

Untersuchungen zum Status der Unterarten von *Arduspirifer arduennensis* (SCHNUR 1853) aus dem Unterdevon des Rheinischen Schiefergebirges

JURGEN GAD

Kurzfassung: Die unterdevonische Brachiopodenart *Arduspirifer arduennensis* (SCHNUR 1853) ist gegenwärtig in vier Unterarten gegliedert. Die dazu benutzten Merkmale werden mit Hilfe des Originalmaterials von den jeweiligen Typlokalitäten einer kritischen Durchsicht unterzogen und nach Möglichkeit quantifiziert. Jedes Merkmal ist im Hinblick auf den Erhaltungszustand, die tektonische Verdrückung und seine Variabilität hin bewertet. Zur Beurteilung der Variabilität kommen Erkenntnisse aus der Rezentbiologie von Brachiopoden als Analogieschluß zum Einsatz. Die kritische Durchsicht resultiert, nach Berichtigung einiger in der Literatur angegebener Merkmale, in einer Neuauswahl aller Merkmale in Form von Differentialdiagnosen und einer Synopse. Die Trennung von *A. a. antecessens* (FRANK 1898) und *A. a. latestriatus* (MAURER 1886) kann nicht aufrecht erhalten werden und *A. a. antecessens* ist als jüngeres Synonym von *A. a. latestriatus* zu betrachten. Neufunde von Katzenelnbogen (Taunus) lassen sich daraufhin problemlos der Unterart *A. a. latestriatus* zurechnen.

Abstract: The Lower Devonian (Rhenish mountains) brachiopod species *Arduspirifer arduennensis* (SCHNUR 1853) is currently subdivided in four subspecies. The features were reexamined with the aid of the animals from the type localities. A valuation is given for each feature concerning the tectonical deformation, the preservation and the variability. Results of the biology of recent brachiopods were used to examine the systematic significance of variation among these fossils. The critical reexamination resulted in a correction of some errors (for example: there are no crural plates in *A. a. prolatestriatus*) and in a selection of features to establish a synopsis and a new differential diagnosis for each subspecies. The separation of *A. a. antecessens* (FRANK 1898) from *A. a. latestriatus* (MAURER 1886) is considered to be invalid and *A. a. antecessens* is designated as the junior synonym of *A. a. latestriatus*. New material from Katzenelnbogen (Taunus) is allocated to the subspecies *A. a. latestriatus*.

1. Einleitung

Bei Kartierarbeiten des Autors auf der TK25 Blatt 5713 Katzenelnbogen (Rheinisches Schiefergebirge, Taunus) sind zahlreiche Neufunde von *Arduspirifer arduennensis* (SCHNUR 1853) gemacht worden. Diese Art wird gegenwärtig von verschiedenen Autoren (u. a. SOLLE 1953; ROSLER 1956; JAHNKE 1971; MITTMAYER 1974, 1982; FUCHS 1974, 1982; GOURVENNEC 1989) in verschiedene Unterarten gegliedert. Eine grundlegende zusammenfassende Untersuchung dieser Unterarten, auf die sich alle nachfolgenden Autoren stützen, gab SOLLE 1953. Er erkannte folgende Unterarten von *Arduspirifer arduennensis* an: *A. a. arduennensis* (SCHNUR 1853), *A. a. antecessens* (FRANK 1898), *A. a. latestriatus* (MAURER 1886). Bei *A. a. latestriatus* unterschied er noch informell zwischen einer primitiven Form α und einer fortschrittlichen Form β . Gegenteiler Meinung waren VANDERCAMMEN 1963 und

JAHNKE 1971. VANDERCAMMEN konnte an belgischem Material keine Unterschiede, die eine Unterteilung in Unterarten rechtfertigen, feststellen. JAHNKE erkennt *A. a. antecedens* nicht an und diskutiert innerhalb von *A. a. latestriatus* auch nicht die beiden von SOLLE 1953 erwähnten Formen α und β .

1973 beschrieb MITTMAYER auf den Ergebnissen von SOLLE 1953 aufbauend, noch *A. a. prolatestriatus* (früher Form α). Bei neueren Arbeiten (MITTMAYER 1974, 1982; FUCHS 1982, GOURVENNEC 1989) wurden also insgesamt vier Unterarten von *Arduspirifer arduennensis* unterschieden, die alle von großer stratigraphischer Bedeutung sind.

Einer problemlosen Zuordnung der Neufunde von Katzenelnbogen stand die Tatsache gegenüber, daß von den meisten Autoren (z. B. SOLLE 1953; MITTMAYER 1972, 1978, 1991 [in ANDERLE 1991]; RÖSLER 1956; FUCHS 1974) verschiedene Unterarten der Art *A. arduennensis* von einer Lokalität beschrieben wurden. Dieser Umstand ist aufgrund der Definition der Unterart theoretisch unmöglich und wird deshalb mit Recht von MAYR (1975, S. 44) als unkritische Benutzung des Terminus Subspezies (Unterart) bezeichnet. Für eine Bestimmung der Neufunde war es weiterhin hinderlich, daß sich viele taxonomische Arbeiten im Unterdevon des Rheinischen Schiefergebirges dieser Fossilgruppe nur auf reine Fossilisten beschränken (z. B. RÖSLER 1956; FUCHS 1974). Da hier weder Abbildungen der Fossilien noch Hinweise auf die zur Identifikation benutzten Merkmale vorliegen, kann eine Nachprüfung der jeweiligen Zuordnung nur mit Hilfe des Originalmaterials erfolgen. Bei anderen Arbeiten liegen zwar Abbildungen und Beschreibungen vor, aber die zur Abtrennung benutzten Merkmale sind entweder gar nicht oder nur z. T. gewertet, d. h. es fehlen Angaben, die eine Abschätzung der relativen Wichtigkeit der Merkmale für die Einordnung der Fossilien zu verschiedenen Unterarten gewährleisten. Die Nachvollziehbarkeit der Einordnung der Fossilien in die verschiedenen Taxa ist daher erschwert. Die Wichtigkeit der Wertung der Merkmale für die praktische Anwendung taxonomischer Arbeiten wird jüngst (ZIEGLER 1990) nochmals betont. Deshalb sind im Nachfolgenden die jeweiligen Merkmale ihrer Bedeutung nach gewertet. Außerdem liegen sie wegen der besseren Übersichtlichkeit in Form einer Synopse vor. Eine Abgrenzung der Unterarten zueinander erfolgt in Form von Differentialdiagnosen.

Um für die oben genannten Neufunde zu einer Einordnung zu kommen, war daher eine kritische Überprüfung der bisher beschriebenen Unterarten nötig. Dabei mußten zwangsläufig die entsprechenden Exemplare von den jeweiligen Typlokalitäten untersucht werden. Rezente Beobachtungen an Brachiopoden zeigen, daß bestimmte Merkmale wie Breite, Höhe und Länge der Schale sowie die Rippenzahl innerartlich zum Teil erheblich variieren können. Gerade die hier besprochenen Unterarten sind u. a. mit diesen Merkmalen abgetrennt. Die diesbezüglichen Konsequenzen der rezenten Beobachtungen werden daher im Folgenden eingehend diskutiert.

