ebenfalls vom Münnichsberg und längsverlängert. Der Muskelzapfen ist schmal und herausgehoben, überragt aber den Schloßrand nicht, bei *P. auriculatus* überragt er den Schloßrand. Wie

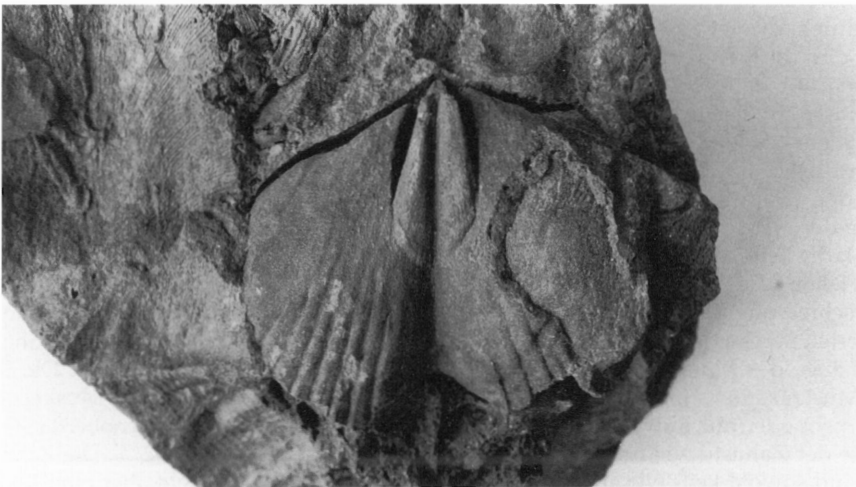


Abb. 6: Stielklappe von *Paraspirifer longimargo* (Slg. GLA Rheinland-Pfalz Mün 2/6) mit Merkmalen von *Paraspirifer auriculatus*.

bei *P. auriculatus* ist der Steinkern vom Muskelzapfen bis in den Sinus von einer Rinne durchzogen. Reste von Gonoglyphen sind zu erkennen. Die Zahnstützen sind mit 29 % der Gesamtlänge im Gegensatz zum Typus von *P. auriculatus* relativ groß. Von der medianen Rinne abgesehen entspricht das Stück mit B/Bschl. – Verhältnis (s. Tab. 1) = ca. 0,95 *P. s. sandbergeri*. Bei rezenten Brachiopoden lassen sich innerartliche Schwankungen des Verhältnisses Gesamtbreite gegen Schloßrandbreite je nach Lebensraum feststellen, die weit über die von SOLLE beschriebenen Werte hinausgehen (SCHUMANN 1991, Abb. 3). Hinzu kommt noch die Unsicherheit der tektonischen Verdrückung. Faßt man all diese Einwände zusammen, ist die subspezifische Abtrennung mit Hilfe des Verhältnisses Gesamtbreite zur Breite des Schloßrandes abzulehnen und die beiden Unterarten als Synonym zu sehen. Außerdem liegt es nahe, die oben als *Paraspirifer sandbergeri* ssp. vorgestellte Gruppe als eigenständige Art einzuführen. Eine artspezifische Abtrennung dieser Gruppe gegenüber *Paraspirifer sandbergeri* ist einerseits leicht durchführbar, andererseits ist es damit möglich, die problematische Beschreibung von mehreren Unterarten einer Art von einer Lokalität, wie sie SOLLE (1971) vornimmt (s. hierzu GAD 1994 b), zu umgehen. Als erster revidierender Autor wähle ich aus den beiden Unterarten *Paraspirifer sandbergeri longimargo* SOLLE 1971 und *Paraspirifer sandbergeri brevimargo* SOLLE 1971 *Paraspirifer sandbergeri longimargo* aufgrund der besseren Bekanntheit und der Seitenpriorität in der ursprünglichen Veröffentlichung aus. Gleichzeitig erhebe ich die von SOLLE 1971 beschriebene Unterart in den Rang einer eigenständigen Art: *Paraspirifer longimargo* SOLLE 1971. Typus, Locus typicus und Stratum typicum siehe SOLLE 1971, S. 98.

Aus den oben durchgeführten Untersuchungen ergibt sich die folgende, gegenüber der Originaldiagnose veränderte Diagnose.

Diagnose: Ein mittelgroßer bis großer *Paraspirifer*. Das Verhältnis Gesamtbreite zur Breite des Schloßrandes liegt zwischen 0,6 und 0,93. Der Muskelzapfen ragt nicht oder nur unwesentlich über den Schloßrand und die Steinkernoberfläche hinaus. Die Zahngruben können sowohl keilförmig wie auch parallelförmig sein. Der Rippenverlauf ist nach hinten und auf den Muskelzapfen deutlich abgeschwächt. Es besteht eine Tendenz zur Ausbildung von vergentem und dichotomen Rippen.