Für die Überlassung von Untersuchungsmaterial bin ich folgenden Herren dankbar: Dr. KAUFFMANN, Universität Marburg; Prof. Dr. REMY, Universität Bonn; Dr. SCHRENCK, Hessisches Landesmuseum Darmstadt und Dr. WERNER, Senckenberg-Museum. Frau A. HILDEBRANDT danke ich für die Anfertigung der Zeichnungen und Herrn Dr. MITTMAYER (Geologisches Landesamt Rheinland-Pfalz) für die kritische Durchsicht des Manuskriptes sowie für zahlreiche Hinweise.

2. Material und Methode

Es wurden die von SOLLE 1953 abgebildeten und weitere Stücke aus den oben genannten Sammlungen ausgewertet. Die Typlokalitäten der Unterarten sind:

A. a. arduennensis (SCHNUR 1853): Daleiden, Eifel (Abb. 4).

A. a. antecedens (FRANK 1898): Bodenrod, Taunus (Abb. 2).

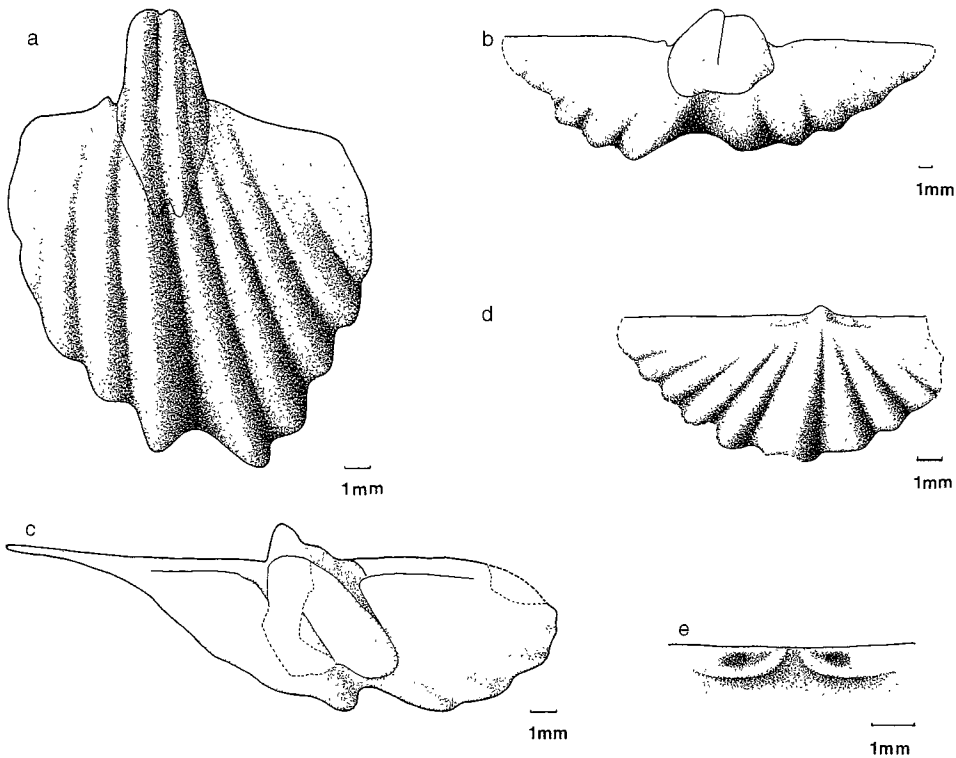


Abb. 1: *Arduspirifer arduennensis latestriatus* (MAURER 1886). Lokation Vallendar. a: Steinkern der Stielklappe, tektonische Schmalform (Mr 1278). b: Steinkern der Stielklappe, tektonische Breitform (Mr 1275). c: Steinkern der Stielklappe mit noch voll erhaltenem Flügel (tektonisch verzerrt, Mr 1209). d: Steinkern der Armklappe (Mr 1219). e: Ausschnittvergrößerung aus der Schloßregion (Positivform) von d, die dorsalen apikalen Lamellen fehlen (Mr 1219).

A. a. latestriatus (MAURER 1886): Vallendar bei Koblenz (Abb. 1).

A. a. prolatastriatus MITTMAYER 1973: Brexbachtal bei Bendorf (Abb. 3).

Das neue Material von Blatt Katzenelnbogen kommt aus den sogenannten „Holzhäuser-Schichten“ (ROSLE 1956) südlich der Plätzermühle (Kaz Fp 8, R 3 42 154 H 5 56 670; Kaz Fp 9, R 3 42 173 H 5 56 693) und aus den Spitznack-Schichten östlich der Hollermühle (Kaz Fp 22, R 3 42 274 H 5 56 670, Abb. 5).

In der bisherigen Literatur wurde bei meristischen Merkmalen nicht immer eine Quantifizierung vorgenommen. Der prozentuale Anteil des Auftretens dieser Merkmale ist daher festgehalten worden. Nur so kann bei eventuell vorliegenden phylogenetischen Linien die relative Alterseinstufung vorgenommen werden.

Tabelle 1 gibt die in der Literatur zur Unterscheidung der Unterarten genannten Merkmale in Form einer Synopse wieder. Die meristischen Werte sind mit Hilfe des Chi-Quadratstestes auf ihre Signifikanz hin überprüft, die metrischen Werte werden mit dem T-Test ausgewertet (Tab. 2).

Ein grundlegendes Problem bei der Beurteilung der Merkmale bildet ihre Veränderung durch die tektonische Verzerrung (Abb. 1). Ihre Auswirkung auf die Fossilien wurde von

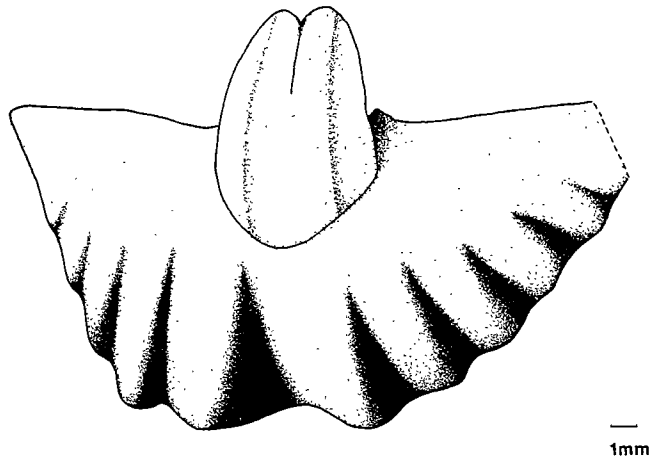


Abb. 2: Typusexemplar von *Arduspirifer arduennensis antecedens* (FRANK 1898), Steinkern der Stielklappe. Lokation Bodenrod, (Sammlung Univ. Marburg, Mbg 3900).

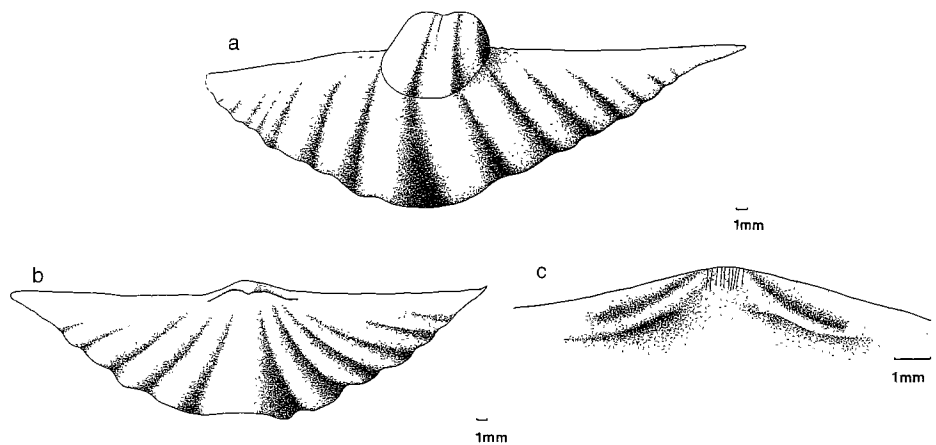


Abb. 3: *Arduspirifer arduennensis prolatestriatus* MITTMEYER 1973. Lokation Brexbachtal. a: Steinkern der Stielklappe, die Einschnitte der Zahnstützen sind durch den Muskelzapfen verdeckt, Typus (Sammlung Follmann). b: Steinkern der Armklappe (Sammlung Follmann). c: Ausschnittvergrößerung der Schloßregion (Positivform), die apikalen dorsalen Lamellen fehlen.

BREDDIN (1954) ausführlich behandelt. Er stellte auch Methoden vor, um das u. a. nach SOLLE (1953) besonders wichtige ursprüngliche Breiten/Längen-Verhältnis der Fossilien auf rechnerischem Weg zu rekonstruieren. BREDDIN (1954, S. 288) spricht hier von Urform, d. h. er nimmt an, daß das ursprüngliche Breiten/Längen-Verhältnis während der Ontogenese der Tiere konstant bleibt. Ein isometrisches Wachstum ist aber, wie man an unverdrückten Exemplaren von Spiriferen feststellen kann, nicht unbedingt vorhanden, sondern das Breite/Länge-Verhältnis verschiebt sich während des Wachstums (GAD 1993).

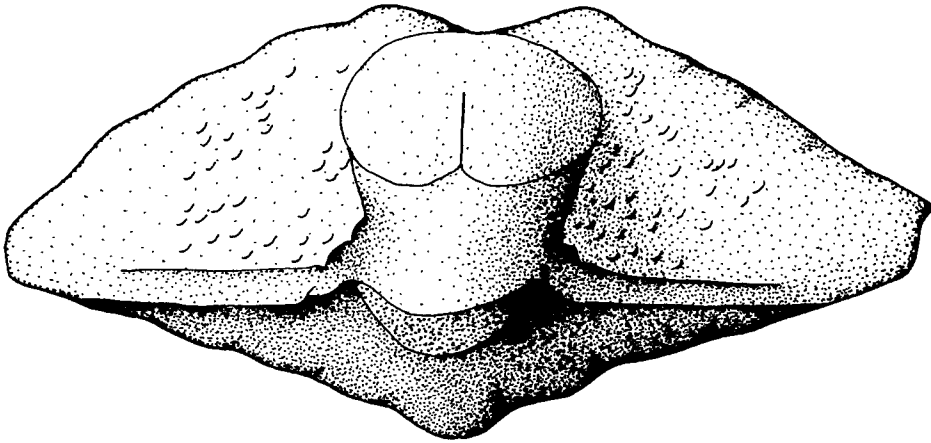


Abb. 4: Doppelklappiger Steinkern von *Arduspirifer arduennensis arduennensis* (SCHNUR 1883). Lokation „Daleiden“, (Sammlung Senckenberg).

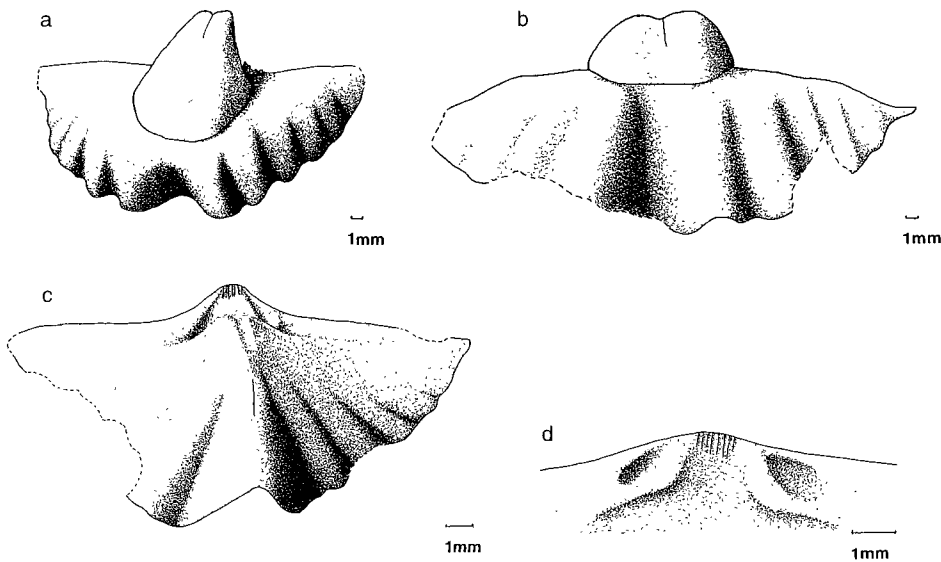


Abb. 5: *Arduspirifer arduennensis latestriatus* (MAURER 1886). Lokation Fundpunkte 8 und 22 auf TK 25 Blatt 5713 Katzenelnbogen. a: Steinkern der Stielklappe, mit einer relativen Ähnlichkeit zu *A. a. „antecedens“* von Bodenrod, (Sammlung Geologisches Landesamt Rheinland-Pfalz, Kaz Fp 22/17). b: Steinkern der Stielklappe mit breitem Muskelzapfen ähnlich Abb. 1b, (Kaz Fp 8/19). c: Steinkern der Armklappe (Kaz Fp 22/2). d: Ausschnittvergrößerung der Schloßregion (Positivform).

Dies bedeutet, daß man für verschiedene ontogenetische Stadien unterschiedliche „Urformen“ errechnen müßte, ein Weg, der aufgrund der Begrenztheit des vorhandenen Materials schlecht ausführbar ist. Hinzu kommt, daß die Flügel der Spiriferen meist abge-

Tab. 1: Synopse der Merkmale der Unterarten von *Arduspirifer arduennensis*.