Differentialdiagnose: *Paraspirifer longimargo* unterscheidet sich von *Paraspirifer sandbergeri* durch: die geringe bis fehlende Herausragung des Muskelzapfens über den Schloßrand und die Steinkernoberfläche; die größere Anzahl der Exemplare, bei denen sich die Rippen auf den Muskelzapfen ziehen, liegt bei rund 40 %.

*Paraspirifer longimargo* unterscheidet sich von *Brachyspirifer ignoratus* durch: den schmalen Schloßrand; den kürzeren und schmalen Muskelzapfen; die kürzeren Zahnstützen; durch die Ausbildung von zum Teil vergentem und dichotomen Rippen und den relativ großen Anteil von Exemplaren mit Zahnstützen, die in Richtung zwischen der ersten Rippe bis zum Tal zwischen zweiter und dritter Rippe verlaufen (rund 82 %); die Tendenz zur Reduktion der Rippen, die nach hinten und auf den Muskelzapfen ziehen; die Verflachung der Rippenprofile.

Beschreibung von *Paraspirifer longimargo*: Die Umrisslinie (Abb. 8) variiert von querverlängerten Stücken bis zu Exemplaren, bei denen die Länge und Breite relativ ähnlich ist. Die Länge des Muskelzapfens im Vergleich zur Gesamtlänge liegt bei 47 %. Die Breite des Muskelzapfens im Vergleich zur Gesamtbreite beträgt um 24 %. Der Muskelzapfen ragt nicht oder nur unwesentlich über den Schloßrand und die Steinkernoberfläche. Die Länge der Zahnstützen im Vergleich zur Gesamtlänge beträgt rund 32 %. Die Zahnstützen sind sowohl keil- wie auch parallelförmig ausgebildet, es besteht aber eine Tendenz zur Bildung von keilförmigen Muskelzapfen. Die Ausrichtung der Zahnstützen im Vergleich zu den Rippen liegt hauptsächlich zwischen erster Rippe und dem Tal zwischen



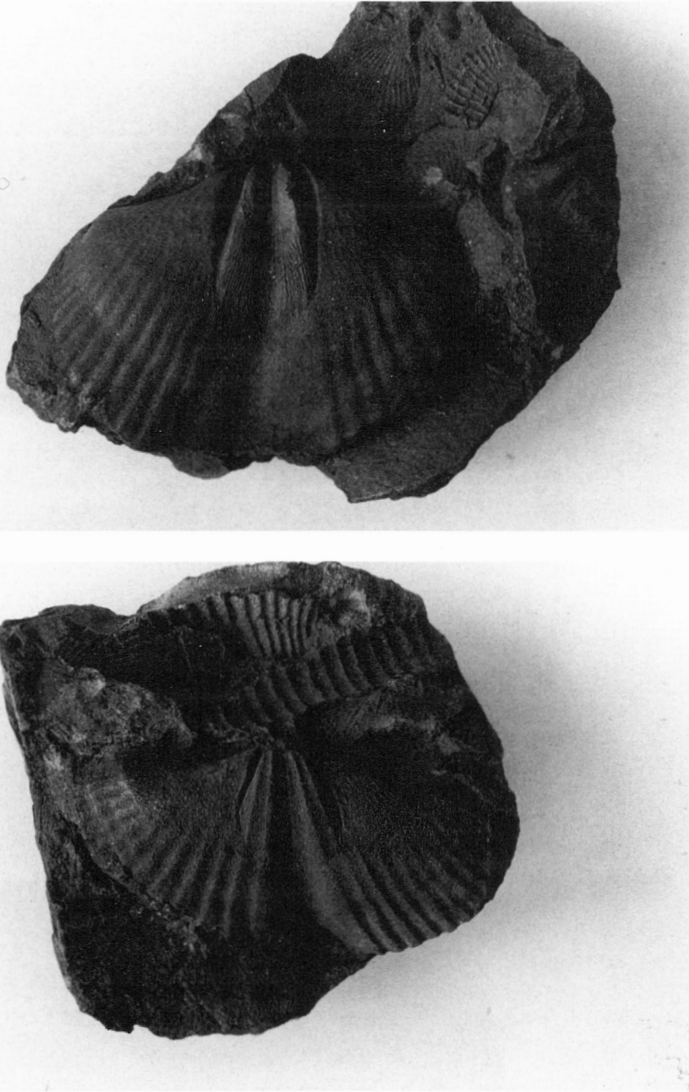


Abb. 7: Stielklappen von *Paraspirifer longimargo*, oben: aus dem Dörrbachtal bei Koblenz (Slg. Senckenberg SMF XVII 802 b), Original von SOLLE 1971, Taf. 10, Abb. 84; unten: aus dem Laubachtal bei Koblenz (Slg. Senckenberg SMF 25250), Original von SOLLE 1971, Taf. 10, Abb. 80.

zweiter und dritter Rippe. Die Rippen sind zum Teil vergent und dichotom und relativ flach. Sie ziehen nur noch zum Teil bis auf das Hinterende oder auf den Muskelzapfen. Die dorsalen apikalen Lamellen sensu GOURVENNEC (1989) sind vorhanden, aber sie erstrecken sich meist nur noch auf die hintere Hälfte der Zahngruben, außerdem können sie umgebogen sein.