Unterart	Rippen- schärfe	Absetzung Muskel- zapfen	Muskel- zapfen %- Anteil	Euseptoid	Verlauf 2. Rippe	Rippen- zahl Stielklappe	Zahn- stützen	Breite Sinus	Rippen Abdrücke Stielkl.	Biegung Stiel- klappe	dorsale apikale Lamellen
<i>A. a. arduennensis.</i>	rund	gut	–	75%	50%	–	43%	–	–	kräftig	–
<i>A. a. antecedens</i>	rund	gut	80%	70%	26%	5	94%	114%	5 oder 6	flach	–
<i>A. a. prolatestriatus</i>	scharf	schlecht	92%	66%	60%	5	100%	121%	6	flach	–
<i>A. a. latestriatus</i>	rund	gut	97%	34%	26%	4	80%	117%	4	flach	–
<i>A. a. ssp.</i> Kaz Fp 22	rund	gut	–	80%	47%	4 oder 5	90%	–	5	flach	–
<i>A. a. ssp.</i> Kaz Fp 8 u. 9	rund	gut	97%	75%	34%	5	91%	134%	5	flach	–

Tab. 2: Chi-Quadrat-Werte: Es werden nur Werte angegeben mit einem Signifikanzniveau größer als 95%. Als Nullhypothese des Chi-Quadrat-Tests ist der gleiche Anteil der Merkmale bei beiden Arten angenommen. Alle T-Test-Werte liegen unterhalb des Signifikanzniveaus von 95% und sind deshalb nicht aufgeführt.

Unterart	Wert	> 95 %	> 99 %	> 99,9 %
Vollständiges Euseptoid:				
<i>A. a. latestriatus</i>				
<i>A. a. arduennensis</i>	17,1			+
<i>A. a. latestriatus</i>				
<i>A. a. antecedens</i>	7,5		+	
<i>A. a. latestriatus</i>				
<i>A. a. prolatesriatus</i>	4,8	+		
Verlauf der zweiten Rippe:				
<i>A. a. arduennensis</i>				
<i>A. a. latestriatus</i>	5,8	+		
<i>A. a. arduennensis</i>				
<i>A. a. Kaz Fp 8 u. 9</i>	4	+		
<i>A. a. antecedens</i>				
<i>A. a. prolatesriatus</i>	4,9	+		
<i>A. a. prolatesriatus</i>				
<i>A. a. latestriatus</i>	7,1		+	
<i>A. a. prolatesriatus</i>				
<i>A. a. Kaz Fp 8 u. 9</i>	5,5	+		
Zahnstützen				
<i>A. a. arduennensis</i>				
<i>A. a. antecedens</i>	21,8			+
<i>A. a. arduennensis</i>				
<i>A. a. prolatesriatus</i>	20,2			+
<i>A. a. arduennensis</i>				
<i>A. a. latestriatus</i>	10,9			+
<i>A. a. arduennensis</i>				
<i>A. a. Kaz Fp 22</i>	17,5			+
<i>A. a. arduennensis</i>				
<i>A. a. Kaz Fp 8 u. 9</i>	16,8			+
<i>A. a. prolatesriatus</i>				
<i>A. a. latestriatus</i>	5	+		

brochen sind (Abb. 1), so daß die exakte Breite nicht mehr feststellbar ist. Außerdem schwankt der Deformationsindex bei gleichem Material je nach verwendeter Formel (z. B. der winkelrecht geraden oder der Formel mit der am stärksten gebogenen Symmetrie-

ebene) um ca. 10 %. Das heißt, der jeweilige Fehler liegt hier weit über der für einen Vergleich unterschiedlicher Fossilien aus verschiedenen Fundstellen zu fordernden Genauigkeit. Will man trotzdem verschieden stark deformierte Fossilien aus unterschiedlichen Lokalitäten vergleichen, bieten sich in der Praxis leicht durchführbare Messungen an den jeweiligen winkelrecht tektonischen Breit- bzw. Schmalformen (Benennung nach BREDDIN 1954, Abb. 21) an. Um Unterschiede in der Form des Muskelzapfens festzustellen ist an jeweiligen tektonischen Breitformen (Tab. 1, Muskelzapfen %-Anteil) der prozentuale Anteil der Breite des Muskelzapfens (BM) zur Länge des Muskelzapfens (LM) errechnet worden ($LM = 100\%$, $BM = ?\%$). Ebenfalls bei tektonischen Breitformen wurde der prozentuale Anteil der Breite des Sinus (BS), (Definition der Meßstrecke s. SOLLE 1953, Abb. 1) im Vergleich zu der Breite der ersten drei Rippen errechnet ($BR\ 3 = 100\%$, $BS = ?\%$, Tab. 1, Breite Sinus). Auf die Messung der Breite wurde verzichtet, obwohl diese Meßstrecke in der Literatur einen hohen Stellenwert hat, da die Spitzen der Flügel fast stets mehr oder weniger abgebrochen sind (Abb. 1). SOLLE (1953, S. 51) bezeichnet z. B. *A. a. latestriatus* Form β als kurzflügelige Form. Abbildung 1 zeigt ein Exemplar (Mr. 1209) mit ausnahmsweise voll erhaltenen sehr fein ausgezogenen Flügelspitzen, man erkennt, daß hier aufgrund der meist abgebrochenen Flügelspitzen leicht Fehleinschätzungen zu Stande kommen können. Bei der Auszählung der Rippen sind die kleinen an der Peripherie liegenden Rippen voll mitgezählt. Der Erhaltungszustand ist durch das Gesteinsmaterial, welches die Steinkerne bzw. die Abdrücke überliefert, bedingt. Dieser Umstand kann die Auszählung der Rippen und des Euseptoides negativ beeinflussen. Die Anzahl der Rippen schwankt je nach Individuum oder Unterart, ihr jeweiliges Maximum zeigt Tab. 1. Die prozentuale Auszählung des Euseptoides gibt an, wieviel Exemplare ein Euseptoid besitzen, das die gesamte Länge des Muskelzapfens durchteilt. Die zweite Rippe kann, wenn man sie sich nach hinten verlängert vorstellt, in Richtung des Muskelzapfens verlaufen oder an dem Muskelzapfen vorbei. Angegeben ist der prozentuale Anteil der Exemplare, bei welchen die zweite Rippe in Richtung des Muskelzapfens verläuft. Dieses Merkmal wird allerdings auch durch die tektonische Verformung beeinflusst. Die Umbiegung im Bereich des Muskelzapfens kann durch die kallöse Schalenverdickung (JAHNKE 1971) bei Adultformen beeinflusst werden. Außerdem kann die Plättung sich hier auswirken (BREDDIN 1954, Abb. 8b). Auch die Schärfe der Rippen kann tektonisch bedingt sein. So können tektonische Breitformen sekundär rundere Rippen und umgekehrt tektonische Schmalformen schärfere Rippen als ursprünglich vorhanden aufweisen.

3. Ergebnisse

Die feststellbaren Merkmale zwischen den einzelnen Unterarten sind der Tab. 1 zu entnehmen. Zunächst sollen der Reihe nach eventuelle Unterschiede besprochen und danach, falls Abweichungen mit dem vorhandenen Schrifttum festzustellen sind, festgehalten werden.

1. Merkmale die von der Verdrückung beeinflusst werden:

1.1. Rippenschärfe: Sie ist bei allen Unterarten außer bei *A. a. prolatestriatus* mehr oder weniger gering. *A. a. prolatestriatus* zeigt auch in verschiedenen Verdrückungsstadien relativ scharfe Rippen (s. auch SOLLE 1953, S. 49).

1.2. Form des Muskelzapfens bei tektonischen Breitformen (Muskelzapfen %-Anteil). (*A. a. arduennensis* ist weitgehend unverdrückt überliefert, daher ist er hier ausgespart). Die Unterschiede sind gering und als statistisch nicht signifikant zu werten. SOLLE 1953 weist ebenfalls auf die starke Variabilität in der Form des Muskelzapfens hin. Bei seinen

Diagrammen sind aber die Veränderungen des Muskelzapfens (s. Abb. 1), die durch die tektonische Verdrückung entstehen, nicht berücksichtigt und daher nicht verwertbar.

1.3. Verläuft die zweite Rippe des Steinkernes der Stielklappe in Richtung Muskelzapfen oder daran vorbei (Verlauf 2. Rippe)? Hier sind zwei Gruppen feststellbar. Bei der ersten Gruppe liegt der Prozentsatz zwischen 50-60 %, bei der zweiten Gruppe bei 26%. *A. a. prolatestriatus* unterscheidet sich hierbei deutlich von *A. a. latestriatus* und *A. a. antecedens* (s. auch SOLLE 1953, S. 51). Außerdem ist noch *A. a. arduennensis* von *A. a. latestriatus* zu trennen.

1.4. Breite des Sinus im Vergleich mit der Breite der ersten drei Rippen bei tektonischen Breitformen (Breite Sinus). *A. a. arduennensis* wird hier wegen fehlender Verdrückung nicht mitgewertet. Das Ergebnis ist weitgehend identisch. Die von MITTMEYER (1973, S. 94) angegebene größere Breite des Sinus bei *A. a. prolatestriatus* im Vergleich zu *A. a. antecedens* und *A. a. latestriatus* kann als nicht signifikant angesehen werden. Nimmt man tektonische Schmalformen, ist das Ergebnis sogar umgekehrt. Die Breite des Sinus von *A. a. prolatestriatus* im Vergleich zur Breite von BR 3 liegt bei 88 %, die von *A. a. latestriatus* bei 93 %.

1.5. Biegung des Steinkernes der Stielklappe im Bereich beiderseits des Muskelzapfens (Biegung Stielklappe). Außer bei *A. a. arduennensis*, bei dem der hintere Teil seitlich des Muskelzapfens relativ stark gewölbt sein kann, ist hier bei den anderen Unterarten eine flache Umbiegung zu beobachten.

2. Merkmale die durch die Erhaltung beeinflusst werden:

2.1. Teilt das Euseptoid den Muskelzapfen der ganzen Länge nach (Euseptoid)? Zwischen dem Euseptoid von *A. a. arduennensis*, *A. a. antecedens* und *A. a. prolatestriatus* besteht kein wesentlicher Unterschied, lediglich bei *A. a. latestriatus* ist es schwächer ausgebildet. *A. a. latestriatus* ist aber von allen Unterarten am schlechtesten erhalten, so daß dieses Merkmal nur vorgetäuscht sein kann. Nach SOLLE (1953, S. 62) sollen *A. a. prolatestriatus* und *A. a. latestriatus* häufiger ein vollständiges Euseptoid haben als *A. a. antecedens*. Die prozentuale Auszählung zeigt das Gegenteil. Der Unterschied ist aber zwischen *A. a. prolatestriatus* und *A. a. antecedens* nicht signifikant.

2.2 Anzahl der Rippen beim Steinkern der Stielklappe (Rippenzahl Stielklappe). Bei *A. a. arduennensis* kann die volle Anzahl der Rippen nicht festgestellt werden, da sie an den Spitzen abgerieben sind. Ansonsten liegt das Maximum bei *A. a. latestriatus* mit vier Rippen deutlich unter dem von *A. a. antecedens* und *A. a. prolatestriatus*. Diese Feststellung steht im Widerspruch zu SOLLE (1953, S. 62), wonach *A. a. latestriatus* (= Form β) die gleiche Anzahl der Rippen zeigt wie *A. a. antecedens*.

2.3. Anzahl der Rippen beim Abdruck der Stielklappe (Rippen Abdrücke Stielkl.). *A. a. latestriatus* zeigt wiederum mit vier Rippen die geringste Zahl. Vier Rippen kommen hingegen bei *A. a. prolatestriatus* überhaupt nicht vor, sein Maximum liegt bei sechs Rippen. Bei *A. a. latestriatus* sind nicht mehr als fünf Rippen nachweisbar. Bei *A. a. antecedens* sind nur wenige Stücke überliefert, es ist daher nicht klar ob das Maximum bei fünf oder sechs Rippen liegt.

2.4. Zahl der Rippen beim Steinkern der Armklappe. Bei *A. a. antecedens* ist wegen mangelhafter Überlieferung die Anzahl nicht mehr genau feststellbar. *A. a. prolatestriatus* und *A. a. latestriatus* haben beide ihr Maximum bei fünf Rippen. Bei *A. a. prolatestriatus* sind aber in 37 % noch sechs Rippen nachweisbar, die bei *A. a. latestriatus* nicht vorkommen.

3. Merkmale die nicht oder nur unwesentlich von der Verdrückung oder Erhaltung beeinflusst werden.

3.1. Absetzung des Muskelzapfens nach vorne (Absetzung Muskelzapfen). Außer bei *A. a. prolatestriatus* sind alle Muskelzapfen gut nach vorne abgesetzt.

3.2. Prozentualer Anteil der Exemplare mit Zahnstützen (Zahnstützen). Hier sind deutliche Unterschiede feststellbar. Nur bei *A. a. prolatestriatus* zeigen noch alle Exemplare Zahnstützen, bei den anderen sind sie mehr oder weniger stark reduziert. Bei *A. a. antecessens* und *A. a. latestriatus* ist eine schwache Reduzierung feststellbar, die aber nur bei *A. a. latestriatus* als signifikant (Tab. 2) angesehen werden kann, während bei *A. a. arduennensis* über die Hälfte der Exemplare ohne Zahnstützen ist.