Abb. 8: Stielklappen von *Paraspirifer longimargo* mit verschiedenen Umrisslinien, a: vom Münnichsberg (Slg. GLA Rheinland-Pfalz Mün 2/7), b: (Slg. GLA Rheinland-Pfalz Mün 2/8), c: von Niederfell (Slg. Senckenberg SMF 25460).

### Schriften

- DAHMER, G. (1948): Die Fauna des Koblenzquarzits (Unterdevon, Oberkoblenz-Stufe) vom Kühkopf bei Koblenz. – *Senckenbergiana*, **29**, S. 115-136, 25 Abb., Frankfurt a. M.
- GAD, J. (1993): Biometrische Untersuchungen zur Variabilität von *Arduspirifer arduennensis arduennensis* (SCHNUR, 1853) und *Arduspirifer extensus* (SOLLE, 1953) aus dem Unterdevon des Rheinischen Schiefergebirges. – *Mainzer geowiss. Mitt.*, **22**, S. 275–287, 11 Abb., 1 Tab., Mainz.
- (1994 a): Untersuchungen zum Status der Unterarten von *Arduspirifer arduennensis* (SCHNUR, 1853) aus dem Unterdevon des Rheinischen Schiefergebirges. – *Mainzer geowiss. Mitt.*, **23**, S. 185–198, 5 Abb., 2 Tab., Mainz.
- (1994 b): Variationsstatistische Untersuchungen von *Brachyspirifer ignoratus* (MAURER, 1883) und *Brachyspirifer carinatus* (SCHNUR, 1853) aus dem Rheinischen Schiefergebirge. – *Mainzer geowiss. Mitt.*, **23**, S. 199-220, 16 Abb., 6 Tab., Mainz.
- (in Vorb.): Möglichkeiten und Probleme in der Paläontologie von unterdevonischen Brachiopoden aus dem Rheinischen Schiefergebirge.
- GOURVENNEC, R. (1989): Brachiopodes spiriférida du Dévonien inférieur du massif Armoricain. – *Biostratigraphie du Paléozoïque*, **9**, S. 1-281, 155 Abb., 22 Taf., Brest.
- MARSAL, D. (1967): Statistische Methoden für Erdwissenschaftler. 152 S., 40 Abb., 7 Tab., (Schweizerbart) Stuttgart.
- MAURER, F. (1886): Die Fauna des rechtsrheinischen Unterdevon aus meiner Sammlung zum Nachweis der Gliederung. 55 S., 1 Profilk., Darmstadt.
- MAYR, E. (1975). *Grundlagen der zoologischen Systematik*. 370 S., 78 Abb., 20 Tab., (Parey) Hamburg, Berlin.
- PALÄONTOLOGISCHER ARBEITSKREIS KOBLENZ (1992): *Spuren des Lebens. Fossilien von Rhein und Mosel*. 179 S., 60 Taf., (Selbstverlag) Koblenz.
- SCHUMANN, D. (1991): Hydrodynamic influences in brachiopod shell morphology of *Terebratalia transversa* (Sowerby) from San Juan Islands, USA. – In: MACKINNON, D. I. & LEE, D. E. [eds.]: *Brachiopods through Time*. S. 265–271, 3 Abb., 1 Taf., (A. A. Balkema) Rotterdam, Brookfield.
- SOLLE, G. (1953): Die Spiriferen der Gruppe *arduennensis* – intermedius im Rheinischen Devon. – *Abh. hess. Landesamt Bodenforsch.*, **5**, 156 S., 45 Abb., 7 Tab., 18 Taf., Wiesbaden.
- (1971): *Brachyspirifer* und *Paraspirifer* im Rheinischen Devon. – *Abh. hess. Landesamt Bodenforsch.*, **59**, 163 S., 1 Diagr., 20 Taf., Wiesbaden.
- VANDERCAMMEN, A. (1963): Spiriféridae du Dévonien de la Belgique. – *Mém. Inst. roy. Sci. nat. Belgique*, **150**, 179 S., 13 Taf., Bruxelles.
- WEDEKIND, R. (1926): Die devonische Formation. – In: SALOMON, W.: *Grundzüge der Geologie*, **2**, S. 194–226, Stuttgart.

Anschrift des Autors: Dr. JÜRGEN GAD, Geologisches Landesamt Rheinland-Pfalz,  
Emmeransstraße 36, D-55116 Mainz.

Manuskript eingegangen am 20. 4. 1994