3.3 Dorsale apikale Lamellen (dorsale apikale Lamellen).

Keine der von den jeweiligen Typlokalitäten stammenden Armklappen zeigt dorsale apikale Lamellen. Diese Beobachtung steht im Widerspruch zu MITTMAYER 1973 (S. 94) und GOURVENNEC (1989, S. 173-175). Nach MITTMAYER kommen bei *A. a. prolatestriatus* vereinzelt rudimentäre dorsale apikale Lamellen (hier Cruralplatten genannt) vor. MITTMAYERS ergänzende Diagnose und Beschreibung von *A. a. prolatestriatus* stellt insofern eine Besonderheit dar, als er zwar den Holotypus und den Locus typicus aus dem Brexbachtal festlegt, seine Beschreibung aber auf andere Exemplare aus einer unterschiedlichen Lokalität und einem unterschiedlichen Zeitabschnitt (Bornhofen-Schichten, Unter-Ulmen, bei Bornhofen) begründet. Diese Ergänzung der Diagnose veranlaßte GOURVENNEC (1989, S. 17 u. Abb. 100) zur Annahme, daß seine Exemplare aus dem Armorikanischen Massiv zu dieser Unterart zu stellen sind. Er änderte daraufhin die Diagnose von *A. a. prolatestriatus* insofern, daß er annimmt, diese Unterart besitze immer dorsale apikale Lamellen. Das Originalmaterial vom Locus typicus belegt das Gegenteil!

Die oben durchgeführte kritische Bewertung der einzelnen in der Literatur aufgeführten Merkmale kann nun im folgenden benutzt werden, die einzelnen Unterarten voneinander zu trennen. Die Nominatform läßt sich durch die kräftige Biegung des Steinkerns beiderseits des Muskelzapfens und den schon stark reduzierten Zahnstützen charakterisieren. Auf der anderen Seite steht *A. a. prolatestriatus*: Sie kennzeichnen die fast immer scharfen Rippen (alle Verdrückungsstadien), der nach vorne schlecht abgesetzte Muskelzapfen, die stets vorhandenen Zahnstützen und das relativ hohe Maximum der Rippen der Stiel- und Armklappe. Dazwischen stehen *A. a. antecessens* und *A. a. latestriatus*. Diese Unterarten sind in der Literatur, z. T. von den selben Autoren, abwechselnd als Synonym oder nicht bezeichnet worden (MITTMAYER 1962, 1965, 1973; SOLLE 1953, S. 63). Die oben durchgeführten Untersuchungen zeigen – außer am unterschiedlichen Auftreten des vollständig entwickelten Euseptoides, daß aber in seinem prozentualen Auftreten durch die schlechte Erhaltung bei den Stücken von Vallendar begründet sein kann – einen deutlichen Unterschied in der Rippenzahl. *A. a. latestriatus* hat bei den Rippen der Stielklappe im Durchschnitt eine oder möglicherweise zwei Rippen weniger als *A. a. antecessens*. Die Unterschiede, die SOLLE (1953) zur Unterscheidung beider Unterarten nennt, sind nicht nachvollziehbar (Verhältnis Breite/Länge) oder so indifferent, daß eine sichere Zuordnung von Fossilien zu einer der Unterarten schwerfällt. Die verschiedene Anzahl der Rippen ist von SOLLE (1953) nicht bemerkt worden. Auffällig ist, daß sowohl SOLLE (1953, S. 63) als auch MITTMAYER (1965, S. 80) bei *A. a. antecessens* populationsweise schwankende Merkmale (Umriß, Anzahl der Rippen, Größenwachstum, Breite Sinus, Ausbildung der Flügelspitzen, Schärfe der Rippen) festhalten. Im Zusammenhang mit der in der Einleitung festgestellten Bemerkung, daß innerhalb einer Lokalität mehrere Unterarten von *A. arduennensis* angegeben werden, stellt sich die Frage, ob hier nicht ökologische Unterschiede, im Sinne einer nichtgenetischen Variation, mit Unterarten verwechselt werden. Die Fragestellung muß daher lauten: Können Merkmale wie die Anzahl der Rippen,

das Breiten-Längenverhältnis, das Größenwachstum oder die Schärfe der Rippen je nach Herkunftsort innerartlich variieren?

Über die Biologie der Brachiopoden ist lange Zeit, als fast ausgestorbene Tiergruppe, wenig bekannt gewesen. Erst in jüngerer Zeit ist hier mehr geforscht worden. Erste Ergebnisse zu der oben angeschnittenen Fragestellung liegen vor und können für die Interpretation von bestimmten Merkmalen bei fossilen Brachiopoden benutzt werden. Bei verschiedenen rezenten Gattungen und Arten (*Terebratella dorsata*, *Terebratella sanguinea*, *Terebratella inconspicua*, *Terebratalia transversa*, *Notosaria nigricans*) ist eine erhebliche intraspezifische Variabilität festgestellt worden. So findet man z. B. bei der Art *Notosaria nigricans* eine wesentlich größere Variabilität bei rezenten Populationen als in den fossilen Populationen vom Miozän bis Rezent (LEE & WILSON 1979, S. 461). Bei dieser Art ist die juvenile Schale subzirkular und besitzt wenige Rippen, die adulte Schale ist breiter als lang und zeigt 20 bis 25 Rippen. Diese Veränderungen werden hier im wesentlichen auf Proportionsverschiebungen während des Wachstums zurückgeführt.

Bei *Terebratella sanguinea* und *Terebratella inconspicua* (ALDRIDGE 1981) konnten je nach geographischer Herkunft und Lebensweise intraspezifische Unterschiede in der Länge, Breite, Dicke und Schalengröße festgestellt werden. Aus den Angaben der Tab. 1 lassen sich für *T. sanguinea* je nach Herkunftsort folgende Unterschiede im Verhältnis von Länge zu Breite errechnen.

Nr. M 580 Breite/Länge = 1,16 bei einer Wassertiefe von 5 m;

Nr. Q 113 Breite/Länge = 0,86 bei einer Wassertiefe von 26 m.

Der Autor gibt an, daß das Breiten-Längenverhältnis als größenunabhängiger Meßwert gerechtfertigt ist, da Breite und Länge durch den Ursprung des Koordinatensystems gehen, d. h. diese Art ist bei geringerer Wassertiefe wesentlich breiter als lang, bei größerer Wassertiefe (Subtidal) ist das Gegenteil der Fall. Außerdem sind die Schalen von freiliegenden Populationen statistisch signifikant größer und konvexer als die, von mit dem Stiel festgewachsenen. Es ist allerdings noch nicht geklärt, ob bei dieser Art die Unterschiede im Breiten-Längenverhältnis nicht auf die verschiedenen geographischen Breitengrade des Fundortes statt auf die Wassertiefe zurückzuführen sind, da an einer Lokalität keine Tiere aus unterschiedlichen Wassertiefen geborgen wurden. Die Populationen mit dem niedrigsten Breiten-Längenverhältnis waren außerdem noch schwächer berippt als die anderen.

Bei *T. inconspicua* konnte festgestellt werden, daß Tiere, die im Intertidal vorkommen, stärker gewölbt und kleiner sind als solche, die im freien Wasser leben. STEWART (1981) untersuchte u. a. Populationen von *T. inconspicua* in verschiedenen Habitaten (Weich- und Harts substraten). Hierbei zeigte es sich, daß die Anzahl der Rippen extrem mit der Wassertiefe und/oder Strömungsenergie variiert. Bei Populationen aus dem Intertidal ist die Anzahl der Tiere mit Rippen am größten (z. B. 94,9%), im Subtidal nimmt die Anzahl der Tiere mit Rippen ab (z. B. nur noch 25,9%). Auf Weichboden, aus dem benthischen Bereich, kommen ausschließlich Tiere ohne Rippen vor. Die extremste Variabilität bei rezenten Brachiopoden tritt bei *Terebratalia transversa* auf (SCHUMANN 1976). Hier können innerhalb einer Art Variationen auftreten, die im Fossilbereich zumindest in verschiedenen Gattungen zu suchen wären. Deshalb teilt dieser Autor die verschiedenen Variationen auch in drei Gehäusetypen ein: den Spirifer-, Atrypa- und Terebrateltyp. Die drei Gehäusetypen entwickeln sich je nach der hydrodynamischen Situation. Im stillen Wasser entsteht der Spirifertyp, mit zunehmender Strömung der Atrypatyp und in sehr starker Strömung der Terebrateltyp. Das jeweilige Gehäusewachstum hängt vom Siedlungsplatz der Larven ab, es können daher auf engstem Raum extreme Variationen je nach der hydrodynamischen Situation auftreten. Die gestellte Frage, ob bestimmte Merkmale je

nach Herkunftsort variieren können, ist also mit ja zu beantworten. Dennoch darf nicht aufgrund der beschriebenen Variabilität bei bestimmten rezenten Brachiopoden stets auf die gleiche hohe Variabilität bei den hier untersuchten fossilen Arten geschlossen werden. Die wiedergegebenen Variationsmerkmale der rezenten Arten müssen aber zu einer erhöhten Sensibilität führen, bei der Verwendung von Merkmalen, wie Gehäuseform, Berippung und Größe zur systematischen Abgrenzung von Arten bzw. Unterarten.

Wie Tab. 1 zeigt, unterscheiden sich *A. a. latestriatus* und *A. a. antecessens* außer durch das stark erhaltungsabhängige Euseptoid und den Umriß im wesentlichen nur in der Anzahl der Rippen, die wie MITTMEYER (1965, S. 80) und SOLLE (1953, S. 59) zeigen, bei *A. a. antecessens* populationsweise schwanken. Zusammen mit den oben genannten Beispielen aus dem Rezentbereich sehe ich daher keinen Grund, beide Unterarten aufrecht zu erhalten und bezeichne *A. a. antecessens* (FRANK 1898) als jüngerer Synonym von *A. a. latestriatus* (MAURER 1886). Diese Synonymisierung hatte bereits MITTMEYER (1965, S. 80) vorgenommen (allerdings in umgekehrter Reihenfolge), später aber wieder aufgehoben (1973, S. 94). MITTMEYER folgte SOLLE (1953) in der Annahme, daß es sich bei MAURERS Beschreibung ohne Bild um ein nomen nudum handelt und erkennt deshalb irrtümlich DREVERMANN (1902) als Autor von *A. a. latestriatus* an. Wie JAHNKE (1971, S. 22) richtig bemerkt, genügt aber nach den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur eine reine Beschreibung auch ohne Bild, um einen Namen verfügbar zu machen. Deshalb ist MAURER (1886) als Autor von *A. a. latestriatus* zu sehen und *A. a. antecessens* muß in die Synonymie von *A. a. latestriatus* gestellt werden und nicht umgekehrt.

Die oben erwähnten an rezenten Brachiopoden durchgeführten Untersuchungen und ihre Ergebnisse beeinflussen natürlich auch die Wertigkeit der Merkmale, die in Tab. 1 für die anderen Unterarten angegeben werden. Als wertvollstes Merkmal für alle drei Unterarten stellt sich der prozentuale Anteil der Exemplare mit Zahnstützen dar. Er liegt also bei *A. a. latestriatus* zwischen 94 und 80%. Die sonstigen Merkmale sind variabler, können aber, im Zusammenhang mit anderen weniger variablen Merkmalen, helfen, diese Unterarten zu charakterisieren. Insgesamt lassen sich also folgende Differentialdiagnosen aufstellen:

A. a. arduennensis unterscheidet sich von: *A. a. latestriatus* und *A. a. prolatesriatus* durch die relativ geringe Anzahl der Exemplare mit Zahnstützen (<50%) und die relativ kräftige Umbiegung des Steinkernes beiderseits des Muskelzapfens.

A. a. prolatesriatus unterscheidet sich von: *A. a. latestriatus* durch die stets vorhandenen Zahnstützen, die relativ scharfen Rippen, die schlechte Absetzung des Muskelzapfens nach vorne und den relativ großen Anteil der Exemplare (ca. 60%), bei welchen die zweite Rippe in Richtung Muskelzapfen verläuft.

Von: *A. a. arduennensis* durch die stets vorhandenen Zahnstützen, die relativ scharfen Rippen, die schlechte Absetzung des Muskelzapfens nach vorne und die relativ flache Umbiegung beiderseits des Muskelzapfens.

A. a. latestriatus unterscheidet sich von: *A. a. arduennensis* durch die nur schwach reduzierten Zahnstützen (94-80%), den relativ geringen Anteil der Exemplare, bei welchen die zweite Rippe zum Muskelzapfen läuft (26%), und die flache Umbiegung beiderseits des Muskelzapfens.

Von: *A. a. prolatesriatus* durch die zum Teil reduzierten Zahnstützen, die relativ runden Rippen, die gute Absetzung des Muskelzapfens nach vorne und den geringen Anteil der Tiere (26%) mit Verlauf der zweiten Rippe zum Muskelzapfen.

Die zahlreichen Neufunde von *A. arduennensis* auf Blatt Katzenelnbogen sind aufgrund der geleisteten kritischen Überprüfung der Unterarten problemlos einzuordnen. ROSLER (1956, S. 42 u. S. 49) hat an den gleichen Fundstellen seinerseits Fossilien gefunden,

aber nur in Faunenlisten ohne Abbildung und Beschreibung veröffentlicht. Er bestimmte hier für die Fundpunkte Kaz Fp 8 u. 9: *A. a. latestriatus* und bei Kaz Fp 22: *A. a. latestriatus* und *A. a. antecedens*. SOLLE (1953, S. 55) standen die Exemplare von ROSLER zur Verfügung und er erkannte aus Stücken der Spitznack-Schichten sogar *A. a. prolatestriatus*, cf. *latestriatus* und vereinzelt *antecedens* an. Die Exemplare von Kaz Fp 8 u. 9 bestimmte er als *A. a. antecedens*. Die Nennung von sogar drei Unterarten aus einem engumgrenzten Raum sowie aus etwa gleichalten Ablagerungen weist deutlich auf die biologische Unmöglichkeit dieser Interpretation hin. Sieht man von *A. a. prolatestriatus* ab (eventuell eine Fehlbestimmung), so können die beiden angeblichen Unterarten von Kaz Fp 22 problemlos als *A. a. latestriatus* angesprochen werden. Wie Tab. 1 zeigt, stimmen die Exemplare von den beiden Fundpunkten weitestgehend mit der Unterart *A. a. antecedens* aus der Typlokalität überein. Aufgrund der oben vorgenommenen Synonymisierung sind die Neufunde daher als *A. a. latestriatus* zu bezeichnen.

Eine Verifizierung der stratigraphischen Reichweite der jeweiligen Unterarten, wie sie MITTMEYER (1974, 1982) und FUCHS (1982) vornahmen, erscheint notwendig und ist vom Autor geplant.

Schriften

- ALDRIDGE, A. E. (1981): Intraspecific variation of shape and size in subtidal populations of two recent New Zealand articulate brachiopods. – New Zealand J. Zoology, 8, S. 169-174, 2 Abb., 2 Tab., Wellington.
- ANDERLE, H. J. (1991): Erläuterungen zur geologischen Karte von Hessen 1:25000, Blatt 5715 Idstein, 2. neubearbeitete Auflage. S. 1-239, 32 Abb., 21 Tab., 1 Taf., 1 Beibl., Wiesbaden.
- BREDDIN, H. (1954): Die tektonische Deformation der Fossilien im Rheinischen Schiefergebirge. – Z. deutsch. geol. Ges., 106, S. 228-305, 40 Abb., 8 Tab., 3 Taf., Hannover.
- DREVERMANN, F. (1902): Die Fauna der Untercoblenschichten von Oberstadtfeld bei Daun in der Eifel. – Palaeontographica, 49, S. 73-119, 5 Taf., Stuttgart.
- FRANK, W. (1898): Beiträge zur Geologie des südöstlichen Taunus, insbesondere der Porphyroide dieses Gebietes. – Ber. oberhess. Ges. Nat. Heilk., 32, S. 42-77, 2 Taf., Gießen.
- FUCHS, G. (1974): Das Unterdevon am Ostrand der Eifeler Nordsüd-Zone. – Beitr. naturf. Forsch. Südwestdeutschland, Beih., 2, 18 Abb., 2 Tab., 9 Taf., 2 Kart., Karlsruhe.
- (1982): Upper Siegenian and Lower Emsian in the Eifel hills. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 55, S. 229-256, 10 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.
- GOURVENNEC, R. (1989): Brachiopodes spiriferida du Dévonien inférieur du massif Armoricaïn. – Biostratigraphie du Paléozoïque, 9, S. 1-281, 155 Abb., 22 Taf., Brest.
- JAHNKE, H. (1971): Fauna und Alter der Erbslochgrauwacke (Brachiopoden und Trilobiten, Unter-Devon, Rheinisches Schiefergebirge und Harz). – Göttinger Arb. Geol. Paläont., 9, S. 1-105, 50 Abb., 11 Taf., Göttingen.
- LEE, D. E. & WILSON, J. B. (1979): Cenozoic and Recent Rhynchonellide Brachiopods of New Zealand: Systematics and Variation in the Genus *Notosaria*. – Journal roy. Soc. New Zealand, 9 (4), S. 437-463, 16 Abb., Wellington.
- 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.
- MITTMEYER, H. G. (1962): Die Hunsrückschiefer des südlichen Aartaales (Rheinisches Schiefergebirge). Stratigraphie und Tektonik sowie Beiträge zur Paläontologie und Gefügekunde der Hunsrückschiefer. Diss. Univ. Hamburg, S. 1-76, 41 Abb., 6 Taf., Hamburg.
- (1965): Die Bornicher Schichten im Gebiet zwischen Mittelrhein und Idsteiner Senke (Taunus, Rheinisches Schiefergebirge). – Notizbl. hess. Landesamt Bodenforsch., **93**, S. 73-98, 5 Abb., 9 Taf., 2 Tab., Wiesbaden.
 - (1972): Delthyrididae und Spinocyrtiidae (Brachiopoda) des tiefsten Ober-Ems im Mosel-Gebiet (Ems-Quarzit, Rheinisches Schiefergebirge). – Mainzer geowiss. Mitt., **1**, S. 82-121, 15 Abb., 2 Taf., Mainz.
 - (1973): Grenze Siegen/Unterems bei Bornhofen (Unter-Devon, Mittelrhein). – Mainzer geowiss. Mitt., **2**, S. 71-103, 2 Abb., 2 Tab., 3 Taf., Mainz.
 - (1974): Zur Neufassung der Rheinischen Unterdevon-Stufen. – Mainzer geowiss. Mitt., **3**, S. 69-79, 2 Tab., Mainz.
 - (1978): Erläuterungen zur geologischen Karte von Hessen 1:25000, Bl. 5813 Nastätten. 112 S., 19 Abb., 12 Tab., 1 Taf., Wiesbaden.
 - (1982): Rhenish lower Devonian biostratigraphy. – Cour. Forsch.- Inst. Senckenberg, **55**, S. 257-270, Frankfurt a. M.
- ROSLE, A. (1956): Das Unterdevon am SW-Ende des Taunusquarzit-Zuges von Katzenelnbogen (Rheinisches Schiefergebirge, Taunus) 2. Teil: Ems-Stufe. – Notizbl. hess. Landesamt Bodenforsch., **84**, S. 32-84, 1 Kt., Wiesbaden.
- SCHNUR, J. (1853): Zusammenstellung und Beschreibung sämtlicher im Übergangsgebirge der Eifel vorkommenden Brachiopoden nebst Abbildungen derselben. – Palaeontographica, **3**, S. 169-254, 23 Taf., Cassel.
- SCHUMANN, D. (1976): Biotop-abhängige Gehäuse-Variation bei *Terebratalia transversa* (Brachiopoda, rezent). – Zentralblatt Geol. Paläont., Teil II, S. 422-424, 1 Abb., Stuttgart.
- SOLLE, G. (1953): Die Spiriferen der Gruppe *arduennensis-intermedius* im Rheinischen Devon. – Abb. hess. Landesamt Bodenforsch., **5**, S. 1-156, 45 Abb., 7 Tab., 18 Taf., Wiesbaden.
- STEWART, J. R. (1981): Population structure of articulate brachiopod species from soft and hard substrates. – New Zealand J. Zoology, **8**, S. 197-207, 6 Abb., 1 Tab., Wellington.
- VANDERCAMMEN, A. (1963): Spiriferidae du Dévonien de la Belgique. – Mém. Inst. roy. Sci. nat. Belgique, **150**, S. 1-179, 103 Abb., 1 Tab., 13 Taf., Brüssel.
- ZIEGLER, W. (Hrsg., 1990): Grundlagen und Anwendungsbezug von Taxonomie und Systematik. – Aufsätze u. Reden senckenberg. naturforsch. Ges., **30**, S. 1-44, 1 Abb., Frankfurt a. M.

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

Manuskript eingegangen am 4. 1. 1993